

Bárbara Bezerra de Carvalho Mendes

**Estudo da diversidade e persistência de espécies através
de dois modelos utilizando simulações computacionais.**

Recife

31 de agosto de 2023



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

**Estudo da diversidade e persistência de espécies através de dois modelos
utilizando simulações computacionais.**

Tese julgada adequada para obtenção
do título de Doutora em Biometria e
Estatística Aplicada, defendida e apro-
vada por unanimidade em 30/06/2023
pela comissão examinadora.

**Área de concentração: Biometria e Esta-
tística Aplicada**

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

**Coorientador: Dr. Paulo Roberto de
Araújo Campos**

Recife

31 de agosto de 2023

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)

- M538e MENDES, BÁRBARA BEZERRA DE CARVALHO
Estudo da diversidade e persistência de espécies através de dois modelos utilizando simulações computacionais. / BÁRBARA BEZERRA DE CARVALHO MENDES. - 2023.
93 f. : il.
- Orientadora: Dra. Viviane Moraes de Oliveira.
Coorientador: Dr. Paulo Roberto de Araujo Campos.
Inclui referências.
- Tese (Doutorado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biometria e Estatística Aplicada, Recife, 2023.
1. Competição por recursos. 2. diversidade de espécie. 3. heterogeneidade espacial. 4. trade-off. 5. metapopulação. I. Oliveira, Dra. Viviane Moraes de, orient. II. Campos, Dr. Paulo Roberto de Araujo, coorient. III. Título

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOMETRIA E ESTATÍSTICA APLICADA
Estudo da diversidade e persistência de espécies através de dois modelos
utilizando simulações computacionais.

Bárbara Bezerra de Carvalho Mendes

Tese julgada adequada para obtenção do título de Doutora em Biometria e Estatística Aplicada, defendida e aprovada por unanimidade em 30/06/2023 pela comissão examinadora.

Orientador:

Dra. Viviane Moraes de Oliveira
Orientador

Banca examinadora:

Dr. Alexandre da Silva Rosas
Universidade Federal da Paraíba

Dr. Pedro Hugo de Figueiredo
Universidade Federal Rural de
Pernambuco

Dr. Paulo José Duarte Neto
Universidade Federal Rural de
Pernambuco

Dra. Tatijana Stosic
Universidade Federal Rural de
Pernambuco

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

Agradecimentos

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

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

Agradeço e dedico em especial aos meus avós (*in memoriam*), Virgínia Bezerra de Carvalho e José Alves de Carvalho Filho, por todo o amor, acolhimento, cuidado e pelos momentos de alegria compartilhados.

Agradeço ao meu noivo Philipe Cássio de Almeida pelo amor, companheirismo, paciência, incentivo pessoal e profissional, parceria, dedicação e auxílio ao longo desses anos de pesquisa, ele que não mediu esforços para me apoiar.

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

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

A meu coorientador a professor Dr. Paulo Roberto de Araújo Campos, agradeço pela sua competência, disponibilidade e pelo conhecimento compartilhado.

Agradeço aos professores da pós-graduação em Biometria e Estatística Aplicada pelos cursos ministrados, conhecimentos compartilhados e pela colaboração na condução dos trabalhos. Obrigada também aos servidores dos Departamentos de Física e da Biometria e Estatística Aplicada pelo suporte dado sempre que foi necessário.

Ao amigo Augusto César Oliveira, que compartilhou comigo desde a seleção do doutorado, a notícia da aprovação, as disciplinas mais desafiadoras, os finais de semana de estudo e dedicação, me auxiliou nas dúvidas e dificuldades com relação aos códigos de programação computacional, e me apoiou com sua amizade e paciência durante toda essa caminhada.

A amiga Denise Almeida, pela parceria nos estudos durante as disciplinas, pelos bons momentos compartilhados, pela amizade verdadeira e confiança, ela que foi um grande presente em minha caminhada e que continuará presente após a finalização desse ciclo.

Agradeço a todos os colegas de turma do doutorado, pelo companheirismo, amizade e por tudo o que aprendi com cada um deles. Aos meus colegas de laboratório especialmente, Carlos Augusto Melo, Sara Lucia Castillo Daza e David Avellaneda, por me ensinarem e guiarem na realização das simulações computacionais.

O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Por fim agradeço aos meus amigos que sempre estão ao meu lado, compartilhando dos melhores e piores momentos. Agradeço pela oportunidade de conhecer pessoas especiais e ter feito novas amizades nesse período de estadia na cidade de Recife-PE.

*Então vi que nada é melhor do que
o homem alegrar-se em suas obras,
porque essa é a sua recompensa;
pois, quem o fará voltar para ver
o que acontecerá depois dele?*
- Eclesiastes 3:22

Resumo

A teoria de competição afirma que, no equilíbrio, o número de espécies coexistentes que competem entre si não pode exceder o número de recursos limitantes em um ecossistema, conhecido como o *Princípio da Exclusão Competitiva*. Porém existe um enigma da biodiversidade para ecossistemas aquáticos, onde observa-se que uma quantidade limitada de recursos suporta a coexistência de uma grande variedade de espécies de fitoplâncton, chamado Paradoxo do Plâncton. Resultados experimentais mostram uma relação unimodal entre a diversidade das espécies e a quantidade de recursos/produtividade em ambientes heterogêneos, assim como a dinâmica de não-equilíbrio proporcionando a coexistência de um grande número de espécies que competem por poucos recursos limitantes. No caso da competição por recursos *interativamente* essenciais, estudos apresentam que a competição gera flutuações na abundância das espécies e possibilita a coexistência de muitas espécies em uma quantidade inferior de recursos, diferentes limitações de recursos favorecem o domínio de diferentes espécies, e as alterações nas suas quantidades podem alterar a composição das espécies. Um mecanismo que molda os processos ecológicos e evolutivos observados na natureza, é a dispersão. Esse conceito faz parte da história de vida de alguns organismos, através da movimentação da prole presente durante o ciclo de vida de praticamente todas as plantas e animais. Devido aos seus custos próprios, a dispersão possui *trade-offs* com muitas características da história de vida. Nesta Tese, nossos objetivos são: estudar os efeitos da quantidade de recursos disponível em um ecossistema sobre a diversidade, ao comparar dois tipos de recursos (essenciais e *interativamente* essenciais), utilizando um modelo computacional com estrutura espacial; e estudar a persistência das espécies, através de simulações de um modelo metapopulacional em que os indivíduos sofrem a influência dos *trade-offs* entre sobrevivência e dispersão. Investigamos como a distribuição dos recursos no ecossistema, assim como a quantidade disponível para cada um deles, afeta o equilíbrio do ecossistema. Notamos que o aumento da heterogeneidade espacial leva ao crescimento do número de espécies, até que este atinge um pico para um valor de heterogeneidade intermediário, e decresce para heterogeneidades maiores. Observamos que a variação do tipo de recurso na competição permitiu a variação nos picos de diversidade e também nos tamanhos populacionais, a depender do cenário observa-se que as espécies especialistas ou generalistas predominam. Com relação ao modelo de metapopulação estudado, destacamos que os custos de dispersão influenciam no resultado evolutivo, que depende da forma da relação de *trade-off*: enquanto para *trade-offs* fortes, o aumento da mortalidade por dispersão leva a níveis reduzidos de dispersão, quando o *trade-off* é fraco uma maior mobilidade é observada. Entre os principais resultados encontrados, foi a existência de

um *trade-off* crítico em que a metapopulação não é mais viável, ou seja, está destinada à extinção.

Palavras-chaves: Competição por recursos; diversidade de espécie; heterogeneidade espacial; *trade-off*; metapopulação.

Abstract

The competition theory states that, in equilibrium, the number of coexisting species competing with each other cannot exceed the number of limiting resources in an ecosystem, known as the Competitive Exclusion Principle. However, there is a biodiversity puzzle for aquatic ecosystems, where it is observed that a limited amount of resources supports the coexistence of a wide variety of phytoplankton species, known as the Plankton Paradox. Experimental results show a unimodal relationship between species diversity and resource quantity/productivity in heterogeneous environments, as well as non-equilibrium dynamics that enable the coexistence of a large number of species competing for limited resources. In the case of competition for interactively essential resources, studies have shown that competition generates fluctuations in species abundance and allows for the coexistence of many species with a lower amount of resources. Different resource limitations favor the dominance of different species, and changes in their quantities can alter species composition. One mechanism that shapes ecological and evolutionary processes observed in nature is dispersal. This concept is part of the life history of many organisms, involving the movement of offspring throughout the life cycle of virtually all plants and animals. Due to its inherent costs, dispersal has trade-offs with many life history traits. In this thesis, our objectives are to study the effects of resource quantity in an ecosystem on diversity by comparing two types of resources (essential and interactively essential) using a spatially structured computational model, and to investigate species persistence through simulations of a metapopulation model where individuals experience trade-offs between survival and dispersal. We investigate how the distribution of resources in the ecosystem, as well as the quantity available for each resource, affect the equilibrium of the ecosystem. We have observed that an increase in spatial heterogeneity leads to an increase in the number of species, reaching a peak at an intermediate level of heterogeneity, and then decreasing for higher levels of heterogeneity. We observed that the variation in the type of resource in the competition allowed for variation in diversity peaks and also in population sizes. Depending on the scenario, specialist or generalist species may dominate. Regarding the studied metapopulation model, we highlight that the costs of dispersal influence the evolutionary outcome, which depends on the shape of the trade-off relationship. In cases of strong trade-offs, increased mortality due to dispersal leads to reduced levels of dispersal, while weak trade-offs result in higher mobility being observed. One of the main findings was the existence of a critical trade-off where the metapopulation is no longer viable, meaning it is destined for extinction.

Key-words: Competition for resources; species diversity; spatial heterogeneity; *trade-off*;

metapopulation.

Lista de Figuras

- Figura 1 – (a) Variação temporal da abundância de três espécies competindo por três recursos. (b) Ciclo limite correspondente. (c) Oscilações de pequena amplitude com seis espécies competindo por três recursos. (d) Oscilações de grande amplitude com nove espécies competindo por três recursos. (Figura retirada e adaptada de (HUISMAN J.; WEISSING, 1999)) 8
- Figura 2 – Isóclinas zero para (a) recursos perfeitamente essenciais e (b) recursos *interativamente* essenciais. Acima e à direita da isóclina zero, o crescimento líquido é positivo. Abaixo e à esquerda da isóclina zero, o crescimento líquido é negativo. (Figura retirada e adaptada de (HUISMAN J.; WEISSING, 2002)) 9
- Figura 3 – Coexistência em não-quilíbrio de sete espécies competindo por três recursos *interativamente* essenciais. (Figura retirada e adaptada de (HUISMAN J.; WEISSING, 2002)) 10
- Figura 4 – Número de espécies em função do número de recursos para redes contendo 4, 9, 16, 36, 100, 400 e 40000 habitats. (Figura retirada e adaptada de (JÚNIOR M. B. DE; FERREIRA, 2014)) 13
- Figura 5 – Respostas previstas, observadas e simuladas de comunidades ecológicas à heterogeneidade ambiental. As respostas previstas (A-C) são baseadas no modelo gráfico do “tradeoff” heterogeneidade-área. As respostas empíricas (D-F) baseiam-se na análise da distribuição de aves reprodutoras na Catalunha com faixa de elevação como medida de heterogeneidade ambiental. As respostas simuladas (G-I) baseiam-se na análise de um modelo estocástico espacialmente implícito e dinâmico da comunidade. (Figura retirada e adaptada de (ALLOUCHE O.; KALYUZHNY, 2012)) 14
- Figura 6 – Representação de uma rede de lado $L = 8$. Os vizinhos dos sítios em destaque, rosa e azul, estão numerados de 1 a 4. 17

Figura 7 – Representação de uma rede de lado $L = 4$ dividida em h regiões com a mesma área. Cada sítio contém três recursos, que estão representados por losangos de cores diferentes. A área de cada losango está representando a quantidade do recurso. Na parte (a) a rede é homogênea, com $h = 1$. Em (b) a rede é heterogênea, contendo quatro sub regiões de áreas iguais, com $h = 4$. Na parte (c) a rede é totalmente heterogênea, com $h = 16$. (Figura retirada de (MENDES et al., 2018))	18
Figura 8 – Evolução do número de espécies no tempo para $h = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536$ e 262144 e $QR = 0.1, 1, 10$ e 100	20
Figura 9 – Relação espécie-heterogeneidade variando a quantidade de cada recurso em função da constante QR	22
Figura 10 – Relação do número de espécies em função da abundância dos recursos com um número fixo de 10 recursos, para $h = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384$ e 65536	24
Figura 11 – Evolução do número de espécies no tempo para $h = 16, 256, 1024, 4096$ e 65536 e $QR = 10$ e 100 . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos <i>interativamente</i> essenciais.	26
Figura 12 – Relação espécie-heterogeneidade variando a quantidade de cada recurso em função da constante QR . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos <i>interativamente</i> essenciais.	27
Figura 13 – Relação espécie-área. Aqui utilizamos $QR = 10$ e 100 e $h = 16, 256, 1024, 4096$ e 65536 . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha a competição das espécies por recursos <i>interativamente</i> essenciais.	29
Figura 14 – Distribuição de abundância das espécies para $h = 16$ e $QR = 10$ e 100 . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos <i>interativamente</i> essenciais.	31
Figura 15 – Distribuição de abundância das espécies para $h = 256$ e $QR = 10$ e 100 . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos <i>interativamente</i> essenciais.	32
Figura 16 – Distribuição de abundância das espécies para $h = 1024$ e $QR = 10$ e 100 . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos <i>interativamente</i> essenciais.	33

Figura 17 – Distribuição de abundância das espécies para $h = 4096$ e $QR = 10$ e 100. Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos <i>interativamente</i> essenciais.	33
Figura 18 – Distribuição de abundância das espécies para $h = 65536$ e $QR = 10$ e 100. Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos <i>interativamente</i> essenciais.	34
Figura 19 – Grafos no Modelo Erdos-Rényi com número de vértices igual a 10, e probabilidades de conexões 0.3, 0.5 e 0.7, respectivamente. (Figura retirada e adaptada de (HINOJOSA, 2017))	37
Figura 20 – Grafos no Modelo Barabási-Albert com número de vértices igual a 500, e potência de decaimento $\alpha = 0.1$ e $\alpha = 0.001$, respectivamente. (Figura retirada e adaptada de (HINOJOSA, 2017))	37
Figura 21 – <i>Trade-off</i> no ciclo de vida das plantas. Em (a) o crescimento é uma atividade que requer 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 pode ser comprometido, se perturbações bióticas e/ou abióticas aparecerem durante a reprodução. (Figura retirada e adaptada de (MORALES M.; MUNNÉ-BOSCH, 2016))	42
Figura 22 – <i>Trade-off</i> entre probabilidade de sobrevivência e probabilidade de dispersão. A restrição é descrita pela Eq. 6.3. A relação entre a probabilidade de sobrevivência, ω , e a probabilidade de dispersão, m , é mostrada para alguns valores de força do <i>trade-off</i> σ	49
Figura 23 – Gráfico a esquerda: probabilidade de dispersão, m , <i>versus</i> probabilidade de extinção, e . Gráfico a direita: probabilidade de sobrevivência, ω , <i>versus</i> probabilidade de extinção, e . Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de <i>patches</i> $M = 1.000$, capacidade de suporte dos <i>patches</i> $K = 20$, taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, mortalidade por dispersão $\Lambda = 40$ e <i>trade-off</i> , $\sigma = 0,5$ (símbolos em vermelho) e $\sigma = 2,0$ (símbolos em azul). Círculos preenchidos denotam os resultados da simulação para a topologia de grafo aleatório, enquanto os círculos vazios indicam a topologia sem escala.	52

- Figura 24 – Dependência do número de *patches* M e capacidade de suporte K . Gráfico a esquerda: probabilidade de dispersão, m , *versus* probabilidade de extinção, e . Gráfico a direita: probabilidade de sobrevivência, ω , *versus* probabilidade de extinção, e . Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, mortalidade por dispersão $\Lambda = 40$. Os valores restantes dos parâmetros são indicados nas legendas dos gráficos. A paisagem considerada é de topologia grafos aleatórios. 53
- Figura 25 – Gráfico a esquerda: probabilidade de dispersão, m , *versus* mortalidade por dispersão, Λ . Gráfico a direita: probabilidade de sobrevivência, ω , *versus* mortalidade por dispersão, Λ . Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de *patches* $M = 1.000$, capacidade de suporte dos *patches* $K = 20$ e taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$. Os *trade-offs* e a probabilidade de extinção são indicados nas legendas dos gráficos. Símbolos preenchidos denotam os resultados da simulação para a topologia de grafo aleatório, enquanto os símbolos vazios indicam a topologia sem escala. 54
- Figura 26 – Gráfico a esquerda: probabilidade de dispersão, m , *versus* a força de *trade-off*, σ . Gráfico a direita: probabilidade de sobrevivência, ω , *versus* a força de *trade-off*, σ . Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de *patches* $M = 1.000$, capacidade de suporte dos *patches* $K = 20$, taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, e mortalidade por dispersão $\Lambda = 40$. As probabilidades de extinção local, e , são fixadas em $e = 0,001$ (círculos vermelhos) e $e = 0,005$ (círculos azuis). Círculos preenchidos denotam os resultados da simulação para a topologia de grafo aleatório, enquanto os círculos vazios indicam a topologia sem escala. 55
- Figura 27 – Diagrama de fase em termos do *trade-off* crítico, $\sigma_{critico}$, e da probabilidade de extinção do *patch*, e . Assumimos um único tipo de habitat. Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de *patches* $M = 1.000$, capacidade de suporte dos *patches* $K = 20$, taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, e mortalidade por dispersão, Λ , conforme indicado nas legendas. A topologia da metapopulação possui um padrão de grafo aleatório. 56

- Figura 28 – Gráfico a esquerda: probabilidade de dispersão, m , *versus* probabilidade de extinção, e . Gráfico a direita: probabilidade de sobrevivência, ω , *versus* probabilidade de extinção, e . Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de *patches* $M = 1.000$, capacidade de suporte dos *patches* $K = 20$, taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, mortalidade por dispersão $\Lambda = 40$. Os símbolos vazios indicam o *trade-off* $\sigma = 0,5$, enquanto os símbolos preenchidos indicam o *trade-off* $\sigma = 2,0$. Em relação às cores, os símbolos vermelhos significam nível de especialização $s = 0,2$, enquanto os símbolos azuis correspondem a $s = 0,9$ 57
- Figura 29 – Diagrama de fase em termos do *trade-off* crítico, $\sigma_{critico}$, e da probabilidade de extinção do *patch*, e . São considerados dois tipos de habitat. Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de *patches* $M = 1.000$, capacidade de suporte dos *patches* $K = 20$, taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, e mortalidade por dispersão, Λ , conforme indicado nas legendas. O nível de especialização é definido como $s = 0,9$. A topologia da metapopulação possui um padrão de grafo aleatório. . . 58
- Figura 30 – Diagrama de fase em termos do *trade-off* crítico, $\sigma_{critico}$, e da probabilidade de extinção do *patch*, e . São considerados três tipos de habitat. Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de *patches* $M = 1.000$, capacidade de suporte dos *patches* $K = 20$, taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, e mortalidade por dispersão, Λ , conforme indicado nas legendas. O nível de especialização é definido como $s = 0,9$. A topologia da metapopulação possui um padrão de grafo aleatório. . . 59

Lista de tabelas

- Tabela 1 – Valores do expoente z para o regime de lei de potência obtido para áreas pequenas de redes heterogêneas, para h : 16, 256, 1024, 4096 e 65536. Com $QR = 10$ e 100, ao comparar Recursos Essenciais (colunas da esquerda) e Recursos *Interativamente* Essenciais (colunas da direita). 30
- Tabela 2 – Valores do expoente z para o regime de lei de potência obtido para áreas grandes de redes heterogêneas, para h : 16, 256, 1024, 4096 e 65536. Com $QR = 10$ e 100, ao comparar Recursos Essenciais (colunas da esquerda) e Recursos *Interativamente* Essenciais (colunas da direita). . 30

Lista de símbolos

N	Tamanho da rede
h	Heterogeneidade da rede
f_{ki}	Probabilidade de reprodução da espécie k no sítio i
R_{ij}	Disponibilidade do recurso j no sítio i em que o indivíduo se encontra
K_{kj}	Constante de meia saturação da espécie k para o recurso j
QR	Constante utilizada para variar a abundância dos recursos disponíveis na rede
M	Número discreto de <i>patches</i>
λ	Taxa de crescimento per capita
m	Probabilidade de dispersão
ω	Probabilidade de sobrevivência
K	Capacidade de suporte dos <i>patches</i>
μ	Média de uma distribuição de Poisson que definirá o número de descendentes de um determinado indivíduo
s	Especialização ecológica
α	Qualidade do habitat
N_t	Tamanho da população local em função do tempo
β	Tipo da competição
$\delta\omega$	Constante que altera a probabilidade de sobrevivência da prole na fase da reprodução
σ	Força do <i>trade-off</i>
ϕ	Probabilidade de sobrevivência a migração

Λ	Mortalidade por dispersão
k_i	Conectividade do <i>patch</i> i
e	Probabilidade de extinção da população local

Sumário

1	Introdução	1
2	Revisão de Literatura: Modelos de Competição por Recursos	5
2.1	Modelos de Competição	5
2.2	Diversidade e Heterogeneidade do habitat	12
2.3	Relação Espécie-Área	15
3	Modelagem do Processo de Competição por Recursos	17
4	Efeito da variação da quantidade e do tipo de recurso sobre a diversidade .	25
4.1	Evolução temporal da diversidade	25
4.2	Relação entre diversidade e heterogeneidade do habitat ao comparar dois tipos de recursos	27
4.3	Relação espécie-área ao comparar dois tipos de recursos	28
4.4	Distribuição da abundância ao comparar dois tipos de recursos	30
5	Revisão de Literatura: Modelo Metapopulacional	36
5.1	Modelos de Paisagens Aleatórias	36
5.2	Metapopulações	38
5.3	A relação entre a Dispersão e Evolução das Espécies	41
6	O Modelo Metapopulacional	47
7	Efeitos do <i>trade-off</i> entre sobrevivência e dispersão	51
8	Conclusões	60
	Referências Bibliográficas	65

1 Introdução

A Ecologia abrange a análise de processos biológicos e físicos, visando compreender as transformações que ocorreram e que irão acontecer em populações de uma determinada espécie ao longo do tempo e do espaço. O conjunto de indivíduos da mesma espécie, que vivem em uma mesma área em um determinado tempo e possuem grande chances de cruzamento é o que chamamos de população.

Um propósito fundamental na Ecologia está presente na manutenção da diversidade de espécies, de modo que a compreensão sobre as interações que ocorrem entre as espécies e o meio ambiente é fundamental, refletindo assim na distribuição e abundância das espécies estudadas. Conforme [PERONI Nivaldo; MEDINA \(2011\)](#) são comuns as discussões sobre os fatores que levam a coexistência das espécies e determinam a variação da riqueza das espécies em habitats distintos, e de que forma esses fatores influenciam na estrutura e funcionamento das comunidades. Entende-se por ecossistemas a relação entre essas comunidades com o ambiente abiótico, em que essas comunidades são formadas a partir das interações geradas por diferentes populações.

Segundo [PERONI Nivaldo; MEDINA \(2011\)](#) torna-se necessária a compreensão de como operam os processos demográficos, ou seja, o entendimento de alguns parâmetros que caracterizam as populações, o seu crescimento ou declínio. Logo, existem fatores importantes relacionados à dinâmica de populações e ao manejo das comunidades, que refletem no crescimento, sobrevivência e reprodução das espécies. Entre tais fatores estão a heterogeneidade espacial e as interações entre os indivíduos, estas podem ocorrer através do contato entre eles ou não. Ao considerar um par de espécies, por exemplo, podemos destacar seis principais tipos de interação: a competição, amensalismo, predação, comensalismo, cooperação e mutualismo ([DAJOZ, 2005](#)).

Dentre as interações mencionadas, abordaremos a competição entre os indivíduos que é uma das formas mais importantes de interação ([DAJOZ, 2005](#)). Esta ocorre quando existe uma necessidade em comum por um recurso limitado, em que esses recursos podem ser essenciais (que não podem ser substituídos) ou substituíveis. O recurso é tudo aquilo que pode ser consumido por um organismo, incluindo fatores bióticos e abióticos. A competição pode ser caracterizada como: competição intraespecífica (ocorre entre indivíduos da mesma espécie) e competição interespecífica (ocorre entre indivíduos de espécies diferentes).

Os estudos teóricos assumem que são as características fenotípicas das espécies que

determinam seu consumo em relação aos recursos (ROUGHGARDEN, 1976; SLAKIN, 1980; CASE, 1981; DOEBELI, 1996; DIECKMANN U.; DOEBELI, 1999) ou seja, a competição por recursos dependerá da habilidade que a espécie possui em consumir ou adquirir determinado recurso, em que o recurso que o indivíduo consome melhor irá caracterizá-lo.

De acordo com a Teoria da Competição, o número de espécies coexistentes que competem entre si, no equilíbrio, não pode exceder o número de recursos limitantes em um ecossistema, conhecido como o Princípio da Exclusão Competitiva. Porém, de acordo com o Paradoxo do Plâncton, uma quantidade limitada de recursos suporta a coexistência de uma grande variedade de espécies de fitoplâncton em ecossistemas aquáticos (HARDIN, 1960; PHILLIPS, 1973; ARMSTRONG R. A.; MCGEHEE, 1980; GROVER, 1997; HUISMAN J.; WEISSING, 1999).

Assim, no trabalho de HUISMAN J.; WEISSING (1999), com o propósito de estudar o Paradoxo de Plâncton, desenvolveu-se uma explicação para a biodiversidade por meio de um modelo de competição por recursos que não considera estrutura espacial, considerando um ambiente homogêneo. Nesse estudo foi possível observar uma dinâmica de não-equilíbrio favorecendo a coexistência de um grande número de espécies que competem por poucos recursos limitantes.

Além dos trabalhos teóricos analíticos, modelos computacionais com estrutura espacial foram introduzidos recentemente para estudar o comportamento da diversidade em um ecossistema em que as espécies competem por recursos (JÚNIOR M. B. DE; FERREIRA, 2014; MENDES et al., 2018). Nesses estudos as espécies possuem necessidades e exigências diferentes para o consumo de determinado recurso, que de acordo com a Lei do Mínimo de Liebig, o crescimento de uma espécie é determinado pelo recurso que é mais limitante. Observou-se uma relação unimodal entre a variação do número de espécies e o aumento do número de recursos disponíveis (JÚNIOR M. B. DE; FERREIRA, 2014). A mesma relação foi observada por MENDES et al. (2018), ao comparar a variação do número de espécies e o aumento da quantidade de recursos disponíveis.

Através do estudo de modelagem utilizando jogos evolucionários conduzido por HUANG et al. (2016), buscou-se compreender a possibilidade da manutenção das altas biodiversidades observadas na natureza que contrariam o princípio da exclusão competitiva. A intensidade da competição foi determinada ao comparar a capacidade das espécies em utilizar os recursos disponíveis, os quais podem variar ao longo do tempo. O modelo, em competições por recursos limitados, a competição ocorre em função do recurso em menor disponibilidade, onde o número de espécies varia devido a extinções e ao surgimento de novas espécies. Como resultado foi constatado que a coexistência de espécies foi gerada pela

relação entre seleção e adaptação ao consumo dos recursos, e não dependeu de oscilações caóticas. Verificou-se uma relação diretamente proporcional entre a diversidade de espécies e densidade populacional, ao disponibilizar uma quantidade máxima de recursos constante. Já ao manter o quociente constante entre a quantidade máxima de recursos (R_{max}) e a densidade populacional (N), onde N assume valores distintos, observou-se um aumento logarítmico entre a diversidade de espécies e densidade populacional ocasionado pela diminuição da força de deriva genética. Por fim, observou-se que as espécies podem evoluir durante o processo de competição para uma ampla gama de configurações de parâmetros, e dessa forma torna-se possível a coexistência de um grande número espécies, esta ocorre sob o equilíbrio de interações intraespecíficas e interespecíficas.

É importante considerar também, com relação ao ciclo de vida de praticamente todas as plantas e animais, que existe a movimentação da prole (filhotes, sementes), afastando-se dos pais. Este conceito chama-se dispersão, o qual faz parte da história de vida de alguns organismos. Conforme PERONI Nivaldo; MEDINA (2011), a dispersão pode ser definida como: o ato de se dispersar, ou seja, do movimento em si; como também à conhecimento da distribuição espacial dos organismos individuais no espaço, por exemplo, dentro de uma população.

O conjunto de sub-populações isoladas espacialmente em fragmentos de habitat e unidas funcionalmente por fluxos biológicos, denomina-se metapopulação. A teoria de metapopulações e a teoria de biogeografia de ilhas oferecem alicerce teórico importante para que os processos biológicos (migração, (re)colonização, riscos de extinção, etc) e padrão espacial se relacionem (HANSKI, 1997). Um exemplo clássico de estrutura metapopulacional é relatado no estudo de HANSKI et al. (1995) sobre as borboletas da espécie *Melitaea cinxia*, que desapareceram na Finlândia nos anos de 1970, e voltaram a aparecer nos anos 90, na mesma região, nas ilhas de Aland e algumas ilhas ao redor. Observou-se a existência da fragmentação de habitats, de forma que coexistem habitats ocupados e não ocupados pela espécie, onde cada fragmento possui dinâmicas independentes, porém por serem conectados, algumas extinções podem ser recompensadas por recolonização.

Sabe-se que dinâmica de não-equilíbrio pode ocorrer para diferentes tipos de recursos, possibilitando uma alta biodiversidade. E que o crescimento de uma espécie é determinado pelo recurso que é mais limitante, conforme a Lei do Mínimo de Liebig, porém sabe-se que muitos recursos essenciais não seguem essa lei, mas mostram efeitos interativos (HUISMAN J.; WEISSING, 2002), tais recursos são chamados de Recursos *Interativamente* Essenciais. Nesse sentido, o nosso primeiro objetivo desse trabalho é estudar o comportamento apresentado pela diversidade de espécies, devido a abundância ou escassez de recursos, e como a distribuição espacial desses recursos afeta a biodiversidade do ecossistema.

Investigaremos este comportamento ao comparar dois tipos de recursos, os recursos perfeitamente essenciais e os recursos *interativamente* essenciais. Nosso segundo objetivo é estudar a persistência das espécies, através de simulações de um modelo metapopulacional em que os indivíduos sofrem a influência dos *trade-offs* entre sobrevivência e dispersão.

Dessa forma, iremos estudar dois modelos utilizando simulações computacionais com o objetivo de estudar os principais fatores que influenciam a diversidade e a persistência de espécies.

No Capítulo 2, apresentamos uma revisão da literatura, onde destacamos os principais temas que fundamentam nosso estudo sobre o primeiro modelo e mostramos alguns resultados que analisam o comportamento da diversidade de espécies influenciada por fatores como heterogeneidade e competição por recursos. No Capítulo 3, descrevemos em detalhe o modelo de competição por recursos *interativamente* essenciais, onde definimos a estrutura espacial, a heterogeneidade dos habitats e a competição das espécies por recursos limitantes. No Capítulo 4, apresentamos os padrões de diversidade observados quando o tipo, distribuição e/ou a quantidade de cada recurso no sistema é variada. Estes resultados foram obtidos para uma quantidade fixa de 10 recursos, onde a distribuição da quantidade de cada recurso varia de acordo com a heterogeneidade do habitat.

No Capítulo 5, apresentamos uma revisão da literatura, em que destaca-se os principais temas que norteiam o estudo do nosso segundo modelo, expomos sobre resultados com relação à dispersão das espécies e a influência de *trade-offs* na evolução da dispersão. No Capítulo 6, descrevemos em detalhe o modelo metapopulacional, com o objetivo de estudar como a tendência à dispersão muda em uma grande variedade de condições. No Capítulo 7, apresentamos os padrões de dispersão e sobrevivência observados. Em nossa abordagem trabalhamos com a existência de um *trade-off* entre sobrevivência e dispersão. Por fim, no Capítulo 8, apresentamos nossas conclusões.

2 Revisão de Literatura: Modelos de Competição por Recursos

As comunidades ecológicas são compostas por diferentes níveis de organização, os quais estão relacionados à escalas distintas de tempo e espaço. Logo as comunidades ecológicas são complexas e formadas pelas seguintes características: abundância e distribuição de espécies, estruturas de teias alimentares, padrões de produtividade, biomassa e pirâmides de energia (REVILLA, 2009). Compreender como as espécies estão organizadas e quais são as interações entre si e com seu habitat, é tão importante quanto conhecer a sua origem e os processos evolutivos.

No estudo da Ecologia de Populações, busca-se o entendimento sobre os processos responsáveis por determinar os padrões de distribuição e abundância, que irão auxiliar no conhecimento de como e por que as populações de uma determinada espécie se modificaram ao longo do tempo e do espaço. Discute-se, também, sobre a influência causada pelas interações na estrutura e funcionamento das comunidades, e quais os agentes que possibilitam à coexistência das espécies e definem a variabilidade na riqueza das espécies em diferentes habitats (PERONI NIVALDO; MEDINA, 2011).

Assim, torna-se viável realizar uma análise numérica dos organismos de uma espécie em relação à sua sobrevivência e capacidade de reprodução. Os indivíduos com maior sucesso reprodutivo deixarão mais descendentes, ou seja, aqueles que possuem suas características melhores adaptadas a uma situação específica, possibilitando a permanência de seus genes na população.

Para compreender a dinâmica de populações, o estudo de alguns fatores importantes é necessário, pois refletem no crescimento, sobrevivência e reprodução das espécies. Nesse trabalho temos como foco a investigação do papel desempenhado pela heterogeneidade do habitat e pela competição por recursos sobre a comunidade estudada.

2.1 Modelos de Competição

A competição entre as espécies surge, quando várias espécies coexistem em um mesmo espaço e na presença de recursos escassos. Os recursos são os componentes que os organismos consomem para sua sobrevivência, reprodução e crescimento, podendo

ser de natureza biótica ou abiótica. À medida que esses recursos são consumidos, sua disponibilidade diminui (BEGON M.; TOWNSEND, 2007). Além de matéria e energia, a definição de recursos também inclui o espaço disponível e o abrigo oferecido. (GROVER, 1997).

Conforme REVILLA (2009), a competição pode ser classificada de duas formas: quando as espécies competem indiretamente ao consumirem recursos que são essenciais para sua sobrevivência, por exemplo buscando nutrientes, luz ou outros organismos, chamada competição por recursos ou exploratória; e quando existe um embate direto entre os organismos como as lutas entre animais, envenenamento mútuo entre plantas (alelopatia), chamado de competição por interferência. Logo, o processo de competição é fundamental em todos os níveis de organização para modelar a estrutura e funcionamento dos sistemas ecológicos (GROVER, 1997).

No processo de competição a sobrevivência e a reprodução de indivíduos é alterada de maneira negativa pela presença de outros indivíduos. A competição pode ser caracterizada como: competição intraespecífica (ocorre entre indivíduos da mesma espécie) e competição interespecífica (ocorre entre indivíduos de espécies diferentes).

O modelo de competição interespecífica de Lotka-Volterra (TOWNSEND COLIN R.; BEGON, 2010; GONZÁLES, 2005), mostra os fatores que determinam o resultado de uma interação competitiva. Foi proposto inicialmente por LOTKA, A. J (1925) nos Estados Unidos, e após um ano por VOLTERRA (1926) na Itália. Abaixo seguem as equações que compõem o modelo logístico de competição de Lotka-Volterra:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{k_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{k_1} \right), \quad (2.1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{k_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{k_2} \right), \quad (2.2)$$

em que r_i a taxa intrínseca de crescimento da espécie i , N_i é o tamanho da população da espécie i , k_i é a capacidade de suporte da espécie i , se refere ao tamanho máximo da população da espécie i que um determinado ecossistema ou ambiente pode sustentar a longo prazo, sem causar danos significativos à saúde e funcionamento do ecossistema; os índices 1 e 2 fazem referência a espécie 1 e espécie 2. O termo de interação α_{12} é conhecido como coeficiente de competição. Com esta constante é possível medir o efeito competitivo per capita da espécie 2 sobre a espécie 1 (α_{12}) ou da espécie 1 sobre a espécie 2 (α_{21}), representando a competição interespecífica.

Estudiosos afirmam que essas equações não são suficientes para a compreensão do comportamento das populações das espécies com relação ao mecanismo de utilização dos recursos. Em [GROVER \(1997\)](#) descreve-se um modelo formal da dinâmica de consumo de recursos por equações diferenciais, representado por:

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = \mu(R) + \textit{outros termos} \quad (2.3)$$

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

A disponibilidade dos recursos para o consumo varia positivamente com a quantidade máxima de recursos disponíveis (ou suprimento S) em um habitat, e varia negativamente com a função de crescimento da população da espécie. Essa relação está representada na seguinte equação:

$$R = S - \mu(R), \quad (2.4)$$

E em termos de equação diferencial ([GROVER, 1997](#)),

$$\frac{dR}{dt} = -\mu(R)QN + \textit{outros termos} \quad (2.5)$$

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

Temos que a competição por recursos (essenciais ou substituíveis) é influenciada pela habilidade que a espécie possui no consumo de determinado recurso, o recurso para o qual o indivíduo possui maior desempenho irá caracterizá-lo. Serão as características fenotípicas das espécies que irão determinar o desempenho com relação ao recurso ([ROUGHGARDEN, 1976](#); [SLAKIN, 1980](#); [CASE, 1981](#); [DOEBELI, 1996](#)). Conforme a Lei do Mínimo de Liebig, o crescimento e reprodução de uma espécie será limitado pelo recurso disponível em menor quantidade ([GROVER, 1997](#); [TILMAN, 1977](#); [TILMAN, 1982](#); [HUISMAN J.; WEISSING, 2001](#); [HUISMAN J.; WEISSING, 1999](#)).

De acordo com o Princípio de Exclusão Competitiva, se duas espécies estão competindo por um mesmo recurso limitante, ao atingir o equilíbrio, uma delas será extinta

ou migrará para um outro ambiente (HARDIN, 1960; PHILLIPS, 1973; ARMSTRONG R. A.; MCGEHEE, 1980; GROVER, 1997; HUISMAN J.; WEISSING, 1999; BEGON M.; TOWNSEND, 2007). Entretanto, na natureza existem muitas espécies que coexistem em habitats onde os recursos são limitantes, é o caso de espécies de fitoplâncton, conhecido como o Paradoxo do Plâncton.

Ao considerar um ambiente homogêneo, HUISMAN J.; WEISSING (1999) desenvolveram uma explicação para o Paradoxo do Plâncton através de um modelo de competição por recursos baseado em equações diferenciais e que não considera estrutura espacial. Nos resultados foi observada uma dinâmica de não-equilíbrio que possibilita a coexistência de um grande número de espécies que competem por poucos recursos limitantes, como ilustrado na figura 1.

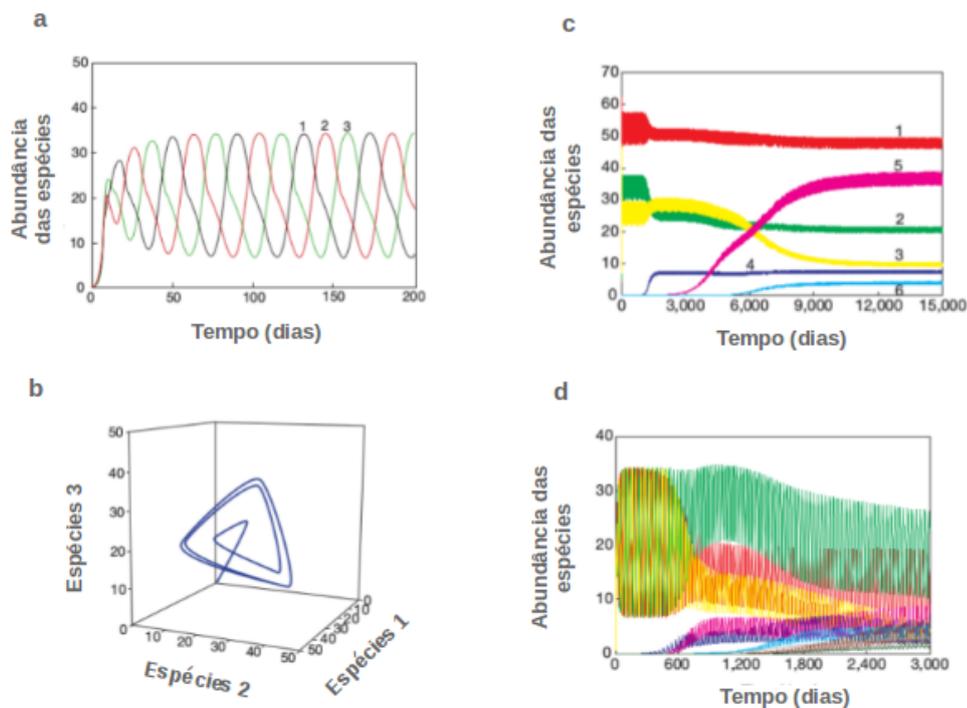


Figura 1 – (a) Variação temporal da abundância de três espécies competindo por três recursos. (b) Ciclo limite correspondente. (c) Oscilações de pequena amplitude com seis espécies competindo por três recursos. (d) Oscilações de grande amplitude com nove espécies competindo por três recursos. (Figura retirada e adaptada de (HUISMAN J.; WEISSING, 1999))

Na figura 1 (a), podemos observar a coexistência de três espécies competindo por três recursos, de forma que as oscilações na abundância das espécies em função do tempo permitem a suas coexistências; em (b) temos o ciclo limite correspondente a (a); em (c) três espécies são adicionadas a competição por três recursos, em instantes de tempo distintos, aqui podemos observar oscilações de pequena amplitude proporcionando a coexistência

de seis espécies competindo por três recursos; já em (d), ao serem adicionadas mais três espécies a competição, visualizamos oscilações de grande amplitude permitindo assim a coexistência de nove espécies competindo por três recursos.

Porém, sabe-se que muitos recursos essenciais não seguem a Lei do Mínimo de Liebig mas mostram efeitos interativos (HUISMAN J.; WEISSING, 2002), tais recursos são chamados de Recursos *Interativamente* Essenciais.

No espaço de recursos, a isóclina zero de uma determinada espécie i , representa todas as disponibilidades de recursos em que o tamanho populacional da espécie i permanece estacionário (HUISMAN J.; WEISSING, 2002). Na figura 2, podemos observar que, para os recursos *perfeitamente* essenciais, a isóclina zero possui um canto de ângulo reto, indicando uma mudança brusca na limitação de um recurso para outro. No caso dos recursos *interativamente* essenciais a isóclina zero possui um canto arredondado, indicando uma passagem suave na limitação de um recurso para outro.

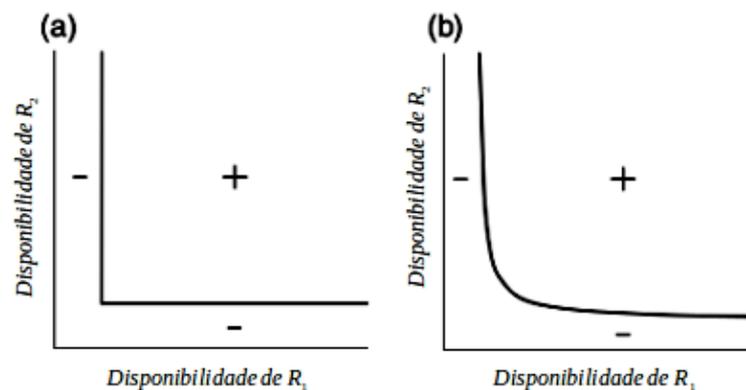


Figura 2 – Isóclinas zero para (a) recursos perfeitamente essenciais e (b) recursos *interativamente* essenciais. Acima e à direita da isóclina zero, o crescimento líquido é positivo. Abaixo e à esquerda da isóclina zero, o crescimento líquido é negativo. (Figura retirada e adaptada de (HUISMAN J.; WEISSING, 2002))

No nível fisiológico, a interação entre diferentes combinações de recursos pode ter efeitos significativos. Diversas combinações de recursos podem influenciar-se mutuamente, resultando em efeitos interativos que afetam o crescimento e o desenvolvimento de organismos. Como exemplo, podemos citar que a combinação entre o ferro e o nitrato possuem efeitos interativos no crescimento do fitoplâncton (PRICE NEIL M.; ANDERSEN, 1991; MALDONADO MARIA T.; PRICE, 1996).

Considerando estes efeitos interativos, HUISMAN J.; WEISSING (2002) investigaram se a competição por recursos *interativamente* essenciais poderiam gerar oscilações e caos também, pois tinham o conhecimento sobre as dinâmicas de não-equilíbrio serem

favoráveis a uma alta biodiversidade de inúmeras comunidades. Utilizaram um modelo de competição composto por equações diferenciais e que não considera estrutura espacial. A probabilidade de reprodução quando os indivíduos competem por recursos perfeitamente essenciais é calculada pela equação 2.6, enquanto que a equação 2.7 é utilizada quando as espécies competem por recursos *interativamente* essenciais.

$$\mu_i(R_1, \dots, R_k) = r_i \min \left(\frac{R_1}{K_{1i} + R_1}, \dots, \frac{R_k}{K_{ki} + R_k} \right), \quad (2.6)$$

$$\mu_i(R_1, \dots, R_k) = r_i \prod_{j=1}^k \left(\frac{R_j}{K_{ji} + R_j} \right). \quad (2.7)$$

onde r_i é a taxa máxima de crescimento específico da espécie i , R_j é a disponibilidade do recurso j , K_{ji} é a constante de meia saturação para o recurso j da espécie i .

Verificaram em seus resultados que a competição por recursos *interativamente* essenciais apresentam dinâmicas semelhantes, ou seja, a competição gera flutuações na abundância das espécies e possibilita a coexistência de muitas espécies em uma quantidade inferior de recursos. Esta coexistência fora do equilíbrio está ilustrada na figura 3, que apresenta o comportamento de sete espécies coexistindo na presença de três recursos *interativamente* essenciais. Dessa forma, os autores destacam em seus resultados que a dinâmica de não-equilíbrio não depende da Lei do Mínimo de Liebig. Mas possuem dependência na disponibilidade dos recursos e nas características de cada espécie em consumirem esses recursos, ou seja, sua aptidão.

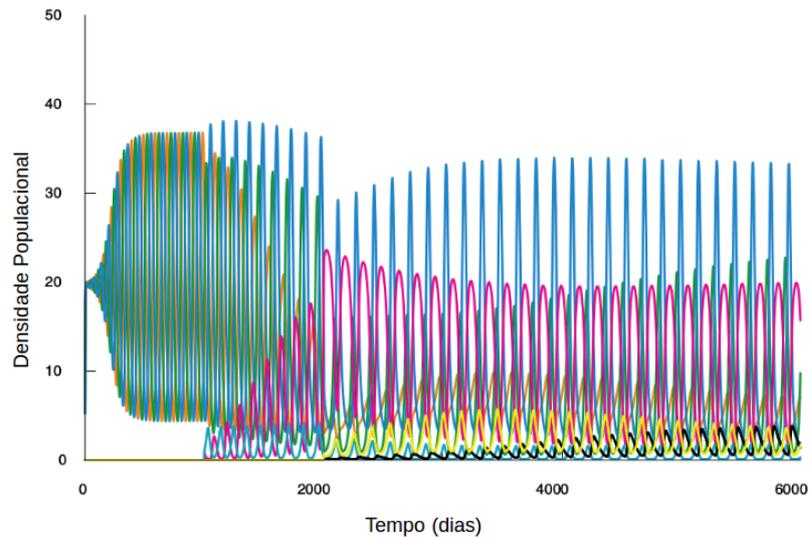


Figura 3 – Coexistência em não-equilíbrio de sete espécies competindo por três recursos *interativamente* essenciais. (Figura retirada e adaptada de (HUISMAN J.; WEISSING, 2002))

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

No trabalho de BURSON et al. (2018) foram realizados experimentos de competição de multiespécies com o intuito de entender como os nutrientes e a luz alteram a biodiversidade do fitoplâncton. Utilizou-se amostras de uma comunidade de fitoplâncton marinho inoculadas em quimiostatos de laboratório onde foram fornecidas diferentes quantidade de Nitrogênio (N), Fósforo (P) e luz, induzindo a limitação de um único recurso ou a co-limitação de ambos. Observou-se que diferentes limitações de recursos favorecem o domínio de diferentes espécies, e com relação as alterações nas quantidades de cada nutriente, estas causam mudanças na composição das espécies.

Diante de uma crescente aceitação de que a limitação do crescimento de consumidores herbívoros é ocasionada simultaneamente por mais de um nutriente, no trabalho de SPERFELD Erik; MARTINCREUZBURG (2012) foram investigados dois conceitos de limitação por recursos: a lei do mínimo de Liebig e a hipótese de limitação múltipla, a fim de descrever as respostas do crescimento de um herbívoro de água doce (*Daphnia magna*) em um sistema com dois nutrientes potencialmente limitantes, o colesterol e ácido

eicosapentaenóico (EPA). Para isso, foi projetado um experimento com o intuito de testar estes dois conceitos e classificar esses dois nutrientes em estritamente ou interativamente essencial, buscando entender onde o crescimento é limitado por ambos os nutrientes simultaneamente. SPERFELD Erik; MARTINCREUZBURG (2012) observaram em seus resultados que esses nutrientes essenciais apresentam interação e não seguem rigorosamente a regra mínima de Liebig, ou seja, a dinâmica populacional de herbívoros apresentou forte dependência do conceito aplicado de co-limitação.

Conforme os resultados obtidos nesse estudo, o crescimento do herbívoro *Daphnia magna* foi limitado simultaneamente por ambos os nutrientes potencialmente limitantes para uma certa faixa de disponibilidade. O conceito hipótese de limitação múltipla representou melhor a taxa de crescimento, visto que apresenta transições suaves entre as limitações dos nutrientes tornando a análise mais realística, permitindo a observação dos efeitos interativos entre esses recursos. Os autores destacam que, a lei do mínimo de Liebig apresenta desvantagem em seu comportamento, devido a mudança brusca na limitação dos recursos, consideram este comportamento simplificado para a descrição de crescimento co-limitado de espécies consumidoras. Assim, SPERFELD Erik; MARTINCREUZBURG (2012) concluem que os modelos que consideram diferentes tipos de co-limitações e potenciais efeitos interativos entre nutrientes limitantes, são necessários para prever de maneira precisa as mudanças demográficas e dinâmicas populacionais.

Além das investigações empíricas, estudos teóricos e computacionais também são realizados. É através do conhecimento adquirido nas análises experimentais, que são gerados os modelos matemáticos e computacionais para descrever os indivíduos, as espécies, suas interações, as competições, os recursos, a estrutura espacial, dentre outros fatores que compõem o ecossistema que se deseja estudar. Nesse sentido, dois trabalhos recentes foram publicados baseados em um sistema de equações diferenciais impulsivas, dentre as aplicações estão inclusas a purificação de água e a remediação de resíduos biológicos (HSU et al., 2018; MEADOWS TYLER; WOLKOWICZ, 2020). O crescimento de uma única população em dois recursos essenciais limitantes em um fermentador autocíclico foi modelado, através de um sistema de equações diferenciais impulsivas (HSU et al., 2018). Neste trabalho, a absorção dos nutrientes foi modelada utilizando a *lei do mínimo de Liebig* aplicada a recursos perfeitamente essenciais, onde o crescimento limita-se a concentração dos nutrientes que resulta na taxa de crescimento individual mais lenta. Em MEADOWS Tyler; WOLKOWICZ (2020) também se aplicou um sistema de equações diferenciais impulsivas para modelar o crescimento de um único microrganismo em um fermentador autocíclico, em que um número arbitrário de recursos são limitantes. Na modelagem de absorção de nutrientes utilizou-se uma classe geral de funções, incluindo recursos *interativamente* essenciais e recursos perfeitamente essenciais.

2.2 Diversidade e Heterogeneidade do habitat

Com o objetivo de compreender sobre a competição que existe entre as espécies, além de considerar a riqueza de espécies e o número de recursos disponíveis, muitas pesquisas teóricas, computacionais e experimentais, abrangem também o fator distribuição espacial dos recursos (TILMAN, 1994; CHESSON, 2000; JÚNIOR M. B. DE; FERREIRA, 2014). Logo, a heterogeneidade do habitat é um fator presente nos estudos da ecologia, visto que é uma maneira de fornecer mais nichos através da estrutura dos habitats e diversificação na distribuição de recursos no ambiente, de forma a proporcionar um aumento na diversidade com mais opções para espécies distintas (TEWS et al., 2004; STEVENS R. D.; TELLO, 2011; YANG et al., 2015). É possível perceber, que a heterogeneidade influencia no número de espécies no ambiente, de forma que a coexistência das espécies existe, principalmente quando apresentam aptidões físicas e metabólicas distintas (ANDERWALD P.; HALLER, 2016). Um mecanismo simples, incluindo heterogeneidade ambiental, foi descrito por KASSEN et al. (2000) para analisar padrões de diversidade utilizando culturas de laboratório da bactéria *Pseudomonas fluorescens*. Nesse trabalho foi observado o crescimento de culturas diversas em uma gama de concentrações de nutrientes, através de uma forte relação unimodal entre a diversidade e a produtividade em ambientes heterogêneos.

Um modelo computacional com estrutura espacial onde as espécies competem por recursos limitantes e possuem aptidões distintas para o consumo dos mesmos, foi utilizado para verificar padrões na diversidade de espécies. Um dos fatores analisados nesse modelo foi como o número de espécies depende da heterogeneidade espacial para o número fixo de recursos. Dentre os resultados observados destaca-se uma relação unimodal entre a diversidade de espécies e a heterogeneidade do habitat (JÚNIOR M. B. DE; FERREIRA, 2014), este mesmo resultado também foi observado nos trabalhos de YANG et al. (2015), MENDES et al. (2018). Observou-se que um pequeno número de espécies sobreviveu no habitat homogêneo, já para os habitats heterogêneos um número maior de espécies foram favorecidas. Acontece que o aumento da heterogeneidade do habitat, ocasiona uma diminuição nas áreas das sub-regiões. Assim, acarretando também uma diminuição no tamanho das populações e a extinção de espécies menos favorecidas na competição por recursos.

No modelo computacional com estrutura espacial estudado por JÚNIOR M. B. de; FERREIRA (2014), também foi realizada a análise de como o número de espécies varia com o número de recursos disponíveis, que apresentou também uma relação unimodal (Veja a figura 4).

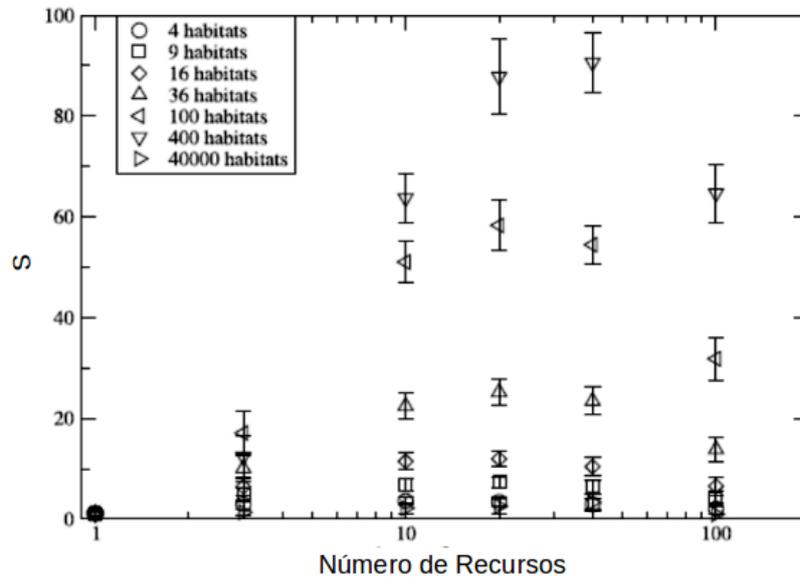


Figura 4 – Número de espécies em função do número de recursos para redes contendo 4, 9, 16, 36, 100, 400 e 40000 habitats. (Figura retirada e adaptada de (JÚNIOR M. B. DE; FERREIRA, 2014))

Na figura 4, percebe-se que ao disponibilizar apenas um recurso, a espécie com maior aptidão para o consumo desse recurso, leva as outras a extinção enquanto, aumentando o número de recursos vemos a coexistência de mais espécies. O número de espécies cresce, ao aumentar a heterogeneidade em conjunto com o aumento dos recursos. Para valores elevados de heterogeneidade o número de espécies decresce.

Com o objetivo de entender os efeitos causados na diversidade de comunidades ecológicas devido a heterogeneidade ambiental, ALLOUCHE O.; KALYUZHNY (2012) analisaram dados sobre pássaros na Catalunha, Espanha, com as seguintes informações: padrões de riqueza das espécies, abundância e taxas de extinção. Após a análise, constatou-se que a heterogeneidade ambiental resultou em uma distribuição unimodal da riqueza de espécies, devido à limitação da área disponível. Destaca-se para esse estudo que um aumento na taxa de extinção das espécies ocorreu para valores elevados de heterogeneidade ambiental (Veja a figura 5).

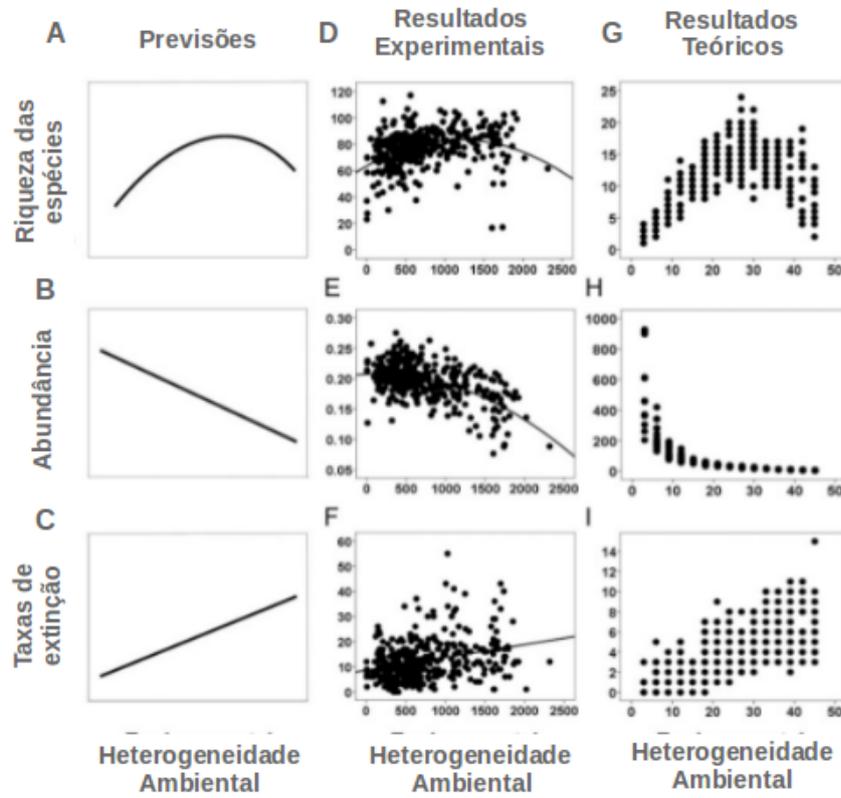


Figura 5 – Respostas previstas, observadas e simuladas de comunidades ecológicas à heterogeneidade ambiental. As respostas previstas (A-C) são baseadas no modelo gráfico do “tradeoff” heterogeneidade-área. As respostas empíricas (D-F) baseiam-se na análise da distribuição de aves reprodutoras na Catalunha com faixa de elevação como medida de heterogeneidade ambiental. As respostas simuladas (G-I) baseiam-se na análise de um modelo estocástico espacialmente implícito e dinâmico da comunidade. (Figura retirada e adaptada de (ALLOUCHE O.; KALYUZHNY, 2012))

2.3 Relação Espécie-Área

Nos estudos sobre biodiversidade e conservação de espécies, temos que a relação espécie-área é bastante utilizada, (SOUZA et al., 2018; MENDES et al., 2018; DAZA et al., 2020), possibilitando conhecer o comportamento da riqueza das espécies, quando o tamanho da área é alterado (aumento ou restrição); além de avaliar a extinção de espécies por causa de redução de área devido destruição de habitats, desastes ambientais ou mudanças climáticas (HE FANGLIANG; HUBBELL, 2011; STORCH D.; KEIL, 2012; KITZES J.; HARTE, 2014).

A relação espécie-área foi formalizada matematicamente em 1921 pelo químico sueco Olaf Arrhenius, e relaciona a riqueza das espécies S com a área A através de uma

lei de potência dada pela equação (NEY-NIFLE MURIEL; MANGEL, 2000; RICKLEFS, 2010),

$$S = cA^z, \quad (2.8)$$

onde c é o intercepto e z é uma constante que difere para áreas isoladas e contínuas, obtida pelo coeficiente angular da reta log-log linear. Esta relação é importante para compreender e descrever o comportamento das populações devido as variações no tamanho da área, além de ser bastante útil para prever extinções das espécies no mundo. Em que o tipo de espécie, o número de espécies, a escala da área, o fato se serem contínuas ou isolados, influenciam no modo como a relação espécie-área e o valor coeficiente z , serão obtidos (STORCH D.; KEIL, 2012; SCHEINER, 2003; OLIVEIRA et al., 2010; ZHAO J.-M.; ZHOU, 2018).

Nos estudos de KALLIMANIS et al. (2008), observou-se um forte correlação entre área disponível e heterogeneidade dos habitats para a riqueza das espécies de plantas de áreas gregas protegidas. A análise foi feita por uma base de dados, composta por 237 sítios, incluindo de 1 a 42 tipos de habitats diferentes contendo 5044 espécies, através do modelo matemático formulado (GLEASON, 1925),

$$S \sim S_0 A^{b+cH} \quad (2.9)$$

onde S representa o número de espécies, A representa a área e H a heterogeneidade dos habitats. Dentre os resultados obtidos, observou-se que a inclinação da curva espécie-área foi alterada pelo crescimento da diversidade dos habitats. O aumento do número de espécies encontradas, foi proporcional ao aumento conjunto da área e da heterogeneidade (KALLIMANIS et al., 2008).

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

3 Modelagem do Processo de Competição por Recursos

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

O modelo computacional utilizado consiste na representação do ecossistema por uma rede quadrada de lado $L = 512$, onde cada sítio pode ser habitado por apenas um indivíduo. A vizinhança é composta pelos quatro vizinhos mais próximos de um determinado sítio, aqueles que tem pelo menos um lado em comum com este sítio com condições de contorno periódicas. A figura 6 ilustra a vizinhança.

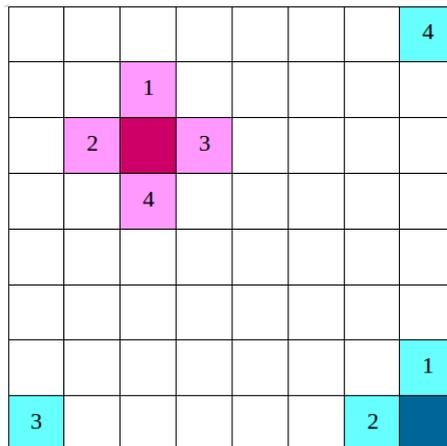


Figura 6 – Representação de uma rede de lado $L = 8$. Os vizinhos dos sítios em destaque, rosa e azul, estão numerados de 1 a 4.

No sítio i foram introduzidos 10 recursos, de forma que a quantidade de cada recurso é obtida por meio de uma distribuição uniforme no intervalo entre $[0, \dots, 1]$. A rede é caracterizada como homogênea, quando os recursos são distribuídos com a mesma quantidade para todos os sítios da rede. E caracterizada como heterogênea, quando os recursos são distribuídos em quantidades diferentes entre regiões diferentes. A figura 7 ilustra como pode ocorrer a distribuição dos recursos em uma rede de lado $L = 4$.

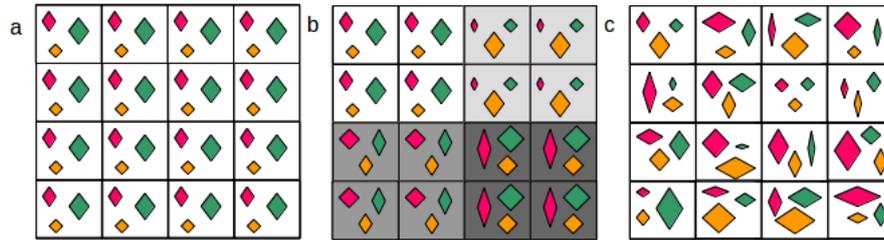


Figura 7 – Representação de uma rede de lado $L = 4$ dividida em h regiões com a mesma área. Cada sítio contém três recursos, que estão representados por losangos de cores diferentes. A área de cada losango está representando a quantidade do recurso. Na parte (a) a rede é homogênea, com $h = 1$. Em (b) a rede é heterogênea, contendo quatro sub regiões de áreas iguais, com $h = 4$. Na parte (c) a rede é totalmente heterogênea, com $h = 16$. (Figura retirada de (MENDES et al., 2018))

Após a distribuição dos recursos, todos os sítios serão colonizados, de forma aleatória 1.000 espécies são distribuídas na rede. Cada espécie possui uma constante de meia saturação associada a cada um dos 10 tipos de recursos disponibilizados na rede. É a constante de meia saturação que define a aptidão e o desempenho da espécie em consumir determinado recurso. Essas constantes são atribuídas de forma aleatória, através de uma distribuição normal de média 1 e variância 0,01 (JÚNIOR M. B. DE; FERREIRA, 2014).

A dinâmica funciona de acordo com as seguintes etapas:

1. Sorteia-se de um sítio aleatoriamente;
2. Verifica-se se o mesmo encontra-se habitado ou não;
3. Se o sítio não estiver habitado um novo sorteio é realizado;
4. Se o sítio estiver habitado, verifica-se se o indivíduo deste sítio sobrevive ou morre, com uma probabilidade de morte igual $m = 0,01$;
5. Se o indivíduo morre, realiza-se um novo sorteio;
6. Se o indivíduo sobrevive, verifica-se a existência de sítios vazios na vizinhança do sítio. Se não houver sítios vazios, retorna-se para o início da dinâmica sorteando novamente um sítio;
7. Na existência de vizinhos vazios, sorteia-se um vizinho entre os disponíveis, que poderá ser colonizado ou não, isto dependerá da probabilidade do indivíduo reproduzir. A probabilidade de reprodução é dada pelas seguintes funções,

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

$$f_{ki} = \prod_{j=1}^n \left(\frac{R_{ij}}{K_{kj} + R_{ij}} \right). \quad (3.2)$$

A equação 3.1 é utilizada para o cálculo da probabilidade de reprodução quando os indivíduos competem por recursos perfeitamente essenciais, enquanto que a equação 3.2 é utilizada quando a competição ocorre por recursos *iterativamente* essenciais. Onde R_{ij} é a disponibilidade do recurso j no sítio i em que o indivíduo se encontra, e K_{kj} é a constante de meia saturação da espécie k para o recurso j .

8. Em seguida, a espécie irá reproduzir e ocupar o sítio vizinho com sua prole, com probabilidade igual a f_{ki} ;
9. Retorna-se para o início da dinâmica com o sorteio aleatório de outro sítio, repetindo o ciclo. Um passo de tempo corresponde a repetir esse procedimento $N = L \times L$ vezes.

De acordo com a Lei do Mínimo de Liebig, ilustrado na equação 3.1, o recurso em menor quantidade possui efeito limitante sobre a competição, determinando a sobrevivência e reprodução das espécies envolvidas (GROVER, 1997; HUISMAN J.; WEISSING, 1999; TILMAN, 1977; TILMAN, 1982; HUISMAN J.; WEISSING, 2001). A taxa de crescimento das espécies é dada pela combinação das equações de Monod, estas são mostradas entre parênteses na equação 3.1 vista anteriormente, proposta inicialmente no estudo do crescimento de bactérias em substratos orgânicos, e determinada pelo recurso mais escasso de acordo com a função *min* (GROVER, 1997; TILMAN, 1977; LEGOVIĆ T.; CRUZADO, 1997).

Para obtenção dos resultados realizamos 50 simulações independentes para cada conjunto de parâmetros utilizado, com 1.000 espécies competindo por 10 recursos, em uma rede com lado $L = 512$. Para estudarmos como a variação na quantidade disponível para cada recurso afeta o número de espécies presentes no equilíbrio nós variamos essa quantidade em função da constante QR , ou seja, multiplicamos o valor obtido para cada recurso através da distribuição uniforme no intervalo $[0, \dots, 1]$ por QR . Atribuímos os seguintes valores para QR : 0.1, 1, 10 e 100. Aqui, a probabilidade de reprodução das espécies foi obtida pela equação 3.1, que indica a competição por recursos perfeitamente essenciais.

Considerando que a diversidade de espécies é dada pelo número médio de espécies em um determinado tempo e espaço, verificamos inicialmente como o número de espécies evolui no tempo para cada valor de heterogeneidade, onde variamos a quantidade de cada recurso em função da constante $QR = 0.1, 1, 10$ e 100 . A figura 8 ilustra a variação temporal do número de espécies, S , para as diferentes heterogeneidades e disponibilidades de recursos QR .

Nota-se que a quantidade de passos necessários para o sistema atingir o equilíbrio varia com h e com QR . Ao iniciar a competição por recursos podemos observar que nos primeiros passos de tempo o número de espécies sofre uma queda acentuada. Para os valores de heterogeneidades baixas e intermediárias, foram necessários 1×10^6 passos de tempo para o sistema alcançar o equilíbrio. Já para os valores de heterogeneidades altas, foram necessários 2×10^6 passos de tempo para o sistema atingir o equilíbrio.

Destacamos também três casos especiais para $h = 4096, 16384$ e 65536 , onde o sistema necessitou de um tempo maior igual 4×10^6 passos de tempo para chegar ao equilíbrio, isto ocorreu para valores baixos de $QR = 0.1$ e 1 . Observamos também, que o valor de heterogeneidade intermediária, $h = 1024$, e uma abundância de recursos alta, com $QR = 100$, contribuiu para uma diversidade de espécies menor, comparado aos outros valores de QR . Possivelmente o crescimento mais acelerado das espécies de acordo com a função *fitness*, que depende da disponibilidade dos recursos, e a área proporcionaram a limitação nesse crescimento, já que temos a rede encontra-se com um distribuição de recursos bem diversificada, logo as espécies que conseguem se desenvolver melhor irão ocupar o espaço com suas populações maiores e limitam o crescimento de outras que não foram boas competidores para os recursos disponíveis.

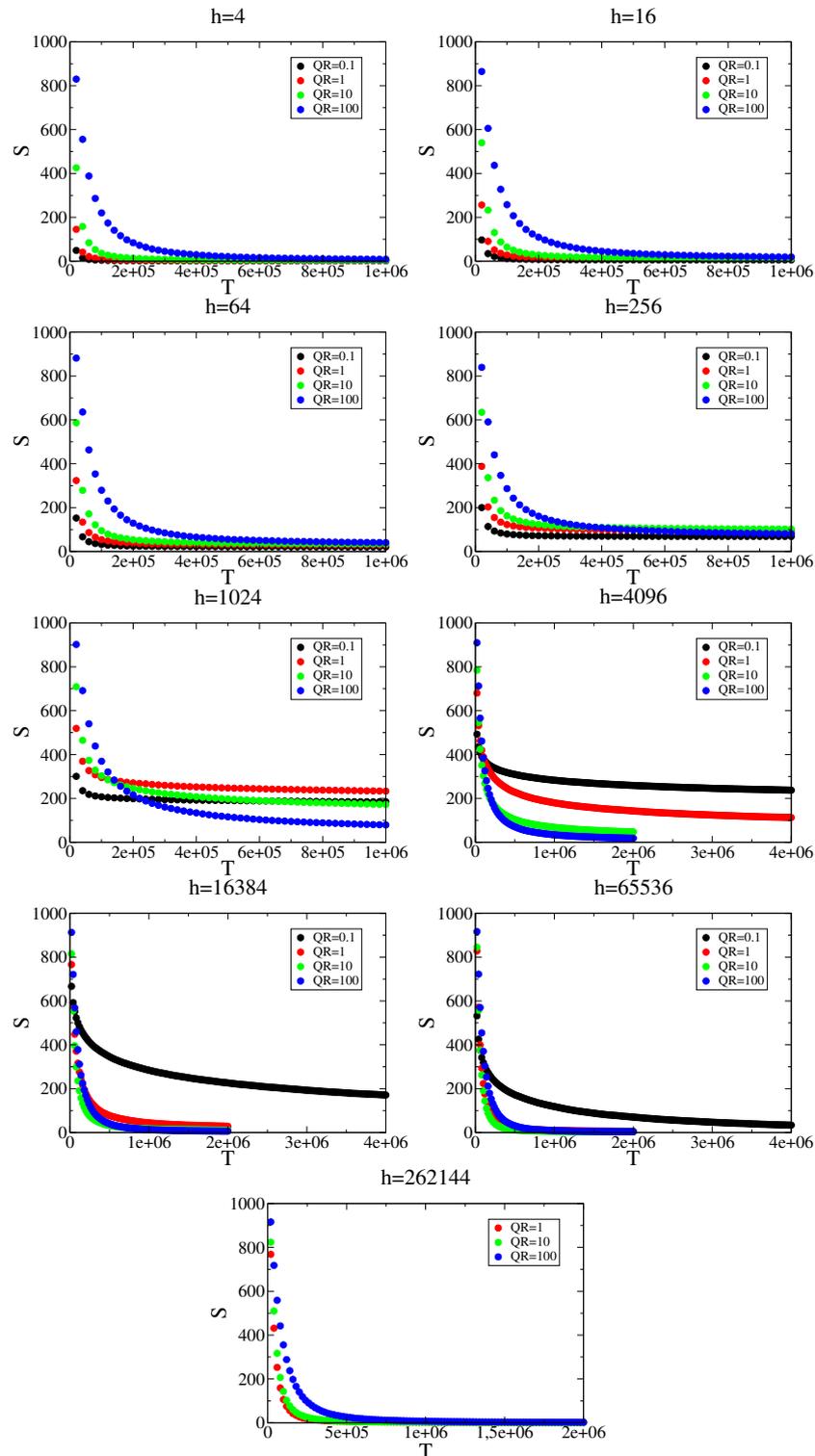


Figura 8 – Evolução do número de espécies no tempo para $h = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536$ e 262144 e $QR = 0.1, 1, 10$ e 100 .

A seguir, apresentamos o comportamento da diversidade de espécies como função da heterogeneidade do habitat para cada valor da constante QR , ilustrada na figura 9. A

diversidade de espécies, S , é obtida contando-se o número de espécies sobreviventes após o sistema entrar em equilíbrio.

Na Figura 9 visualizamos uma relação unimodal para todos os valores de QR . O número de espécies cresce inicialmente com a heterogeneidade do habitat devido ao surgimento de novos nichos onde espécies diferentes podem coexistir. À medida que a heterogeneidade aumenta, a área das sub-regiões diminui, resultando na diminuição dos tamanhos das populações. Para valores elevados de heterogeneidade a área se torna um fator limitante para o crescimento das espécies, pois as populações se tornam menores e mais suscetíveis à extinção. Com isso, observamos um decréscimo da diversidade para valores grandes de heterogeneidade.

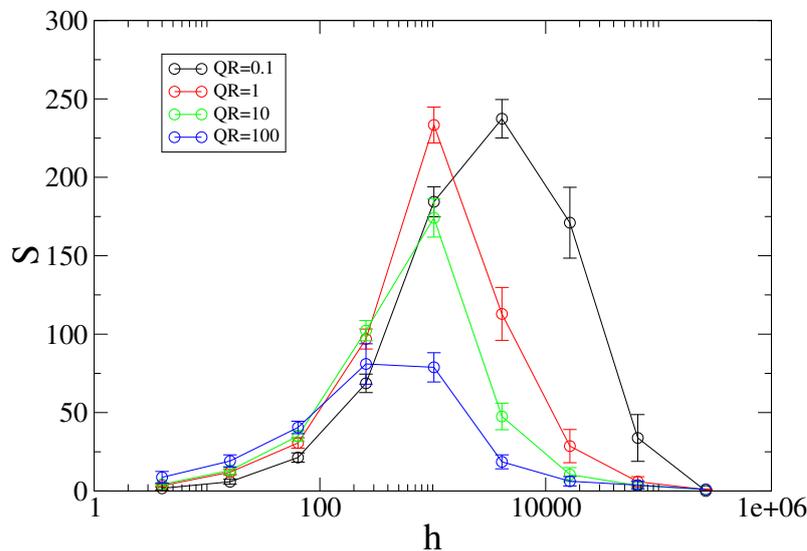


Figura 9 – Relação espécie-heterogeneidade variando a quantidade de cada recurso em função da constante QR .

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

Com isso, nota-se que, para o valor de $QR = 0.1$, a diversidade cresce até o valor de heterogeneidade $h = 4096$, ou seja, para uma quantidade pequena de recursos a taxa de

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

Posteriormente relacionamos o número de espécies em função da constante QR para cada valor de heterogeneidade ($h = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384$ e 65536) com o intuito de analisarmos como a diversidade das espécies se comporta com a variação da abundância dos recursos, em que utilizamos $QR = 0, 1, 1, 10$ e 100 . Na Figura 10 temos esta relação, onde nota-se três comportamentos diferentes para a diversidade:

- 1- Para a situação onde os valores de heterogeneidade são pequenos, com $h = 4, 16$ e 64 , observamos o crescimento do número de espécies com o aumento da quantidade de cada recurso. Para valores de h pequeno, o espaço disponível para as espécies reproduzirem é maior, favorecendo assim este crescimento e uma menor competição por abrigo;
- 2- Para $h = 256$ e 1024 , valores intermediários de heterogeneidade, observamos uma relação unimodal. Esta relação foi observada por JÚNIOR M. B. de; FERREIRA (2014), ao relacionar o número de espécies em função da variação do número de recursos. Em KASSEN et al. (2000) também se identificou uma relação unimodal entre a diversidade de bactérias e a produtividade em ambientes heterogêneos;
- 3- Para o caso onde os valores de heterogeneidade são grandes, com $h = 4096, 16384$ e 65536 , e a área é um fator limitante, observamos o decréscimo do número de espécies com o aumento da quantidade de cada recurso. O aumento da quantidade de cada recurso em um ambiente que possui a distribuição de recursos bem diversificada, devido os valores de h , favorece o crescimento de espécies generalistas, estas espécies tendem a invadir grande parte do espaço disponível e com isso as espécies com populações pequenas são extintas diminuindo a diversidade. Aqui, observamos que

a diversidade é maior quando $h = 4096$, comparado aos outros dois valores de heterogeneidade mencionados.

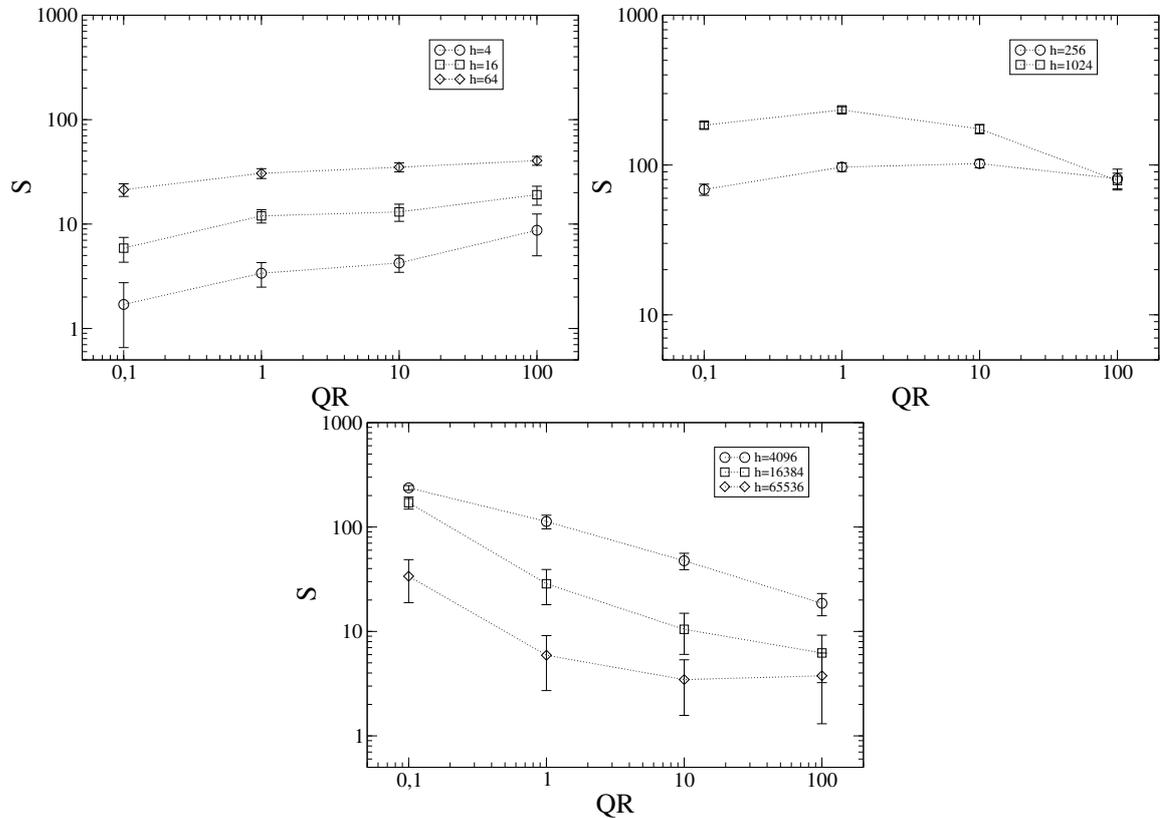


Figura 10 – Relação do número de espécies em função da abundância dos recursos com um número fixo de 10 recursos, para $h = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384$ e 65536 .

Neste capítulo, apresentamos o modelo de competição estudado e os resultados iniciais obtidos para uma competição por recursos essenciais, onde tivemos a oportunidade de entender como a diversidade de espécies, ou seja, o número de espécies, para um conjunto de parâmetros pré-estabelecidos, varia em função do tempo de simulação (t), da heterogeneidade do habitat (h) e da quantidade dos recursos (QR). Esses resultados iniciais, foram importantes para a escolha dos valores de h e QR , que utilizamos no capítulo seguinte, pois analisamos, por exemplo, quais os parâmetros seriam viáveis com relação a tempo de simulação, entre outros critérios de escolha que serão detalhados. Dessa forma, no Capítulo 4, serão apresentados os nossos resultados ao variar a quantidade e o tipo de recurso sobre a diversidade.

4 Efeito da variação da quantidade e do tipo de recurso sobre a diversidade

Neste capítulo analisamos como a variação do tipo de recurso interfere no número de espécies presentes no equilíbrio, para isso comparamos os resultados obtidos na competição de espécies por recursos essenciais com os resultados da competição de espécies por recursos *interativamente* essenciais. Novamente variamos a quantidade dos recursos em função da constante QR , atribuímos os seguintes valores para QR : 10 e 100. Estes valores foram escolhidos devido ao menor número de passos de tempo serem necessários para atingir o equilíbrio, visto que no capítulo anterior destacamos três casos especiais para os valores de heterogeneidades $h = 4096, 16384$ e 65536 , onde o sistema necessitou de um tempo maior igual 4×10^6 passos de tempo para chegar ao equilíbrio, isto ocorreu para valores baixos de $QR = 0.1$ e 1 , logo não seria viável trabalhar com esses valores (Veja no Capítulo 3, figura 8).

A distribuição dos recursos variou conforme o valor da heterogeneidade do habitat, em que foram utilizados os seguintes valores para h : 16, 256, 1024, 4096 e 65536. Aqui optamos por não utilizar os valores de $h = 4$ e $h = 64$, por serem heterogeneidades baixas e com o comportamento muito parecido com $h = 16$, que utilizamos. Por motivo semelhante não utilizamos $h = 16384$ pois seu comportamento se mostrou muito próximo ao valor de $h = 65536$. Como a diversidade é muito baixa para $h = 262144$, este valor também não foi utilizado. Realizamos 50 simulações independentes para cada conjunto de parâmetros utilizado.

4.1 Evolução temporal da diversidade

A evolução do número de espécies no tempo foi investigada para cada valor de heterogeneidade, onde variamos a quantidade de cada recurso em função da constante $QR = 10$ e 100 e do tipo de recurso. Na Figura 11 apresentamos nossos resultados para cada valor de heterogeneidade estudado. Podemos observar que a quantidade de passos necessários para o sistema atingir o equilíbrio varia com h e com QR . Para os valores de heterogeneidades baixas e intermediárias, foram necessários 1×10^6 passos de tempo para o sistema alcançar o equilíbrio. Já para os valores de heterogeneidades altas, foram necessários 2×10^6 passos de tempo para o sistema atingir o equilíbrio.

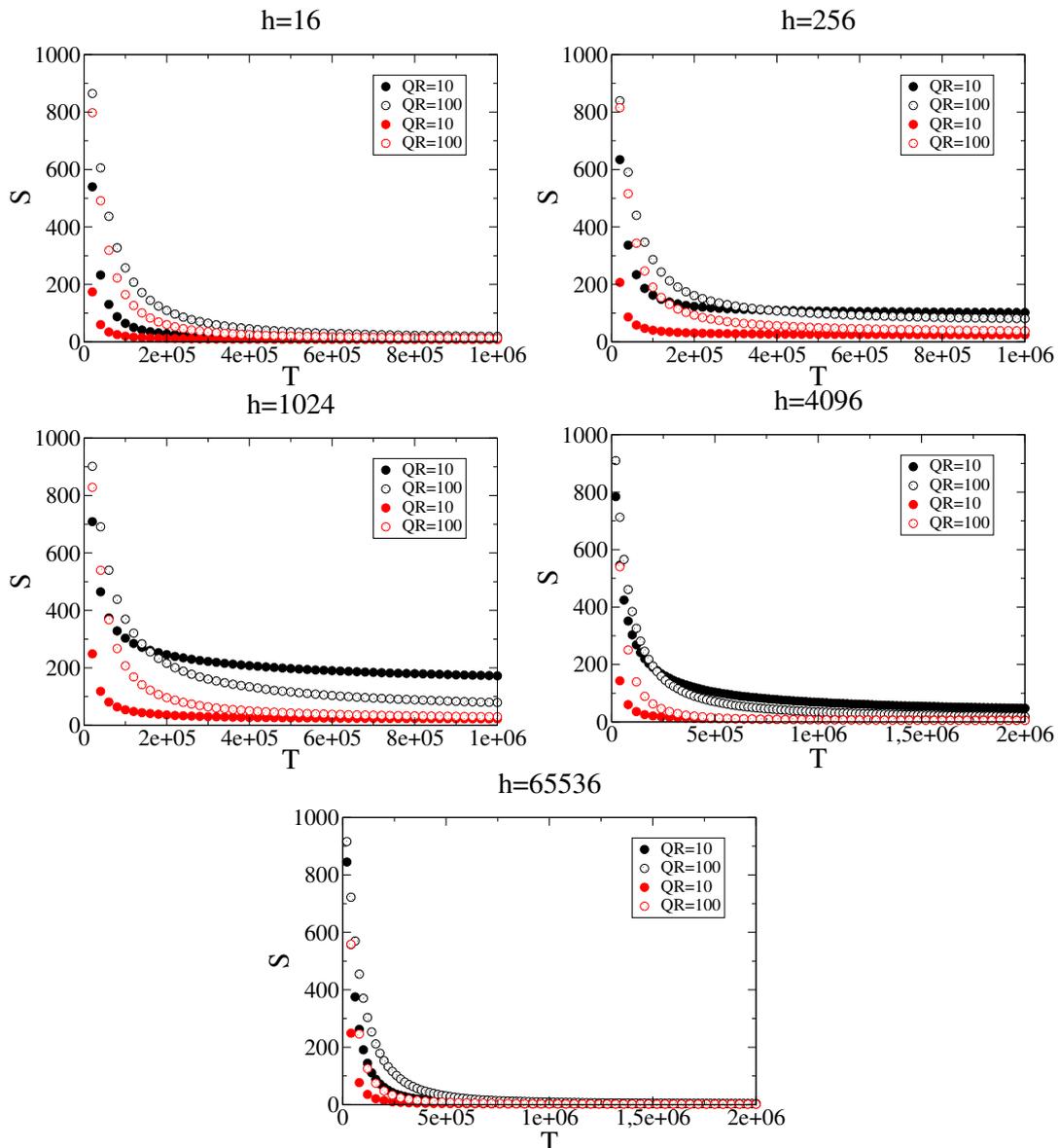


Figura 11 – Evolução do número de espécies no tempo para $h = 16, 256, 1024, 4096$ e 65536 e $QR = 10$ e 100 . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos *interativamente* essenciais.

Destacamos para os valores de heterogeneidade intermediários, $h = 256$ e 1024 , e heterogeneidade grande ($h = 4096$), que o comportamento da diversidade de espécies variou com relação a QR e o tipo de recurso analisado. Quando as espécies competem por recursos perfeitamente essenciais, observamos que para $QR = 10$ a diversidade é maior comparado a uma quantidade de recursos igual a $QR = 100$. Entretanto, ao competirem por recursos *interativamente* essenciais, o comportamento inverte, ou seja, um maior número de espécies é observado quando a quantidade de recursos é $QR = 100$. Esse comportamento é observado, pelo fato da probabilidade de reprodução, na competição por

recursos *interativamente* essenciais, ser calculada por uma função produtório das equações de Monod, de forma que uma maior abundância dos recursos, propicia uma maior taxa de reprodução das espécies. Em contrapartida, a probabilidade de reprodução das espécies, ao competirem por recursos essenciais, é definida pelo recurso mais escasso. Assim, além das funções de probabilidade de reprodução influenciarem nesse comportamento, essa inversão foi observado nos habitats em que temos os valores de heterogeneidade intermediária, como visto no capítulo anterior, são os valores de h , que propiciam uma maior diversidade, para uma quantidade de recursos igual a $QR = 10$ e $QR = 100$.

4.2 Relação entre diversidade e heterogeneidade do habitat ao comparar dois tipos de recursos

Construímos a relação entre a diversidade de espécies e o número de habitats para cada valor de QR , a qual proporciona a variação na quantidade de cada recurso disponível para a competição das espécies. Na Figura 12 podemos visualizar uma relação unimodal para os dois tipos de recursos estudados e todos os valores de QR .

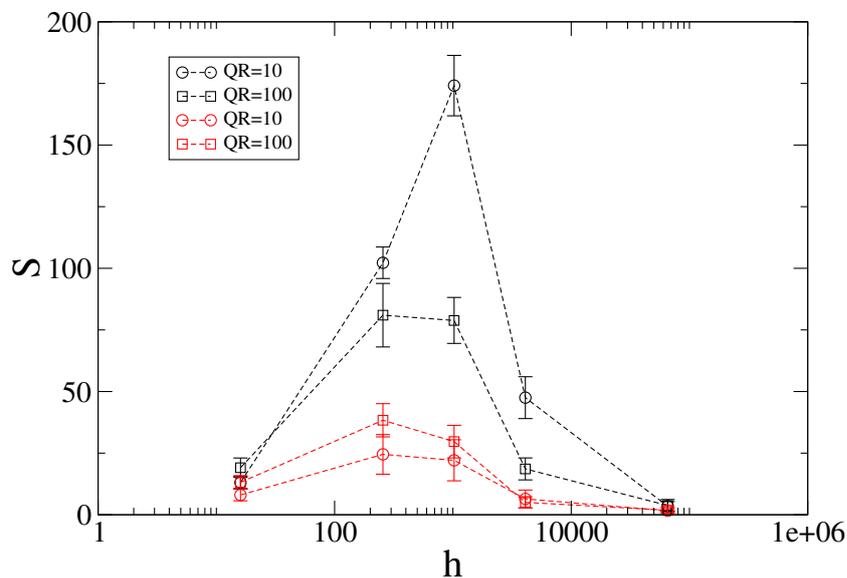


Figura 12 – Relação espécie-heterogeneidade variando a quantidade de cada recurso em função da constante QR . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos *interativamente* essenciais.

No primeiro caso em que utilizamos recursos essenciais, notamos que a diversidade é maior quando $QR = 10$, neste caso o pico de diversidade ocorre para um valor de heterogeneidade intermediário, $h = 1024$. Quando $QR = 100$, o pico de diversidade ocorre para um valor de heterogeneidade menor, com $h = 256$. Observamos que o valor de

h em que observa-se o pico de diversidade varia para cada valor de QR . Isto acontece devido a variação da taxa de crescimento das espécies. No segundo caso, analisamos a competição por recursos *iterativamente* essenciais em que a maior diversidade observada foi para o valor de $QR = 100$. Neste caso, o pico de diversidade ocorre para um valor de heterogeneidade intermediário menor, comparado aos recursos essenciais, com $h = 256$ e $QR = 10$ e 100 .

Podemos observar que a diversidade no primeiro caso é sempre maior do que no segundo caso, isto ocorre porque o *fitness* das espécies que competem por recursos *iterativamente* essenciais é dado por um produto dos termos de Monod (Equação 3.2), e por isso seu valor será sempre menor do que o *fitness* gerado pela função *min* (Equação 3.1), no qual as espécies competem por recursos essenciais.

4.3 Relação espécie-área ao comparar dois tipos de recursos

Temos que uma forma de analisar a diversidade em relação ao espaço, se dá através da elaboração da relação espécie-área. Para isso dividimos a rede de 262144 sítios em sub-regiões, de forma que as áreas das sub-regiões correspondem aos respectivos valores de A : 16, 64, 256, 1024, 4096 e 65536. Para o cálculo do número médio de espécies em relação a área A , consideramos a quantidade de espécies final obtida após 1×10^6 passos de tempo quando h : 16, 256 e 1024, e a quantidade de espécies final obtida após 2×10^6 passos de tempo quando h : 4096 e 65536, para cada uma das 50 simulações realizadas. Com isso contamos a quantidade de espécies para cada sub-região e calculamos a média. Ou seja, para obter o valor médio de espécies S para a área da sub-região igual a $A = 65536$, a rede deve ser dividida em quatro sub-regiões com mesma área. Como realizamos 50 simulações independentes, a média é obtida a partir de 200 medições.

Na Figura 13 temos a relação espécie-área na escala log-log construída para os valores de h : 16, 256, 1024, 4096 e 65536 e QR : 10 e 100. Vemos que a medida que a área aumenta, a diversidade cresce para todos os valores de h . Destacamos para o caso da competição por recursos *iterativamente* essenciais, com $h = 4096$, que o comportamento apresenta um pequena inversão no número de espécies, onde a diversidade se torna maior com $QR = 10$ comparado a $QR = 100$. No caso onde temos recursos essenciais este comportamento também é apresentado e ocorre para um valor de heterogeneidade menor, em $h = 1024$.

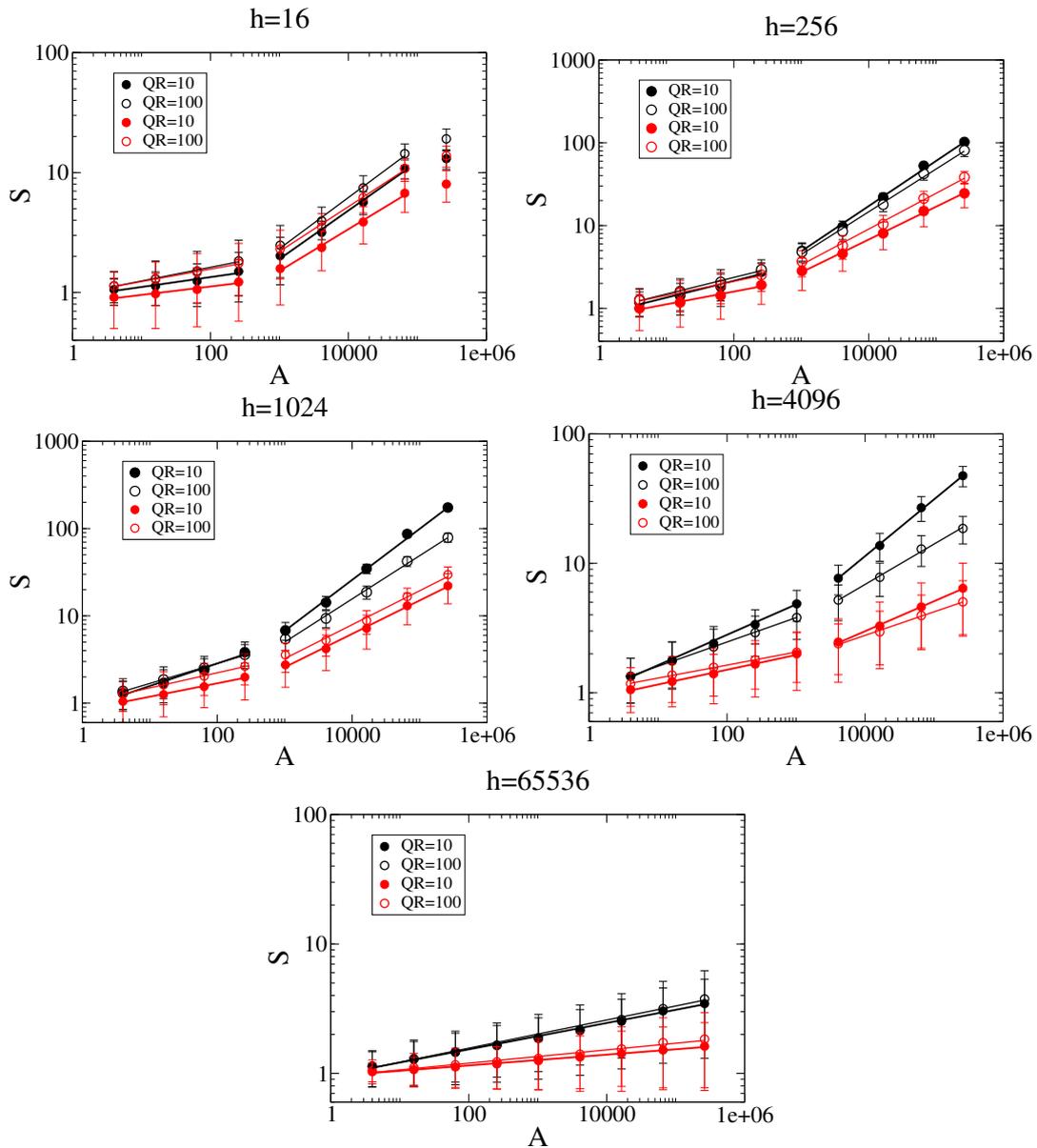


Figura 13 – Relação espécie-área. Aqui utilizamos $QR = 10$ e 100 e $h = 16, 256, 1024, 4096$ e 65536 . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha a competição das espécies por recursos *iterativamente* essenciais.

Na Figura 13 observamos dois regimes em lei de potência em que $S \sim A^z$ para áreas pequenas e áreas grandes. Observa-se também situações em que o comportamento se ajusta apenas a uma lei de potência para $h = 65536$, com $QR = 10$ e 100 . Os valores obtidos do expoente z para cada valor de heterogeneidade h são mostrados nas tabelas 1 e 2. Ao compararmos os valores do expoente z para os dois tipos de recursos analisados, observa-se que o valor de z foi sempre menor quando as espécies competem por recursos *iterativamente* essenciais, para o conjunto de parâmetros utilizados ($QR = 10$ e 100). Esse

Tabela 1 – Valores do expoente z para o regime de lei de potência obtido para áreas pequenas de redes heterogêneas, para h : 16, 256, 1024, 4096 e 65536. Com $QR = 10$ e 100, ao comparar Recursos Essenciais (colunas da esquerda) e Recursos *Interativamente* Essenciais (colunas da direita).

h	z Áreas pequenas			
	Recursos Essenciais		Recursos <i>Interativamente</i> Essenciais	
	$QR = 10$	$QR = 100$	$QR = 10$	$QR = 100$
16	0.08237 ± 0.01339	0.11358 ± 0.00713	0.07038 ± 0.0088	0.10449 ± 0.00606
256	0.20242 ± 0.02671	0.20071 ± 0.0131	0.15391 ± 0.01558	0.16987 ± 0.00793
1024	0.25811 ± 0.02357	0.2298 ± 0.00645	0.1538 ± 0.00779	0.17346 ± 0.00277
4096	0.23463 ± 0.00685	0.18776 ± 0.00213	0.11407 ± 0.0041	0.10025 ± 0.00182
65536	0.10183 ± 0.00256	0.10861 ± 0.00435	0.0416 ± 0.00117	0.05144 ± 0.00273

Tabela 2 – Valores do expoente z para o regime de lei de potência obtido para áreas grandes de redes heterogêneas, para h : 16, 256, 1024, 4096 e 65536. Com $QR = 10$ e 100, ao comparar Recursos Essenciais (colunas da esquerda) e Recursos *Interativamente* Essenciais (colunas da direita).

h	z Áreas grandes			
	Recursos Essenciais		Recursos <i>Interativamente</i> Essenciais	
	$QR = 10$	$QR = 100$	$QR = 10$	$QR = 100$
16	0.40443 ± 0.02267	0.42644 ± 0.02297	0.34885 ± 0.01703	0.37488 ± 0.01656
256	0.5592 ± 0.01547	0.51683 ± 0.02549	0.39685 ± 0.00962	0.43275 ± 0.0189
1024	0.59782 ± 0.01922	0.49468 ± 0.01801	0.38251 ± 0.01226	0.38872 ± 0.0195
4096	0.43316 ± 0.01043	0.31175 ± 0.01273	0.23143 ± 0.00612	0.18208 ± 0.00735
65536	0.10183 ± 0.00256	0.10861 ± 0.00435	0.0416 ± 0.00117	0.05144 ± 0.00273

comportamento é observado, pelo fato das espécies dependerem da mutuamente de mais um recurso para o seu crescimento, desenvolvimento e reprodução, assim essa dependência interativa em mais recursos, reduz o número de espécies, conseqüentemente os expoentes z obtidos são menores, ao compararmos com os da competição por recursos essenciais.

4.4 Distribuição da abundância ao comparar dois tipos de recursos

Por fim relacionamos o número de espécies que tem determinado tamanho populacional N , $n(N)$, em função do logaritmo natural desse tamanho $\ln(N)$. Na Figura 14, com heterogeneidade $h = 16$, observamos um número grande de espécies com tamanho populacional grande para os dois tipos de recursos estudados. Nota-se a presença de espécies de tamanhos intermediários e grandes para um quantidade de recursos 100 vezes maior ($QR = 100$). Observamos que a competição por recursos *interativamente* essenciais levou a populações com maior tamanho.

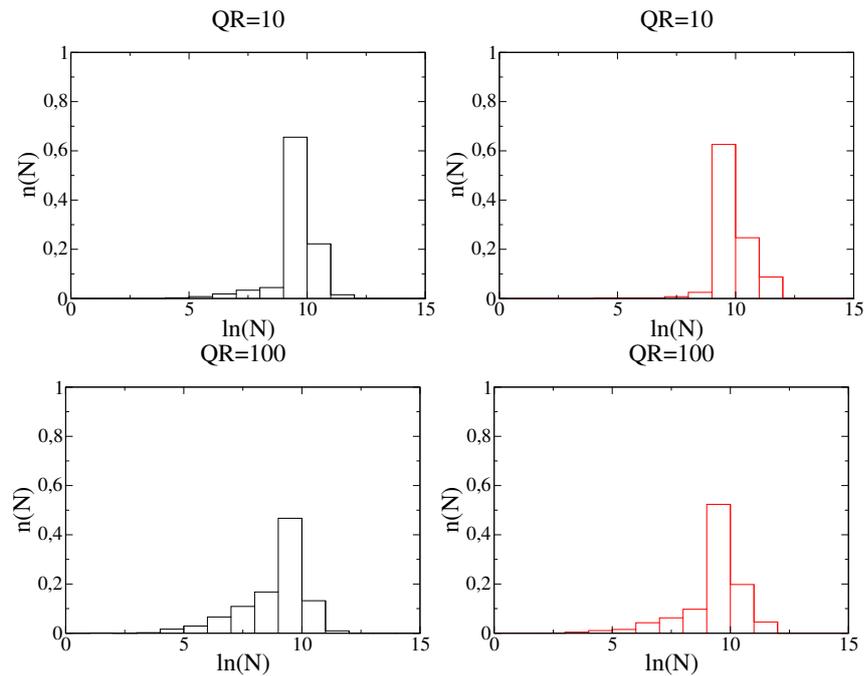


Figura 14 – Distribuição de abundância das espécies para $h = 16$ e $QR = 10$ e 100 . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos *iterativamente* essenciais.

Quando as espécies competem por recursos essenciais, com $h = 256$, vimos que populações com tamanhos intermediários prevalecem. Já na competição pelos recursos interativos houve um alargamento do gráfico para direita indicando a coexistência de populações intermediárias e grandes, com predominância de populações intermediárias (Figura 15).

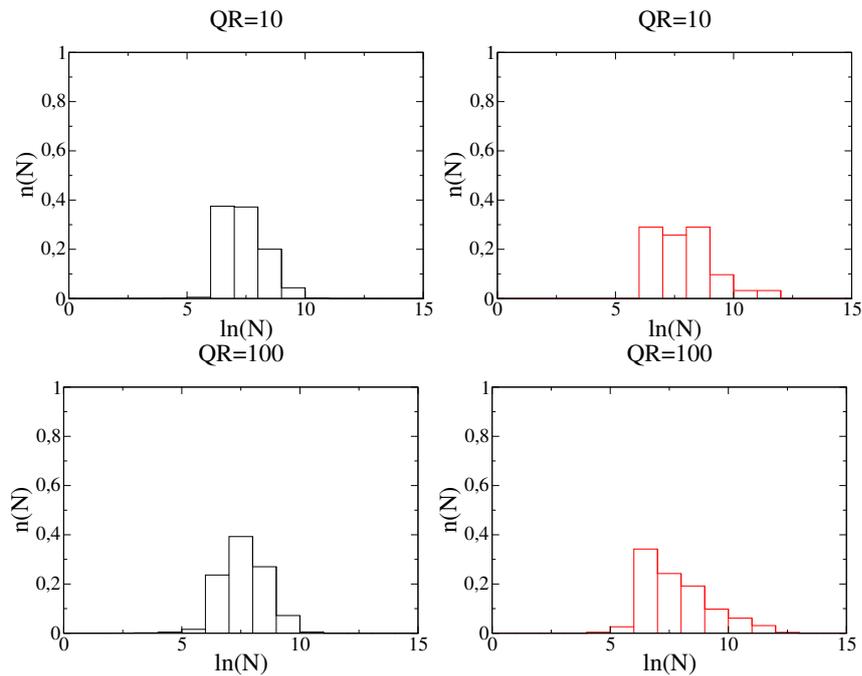


Figura 15 – Distribuição de abundância das espécies para $h = 256$ e $QR = 10$ e 100 . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos *iterativamente* essenciais.

Na Figura 16 observamos uma alargamento nos gráficos, mostrando assim a coexistência de espécies com tamanhos populacionais pequenos a grandes. A incidência de espécies com populações de tamanhos pequenos e intermediários ocorre para o caso da competição por recursos essenciais, já quando a competição é por recursos *iterativamente* essenciais observa-se também a presença de espécies com tamanhos populacionais grandes.

Destacamos para um valor de heterogeneidade maior, $h = 4096$ (Figura 17), para o caso de competição por recursos essenciais um número maior de espécies com populações de tamanho intermediário em $QR = 10$. Enquanto, que espécies com tamanhos populacionais grandes se manteve durante a competição por recursos *iterativamente* essenciais. Já para o valor de heterogeneidade grande, $h = 65536$ (Figura 18), observa-se um número acentuado de espécies com populações grandes para os dois tipos de recursos analisados.

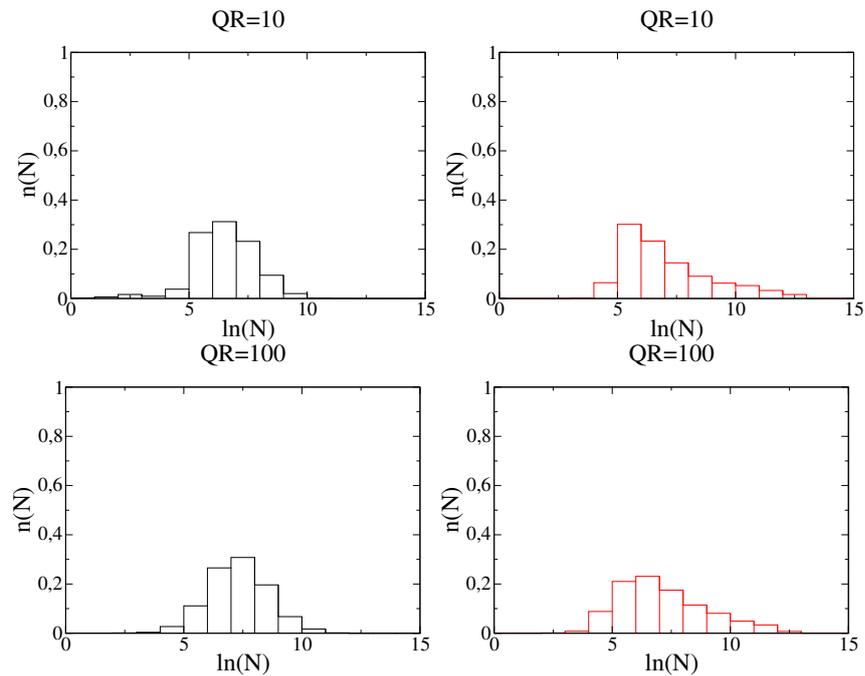


Figura 16 – Distribuição de abundância das espécies para $h = 1024$ e $QR = 10$ e 100 . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos *iterativamente* essenciais.

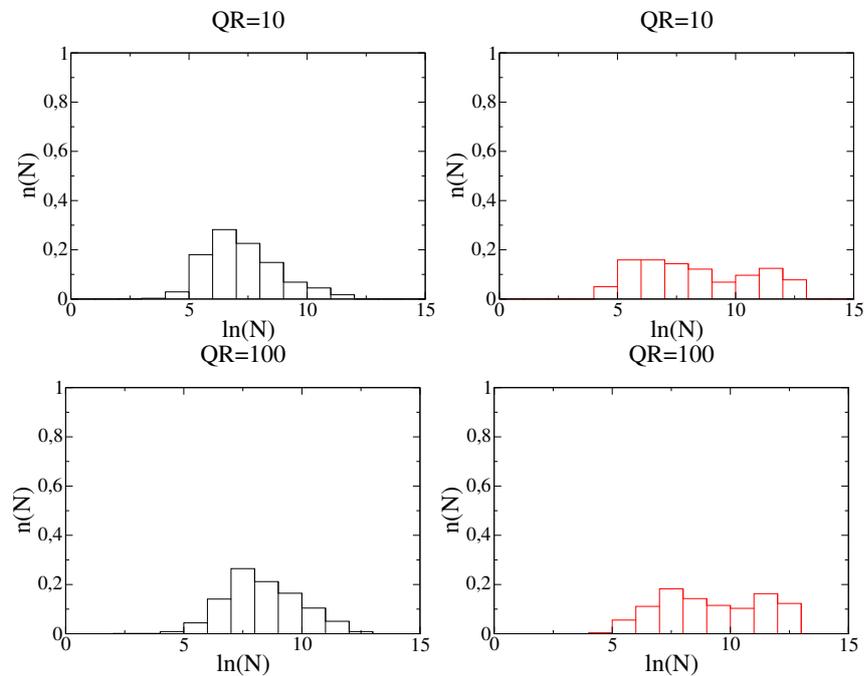


Figura 17 – Distribuição de abundância das espécies para $h = 4096$ e $QR = 10$ e 100 . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos *iterativamente* essenciais.

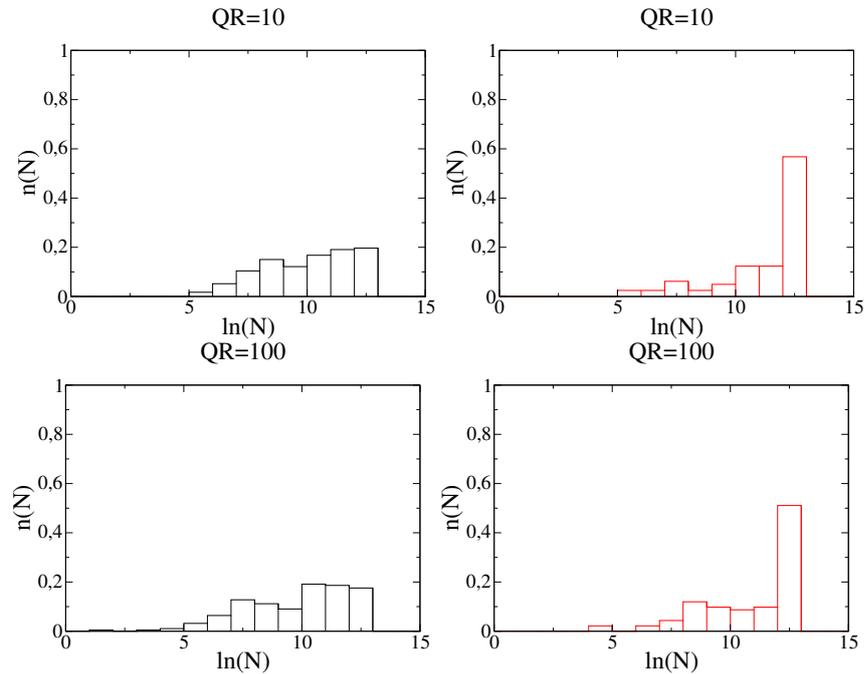


Figura 18 – Distribuição de abundância das espécies para $h = 65536$ e $QR = 10$ e 100 . Na cor preta ilustramos a competição das espécies por recursos essenciais, e na cor vermelha por recursos *iterativamente* essenciais.

Neste capítulo, após a análise dos aspectos importantes como: a relação entre a diversidade e heterogeneidade do habitat, a relação espécie e quantidade de recursos, a relação espécie-área e a distribuição de abundância, foi possível obter uma melhor compreensão sobre a dinâmica de populações.

Foi possível perceber que para a rede com uma distribuição de habitats mais diversificada ($h = 4096$) e a quantidade de cada recurso pequena ($QR = 10$), possibilita-se o crescimento e sobrevivência maior das espécies especialistas, que são aquelas que apresentam uma maior exigência com relação ao consumo dos recursos. Em contrapartida, o aumento da quantidade de cada recurso e da heterogeneidade ($h = 65536$), a tendência é que as espécies generalistas sobrevivam e ocupem a maior parte do espaço com suas populações reduzindo-se em número de espécies, pois as espécies generalistas possuem uma maior capacidade de dispersão, já que apresentam uma maior aptidão a variedade de recursos disponíveis.

Observamos que ao variar o tipo de recurso utilizado na competição, ocasionou variação nos picos de diversidade para valores de heterogeneidade diferentes, assim como contribuiu na variação dos tamanhos populacionais, ora as espécies especialistas com tamanhos populacionais pequenos e intermediários dominam na competição, ora as espécies generalistas com populações grandes que predominam.

Percebemos que a diversidade das espécies, quando competem por recursos interativos, é sempre menor comparada a diversidade das espécies que competem por recursos essenciais, pois mais restrições são impostas, de forma que a combinação entre recursos interativos, os quais são indispensáveis para determinada espécie crescer, se manter e reproduzir, possui dependência mútua. Aqui, podemos observar ao comparar a distribuição de abundância para os diferentes valores de heterogeneidade estudados, que as espécies ao competirem por recursos *interativamente* essenciais, apresentaram na maioria dos casos espécies com tamanho populacionais intermediários a grandes, ou seja, a permanência maior de espécies generalistas dominando o espaço disponível e assim justificando a redução da diversidade para este tipo de recurso. Enquanto, espécies com tamanhos pequenos a intermediários foram mais frequentes na competição por recursos essenciais. Logo, a presença das espécies especialistas se mostrou mais evidente e uma maior diversidade foi observada para este tipo de recurso.

5 Revisão de Literatura: Modelo Metapopulacional

Na natureza, os processos ecológicos e evolutivos observados são modelados por mecanismos, em que um deles é a dispersão. Conforme PERONI Nivaldo; MEDINA (2011) a dispersão pode ser definida como: o ato de se dispersar, ou seja, do movimento em si.

A forma como os indivíduos se distribuem ou se organizam no espaço em um dado momento está relacionada aos padrões de dispersão e de distribuição das espécies. Esses padrões podem ser classificados como: *aleatório* sem padrão de espaçamento previsível, exemplo das sementes das flores que espalham-se com o vento; *uniforme* quando espaçados igualmente, é o caso de plantas e animais que defendem seu território; e *agrupado* ou *agregado* quando aglomerados em grupos, acontece em casos de habitats desiguais onde apenas algumas áreas são favoráveis para os indivíduos viverem, os cardumes de peixes e as manadas de elefantes são alguns exemplos de animais que vivem em grupos.

5.1 Modelos de Paisagens Aleatórias

Os grafos são estruturas compostas por um par de conjuntos $G(V, A)$, onde V representa o conjunto de vértices (nós ou pontos) e A o conjunto de arestas (links ou linhas) que conectam dois vértices do conjunto V (ALBERT RÉKA; BARABÁSI, 2002). As paisagens aleatórias são frequentemente modeladas utilizando-se representações em que os habitats são representados por nós e a vizinhança entre dois nós é representada por arestas. Os modelos de redes como um grafo aleatório (ERDOS P.; RÉNYI, 1960) ou sem escala (BARABÁSI A. L.; ALBERT, 1999), configuram paisagens aleatórias. Essas paisagens são respectivamente ilustradas pelas figuras 19 e 20 (HINOJOSA, 2017).

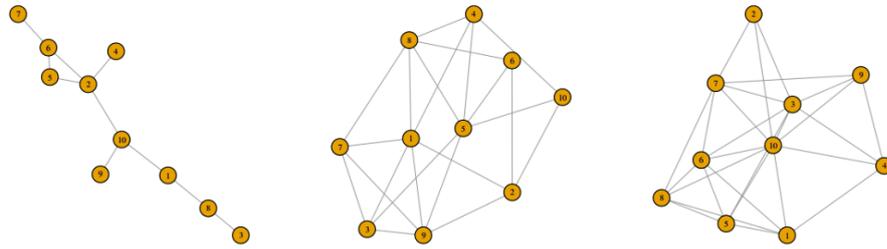


Figura 19 – Grafos no Modelo Erdos-Rényi com número de vértices igual a 10, e probabilidades de conexões 0.3, 0.5 e 0.7, respectivamente. (Figura retirada e adaptada de (HINOJOSA, 2017))

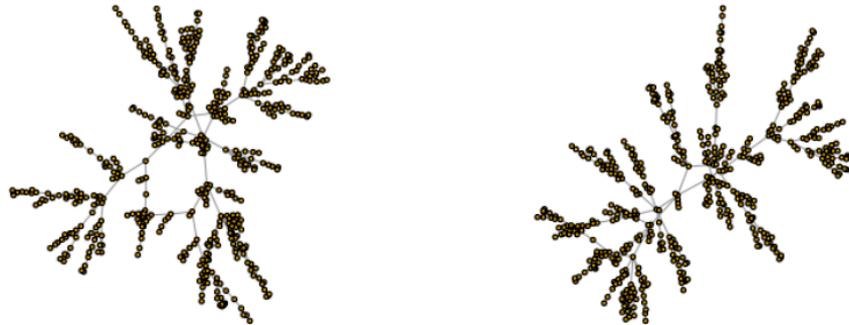


Figura 20 – Grafos no Modelo Barabási–Albert com número de vértices igual a 500, e potência de decaimento $\alpha = 0.1$ e $\alpha = 0.001$, respectivamente. (Figura retirada e adaptada de (HINOJOSA, 2017))

A Figura 19 mostra a modelagem de uma rede complexa em grafo aleatório considerada a forma mais simples que esta pode assumir, proposto por Erdos P.; Rényi (1960) (ALBERT RÉKA; BARABÁSI, 2002). O grafo aleatório, é construído a partir da definição de uma quantidade fixa de nós N , de forma que as arestas são adicionadas aleatoriamente conforme uma probabilidade p , que varia $0 < p < 1$ e não são direcionadas. A quantidade de arestas que cada nó terá denomina-se de grau do vértice e segue uma distribuição Poisson com um limite máximo N (METZ et al., 2007).

Inicialmente os grafos aleatórios possuem a quantidade N de nós desconectados, até que as conexões vão sendo adicionadas conforme o modelo até que o número de arestas k seja atingido. O grau do vértice é calculado conforme a equação (METZ et al., 2007),

$$\langle k \rangle = p(N - 1) \quad (5.1)$$

onde k indica o total de arestas conectadas a um determinado vértice, p é a probabilidade de conexão entre dois vértices e N indica o total de vértices da rede.

As redes estruturadas por grafos sem escala ou livre de escala (Figura 20), possuem a característica de conexão preferencial, em que a rede inicia com poucos vértices e a medida que novos vértices vão surgindo a preferência de conexão será com o vértice que possuir um maior grau de conexões na rede (BARABÁSI A. L.; ALBERT, 1999). Conforme (METZ et al., 2007) essa característica apresenta redes que possuem poucos vértices com conexões elevadas, chamados de *hubs*, e uma maior quantidade de vértices com baixas conexões. Essas redes podem ser vistas em vários sistemas, tais como: internet, redes de metabolismos e redes de citações de artigos científicos (NEWMAN et al., 2003). Sua construção e distribuição de graus segue uma Lei de Potência, onde estima-se o número fixo de nós N que irá compor a rede, mas sua construção inicia com um número menor de nós, que aumentará a medida que as conexões vão surgindo, de forma que o nó que possui mais conexões terá sempre maior chance de receber vizinhos, do que um nó que encontra-se mais isolado na rede. Podemos pensar nesse modelo, por exemplo, ao observamos os canais do YouTube, os canais que possuem um número maior de inscritos, compartilhamentos e um forte engajamento, tendem a receber cada vez mais inscritos e visualizações em um curto espaço de tempo, enquanto os canais iniciantes nas publicações, ainda não possuem uma alta demanda de procura, inscrições e visibilidade.

5.2 Metapopulações

A degradação do ambiente natural, decorrente da fragmentação e perda de habitats, tem causado modificações nas paisagens, apresentando cada vez mais fragmentos de habitat isolados. Como consequência, as populações biológicas têm se tornado mais afastadas umas das outras, o que as torna mais vulneráveis à extinção, conforme apontado por VIÉ J.C.; HILTON-TAYLOR (2009).

Ao longo das últimas décadas, tem sido cada vez mais frequente a utilização do modelo de metapopulação na análise dos organismos, devido à complexidade de sua estrutura e funcionamento, permitindo uma abordagem em diferentes níveis de organização. Esse modelo, que surgiu na década de 1970, tem recebido destaque crescente na literatura, como apontado por HANSKI I.; GAGGIOTTI (2004).

A metapopulação define-se como o conjunto de sub-populações isoladas espacialmente em fragmentos de habitat e unidas funcionalmente por fluxos biológicos, de forma que a posição dos indivíduos e das populações no espaço deve ser considerada.

A teoria de metapopulações e a teoria de biogeografia de ilhas oferecem alicerce teórico importante para que os processos biológicos e padrão espacial se relacionem. As possibilidades de migração, (re)colonização ou os riscos de extinção, por exemplo, são processos biológicos que podem ser determinados pela configuração espacial (tamanho dos *patches*, grau de conectividade ou de isolamento entre *patches*) (HANSKI, 1997).

A teoria de biogeografia de ilhas desenvolvida por MACARTHUR R.H; WILSON (1967) mostra que diversos fatores influenciam a distribuição e a riqueza dos habitats. Entre os principais fatores, a relação espécie-área é considerada a mais relevante e amplamente difundida para explicar esses padrões. Essa relação postula que a riqueza de espécies aumenta gradativamente à medida que a área do habitat aumenta (LOPES P, 2008). Esse padrão pode ser relativamente atribuído ao efeito do tamanho do habitat no tamanho das populações e no número de micro-habitats presentes nos ecossistemas (DODSON, 1992). Além disso, o isolamento espacial das comunidades é outro fator importante que exerce grande influência na dispersão de organismos entre diferentes comunidades, afetando a diversidade (GILLUNG, 2011).

Comparando a escala estudada pela teoria de biogeografia de ilhas que é voltada a explicações em amplas escalas (nacionais, continentais), temos que a teoria de metapopulações foca na dinâmica regional, visando a escala de paisagem.

Conforme a abordagem metapopulacional existem os seguintes pressupostos básicos: as populações estão dispostas em grupos de populações reprodutivas locais; e a migração entre as populações locais é influenciada pela dinâmica local, permitindo que as populações locais extintas sejam restabelecidas.

O modelo clássico de Levins (LEVINS, 1969) é apresentado como o primeiro modelo a ser discutido e que foi expandido ao longo dos anos, com o intuito de averiguar processos ecológicos tais como dispersão, competição, estabilidade, conservação, destruição de habitat e extinção (RUXTON GRAEME D.; GONZALEZ-ANDUJAR, 1997; PARVINEN, 1999; SILVA JACQUES AL; DE CASTRO, 2001; GARRETT KAREN A.; DIXON, 1997; TILMAN DAVID; KAREIVA, 1997; BUTTEL LINDA A.; DURRETT, 2002; NEUHAUSER, 2002; MAN ALIAS; LAW, 1995).

Esta forma simplificada de descrever a dinâmica de ocupação de *patches* de habitat, considera a existência de um grande número, onde todos estes *patches* possuem o mesmo tamanho e isolamento e estão unidos por migração, o tamanho da população local não é considerado, considera-se ocupação ou não de um *patch*. O modelo clássico de Levins é representado pela seguinte equação,

$$\frac{dP}{dt} = cP(1 - P) - eP \quad (5.2)$$

onde P indica a proporção de *patches* ocupados, t indica o tempo, c refere-se a probabilidade de colonização, e o risco de extinção é considerado constante e igual em todos os *patches*, representando pela constante e .

Ao atingir o equilíbrio numa determinada proporção de *patches*, P , $\frac{dP}{dt} = 0$, então:

$$P = 1 - \frac{e}{c} \quad (5.3)$$

A metapopulação se mantém se $\frac{e}{c} < 1$, ou $c > e$. Ou seja, a metapopulação tende a extinção a medida que o isolamento aumenta e/ou o tamanho médio dos *patches* diminui. É claramente possível observar alguns exemplos de metapopulações que foram submetidas à estudos seguindo a premissa desenvolvida por Levins, que incluem: *Hesperia comma* (HANSKI, 1994a), *Scoliantides orion* (HANSKI, 1994a), *Melitaea cinxia* (HANSKI, 1994b), *Melitaea diamina* (HANSKI, 1994b), *Ochotona princeps* (RAY C.; GILPIN, 1991).

Outros modelos surgiram como, por exemplo, o estudo de HANSKI (1982) que apresenta as seguintes condições: as subpopulações diferem em tamanho, nível de conectividade e eventos de extinção e colonizações, levando em consideração a heterogeneidade entre as subpopulações e suas respectivas interações. O modelo de Levins foi submetido a alterações e em sua nova versão, passou a considerar que a imigração se torna proporcional à fração de *patches* ocupados.

Uma condição de grande importância que contribui para o declínio da população pequena, é a baixa probabilidade de encontrar parceiros para reproduzir (HANSKI, 1983). Essas modificações estruturam uma nova equação:

$$\frac{dP}{dt} = \beta P(h - P) - \mu P(1 - rP) \quad (5.4)$$

que é uma versão contínua do modelo discreto estudado por (HANSKI I.; GYLLENBERG, 1996). Aqui, P indica a quantidade de *patches* ocupados, t indica o tempo, β indica o parâmetro de colonização, h representa os *patches* desocupados e μ indica a taxa de extinção por população.

Quando a densidade populacional é pequena essa situação conseqüentemente projeta um aumento na taxa de mortalidade ou declínio da taxa de natalidade, processo denominado de “efeito de resgate”. O parâmetro r calcula a força do efeito de resgate

variando entre 0 e 1. Para $r = 0$, não existe efeito de resgate sendo assim o modelo é reduzido ao modelo de Levins comum. Já para $r = 1$, existe um efeito de resgate máximo, ou seja, quando a ocupação torna-se completa ($P = 1$) e a taxa de extinção é zero.

Vale ressaltar que, o efeito resgate está relacionado a diminuição da taxa de extinção com o aumento da taxa de imigração (BROWN JAMES H.; KODRIC-BROWN, 1977), sua consequência reflete de duas maneiras: uma é que a imigração aumenta o tamanho das populações locais e a segunda, populações grandes normalmente são menos suscetíveis à extinção se comparado as de menor tamanho (HANSKI, 1994a; HANSKI, 1994b). Através do desenvolvimento de vários modelos de metapopulação, foi possível neste estudo observar uma variação na qualidade dos *patches* e no efeito resgate, pois esses modelos foram capazes de prever correlações positivas e negativas entre as frações dos *patches* adequados e dos *patches* vazios. Contudo essa correlação irá depender da força do efeito resgate e da distribuição dos *patches* adequados que podem desaparecer (GYLLENBERG MATS; HANSKI, 1997).

As metapopulações quando estudadas em ambientes com alterações constantes necessitam de observação quanto aos processos que promovem ou restringem suas capacidades adaptativas, pois por envolver reprodução, imigração e persistência, é possível inferir sobre alterações de cunho evolutivos e genéticos. Estudando a relação da conectividade com a persistência, MCMANUS et al. (2021) observou que a variância genética que representa o potencial evolutivo, interagiu com a dispersão fortemente, influenciando a persistência da população.

5.3 A relação entre a Dispersão e Evolução das Espécies

Nos estudos que buscam compreender a dinâmica evolutiva das espécies, as características que influenciam na história de vida são investigadas, dentre estas temos as características que restringem algumas das aptidões de uma espécie (STEARNS, 1989; OLIVEIRA V. M. DE; AMADO, 2018). Na natureza essas relações de restrições, denominadas *trade-offs*, expõem as necessidades que determinada espécie precisa para um melhor desempenho em seu habitat, nas suas interações e em situações de estresse. Se uma característica específica é atendida, esta condição provoca um menor desempenho em outra característica (STEPHENS P. R.; WIENS, 2007). Como exemplo, podemos observar a influência dos *trade-offs* no ciclo de vida das plantas. Na ilustração da Figura 21, ao atribuir recursos limitantes que auxiliam na reprodução das plantas, nota-se uma diminuição na sua aptidão da defesa e/ou crescimento (MORALES M.; MUNNÉ-BOSCH, 2016).

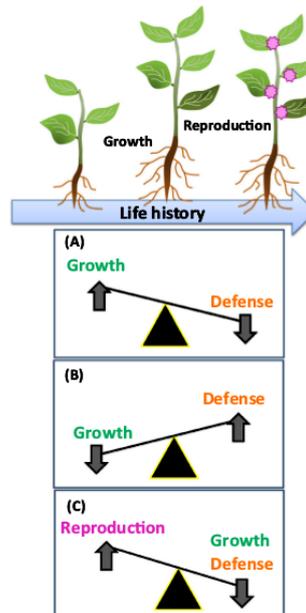


Figura 21 – *Trade-off* no ciclo de vida das plantas. Em (a) o crescimento é uma atividade que requer uma boa quantidade de recursos para se manter durante o processo, mas o aumento dos investimentos no crescimento pode comprometer as respostas de defesa a curto prazo. Em (b) um aumento na defesa, reduz 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 pode ser comprometido, se perturbações bióticas e/ou abióticas aparecerem durante a reprodução. (Figura retirada e adaptada de (MORALES M.; MUNNÉ-BOSCH, 2016))

Conforme KNEITEL J. M.; CHASE (2004) na natureza destaca-se uma variedade de *trade-offs*, que de acordo com o tipo de habitat e tamanho da escala, irão proporcionar a coexistência das espécies. A depender da escala estudada: comunidade local, comunidade regional (homogênea), e comunidade regional (heterogênea), pode-se destacar as seguintes características associadas a *trade-offs*, sendo os *trade-offs* de características em níveis organizacionais mais baixos incluídos em níveis mais altos. Aqui, para a escala de comunidade local, são observados *trade-offs* entre habilidade competitiva, tolerância a predadores, fatores abióticos e tolerância ao estresse; na escala de comunidade regional (homogênea), observa-se *trade-offs* entre habilidade competitiva, habilidade de colonização e à habilidade de um organismo em explorar diferentes habitats; e os *trade-offs* presentes na escala de comunidade regional (heterogênea), estão entre o grau de especialização de habitat, a diferenciação entre os *patches*, e a capacidade de colonização em *patches* heterogêneos.

A utilização de *trade-off* vem sendo implementada nos estudos de muitos modelos teóricos ou empíricos, como exemplo, a influência de *trade-off* nos processos de competição que permitem a coexistência de espécies (TILMAN, 1994). Nas análises com micro-organismos, o potencial do *trade-off* no desempenho do uso do recurso permite o esclarecimento de padrões da estrutura da comunidade microbiana, diversidade, dinâmica temporal e impactos biogeoquímicos (LITCHMAN E.; EDWARDS, 2015).

Os *trade-offs* também são levados em consideração em modelos para aquisição e utilização de diferentes recursos, que interferem em processos de especialização e aptidão das espécies (OSTMAN B.; LIN, 2014; OLIVEIRA V. M. DE; AMADO, 2018). Além disso, são usados para destacar as limitações dadas pelos *trade-offs* em características importantes de bactérias (FERENCI, 2016) ou para tolerância de algum fator abiótico que provoca estresse como a seca, temperatura ou pH (KNEITEL J. M.; CHASE, 2004; BESTELMEYER, 2000).

No modelo teórico abordado por SCHWENKE Robin A.; LAZZARO (2016), destaca-se que a defesa imunológica e a reprodução são processos que demandam muita energia, e têm sido observados como divergentes em uma variedade de insetos fêmeas. O aumento do esforço reprodutivo resulta em imunidade reduzida e, ao contrário, a infecção e a ativação do sistema imunológico reduzem a produção reprodutiva. Esse *trade-off* pode se manifestar tanto no nível fisiológico, dentro de um indivíduo, quanto no nível evolutivo, com distinções genéticas entre indivíduos em uma população. O autor propôs nesse trabalho um modelo no qual a sinalização endócrina e metabólica podem de maneira cooperativa mediar o *trade-off* entre reprodução e imunidade, através dos seguintes hormônios: hormônio juvenil, 20-hidroxiecdisona e da sinalização de insulina/fator de crescimento. Observou-se que as variações ambientais na disponibilidade de recursos ou pressão patogênica podem mudar a pressão seletiva entre reprodução e imunidade, e existem exemplos de indivíduos geneticamente distintos em uma população que favorecem um processo ou outro. Portanto, a aptidão evolutiva determinada pela reprodução e pelo desempenho imunológico, e a competição entre esses dois processos está sujeita a forte seleção natural.

É notável um *trade-off* amplamente comprovado entre sobrevivência e migração em macro e microorganismos, que surge devido ao alto custo energético para as espécies se deslocarem de um ambiente para outro (BODDY A.M., 2018; COLWELL M.A., 2019; SCHMIDT-WELLENBURG et al., 2008; FJERDINGSTAD E.J., 2007; NGAI M.J.M., 2005; CROWLEY P.H., 2002).

De acordo com DUPUTIÉ Anne; MASSOL (2013), o processo de dispersão funciona como uma forma adaptativa que evita a competição entre parentes, limitando ou diminuindo os riscos de endogamia, distribuindo estes riscos em ambientes acometidos por variações

espaciais e temporais. A dispersão depende de mudanças evolutivas, manifestando-se geralmente em nível gênico (SAASTAMOINEN et al., 2018).

A dispersão influencia as populações de diversas formas, uma delas diz respeito a interação com as estratégias de história de vida. Estudando dispersão eco-evolutivas, BONTE Seca; DAHIREL (2017), observaram que a aptidão atinge seu máximo conforme as estratégias de história de vida sejam intensas. O que é comumente definido durante a sobrevivência e a reprodução. Entretanto, qualquer população local desprovida de dispersão estará fadada à extinção. Ao demonstrar como a dispersão está interligada às estratégias de história de vida, foi possível inferir que o potencial de uma correlação genética consistente com outros atributos é fraca. Também afirmaram que a dispersão funciona de forma centralizada e independente, e com isso afeta as dinâmicas eco-evolutivas.

Um caso bem especial de habilidade de autofertilização em plantas, abordou uma relação entre evolução e dispersão, sendo possível observar duas situações interessantes que influenciaram a estratégia evolutiva da dispersão. A primeira situação foi referente aos custos de dispersão e outra a probabilidade de encontrar um *patch* com polinizadores. O modelo desenvolvido demonstrou que, a autofecundação influencia a paisagem e enfrenta um dilema relacionado à polinização. Essa polinização pode exigir custos letais para as plantas que dependem de polinização cruzada e não dispersam, em um segundo momento podem haver custos relacionados à endogamia. O modelo explica que, as plantas evitam o alto gasto energético ou evitam estes custos, adotando estratégias intermediárias, que tendem a ter mais sucesso em termos evolutivos. Vale salientar que, o tamanho das populações exerce efeito sobre a dispersão, pois quando a intensidade da competição entre parentes como pressão seletiva para a dispersão diminui à medida que a população aumenta seu tamanho, conseqüentemente, em populações maiores a tendência é que enfraqueça os processos endogâmicos (FRANK, 1986). No entanto, a natureza da seleção, seja estabilizadora ou disruptiva, depende significativamente da distribuição dos tamanhos populacionais, mesmo quando o “efeito médio” da competição entre parentes na evolução da dispersão se torne insignificante (CHEPTOU PIERRE-OLIVIER; MASSOL, 2009; MASSOL F.; CHEPTOU, 2011).

Nos estudos de Cenzer M.; M' Gonigle (2019) investigou-se como a dispersão evolui em paisagens contendo dois tipos de recursos, os quais diferem em suas autocorrelações espaciais. Para isso, um modelo de simulação baseado em uma rede bidimensional de *patches* conectados foi desenvolvido, onde os indivíduos são distribuídos. Cada *patch* poderia conter um ou dois recursos disponíveis, ou nenhum recurso. Os indivíduos que ocupam esses *patches* são haplóides e possuem duas características distintas: dispersão e especialização ecológica, esta é determinada por alelos que conferem adaptação específica aos recursos

presentes. A cada geração a dinâmica funcionava da seguinte maneira: inicialmente uma perturbação dos *patches*, seguida pela dispersão dos indivíduos, seleção natural com base nas características ecológicas e, por fim, crescimento populacional através da reprodução e regulação da densidade. A abundância de um recurso também foi alterada para as três análises, observou-se que a probabilidade de dispersão aumentou quando a abundância (ou fração) de recursos aumenta, assim como quando a autocorrelação espacial cresce. No caso das paisagens com autocorrelação alta e dois tipos de recursos, a probabilidade de dispersão foi um pouco menor comparada a paisagem com apenas um tipo de recurso.

Observaram também um aumento da probabilidade de dispersão ao comparar paisagens que possuem dois tipos de recursos com as paisagens que contêm apenas um recurso, onde a especialização foi considerada. Foi possível verificar uma seleção divergente nas estratégias de dispersão entre os especialistas, visto que quando a especialização era intensa a mortalidade também aumentava e impedia a persistência a longo prazo, esse comportamento foi observado nos *patches* que não continham o recurso para o qual as espécies estavam adaptadas. Já quando a especialização estava reduzida, a competição tornou-se um fator decisivo limitador da persistência, nos habitats que continham os recursos para o qual as espécies não eram especialistas.

Além dos fatores limitantes que conduzem o processo de dispersão e consequentemente suas características de persistência, um estudo pioneiro empírico considerou a influência da estrutura de paisagem na evolução da dispersão utilizando um modelo com base em indivíduos. Nesse estudo buscou-se entender como a estrutura espacial, de diferentes redes utilizando simulações computacionais, interferem nas estratégias de dispersão das espécies. Aqui, foi observado como a conectividade entre *patches* seria capaz de promover a evolução de estratégias de dispersão, reformulando o pensamento sobre dinâmicas ecológicas como a persistência de metapopulações. Ou seja, percebeu-se, que dependendo dos custos da dispersão, a estrutura da paisagem seleciona estratégias distintas (HENRIQUES-SILVA R.; BOIVIN, 2015).

Segundo [Henriques-Silva R.; Boivin \(2015\)](#) a dispersão ocorreu através de uma função logística flexível de abundância local, de forma que as diferentes estratégias de dispersão promovem vantagem de adaptação, em escala regional, à longo prazo. As diferentes estruturas espaciais adotadas e as distintas taxas de mortalidade por dispersão apresentaram efeitos significativos sobre a dinâmica evolutiva. Destaca-se que, a metapopulação para o caso em que as redes são regulares e aleatórias, apresentaram estratégias de dispersão semelhantes, enquanto que as redes exponenciais e sem escala eram ligeiramente diferentes e claramente diferentes das paisagens homogêneas. Já quando a taxa de mortalidade por dispersão foi igual a 50%, as estratégias de dispersão apresentadas para as quatro redes

foram muitos semelhantes.

Vale ressaltar o fato de que paisagens com vários recursos suportam a coexistência dentro de uma certa estabilidade, para diversas estratégias de dispersão, ainda assim estratégias de dispersão são encaradas como adaptações regionais (URBAN MARK C.; SKELLY, 2006), pois permitem vantagens a longo prazo em prol da reprodução dos indivíduos na rede, sem que haja quaisquer valores adaptativos no *patch* (HANSKI et al., 2004).

O processo de dispersão envolvendo plantas é amplamente estudado. Com um potencial muito eficiente as sementes podem ser dispersas para locais distantes e germinar em 10 ou até mesmo em 100 anos (PRIESTLEY, 1986; SHENMILLER et al., 1995; SALLON et al., 2008; YASHINA et al., 2020). Sendo assim, dimensões espaço/temporal da dispersão possuem relação com o fluxo gênico e a demografia, sendo este o principal foco no estudo de CHEN SiChong; GILADI (2020), ou seja, foi possível verificar em seus achados um *trade-off* significativo entre dispersão no espaço e a dispersão no tempo, o que implica no fornecimento de uma previsão teórica onde a dispersão espacial e a temporal caracterizam-se em estratégias alternativas para minimizar falhas durante o processo de reprodução, o que significa que a seleção de uma estratégia teria a capacidade de limitar a evolução da outra.

Devido aos seus custos próprios, a dispersão possui *trade-offs* com muitas características da história de vida. Os custos de dispersão que influenciam no resultado evolutivo, são as taxas de extinção locais, mortalidade e outras pressões seletivas, bem como na forma da relação de *trade-off* e sua força. No capítulo seguinte está descrito o segundo modelo computacional estudado nesta tese, construímos um modelo metapopulacional que segue uma dinâmica de extinção-colonização, em que os indivíduos sofrem a influência dos *trade-offs* entre sobrevivência e dispersão.

6 O Modelo Metapopulacional

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

Construímos um modelo metapopulacional que segue uma dinâmica de extinção-colonização, no qual o número discreto de *patches* é denotado por uma constante, M . A configuração da paisagem é aleatória, modelada como um grafo aleatório (ERDOS P.; RÉNYI, 1960) ou sem escala (BARABÁSI A. L.; ALBERT, 1999), sendo os *patches* representados por nós, e a representação da sua vizinhança é dada pelos links. As paisagens foram ilustradas no capítulo anterior pelas figuras 19 e 20 (HINOJOSA, 2017).

Em nosso modelo o número de conexões é obtido por uma distribuição de Poisson $P(k) = e^{-z} z^k / k!$, para os grafos aleatórios, com conectividade média definida por $z = 6$. Enquanto para paisagens sem escala a distribuição de conectividades segue uma lei de potência, $P(k) \sim k^{-\gamma}$ (BARABÁSI A. L.; ALBERT, 1999; ERDOS P.; RÉNYI, 1960; NEWMAN et al., 2003), com $\gamma \approx 3$.

A cada geração, os indivíduos podem migrar para *patches* vizinhos com uma determinada probabilidade, m . Os indivíduos são caracterizados pela sua taxa de crescimento, λ , que é a mesma para todos os indivíduos; pela probabilidade de dispersão, m ; e pela probabilidade de sobrevivência, ω . A probabilidade de dispersão e de sobrevivência são características que podem evoluir de acordo com a relação de *trade-off* imposta, $m \times \omega$, que será detalhada posteriormente.

Definimos a capacidade de suporte dos *patches*, pela constante K , que indica o número máximo de indivíduos que podem ocupar determinado habitat. O habitat por sua vez, será definido de acordo com o recurso que abriga, recurso A, recurso B, recurso C, assim por diante. Onde cada *patch* só poderá abrigar um tipo de recurso.

Os indivíduos são definidos por sua especialização ecológica, determinada no início da simulação, de forma que os indivíduos com alelo **a** são especialistas para o habitat tipo A, alelo **b** são especialistas para o habitat tipo B, e assim por diante. Dessa maneira, temos que o indivíduo j possui sua probabilidade de sobrevivência máxima, $\omega_{máx}$, quando encontra-se no *patch* i da sua especialização ecológica. Caso contrário, $\omega_{i,j}$ será reduzido por um fator $(1 - s)$, onde $0 \leq s \leq 1$ é o grau de especialização (CENZER M.; M' GONIGLE, 2019).

A dinâmica é iniciada escolhendo o primeiro habitat, verifica se cada indivíduo j que ocupa o *patch* i irá sobreviver com probabilidade $\omega_{i,j}$. No próximo passo, os indivíduos que sobreviverem se reproduzirão. O número de descendentes de um determinado indivíduo é obtido através de uma distribuição de Poisson com média μ (Equação 6.1) (HENRIQUES-SILVA R.; BOIVIN, 2015),

$$\mu = \lambda(1 + \alpha N_t)^{-\beta} \quad (6.1)$$

onde λ é a taxa de crescimento per capita, α fornece a qualidade do habitat calculada através da equação 6.2, N_t o número total de indivíduos no *patch*, ou seja, o tamanho da população local, e β define o tipo da competição, adotamos $\beta = 1$, correspondendo a uma competição de concurso/disputa (KUBISCH A.; POETHKE, 2011; POETHKE H.J.; HOVESTADT, 2002; TRAVIS J.M.; MUSTIN, 2009).

$$\alpha = \frac{\lambda^{\frac{1}{\beta}} - 1}{K} \quad (6.2)$$

Definiu-se que quando $\alpha > 0$, o valor mínimo de μ seja 1, se $N_t = K$. A dependência da Eq. 6.1 em N_t indica uma competição que depende da densidade dentro dos *patches* (HASSELL, 1975).

O modelo assume gerações sem sobreposição. A probabilidade de sobrevivência da prole é alterada na fase da reprodução pelo intervalo $[-\delta\omega, +\delta\omega]$, de forma que a prole não é uma cópia idêntica dos pais. As características relacionadas a probabilidade de sobrevivência, ω , e a probabilidade de dispersão, m , são introduzidas pela relação de *trade-off* dada pela equação que segue,

$$m_{i,j}^{\frac{1}{\sigma}} + \omega_{i,j}^{\frac{1}{\sigma}} = 1, \quad (6.3)$$

em que, σ define a força do *trade-off*. Sendo assim, a medida que a probabilidade de sobrevivência ω é variada, a migração m muda de imediato. Observe a Figura 22

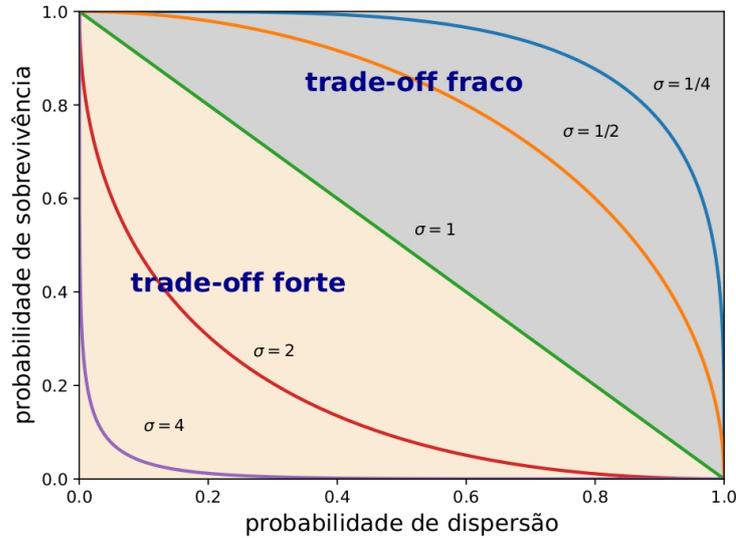


Figura 22 – *Trade-off* entre probabilidade de sobrevivência e probabilidade de dispersão. A restrição é descrita pela Eq. 6.3. A relação entre a probabilidade de sobrevivência, ω , e a probabilidade de dispersão, m , é mostrada para alguns valores de força do *trade-off* σ .

De acordo com Egas M.; Dieckmann (2004), temos:

$\sigma < 1$: Se estabelece uma relação côncava entre m e ω e o *trade-off* é considerado fraco;

$\sigma > 1$: Se estabelece uma relação convexa entre m e ω e o *trade-off* é considerado forte.

Estudos da teoria clássica, baseados no método gráfico de Levins (LEVINS, 1962; LEVINS, 1968), partindo do pressuposto de que dois traços são componentes de aptidão, a especialização é esperada em situações de *trade-offs* convexas ($\sigma > 1$), enquanto que as relações côncavas ($\sigma < 1$) possibilitam a presença das estratégias generalistas. É importante ressaltar que o processo de dispersão, conforme definido nesta abordagem, não é dependente da frequência.

O próximo passo da dinâmica é a emigração do indivíduo j saindo do *patch* original i com probabilidade, $m_{i,j}$. O *patch* de destino é escolhido entre os vizinhos conectados a i . Neste passo, tem-se a dependência da mortalidade, ou seja, o indivíduo j sobreviverá a migração de acordo com a Equação 6.4:

$$\phi_i = \frac{k_i^2}{\Lambda + k_i^2} \quad (6.4)$$

Temos que, ϕ_i indica a probabilidade de sobrevivência a migração, Λ é constante definida no início da simulação e indica a mortalidade por dispersão, k_i representa a

conectividade do *patch* i . Nota-se que quanto maior o valor da constante Λ , menor será a probabilidade de sobrevivência a migração, ϕ_i (HEINO M.; HANSKI, 2001). E quanto mais conexões o *patch* i tiver, maior será a probabilidade de sobrevivência a migração dos indivíduos localizados em i . Essas diferenças são observadas em paisagens heterogêneas.

Em nossa abordagem, os custos da dispersão foram divididos em duas partes (BONTE et al., 2012):

- 1º: Conforme definido na Eq. 6.3, representada por um *trade-off* entre $m \times \omega$. Esta responde aos custos energéticos da própria dispersão e surge como um declínio da probabilidade de sobrevivência;
- 2º: Conforme definido na Eq. 6.4, considera-se os riscos de predação e/ou tempo para localizar um habitat adequado (BONTE et al., 2012; ZOLLNER P.A.; LIMA, 2005).

O último passo, consiste no fato da paisagem estar sujeita a perturbações externas, a cada geração o *patch* experimenta uma perturbação com probabilidade e , de forma que a população local pode ser extinta, mas o *patch* continua habitável para uma possível recolonização (CENZER M.; M' GONIGLE, 2019; NURMI T.; PARVINEN, 2011). Essas perturbações possuem um papel central na evolução da dispersão (SMITH et al., 2016), de modo que a recolonização dos *patches* é possível através da migração de vizinhos.

7 Efeitos do *trade-off* entre sobrevivência e dispersão

Mostraremos nesta seção nossos resultados de simulação, com o objetivo de estudar como a tendência à dispersão muda em uma grande variedade de condições. Em nossa abordagem trabalhamos com a existência de uma restrição entre sobrevivência e dispersão, conforme descrito pela Equação 6.3. Dessa forma, é fundamental o entendimento de como o *trade-off* pode impactar a evolução da dispersão.

Inicialmente construímos a relação entre a média da probabilidade de dispersão em função da probabilidade de extinção dos *patches*, como também a média da probabilidade de sobrevivência em função da probabilidade de extinção dos *patches*. A população evolui por 100.000 gerações até atingir o equilíbrio, para que as medições sejam realizadas. As médias são calculadas sobre indivíduos em um determinado ponto no tempo após a metapopulação ter atingido o regime de equilíbrio. As médias também são obtidas sobre 50 configurações de paisagens distintas. Em todas as simulações, a variação $\delta\omega$ é fixada em $\delta\omega = 0,02$, mas os resultados não sofrem influência pela escolha de $\delta\omega$. Porém, se fizermos $\delta\omega \rightarrow 0$, resulta em um tempo maior para atingir o equilíbrio.

Atribuímos os seguintes valores para a força do *trade-off* entre sobrevivência e dispersão, $\sigma = 0,5$ e $\sigma = 2,0$, os quais proporcionam variar a intensidade da dependência imposta entre eles. Esses valores correspondem, respectivamente, a um *trade-off* fraco e um *trade-off* forte.

Na Figura 23, podemos visualizar que a probabilidade dispersão cresce com o aumento da probabilidade de extinção local independente da força do *trade-off*, e seu valor é maior para o caso em que a força do *trade-off* $\sigma = 0,5$, considerado fraco. Observamos também o comportamento oposto com relação à probabilidade de sobrevivência, onde o crescimento da probabilidade de extinção local, gera uma diminuição contínua na sobrevivência dos indivíduos. Esta é uma consequência direta da correlação negativa entre as duas grandezas, conforme ilustrado na Figura 22. Na Figura 23 os resultados são mostrados para duas topologias diferentes da paisagem: grafos aleatórios e redes sem escala. Não encontramos nenhuma diferença no resultado, apesar das redes sem escala apresentarem um padrão muito mais heterogêneo do que as redes formadas por grafos aleatórios.

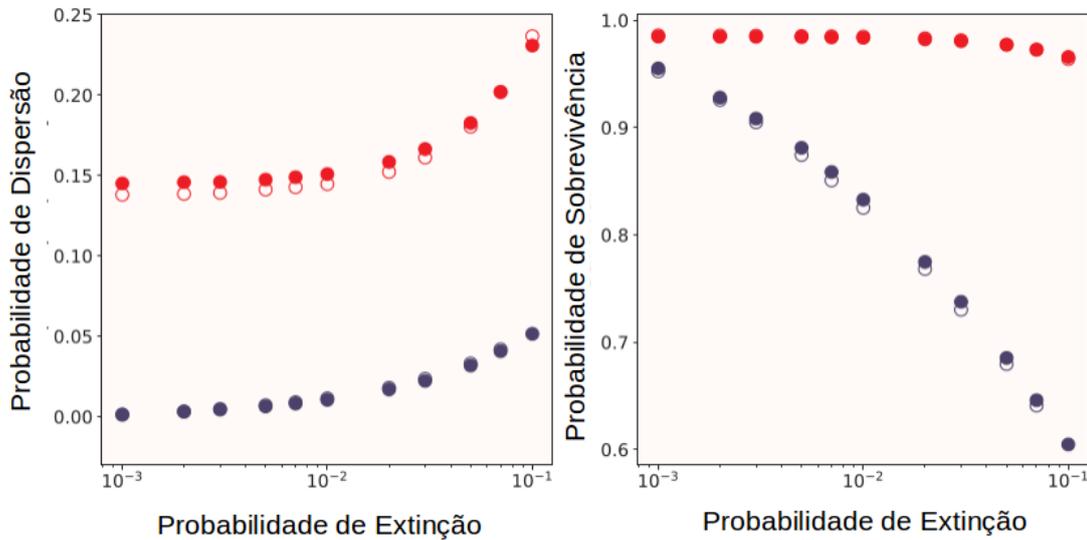


Figura 23 – Gráfico a esquerda: probabilidade de dispersão, m , versus probabilidade de extinção, e . Gráfico a direita: probabilidade de sobrevivência, ω , versus probabilidade de extinção, e . Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de *patches* $M = 1.000$, capacidade de suporte dos *patches* $K = 20$, taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, mortalidade por dispersão $\Lambda = 40$ e *trade-off*, $\sigma = 0,5$ (símbolos em vermelho) e $\sigma = 2,0$ (símbolos em azul). Círculos preenchidos denotam os resultados da simulação para a topologia de grafo aleatório, enquanto os círculos vazios indicam a topologia sem escala.

Observamos que para o *trade-off* côncavo, $\sigma = 0,5$, a estratégia resultante é aquela em que a probabilidade de dispersão permanece relativamente alta enquanto a probabilidade de sobrevivência está muito próxima de seu máximo. Por outro lado, quando o *trade-off* é convexo, $\sigma = 2,0$, a mobilidade torna-se muito baixa, apenas o necessário para evitar a extinção, enquanto a probabilidade de sobrevivência ainda é alta. No entanto, os indivíduos apresentam um suave aumento da sua mobilidade, com o aumento da probabilidade de extinção local, e . Consequentemente, como resultado do *trade-off* convexo, existe uma queda abrupta da probabilidade de sobrevivência, enquanto que para o *trade-off* côncavo, a probabilidade de sobrevivência permanece relativamente alta.

Em seguida, continuamos investigando o comportamento das médias das probabilidades de dispersão e sobrevivência com relação a probabilidade de extinção dos *patches*, abrangendo nossa análise com relação a dependência dessas quantidades, com o número de *patches* M e a sua respectiva capacidade de suporte K (Figura 24).

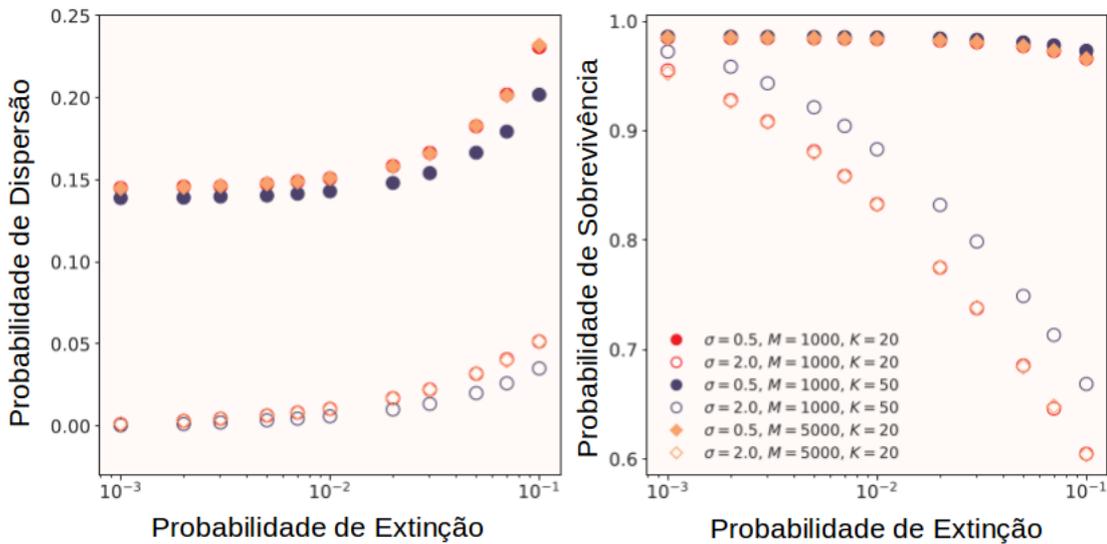


Figura 24 – Dependência do número de *patches* M e capacidade de suporte K . Gráfico a esquerda: probabilidade de dispersão, m , *versus* probabilidade de extinção, e . Gráfico a direita: probabilidade de sobrevivência, ω , *versus* probabilidade de extinção, e . Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, mortalidade por dispersão $\Lambda = 40$. Os valores restantes dos parâmetros são indicados nas legendas dos gráficos. A paisagem considerada é de topologia grafos aleatórios.

De acordo com a Figura 24, podemos observar que o comportamento é semelhante ao da Figura 23, mesmo quando variamos o número de *patches* M e a capacidade de suporte K . O aumento na capacidade de suporte ($K = 50$), levou à diminuição da mobilidade para *trade-off* fraco ($\sigma = 0,5$), enquanto que a sobrevivência sofreu um pequeno aumento. Para o caso de *trade-off* convexo, com $\sigma = 2,0$, o aumento na capacidade de suporte ($K = 50$), levou ao aumento da probabilidade de sobrevivência, já a mobilidade foi um pouco menor. A dependência semelhante das probabilidades de dispersão na capacidade de suporte foi mostrada em [TRAVIS Justin MJ; DYTHAM \(1998\)](#).

Posteriormente verificamos o comportamento da média da probabilidade de dispersão e de sobrevivência com relação a variação do parâmetro mortalidade por dispersão, Λ . Vimos que o comportamento dessas quantidades em relação à mortalidade por dispersão Λ depende da intensidade da força de *trade-off*. Enquanto em *trade-offs* fracos, valores maiores de mortalidade por dispersão levam a valores menores da probabilidade de dispersão, assim como possibilitou valores maiores da probabilidade de sobrevivência, o oposto é observado em *trade-offs* fortes, onde um aumento na mortalidade resulta em um aumento na probabilidade de dispersão e uma diminuição na probabilidade de sobrevivência. Novamente as paisagens com diferentes topologias, grafos aleatórios ou sem

escala, não influenciaram nos resultados, ou seja, apresentaram comportamento semelhante (Veja a Figura 25).

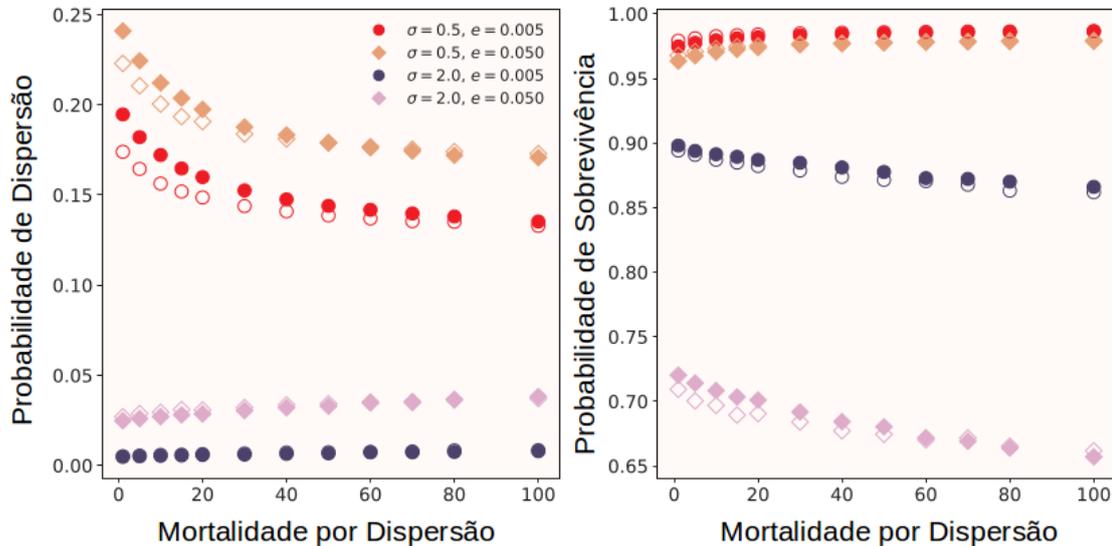


Figura 25 – Gráfico a esquerda: probabilidade de dispersão, m , versus mortalidade por dispersão, Λ . Gráfico a direita: probabilidade de sobrevivência, ω , versus mortalidade por dispersão, Λ . Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de *patches* $M = 1.000$, capacidade de suporte dos *patches* $K = 20$ e taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$. Os *trade-offs* e a probabilidade de extinção são indicados nas legendas dos gráficos. Símbolos preenchidos denotam os resultados da simulação para a topologia de grafo aleatório, enquanto os símbolos vazios indicam a topologia sem escala.

De acordo com a Figura 25, também observamos que para *trade-off* côncavo ($\sigma = 0,5$) os valores de probabilidade de dispersão e sobrevivência foram relativamente altos, para qualquer valor de Λ . Nesse caso, a mobilidade foi maior quando a probabilidade de extinção era igual a $e = 0,050$. E o comportamento se inverteu, ao observamos a probabilidade de sobrevivência dos indivíduos apresentou maiores valores quando a probabilidade de extinção era menor, $e = 0,005$. O mesmo comportamento foi observado para o *trade-off* convexo ($\sigma = 2,0$), em que predomina-se a presença de estratégias especialistas. Ou seja, uma maior probabilidade de extinção proporcionou para estes indivíduos maior mobilidade e menor sobrevivência. Destaca-se que, para esse *trade-off* forte, a probabilidade de sobrevivência foi alta, quando $e = 0,005$. Porém os valores de probabilidade de dispersão foram bem baixos comparando-o com o *trade-off* $\sigma = 0,5$, apenas possibilitando a existência desses indivíduos.

Conforme os gráficos anteriores, fica evidente que o *trade-off* possui um papel fundamental na formação dos níveis evolutivos de dispersão no sistema. Verificou-se que à

medida que a força de *trade-off* apresenta valores maiores, ou seja, σ aumenta, a probabilidade de dispersão diminui. Sendo assim, analisamos a dependência da probabilidade de dispersão e sobrevivência com relação à variação da força de *trade-off* (Veja a Figura 26).

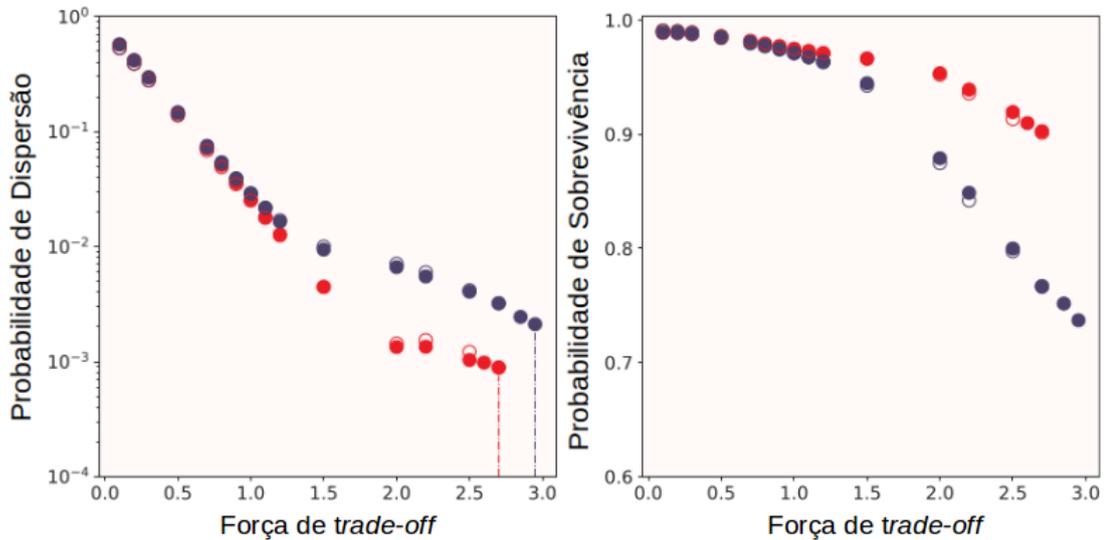


Figura 26 – Gráfico a esquerda: probabilidade de dispersão, m , versus a força de *trade-off*, σ . Gráfico a direita: probabilidade de sobrevivência, ω , versus a força de *trade-off*, σ . Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de *patches* $M = 1.000$, capacidade de suporte dos *patches* $K = 20$, taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, e mortalidade por dispersão $\Lambda = 40$. As probabilidades de extinção local, e , são fixadas em $e = 0,001$ (círculos vermelhos) e $e = 0,005$ (círculos azuis). Círculos preenchidos denotam os resultados da simulação para a topologia de grafo aleatório, enquanto os círculos vazios indicam a topologia sem escala.

Na Figura 26, os resultados são apresentados para valores distintos da probabilidade de extinção local, e . Observa-se que para o conjunto de *trade-offs* fracos, com $\sigma < 1$, a probabilidade de dispersão apresenta um decaimento aproximadamente exponencial com σ . O decréscimo se torna menos acentuado, na região de *trade-off* forte. Nota-se a presença de uma separação no qual os resultados com probabilidades de extinção distintas se separam, apresentando um ponto crítico em torno de $\sigma \simeq 1$. Essa separação também é observada para a probabilidade de sobrevivência. Dessa forma, é possível perceber que a probabilidade de extinção gera uma maior influência nos resultados para o conjunto de *trade-offs* fortes. Os resultados também mostram a existência de um nível crítico de força de *trade-off* que pode ser tolerado pela população, a partir desse ponto a população não é mais viável.

Apresentamos na figura 27 as curvas representam os valores críticos da força do *trade-off* ($\sigma_{critico}$) em função da probabilidade de extinção do *patch*. Os resultados são

mostrados para diferentes valores de mortalidade por dispersão (Λ). Observa-se que as curvas críticas se deslocam para baixo à medida que Λ aumenta, indicando que uma maior mortalidade devido à dispersão torna a população mais vulnerável às forças de *trade-offs* impostas. Aqui, são evidenciados a existência de um nível crítico de força de *trade-off* que pode ser tolerado pela população. Além desse ponto crítico, a população não é mais viável e entra em extinção. Portanto, existem duas fases distintas: na primeira, localizada abaixo das curvas, a população é viável; enquanto na segunda fase, logo acima das curvas, a população entra em extinção e não é mais viável. De fato, a força de *trade-off* crítico é uma função decrescente da probabilidade de extinção (e), mas em uma faixa intermediária de e , observamos um regime anômalo no qual $\sigma_{critico}$ aumenta com a probabilidade de extinção do *patch* e depois diminui novamente. Para o caso de probabilidades de extinção muito baixas ($e < 0,001$), o tempo necessário para atingir o equilíbrio é consideravelmente maior, e, portanto, as medições foram realizadas após a evolução da metapopulação por até 500.000 gerações.

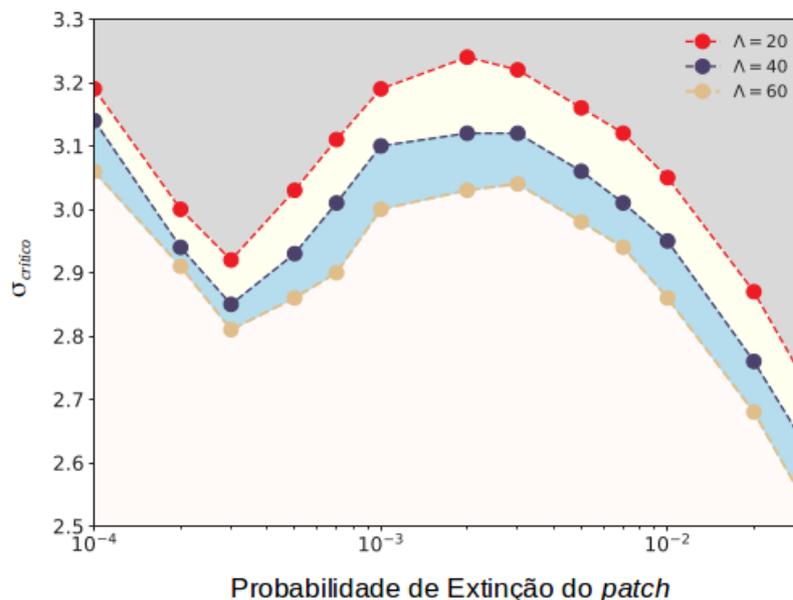


Figura 27 – Diagrama de fase em termos do *trade-off* crítico, $\sigma_{critico}$, e da probabilidade de extinção do *patch*, e . Assumimos um único tipo de habitat. Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de *patches* $M = 1.000$, capacidade de suporte dos *patches* $K = 20$, taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, e mortalidade por dispersão, Λ , conforme indicado nas legendas. A topologia da metapopulação possui um padrão de grafo aleatório.

Em seguida, consideramos a influência da adaptação local na evolução da dispersão. Como vimos, na coexistência de dois ou mais tipos de habitats, a sobrevivência dos indivíduos é maior quando este se encontra instalado no habitat que corresponde à sua

especialização. Supondo então, que o número de tipos de habitat é igual a $N_r = 2$. Neste caso, os habitats são do tipo A ou B. Em que o tipo de habitat é atribuído aleatoriamente com a mesma probabilidade, assim como a preferência dos indivíduos.

A Figura 28 compara a dependência da probabilidade de dispersão e probabilidade de sobrevivência com relação a probabilidade de extinção para diferentes valores de especialização s . Apesar de observarmos apenas uma ligeira mudança entre os valores dessas quantidades em equilíbrio para diferentes valores de especialização, notamos que, em particular para *trade-offs* fortes, o nível crítico de extinção local que é tolerado pela população é fortemente influenciado pelo nível de especialização s . Dessa forma, uma especialização superior implica que a população é menos resistente a distúrbios. A dependência da probabilidade de dispersão e probabilidade de sobrevivência com relação a força do *trade-off* é qualitativamente semelhante à observada para um recurso.

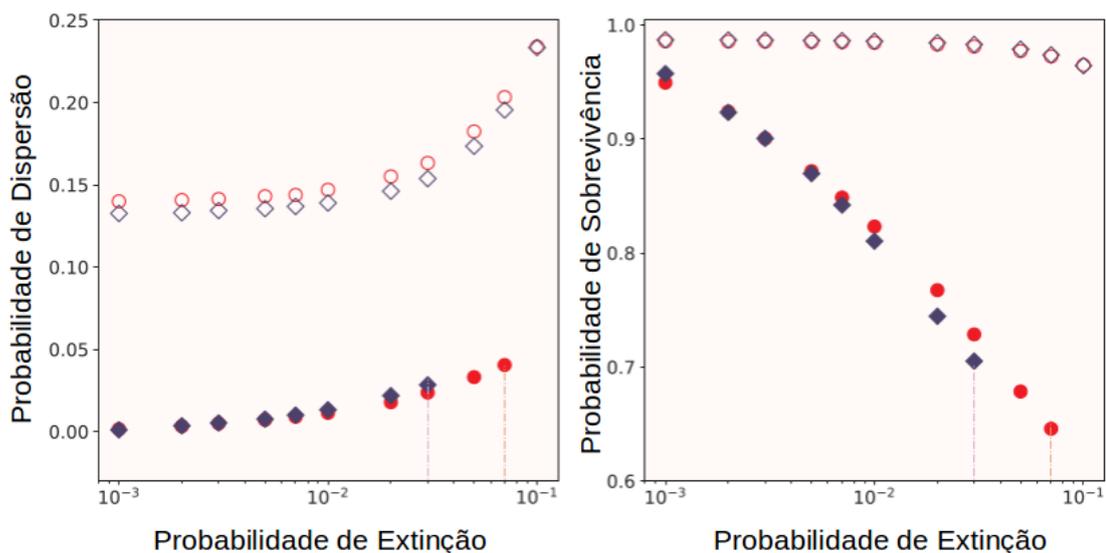


Figura 28 – Gráfico a esquerda: probabilidade de dispersão, m , versus probabilidade de extinção, e . Gráfico a direita: probabilidade de sobrevivência, ω , versus probabilidade de extinção, e . Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de *patches* $M = 1.000$, capacidade de suporte dos *patches* $K = 20$, taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, mortalidade por dispersão $\Lambda = 40$. Os símbolos vazios indicam o *trade-off* $\sigma = 0,5$, enquanto os símbolos preenchidos indicam o *trade-off* $\sigma = 2,0$. Em relação às cores, os símbolos vermelhos significam nível de especialização $s = 0,2$, enquanto os símbolos azuis correspondem a $s = 0,9$.

Apresentamos um diagrama de fase que mostra a relação entre a força de *trade-off* crítico e a probabilidade de extinção do *patch* para o caso de dois tipos de habitat, $N_r = 2$ (Figura 29). O nível de especialização foi definido como $s = 0,9$. O cenário é qualitativamente semelhante ao observado para um único tipo de habitat, porém a posição do pico é deslocada para probabilidades de extinção mais altas. Da mesma forma, o início do regime anômalo também é deslocado. Além disso, observamos que a força de *trade-off* crítico para dois recursos é comparativamente menor do que aquela obtida para um único recurso.

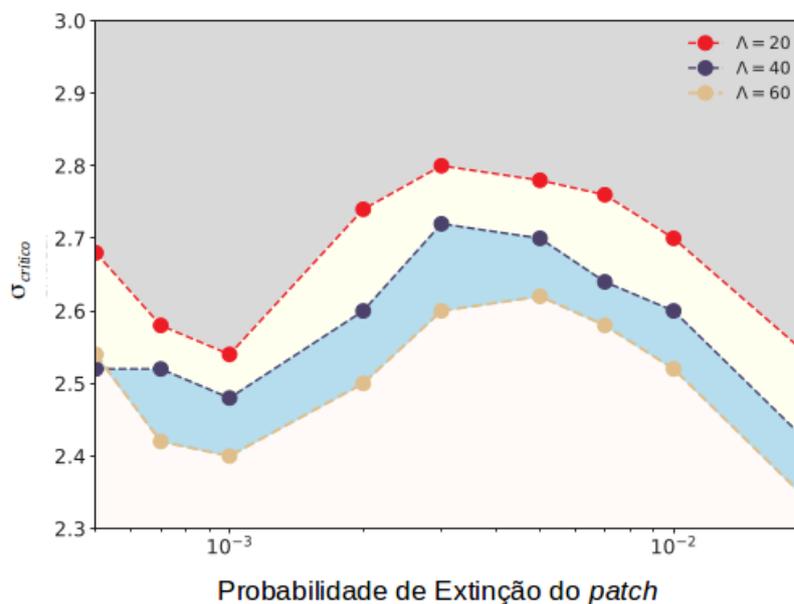


Figura 29 – Diagrama de fase em termos do *trade-off* crítico, $\sigma_{critico}$, e da probabilidade de extinção do *patch*, e . São considerados dois tipos de habitat. Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de *patches* $M = 1.000$, capacidade de suporte dos *patches* $K = 20$, taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, e mortalidade por dispersão, Λ , conforme indicado nas legendas. O nível de especialização é definido como $s = 0,9$. A topologia da metapopulação possui um padrão de grafo aleatório.

Nossa última análise, foi a construção de um diagrama de fase para três tipos de habitat, $N_r = 3$ (Figura 30). A dependência da força de *trade-off* crítico, $\sigma_{critico}$, na probabilidade de extinção do *patch* e na mortalidade Λ é qualitativamente muito semelhante aos diagramas anteriores. É importante destacar que esses resultados corroboram a descoberta anterior de que, à medida que o número de tipos de habitat aumenta, o início do regime anômalo e a posição do pico são deslocados para probabilidades de extinção mais altas (e) e níveis mais baixos de *trade-off* são tolerados.

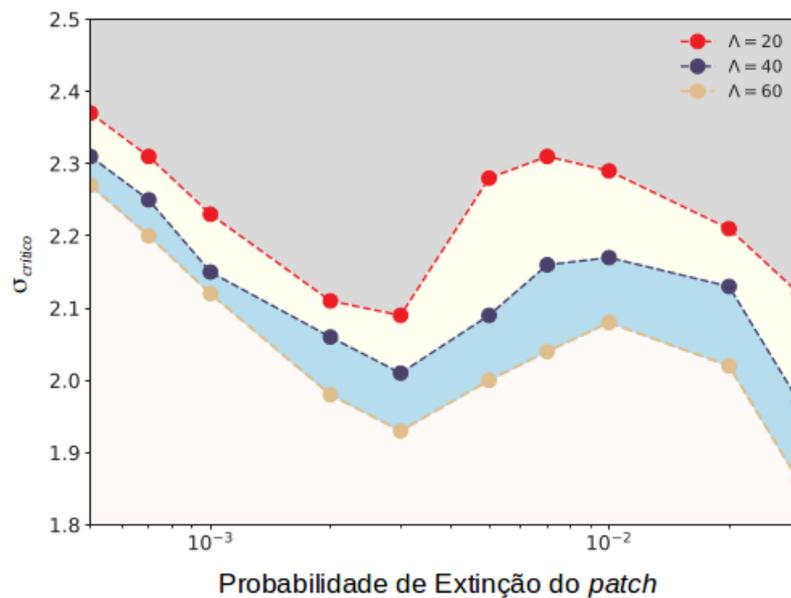


Figura 30 – Diagrama de fase em termos do *trade-off* crítico, $\sigma_{critico}$, e da probabilidade de extinção do *patch*, e . São considerados três tipos de habitat. Para o seguinte conjunto de parâmetros utilizados: número de *patches* $M = 1.000$, capacidade de suporte dos *patches* $K = 20$, taxa de crescimento per capita $\lambda = 5$, e mortalidade por dispersão, Λ , conforme indicado nas legendas. O nível de especialização é definido como $s = 0,9$. A topologia da metapopulação possui um padrão de grafo aleatório.

8 Conclusões

Nesta Tese, estudamos dois modelos utilizando simulações computacionais com o objetivo de analisar os principais fatores que influenciam a diversidade e a persistência de espécies. Dessa forma, conforme os nossos objetivos, estudamos os efeitos da quantidade de recursos disponível em um ecossistema sobre a diversidade, ao comparar dois tipos de recursos (essenciais e *interativamente* essenciais), utilizando um modelo computacional com estrutura espacial; e estudamos como se comporta a persistência das espécies, através de simulações de um modelo metapopulacional em que os indivíduos sofrem a influência dos *trade-offs* entre sobrevivência e dispersão.

Aqui, o nosso primeiro objetivo foi estudar, utilizando o modelo proposto em JÚNIOR M. B. de; FERREIRA (2014), o comportamento da diversidade de espécies, devido a abundância ou escassez dos recursos, e dessa forma investigamos os efeitos causados à biodiversidade do ecossistema devido a distribuição espacial e a quantidade de recursos disponível, ao comparar dois tipos de recursos. Analisamos os seguintes aspectos importantes: a relação entre a diversidade e heterogeneidade do habitat, a relação espécie e quantidade de recursos, a relação espécie-área e a distribuição de abundância, os quais proporcionam uma maior compreensão sobre a dinâmica de populações.

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

Quanto a relação do número de espécies em função da quantidade de cada recurso, foi possível perceber três comportamentos diferentes para a diversidade: para os valores pequenos de heterogeneidade, observou-se o crescimento da diversidade de espécies com o aumento da quantidade de cada recurso; para os valores intermediários de heterogeneidade, observou-se uma relação unimodal; e para o caso onde os valores de heterogeneidade são grandes, observou-se o decréscimo da diversidade de espécies com o aumento da

quantidade de cada recurso. Notamos que o aumento da quantidade de cada recurso em regiões que possuem a distribuição de recursos bem diversificada, favoreceu o crescimento de espécies generalistas, estas espécies tendem a ocupar grande parte do espaço disponível e dessa maneira as espécies que possuem populações pequenas, são extintas.

Nossos resultados iniciais, corroboram com os do modelo utilizado no trabalho de JÚNIOR M. B. de; FERREIRA (2014), que observaram uma relação unimodal entre a diversidade de espécies e a heterogeneidade do habitat, este mesmo resultado também foi observado no trabalho de YANG et al. (2015). Eles verificaram que apenas um pequeno número de espécies conseguiu sobreviver no habitat homogêneo. Já para o caso dos habitats heterogêneos melhores condições de sobrevivência foram favorecidas para um número maior de espécies. Destacou-se também, que com o aumento da heterogeneidade do habitat, as áreas das sub-regiões diminuem. Consequentemente a diminuição dessas regiões, ocasionou uma diminuição no tamanho das populações e acarretou assim a extinção de espécies menos favorecidas na utilização de recursos. Analisaram ainda como o número de espécies varia com o número de recursos disponíveis, e observaram também uma relação unimodal.

Ao examinar como a variação do tipo de recurso interfere no número de espécies presentes no equilíbrio, comparamos os resultados obtidos na competição de espécies por recursos essenciais com os resultados da competição de espécies por recursos *interativamente* essenciais. Construímos a relação entre a diversidade de espécies e o número de habitats para os valores constantes de $QR : 10$ e 100 , assim observou-se que na competição por recursos *interativamente* essenciais a maior diversidade ocorreu para o valor de $QR: 100$. Neste caso o pico de diversidade ocorre para um valor de heterogeneidade intermediário menor comparado aos recursos essenciais, com $h: 256$ e $QR = 10$ e 100 . Que devido a taxa de crescimento das espécies, o resultado da diversidade fruto da competição por recursos *interativamente* essenciais será sempre menor do que a diversidade gerada pela competição por recursos essenciais.

Vimos através da relação espécie-área que a medida que a área aumenta, a diversidade cresce para todos os valores de h dos dois tipos de recursos estudados. Verificamos que a relação espécie-área apresenta dois regimes de escala, em que $S \sim A^z$. O valor do expoente z depende do número de habitats na rede.

De maneira geral, observa-se que quando a rede possui uma distribuição de habitats mais diversificada e a quantidade de cada recurso é pequena, possibilita-se o crescimento e sobrevivência maior das espécies especialistas. Ao aumentar a quantidade de cada recurso, a tendência é que as espécies generalistas sobrevivam e ocupem a maior parte do espaço com suas populações.

Dessa forma, temos que a variação do tipo de recurso no qual as espécies competem

provocou variação nos picos de diversidade para valores de heterogeneidade diferentes, assim como contribuiu na variação dos tamanhos populacionais, ora as espécies especialistas com tamanhos populacionais pequenos e intermediários dominam na competição, ora as espécies generalistas com populações grandes que predominam.

Percebemos que a diversidade de espécies é geralmente menor quando elas competem por recursos *interativamente* essenciais em comparação com aquelas que competem por recursos essenciais. Isso ocorre porque mais restrições são impostas quando há dependência mútua entre os recursos interativos, que são indispensáveis para o crescimento, manutenção e reprodução de determinadas espécies. Ao analisar a distribuição de abundância para diferentes níveis de heterogeneidade, observamos que, na competição por recursos *interativamente* essenciais, as espécies predominantemente apresentaram tamanhos populacionais intermediários a grandes. Qualitativamente isso indica a predominância de espécies generalistas ocupando o espaço disponível, o que justifica a redução da diversidade nesse tipo de recurso. Por outro lado, na competição por recursos essenciais, espécies com tamanhos populacionais pequenos a intermediários foram mais frequentes, indicando uma presença mais evidente de espécies especialistas e uma maior diversidade nesse tipo de recurso.

O segundo objetivo desta Tese, foi estudar a persistência das espécies, através de um modelo de metapopulação, dentro de uma perspectiva evolutiva em que os indivíduos são limitados por uma relação de *trade-off* entre sobrevivência e dispersão. A fim de compreender sobre a evolução da dispersão e o papel desempenhado pelo *trade-off*, investigamos a dependência dos níveis de dispersão em relação as probabilidades de extinção locais, mortalidade e outras pressões seletivas, assim como em relação à forma e intensidade da relação de *trade-off*.

Em nossa primeira análise, levamos em consideração a existência de apenas um tipo de habitat, onde a adaptação local não possui relevância, pois os habitats possuem um único tipo de recurso. Observamos que probabilidades de dispersão mais elevadas ocorrem à medida que a probabilidade extinção dos *patches* aumenta. Notamos que um aumento nos custos de dispersão, através do aumento da mortalidade por dispersão Λ , nem sempre leva a valores de probabilidades de dispersão menores. Nesse sentido, observamos para *trade-offs* fracos, que correspondem a $\sigma < 1$, o aumento dos valores de Λ provocam redução nos valores da probabilidade de dispersão. Enquanto que, para *trade-offs* fortes, $\sigma > 1$, o resultado é oposto e agora o aumento dos valores de Λ promovem maior mobilidade.

Apesar da previsão da maioria dos modelos teóricos de que probabilidades de dispersão mais baixas ocorrem à medida que os custos inerentes da dispersão aumentam (BONTE et al., 2012; OLIVIERI ISABELLE; GOUYON, 1997), a relação entre a disper-

são e seus custos associados pode ser mais sutil. Por exemplo, em paisagens altamente fragmentadas com perdas adicionais de habitat, há situações em que a seleção favorece a dispersão em maior escala, um fenômeno que geralmente ocorre quando as extinções de fragmentos são comuns (COTE et al., 2017). Assim, em alguns panoramas, os custos da dispersão são compensados pela recolonização de áreas desocupadas (TRAVIS JUSTIN MJ; DYTHAM, 1999). Nossos resultados estabelecem uma conexão entre esses dois cenários e esclarecem o fato de que o resultado evolutivo da probabilidade de dispersão pode ser amplamente influenciado pela forma como os traços de dispersão estão relacionados a outras características da história de vida.

O papel do formato e da força do *trade-off* tem sido bastante debatido no contexto da especialização ecológica e funcional (ALVES et al., 2000; HOYLE et al., 2008; GAVRILETS, 2010). O formato é importante para determinar o destino das diferentes estratégias evolutivas (GHOUL MELANIE; MITRI, 2016; MARCULIS NATHAN G.; EVENDEN, 2020): sob a hipótese de que dois traços são componentes de aptidão, espera-se estratégias especialistas em *trade-offs* fortes (curvas convexas, $\sigma > 1$), enquanto os *trade-offs* fracos (curvas côncavas, $\sigma < 1$) favorecem estratégias generalistas.

Em nossas análises, observamos baixos índices de probabilidade de dispersão, particularmente em *trade-offs* fortes, nos quais as probabilidades de dispersão atingem o valor mínimo necessário para garantir a recolonização de áreas desocupadas e evitar a extinção. Portanto, nessas situações, existe uma evidente vantagem seletiva em favorecer a sobrevivência em detrimento da dispersão.

Embora esse equilíbrio entre dispersão e sobrevivência nem sempre é possível. Notamos a existência de um nível crítico da força de *trade-off*, ou seja, um valor máximo da força do *trade-off*, $\sigma_{critico}$, que a metapopulação consegue suportar. Acima da força de *trade-off* crítico, a metapopulação não é mais viável e está destinada à extinção. Esse $\sigma_{critico}$ é influenciado tanto pela probabilidade de extinção dos *patches*, assim como pelos custos associados à dispersão. Mostramos essa influencia através de um diagrama de fase em termos dessas quantidades. Vimos que, o aumento dos custos de dispersão, como nos valores de Λ e e , resulta em valores menores de $\sigma_{critico}$, tornando a metapopulação mais vulnerável a relação de *trade-off* entre dispersão e sobrevivência.

O comportamento decrescente da força de *trade-off* crítico, $\sigma_{critico}$, em função probabilidade de extinção local é observado. Mas, ressaltamos a existência de um regime anômalo, em uma faixa curta de e , em que ocorre um aumento de $\sigma_{critico}$ com e . Nesse regime, as extinções locais ocorrem com frequência, resultando na temporária desocupação de locais que fazem parte da paisagem. Esses locais desocupados podem ser prontamente recolonizados por meio da migração de indivíduos provenientes de áreas vizinhas, o

que leva a uma rápida expansão na área recentemente recolonizada. Nesse contexto, a intensidade da seleção natural, que atua em diferentes níveis de sobrevivência, diminui significativamente. Aqui, nossa hipótese é que o surgimento do regime anômalo está relacionado ao enfraquecimento da efetividade da seleção natural nas populações locais.

Em nossa última análise, incorporamos ao modelo a adaptação local, para isso permitimos que os habitats sejam de diferentes tipos e atribuímos as preferências dos indivíduos como resultado da especialização. Aqui, nossos resultados não sofrem alterações qualitativas.

Observamos que o aumento do número de habitats distintos, em relação à probabilidade de extinção local (e), resulta no deslocamento da curva que separa a fase viável da fase inviável. Esse deslocamento com o aumento do número de tipos de habitat, fortalece nossa conjectura anterior sobre a natureza do regime anômalo. À medida que o número de tipos de habitat aumenta e em virtude da especialização dos indivíduos, o número efetivo de *patches* adequadas é reduzido e, no limite da alta especialização s , é aproximadamente $M_{eff} = \frac{M}{N_r}$. Isso justifica o surgimento do regime anômalo em valores mais elevados das probabilidades de extinção do *patch*. Além disso, um aumento no número de tipos de habitat torna a metapopulação menos resistente a força de *trade-off* imposta pela relação $m \times \omega$, ou seja, resulta em valores menores de $\sigma_{critico}$.

Como perspectivas para trabalhos futuros, a inclusão no modelo de outros tipos de recursos como os recursos substituíveis, pode trazer novas análises e resultados com respeito a competição de espécies por recursos. A possibilidade de uma análise da variação da quantidade de cada recurso no tempo, pode tornar o modelo mais realístico. Ainda, o estudo da evolução da dispersão pode ser abordado dentro do contexto de modelos baseados em recursos. Nessa abordagem, a relação de *trade-off* entre dispersão e sobrevivência pode ser mediada pelos recursos disponíveis.

Referências Bibliográficas

- ALBERT RÉKA; BARABÁSI, A.-L. Statistical mechanics of complex networks. **Reviews of modern physics**, v. 74 1, p. 47, 2002.
- ALLOUCHE O.; KALYUZHNY, M. M.-R. G. P. M. K.-R. Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, p. 17495–17500, 2012.
- ALVES, D. et al. Group selection models in prebiotic evolution. **Physical Review E**, v. 63 1, p. 011911, 2000.
- ANDERWALD P.; HALLER, R. F.-F. Heterogeneity in primary productivity influences competitive interactions between red deer and alpine chamois. **PloS one**, v. 11, p. e0146458, 2016.
- ARMSTRONG R. A.; MCGEHEE, R. Competitive exclusion. **Am. Nat.**, v. 115, p. 151–170, 1980.
- BARABÁSI A. L.; ALBERT, R. Emergence of scaling in random networks. **Science**, v. 286 5439, p. 509–512, 1999.
- BEGON M.; TOWNSEND, C. R. H. J. L. Ecologia: de indivíduos a ecossistemas. **Porto Alegre: Artmed**, v. 4, 2007.
- 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 6, p. 998–1009, 2000.
- BODDY A.M., H. W. A. A. Life history trade-offs in tumors. **Current pathobiology reports**, v. 6 4, p. 201–207, 2018.
- BONTE, D. et al. Costs of dispersal. **Biological reviews**, v. 87 2, p. 290–312, 2012.
- BONTE SECA; DAHIREL, M. Dispersão: um traço central e independente na história de vida. **Oikos**, v. 126 4, p. 472–479, 2017.
- BROWN JAMES H.; KODRIC-BROWN, A. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. **Ecology**, v. 58 2, p. 445–449, 1977.
- BURSON, A. et al. Competition for nutrients and light: testing advances in resource competition with a natural phytoplankton community. **Ecology**, v. 99 5, p. 1108–1118, 2018.
- BUTTEL LINDA A.; DURRETT, R. L. S. A. Competição e empacotamento de espécies em ambientes irregulares. **Biologia Teórica de Populações**, v. 61 3, p. 265–276, 2002.

- CASE, T. J. Niche packing and coevolution in competition communities. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, v. 78, p. 5021–5025, 1981.
- CENZER M.; M' GONIGLE, L. K. Local adaptation in dispersal in multi-resource landscapes. **Evolution**, v. 73 4, p. 648–660, 2019.
- CHEN SICHONG; GILADI, I. Variation in morphological traits affects dispersal and seedling emergence in dispersive diaspores of geropogon hybridus. **American Journal of Botany**, v. 107 3, p. 436–444, 2020.
- CHEPTOU PIERRE-OLIVIER; MASSOL, F. Pollination fluctuations drive evolutionary syndromes linking dispersal and mating system. **The American Naturalist**, v. 174 1, p. 46–55, 2009.
- CHESSON, P. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. **Theoretical Population Biology**, v. 58, p. 211–237, 2000.
- COLWELL M.A., H. S. **The Population Ecology and Conservation of Charadrius Plovers**. [S.l.: s.n.], 2019. 53 p.
- COTE, J. et al. Evolution of dispersal strategies and dispersal syndromes in fragmented landscapes. **Ecography**, v. 40 1, p. 56–73, 2017.
- CROWLEY P.H., M. D. Trade-offs and spatial life-history strategies in classical metapopulations. **Am. Nat**, v. 159 2, p. 190–208, 2002.
- DAJOZ, R. **Princípios de Ecologia, 7ª edição**. [S.l.]: Porto Alegre: Artmed, 2005. 520 p.
- DAZA, S. L. C. et al. Modelagem computacional de ecossistemas com competição por recursos e evolução em ambientes heterogêneos. **Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco**, p. 125, 2020.
- DIECKMANN U.; DOEBELI, M. On the origin of species by sympatric speciation. **Nature**, v. 400, p. 354–357, 1999.
- DODSON, S. I. Predicting crustacean zooplankton species richness. **Limnology and Oceanography**, v. 37 4, p. 848–856, 1992.
- DOEBELI, M. A quantitative genetic competition model for sympatric speciation. **J. Evol. Biol.**, v. 9, p. 893–909, 1996.
- DUPUTIÉ ANNE; MASSOL, F. An empiricist's guide to theoretical predictions on the evolution of dispersal. **Current Pathobiology Reports**, v. 3 6, p. 20130028, 2013.
- EGAS M.; DIECKMANN, U. S. M. Evolution restricts the coexistence of specialists and generalists: the role of trade-off structure. **Am. Nat.**, v. 163 4, p. 518–531, 2004.
- ERDOS P.; RÉNYI, A. On the evolution of random graphs. **Publ. Math. Inst. Hung. Acad. Sci.**, v. 5 1, p. 17–60, 1960.

- FERENCI, T. Trade-off mechanisms shaping the diversity of bacteria. **Trends in Microbiology**, v. 24, p. 209–223, 2016.
- FJERDINGSTAD E.J., S. N. M. P. G. A. C. J. Evolution of dispersal and life history strategies–tetrahymena ciliates. **BMC Evol. Biol**, v. 7 1, p. 133, 2007.
- FRANK, S. A. Dispersal polymorphisms in subdivided populations. **Journal of Theoretical Biology**, v. 122 3, p. 303–309, 1986.
- GARRETT KAREN A.; DIXON, P. M. Pseudointeração ambiental: os efeitos de ignorar a escala de heterogeneidade ambiental em estudos de competição. **Biologia Teórica de Populações**, v. 51 1, p. 37–48, 1997.
- GAVRILETS, S. Rapid transition towards the division of labor via evolution of developmental plasticity. **PLoS computational biology**, v. 6 6, p. e1000805, 2010.
- GHOUL MELANIE; MITRI, S. The ecology and evolution of microbial competition. **Trends in microbiology**, v. 24 10, p. 833–845, 2016.
- GILLUNG, J. P. Biogeografia: a história da vida na terra. **Revista da Biologia**, p. 1–5, 2011.
- GLEASON, H. A. Species and area. **Ecology**, v. 6, p. 66–74, 1925.
- GONZÁLES, A. **Ecología Aplicada: diseño y análisis estadístico**. [S.l.]: Bogotá: Universidad Jorge Tadeo Lozano, 2005. 8-18 p.
- GROVER, J. P. **Resource Competition**, 1ª edição. [S.l.]: London: Chapman & Hall, 1997. 342 p.
- GYLLENBERG MATS; HANSKI, I. Habitat deterioration, habitat destruction, and metapopulation persistence in a heterogenous landscape. **Theoretical population biology**, v. 52 3, p. 198–215, 1997.
- HANSKI, I. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. **Oikos**, v. 38, p. 210–221, 1982.
- HANSKI, I. Coexistence of competitors in patchy environment. **Ecology**, v. 64, p. 493–500, 1983.
- HANSKI, I. A practical model of metapopulation dynamics. **Journal of Animal Ecology**, v. 63, p. 151–162, 1994a.
- HANSKI, I. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. **Trends Ecol. Evol**, v. 9, p. 131–135, 1994b.
- HANSKI, I. et al. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. **Oikos**, p. 21–28, 1995.
- HANSKI, I. et al. Variation in migration propensity among individuals maintained by landscape structure. **Ecology letters**, v. 7 10, p. 958–966, 2004.

- HANSKI, I. A. Metapopulation biology. **Ecology, genetics, and evolution**, 1997.
- HANSKI I.; GAGGIOTTI, O. Ecology, genetics, and evolution of metapopulations. **Elsevier Academic Press, Amsterdam, The Netherlands**, 2004.
- HANSKI I., M. A.; GYLLENBERG, M. Minimum viable metapopulation size. **Am. Nat.**, v. 147, p. 527–541, 1996.
- HARDIN, G. The competitive exclusion principle. **Science**, v. 131, p. 1292–1298, 1960.
- HASSELL, M. Density-dependence in single-species populations. **J. Anim. Ecol.**, p. 283–295, 1975.
- HE FANGLIANG; HUBBELL, S. P. Species–area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. **Nature**, v. 473 7347, p. 368–371, 2011.
- HEINO M.; HANSKI, I. Evolution of migration rate in a spatially realistic metapopulation model. **Am. Nat.**, v. 157 5, p. 495–511, 2001.
- HENRIQUES-SILVA R.; BOIVIN, F. C. V. U. M. P.-N. P. On the evolution of dispersal via heterogeneity in spatial connectivity. **Proc. R. Soc.**, v. 282 1803, p. 20142879, 2015.
- HINOJOSA, A. Introdução aos grafos aleatórios. **Departamento de Estatística, Universidade Federal de Minas Gerais**, p. 27–36, 2017.
- HOYLE, A. et al. The influence of trade-off shape on evolutionary behaviour in classical ecological scenarios. **Journal of Theoretical Biology**, v. 250 3, p. 498–511, 2008.
- HSU, T.-H. et al. Growth on two limiting essential resources in a self-cycling fermentor. **arXiv preprint arXiv**, p. 1809.02550, 2018.
- HUANG, W. et al. A resource-based game theoretical approach for the paradox of the plankton. **PeerJ**, v. 4, p. e2329, 2016.
- HUISMAN J.; WEISSING, F. J. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. **Nature**, v. 402, p. 407–410, 1999.
- HUISMAN J.; WEISSING, F. J. Biological conditions for oscillations and chaos generated by multispecies competition. **Ecology**, v. 82, p. 2682–2695, 2001.
- HUISMAN J.; WEISSING, F. J. Oscillations and chaos generated by competition for interactively essential resources. **Ecological Research**, v. 7 2, p. 175–181, 2002.
- JÚNIOR M. B. DE; FERREIRA, F. F. O. V. M. d. S. Effects of the spatial heterogeneity on the diversity of ecosystems with resource competition. **Physica A**, v. 393, p. 312–319, 2014.
- KALLIMANIS, A. S. et al. How does habitats diversity affect the species-area relationship? **Global Ecology and Biogeography**, v. 17, p. 532–538, 2008.
- KASSEN, R. et al. Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm. **Nature**, v. 406, p. 508–512, 2000.

- KITZES J.; HARTE, J. Beyond the species-area relationship: improving macroecological extinction estimates. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5 1, p. 1–8, 2014.
- KNEITEL J. M.; CHASE, J. M. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, v. 7 1, p. 69–80, 2004.
- KUBISCH A.; POETHKE, H.-J. H. T. Density-dependent dispersal and the formation of range borders. **Ecography**, v. 34 6, p. 1002–1008, 2011.
- LEGOVIĆ T.; CRUZADO, A. A model of phytoplankton growth on multiple nutrients based on the michaelis-menten-monod uptake, droop's growth and liebig's law. **Ecological Modelling**, v. 99, p. 19–31, 1997.
- LEVINS, R. Theory of fitness in a heterogeneous environment. i. the fitness set and adaptive function. **The American Naturalist**, v. 96 891, p. 361–373, 1962.
- LEVINS, R. Evolution in changing environments: Some theoretical explorations. **Princeton University Press**, 1968.
- LEVINS, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. **American Entomologist**, v. 15 3, p. 237–240, 1969.
- LITCHMAN E.; EDWARDS, K. F. K. 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.
- LOPES P, M. C. A. A contribuição de ecossistemas lênticos para o entendimento da importância de processos regionais e locais sobre padrões geográficos de biodiversidade. **Rio de Janeiro: Publicação da Sociedade Brasileira de Limnologia**, 2008.
- LOTKA, A. J. **Elements of Physical Biology**. [S.l.]: Waverly Press, Dover, New York, 1925.
- MACARTHUR R.H; WILSON, E. The theory of island biogeography. **New Jersey, Princeton Univertisy Press**, 1967.
- MALDONADO MARIA T.; PRICE, N. M. Influence of n substrate on fe requirements of marine centric diatoms. **Marine Ecology Progress**, v. 141, p. 161–172, 1996.
- MAN ALIAS; LAW, R. P. N. V. Role of marine reserves in recruitment to reef fisheries: a metapopulation model. **Biological Conservation**, v. 71 2, p. 197–204, 1995.
- MARCULIS NATHAN G.; EVENDEN, M. L. L. M. A. Modeling the dispersal-reproduction trade-off in an expanding population. **Theoretical Population Biology**, v. 134, p. 147–159, 2020.
- MASSOL F.; CHEPTOU, P. When should we expect the evolutionary association of selffertilization and dispersal? **Evolution**, v. 65 5, p. 1217–1220, 2011.
- MCMANUS, L. C. et al. Evolution reverses the effect of network structure on metapopulation persistence. **Ecology**, v. 102 7, p. e03381, 2021.

- MEADOWS TYLER; WOLKOWICZ, G. S. Growth on multiple interactive-essential resources in a self-cycling fermentor: An impulsive differential equations approach. **Nonlinear Analysis: Real World Applications**, v. 56, p. 103157, 2020.
- MENDES, B. B. d. C. et al. Estudo dos efeitos da distribuição de recursos em um ecossistema sobre a biodiversidade. **Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco**, p. 72, 2018.
- METZ, J. et al. Redes complexas: conceitos e aplicações. **São Carlos: Instituto de Ciências Matemáticas e de Computação**, p. 45, 2007.
- MORALES M.; MUNNÉ-BOSCH, S. Oxidative stress: A master regulator of plant trade-offs? **Trends in Plant Science**, v. 21 12, p. 996–999, 2016.
- NEUHAUSER, C. Efeitos das interações locais e migração local na estabilidade. **Biologia Teórica de populações**, v. 62 3, p. 297–308, 2002.
- NEWMAN, M. E. et al. Random graphs as models of networks. **Handb. Graphs Netw.**, v. 1, p. 35–68, 2003.
- NEY-NIFLE MURIEL; MANGEL, M. Habitat loss and changes in the species-area relationship. **Conservation Biology**, v. 14, p. 893–898, 2000.
- NGAI M.J.M., H. B. R. E. The influence of cooperative bacteria on animal host biology. **Cambridge University Press**, 2005.
- NURMI T.; PARVINEN, K. Joint evolution of specialization and dispersal in structured metapopulations. **J. Theor. Biol.**, v. 275 1, p. 78–92, 2011.
- OLIVEIRA, V. M. d. et al. Habitat fragmentation effects on biodiversity patterns. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, v. 389 17, p. 3496–3502, 2010.
- OLIVEIRA V. M. DE; AMADO, A. C. P. R. The interplay of tradeoffs within the framework of a resource-based modelling. **Ecological Modelling**, v. 384, p. 249–260, 2018.
- OLIVIERI ISABELLE; GOUYON, P.-H. Evolution of migration rate and other traits: the metapopulation effect. **Metapopulation biology. Academic Press**, p. 293–323, 1997.
- OSTMAN B.; LIN, R. A. C. Trade-offs drive resource specialization and the gradual establishment of ecotypes. **BMC Evolutionary Biology**, v. 14 1, p. 113, 2014.
- PARVINEN, K. Evolução da migração numa metapopulação. **Boletim de biologia matemática**, v. 61, p. 531–550, 1999.
- PERONI NIVALDO; MEDINA, H. M. I. **Ecologia de Populações e Comunidades**. [S.l.]: Florianópolis: Universidade Federal de Santa Catarina, 2011. 11-36 p.
- PHILLIPS, O. M. The equilibrium and stability of simple marine biological systems. i. primary nutrient consumers. **Am. Nat.**, v. 107, p. 73–93, 1973.

- POETHKE H.J.; HOVESTADT, T. Evolution of density–and patch–size–dependent dispersal rates. **Proc. R. Soc. Lond.**, v. 269 1491, p. 637–645, 2002.
- PRICE NEIL M.; ANDERSEN, L. F. M. F. M. Iron and nitrogen nutrition of equatorial pacific plankton. **Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers**, v. 38 11, p. 1361–1378, 1991.
- PRIESTLEY, D. A. Seed aging: Implications for seed storage and persistence in the soil. **Cornell University Press (Comstock Publishing Associates), Ithaca and London**, 1986.
- RAY C.; GILPIN, M. S. A. The effect of conspecific attraction on metapopulation dynamics. in: Gilpin, m.; hanski, i. (eds.) metapopulation dynamics, empirical and theoretical investigations. **London, Academic Press**, p. 123–134, 1991.
- REVILLA, T. Multispecies resource competition. **Tese de Doutorado. PhD dissertation. University of Groningen, The Netherlands**, p. 208, 2009.
- RICKLEFS, R. E. **A Economia da Natureza**, 6^a ed. [S.l.]: Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2010. (Cap. 10, 20).
- ROUGHGARDEN, T. J. **Ecological Genetics: The Interface**. [S.l.: s.n.], 1976. 388-424 p.
- RUXTON GRAEME D.; GONZALEZ-ANDUJAR, J. L. P. J. N. Mortalidade durante a dispersão e a estabilidade de uma metapopulação. **Journal of Theory Biology**, v. 186 3, p. 389–396, 1997.
- SAASTAMOINEN, M. et al. Genetics of dispersal. **Biological Reviews**, v. 93 1, p. 574–599, 2018.
- SALLON, S. et al. Germination, genetics, and growth of an ancient date seed. **Science**, v. 320 5882, p. 1464–1464, 2008.
- SCHEINER, S. M. Six types of species-area curves. **Global Ecology and Biogeography**, v. 12 6, p. 441–447, 2003.
- SCHMIDT-WELLENBURG, C. A. et al. Trade-off between migration and reproduction: does a high workload affect body condition and reproductive state? **Behav. Ecol**, v. 19 6, p. 1351–1360, 2008.
- SCHWENKE ROBIN A.; LAZZARO, B. P. W. M. F. Reproduction–immunity trade-offs in insects. **Annual review of entomology**, v. 61, p. 239–256, 2016.
- SHENMILLER, J. et al. Exceptional seed longevity and robust growth: ancient sacred lotus from china. **American Journal of Botany**, v. 82 11, p. 1367–1380, 1995.
- SILVA JACQUES AL; DE CASTRO, M. L. J. D. A. Estabilidade em um modelo de metapopulação com dispersão dependente da densidade. **Boletim de biologia matemática**, v. 63 3, p. 485–505, 2001.
- SLAKIN, M. **Ecology**, v. 61, p. 163–177, 1980.

- SMITH, A. L. et al. Dispersal responses override density effects on genetic diversity during post-disturbance succession. **Proc. R. Soc.**, v. 283 1827, p. 20152934, 2016.
- SOUZA, C. A. M. d. et al. Modelos de competição e predação em ambientes fragmentados. **Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco**, p. 94, 2018.
- SPERFELD ERIK; MARTINCREUZBURG, D. W. A. Multiple resource limitation theory applied to herbivorous consumers: Liebig's minimum rule vs. interactive colimitation. **Ecology Letters**, v. 15 2, p. 142–150, 2012.
- STEARNS, S. C. Trade-offs in life-history evolution. **Functional Ecology**, v. 3 3, p. 259–268, 1989.
- 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 1, p. 77–87, 2007.
- 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, p. 387–395, 2011.
- STORCH D.; KEIL, P. Universal species-area and endemics-area relationships at continental scales. **Nature**, v. 488, p. 78–81, 2012.
- 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, 2004.
- TILMAN, D. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. **Ecology**, v. 58, p. 338–348, 1977.
- TILMAN, D. **Resource Competition and Community Structure**. [S.l.]: Princeton University Press, Princeton, N.J., 1982.
- TILMAN, D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. **Ecology**, v. 75 1, p. 2–16, 1994.
- TILMAN DAVID; KAREIVA, P. O. Ecologia espacial: o papel do espaço na dinâmica populacional e nas interações interespecíficas. **Princeton University Press**, 1997.
- TOWNSEND COLIN R.; BEGON, M. H. J. L. **Fundamentos em Ecologia**, 3ª edição. [S.l.]: Porto Alegre: Artmed, 2010. (Cap. 1, 3, 6, 10).
- TRAVIS J.M.; MUSTIN, K. B. T. D. C. Accelerating invasion rates result from the evolution of density-dependent dispersal. **J. Theor. Biol.**, v. 259 1, p. 151–158, 2009.
- TRAVIS JUSTIN MJ; DYTHAM, C. The evolution of dispersal in a metapopulation: a spatially explicit, individual-based model. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 265 1390, p. 17–23, 1998.
- TRAVIS JUSTIN MJ; DYTHAM, C. Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 266 1420, p. 723–728, 1999.

- URBAN MARK C.; SKELLY, D. K. Evolving metacommunities: toward an evolutionary perspective on metacommunities. **Ecology**, v. 87 7, p. 1616–1626, 2006.
- VIÉ J.C.; HILTON-TAYLOR, C. S. S. Wildlife in a changing world – an analysis of the 2008 iucn red list of threatened species. **Gland, Switzerland, IUCN**, p. 180p, 2009.
- VOLTERRA, V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. **Nature**, v. 118, p. 558–560, 1926.
- 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, 2015.
- YASHINA, S. et al. Regeneration of whole fertile plants from 30,000-y-old fruit tissue buried in siberian permafrost. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109 10, p. 4008–4013, 2020.
- 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.
- ZOLLNER P.A.; LIMA, S. Behavioral tradeoffs when dispersing across a patchy landscape. **Oikos**, v. 108 2, p. 219–230, 2005.