

KATIANE SILVA CONCEIÇÃO

**ESTUDO DO EFEITO DA FRAGMENTAÇÃO DO HABITAT
SOBRE PADRÕES DE BIODIVERSIDADE**

RECIFE-PE - DEZ/2008



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

ESTUDO DO EFEITO DA FRAGMENTAÇÃO DO HABITAT SOBRE PADRÕES DE BIODIVERSIDADE

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

Área de Concentração: Modelagem Estatística e Computacional

Orientadora: Profa. Dra. Viviane Moraes de Oliveira

RECIFE-PE - DEZ/2008

FICHA CATALOGRÁFICA

C744e Conceição, Katiane Silva
Estudo do efeito da fragmentação do habitat sobre padrões de biodiversidade / Katiane Silva Conceição. -- 2008.
94f. : il.

Orientador : Viviane Moraes de Oliveira
Dissertação (Mestrado em Biometria e Estatística Aplicada)
-- Universidade Federal Rural de Pernambuco. Departamento de Estatística e Informática.
Inclui apêndice e bibliografia.

CDD 574. 018 2

1. Relação espécie - área
 2. Lei de potência
 3. Modelo computacional
 4. Rede fragmentada
- I. Oliveira, Viviane Moraes de
 - II. Título

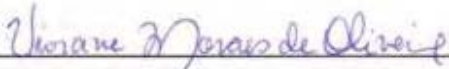
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOMETRIA E ESTATÍSTICA APLICADA

**ESTUDO DO EFEITO DA FRAGMENTAÇÃO DO HABITAT SOBRE PADRÕES DE
BIODIVERSIDADE**

KATIANE SILVA CONCEIÇÃO


Dissertação julgada adequada para obtenção do título de Mestre em Biometria e Estatística Aplicada, defendida e aprovada por unanimidade em 19/12/2008 pela Comissão Examinadora.

Orientadora:

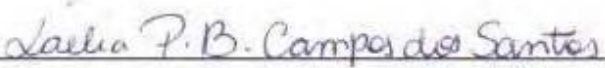


Prof. Dra. Viviane Moraes de Oliveira
Universidade Federal Rural de Pernambuco


Banca Examinadora:



Prof. Dr. Marcelo A. de Filgueiras Gomes
Universidade Federal de Pernambuco



Prof. Dra. Laélia P. B. Campos dos Santos
Universidade Federal Rural de Pernambuco



Prof. Dr. Borko D. Stosic
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Dedico, com carinho, aos meus pais, Benedito e Valdiva.

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a DEUS porque tenho diante de mim mais um sonho realizado, concluindo mais uma etapa na minha vida, com a palma da vitória nas mãos.

Aos meus pais Benedito Batista Conceição e Valdiva Silva Conceição pela base familiar, pela educação, pelo incentivo, por cercarem-me de cuidados, amor, carinho, dedicação e por sempre estarem presentes em todos os momentos da minha vida. Agradeço pela força que me impulsionou a chegar até aqui.

Às minhas irmãs Kaliane Silva Conceição e Kátilla Silva Conceição, e também ao meu sobrinho Cauã Silva Conceição Coni, pelo carinho e força que me dão, por estarmos sempre juntos nos momentos mais importantes, por "contar" com vocês!

Ao Marinho Gomes de Andrade Filho, por ter sido três pessoas ao mesmo tempo: amigo, professor e namorado. Apenas te agradeço por ter se importado comigo naqueles pequenos momentos, os quais serão eternos para mim.

À minha Orientadora Viviane Moraes de Oliveira, pelo exemplo profissional, por sua paciência e motivação. Por ter sido companheira na orientação desta dissertação, na realização dos trabalhos apresentados a partir dela e nas recorrentes "discussões" que travávamos dentro e fora das salas de aula.

Aos meus familiares por estarem sempre na torcida pela minha vitória.

À amiga Magali Teresópolis Amaral que esteve sempre ao meu lado nas horas que chorei, nas horas em que sorri, nas horas em que me lamentei e nas horas em que, de uma forma ou de outra, demonstrei total alegria.

Ao amigo Lenaldo Azevedo dos Santos pela sincera amizade, dedicação e por sua boa vontade em ajudar.

À amiga Eucymara França Nunes Santos pela amizade, pelos conselhos e momentos de convivência inesquecíveis.

Aos amigos Adilton José da Silva, Alessandro Henrique da Silva Santos, Juliana Kátia da Silva e Vanessa Kelly dos Santos, pela colaboração, incentivo, força, amizade e carinho que partilhamos durante nosso caminhar.

À amiga Andrea Andrade Prudente por tudo que ela me proporcionou com sua atenção, carinho, amizade e convivência.

À funcionária D. Zuleide França pelo carinho maternal.

Ao secretário Marco Antônio dos Santos pelo seu profissionalismo.

A todos os professores que contribuíram decisivamente para a minha, e nossa, formação acadêmica e profissional.

Ao técnico em informática Leonardo José Martinussi pela prestatividade e apoio profissional, fundamental na parte operacional do uso dos computadores do Laboratório de Computação de Alto Desempenho - LCAD/ICMC/USP.

Aos amigos de laboratório Carlos Augusto, Osmar Santos, Pedro Neto e Yuri Romma pelo incentivo que me deram durante todo o trabalho.

À agência de fomento para a formação de acadêmicos do país, a CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior).

Para não correr o risco da injustiça, agradeço de antemão a todos que de alguma forma passaram pela minha vida e contribuíram para a construção de quem sou hoje.

"Na sobrevivência dos indivíduos e raças favorecidas, durante a luta constante e recorrente pela existência, vemos uma forma poderosa e incessante de seleção."

Charles Darwin

Resumo

Apesar da complexidade de fatores que influenciam o crescimento e a dispersão de indivíduos em espécies, alguns padrões gerais são observados no estudo de ecossistemas. Um desses padrões é a relação entre o número de espécies e o tamanho da área ocupada por elas (relação espécie-área). Esta relação é uma das regras mais antigas da ecologia, e tem sido utilizada para estimar distribuições populacionais, diversidade de espécies de animais e plantas.

Neste trabalho, o principal objetivo foi verificar o efeito da fragmentação do habitat sobre o comportamento da relação espécie-área, a partir da colonização de uma área ou região sem nenhuma existência de vida.

O modelo foi construído para descrever a ocupação de determinadas áreas por espécies. Estas áreas são representadas por redes bi-dimensionais que contém sítios. A cada sítio associa-se uma capacidade, que é caracterizada pela quantidade de recursos disponíveis às populações que colonizarão a área. A cada espécie foi atribuído um *fitness*, definido como a soma das capacidades dos sítios colonizados pela mesma espécie. No processo de colonização, mutações podem ocorrer, aumentando a diversidade de espécies. O modelo proposto foi estendido para simular, também, habitats fragmentados, e para esse caso foram consideradas redes contendo uma proporção de sítios não disponíveis para a colonização. Para a análise do comportamento dessa relação, considerou-se áreas amostradas em dois contextos: histórias evolucionárias diferentes e continentes.

Observou-se que o procedimento adotado para amostragem da área altera a forma da curva espécie-área. Na análise do comportamento do sistema no contexto de histórias evolucionárias diferentes, observou-se que, com o aumento da proporção de sítios não colonizáveis p , houve um acréscimo no valor do expoente z para as diferentes regiões de escala em leis de potência para valores grandes de α , indicando um crescimento mais rápido da diversidade em relação ao caso onde as redes não são fragmentadas. Já no contexto de continentes, notou-se a existência de três regiões de escala em leis de potência para alguns valores de α . No entanto, à medida que a proporção de sítios não colonizáveis p foi acrescida, houve uma redução no número de leis para valores grandes de α . Verificou-se que o valor do expoente z é maior em áreas grandes. Analisando-se a distribuição de tamanhos das espécies, conclui-se que a fragmentação aumenta a frequência de espécies com populações menores.

Palavras-chave: Relação Espécie-Área, Lei de Potência, Modelo Computacional, Rede Fragmentada.

Abstract

Despite the complexity of factors that influence the growth and dispersion of individuals in species, some general patterns are observed in the study of ecosystems. One of these patterns is the relationship between the number of species and the size of the area occupied by these species (species-area relationship). This relationship is one of the oldest rules of ecology and has been used to estimate population distributions, species diversity of animals and plants.

In this work, the main objective was to determine how the habitat fragmentation affects the behavior of the species-area relationship, based on the colonization of an area or region without any existence of life.

The model was built to describe the occupation of a determined area by species. Bi-dimensional lattices, containing sites, represent these areas. For each site is attributed a capacity, which is characterized by the amount of resources available to people who will colonize the area. Each species has been assigned a *fitness*, which is defined as the sum of the capacities of sites colonized by the same species. In the process of colonization, mutations can occur causing an increase of the diversity of species. The proposed model was extended to simulate fragmented habitats as well. In this situation were considered lattices containing a proportion of sites not available for colonization. For the analysis of the pattern of that relationship, it was considered sampled areas in two contexts: different evolutionary histories and continents.

It was observed that the sampling procedure changes the shape of the species-area curve. The analysis of the behavior of the system in the context of different evolutionary histories, shows that increasing the proportion of sites that can not be occupied p , there was an increase in the value of the exponent z for the different scale regions in power laws for large α value, indicating faster growth of diversity in relation to the case where the lattice is not fragmented. Considering the context of continents, it was noted that there are three scaling regions described by power laws for some values of α . However, as the proportion p of sites that can not be colonized was increased, there was a reduction in the number of laws for large α value. It was found that the value of exponent z is higher in large areas. Analyzing the distribution of the species size, it appears that the fragmentation increases the frequency of species with smaller populations.

Keywords: Species-area Relationship, Power Law, Computational Model, Fragmented Lattice.

Lista de Figuras

2.1	Relação espécie-área para algumas plantas do Michigan, EUA (Figura adaptada de Rosenzweig, 2002. p. 11).	23
2.2	Efeito sobre o número de espécies de artrópodes devido a uma redução artificial do tamanho de ilhas manguezais. Ilhas 1 e 2 foram reduzidas em tamanhos após ambos censos de 1969 e 1970. A ilha 3 foi reduzida unicamente após o censo de 1969. A ilha controle não foi reduzida, e a mudança em suas riquezas de espécies foi atribuída a flutuações aleatórias (Begon <i>et al</i> , 2006. p. 616).	24
3.1	Rede composta por $A = 4 \times 4$ sítios.	28
3.2	Rede composta por $A = 4 \times 4$ sítios, com o processo de colonização: (A) Colonização iniciada no sítio 7; (B) Colonização iniciada no sítio 1.	29
3.3	Rede composta por $A = 4 \times 4$ sítios, com o processo de colonização iniciado a dois passos de tempo. (A) Sem ocorrência de mutação; (B) Com ocorrência de mutação.	30
3.4	Rede composta por $A = 4 \times 4$ sítios, com o processo de colonização a três passos de tempo.	30
3.5	Fluxograma do processo de colonização em redes espaciais.	31
3.6	Rede composta por $A = (50 \times 50)$, com o processo de colonização finalizado, gerando 28 espécies ($\alpha = 0,3$).	32
3.7	Redes espaciais colonizadas com $A = 100 \times 100$ para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,1; 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$	33
3.8	Logaritmo da diversidade média de espécies <i>versus</i> logaritmo da área para os diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,1; 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$ para redes com diferentes histórias evolucionárias.	34
3.9	Rede composta por $A = 6 \times 6$ sítios, com o processo de colonização finalizado, identificando as espécies geradas.	35

3.10	Redes subdivididas (continentes), considerando $L = 3$ e 6 . (A) Subredes 3×3 ; (B) Distribuição das espécies em cada subrede 3×3 ; (C) Subredes 6×6 ; (D) Distribuição das espécies na subrede 6×6	36
3.11	Logaritmo da diversidade média de espécies <i>versus</i> logaritmo da área para os diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,1; 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$ para continentes.	37
3.12	Logaritmo da diversidade média de espécies <i>versus</i> logaritmo da área para $\alpha = 0,1; 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$ comparando redes colonizadas com histórias evolucionárias diferentes e continentes.	39
3.13	Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$	41
4.1	Rede fragmentada composta por $A_c = (1 - p) \cdot (4 \times 4)$ sítios e $p = 25\%$. . .	44
4.2	Rede fragmentada composta por $A_c = (1 - p) \cdot (4 \times 4)$ sítios, com formação de ilha ($p = 25\%$).	45
4.3	Rede composta por $A_c = (1 - p) \cdot (50 \times 50)$ sítios e $p = 20\%$, com o processo de colonização finalizado, gerando 316 espécies ($\alpha = 0,5$).	46
4.4	Redes espaciais fragmentadas $A_c = (1 - p) \cdot (100 \times 100)$, com $p = 0,35$ e diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,1; 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$	47
4.5	Logaritmo da diversidade média de espécies <i>versus</i> logaritmo do número de sítios não colonizáveis para os diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,1; 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando redes fragmentadas com diferentes histórias evolucionárias, para cada valor de p . . .	48
4.6	Diversidade média <i>versus</i> pA , com $A = (100 \times 100)$, para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,1; 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$	52
4.7	Diversidade média <i>versus</i> pA , com $A = (100 \times 100)$, para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,2; 0,6$ e $0,8$	54
4.8	Estimativas dos valores de β e seus respectivos intervalos de confiança, para os ajustes apresentados nas Figuras 4.6 e 4.7.	55

4.9	Redes fragmentadas subdivididas (continentes), considerando $L = 3$ e 6 e $p=25\%$. (A) Subredes $(1 - p) \cdot (3 \times 3)$; (B) Distribuição das espécies em cada subrede $(1 - p) \cdot (3 \times 3)$; (C) Subredes $(1 - p) \cdot (6 \times 6)$; (D) Distribuição das espécies na subrede $(1 - p) \cdot (6 \times 6)$	56
4.10	Logaritmo da diversidade média de espécies <i>versus</i> logaritmo do número de sítios não colonizáveis para os diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f : \alpha = 0,1; 0,3; 0,5; 0,73; 0,9$, considerando redes fragmentadas no contexto de continentes, para cada valor de p	57
4.11	Logaritmo da diversidade média de espécies em função do logaritmo da área para $\alpha = 0,1$, comparando redes colonizadas com histórias evolucionárias diferentes e continentes, com diferentes proporções de sítios não colonizáveis p	61
4.12	Logaritmo da diversidade média de espécies em função do logaritmo da área para $\alpha = 0,3$, comparando redes colonizadas com histórias evolucionárias diferentes e continentes, com diferentes proporções de sítios não colonizáveis p	63
4.13	Logaritmo da diversidade média de espécies em função do logaritmo da área para $\alpha = 0,5$, comparando redes colonizadas com histórias evolucionárias diferentes e continentes, com diferentes proporções de sítios não colonizáveis p	65
4.14	Logaritmo da diversidade média de espécies em função do logaritmo da área para $\alpha = 0,73$, comparando redes colonizadas com histórias evolucionárias diferentes e continentes, com diferentes proporções de sítios não colonizáveis p	67
4.15	Logaritmo da diversidade média de espécies em função do logaritmo da área para $\alpha = 0,9$, comparando redes colonizadas com histórias evolucionárias diferentes e continentes, com diferentes proporções de sítios não colonizáveis p	69
4.16	Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f : \alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 5\%$	72

4.17	Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 10\%$	73
4.18	Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 15\%$	74
4.19	Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 20\%$	75
4.20	Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 25\%$	76
4.21	Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 30\%$	77
4.22	Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 35\%$	78
A.1	Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais de $A = (1200 \times 1200)$	86
B.1	Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 5\%$	88

B.2	Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 10\%$	89
B.3	Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 15\%$	90
B.4	Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 20\%$	91
B.5	Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 25\%$	92
B.6	Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 30\%$	93
B.7	Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 35\%$	94

Lista de Tabelas

2.1	Valores da inclinação z , de curvas espécie-área ($\log S = \log C + z \log A$, onde S é a riqueza de espécies, A é a área e C é uma constante correspondendo ao número de espécies quando A tem valor 1), para áreas arbitrárias de continentes, ilhas oceânicas e habitats de ilhas (Begon <i>et al</i> , 2006. p. 617).	25
3.1	Estimativas do expoente z para cada valor de α , considerando ecossistemas com diferentes histórias evolucionárias.	35
3.2	Estimativas do expoente z para cada valor de α , considerando redes em continentes.	38
3.3	Teste de Kolmogorov-Smirnov-Lilliefors para normalidade dos tamanhos de populações das espécies, para $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$	42
4.1	Estimativas do expoente z considerando redes fragmentadas com diferentes histórias evolucionárias, para cada valor de p e α	50
4.2	Estimativas do expoente β_1 em redes fragmentadas $A_c = (1 - p) \cdot (100 \times 100)$ com $p = 0,05; 0,10; 0,15; 0,20; 0,25; 0,30$ e $0,35$, para cada α	53
4.3	Estimativas do expoente β_1 em redes fragmentadas $A_c = (1 - p) \cdot (100 \times 100)$ com $p = 0,05; 0,10; 0,15; 0,20; 0,25; 0,30$ e $0,35$, para outros valores de α	54
4.4	Estimativas do expoente z considerando redes fragmentadas em continentes, para cada valor de p e α	59
4.5	Teste de Kolmogorov-Smirnov-Lilliefors para normalidade do logaritmo dos tamanhos de populações das espécies, para $\alpha = 0,3, 0,5, 0,73$ e $0,9$ e para cada valor de p	80

Sumário

1	Introdução	16
2	Revisão de Literatura	19
3	Modelagem em Habitats não Fragmentados	28
3.1	Modelo	28
4	Modelagem em Habitats Fragmentados	44
5	Conclusões	81
	Referências Bibliográficas	84
	Apêndice A – Normal Q-Q Plot - Habitats não Fragmentados	86
	Apêndice B – Normal Q-Q Plot - Habitats Fragmentados	88

1 Introdução

Apesar da complexidade de fatores que influenciam o crescimento e a dispersão de indivíduos em espécies, alguns padrões gerais são observados no estudo de ecossistemas. Um desses padrões é a relação entre o número de espécies e o tamanho da área ocupada por elas (relação espécie-área). Esta relação é uma das regras mais antigas da ecologia e tem sido utilizada para estimar distribuições populacionais, diversidade de espécies de animais e plantas. É uma das ferramentas mais freqüentemente usadas por biólogos conservacionistas na tomada de decisões em projetos de reservas naturais e também na predição de extinção de espécies como resultado de perdas de habitat (Drakare *et al*, 2006).

A forma das curvas espécie-área foi amplamente discutida durante a maior parte do século passado. As curvas mais conhecidas e aplicadas são duas curvas convexas moldadas para cima: a curva exponencial e a curva em lei de potência, cujo modelo é o mais freqüentemente encontrado na literatura recente. Ambas são convexas, porém não assintóticas (Tjorve, 2003).

Na década de 1920 a relação espécie-área foi generalizada como uma lei de potência (Arrhenius, 1921) definida por:

$$S = cA^z, \quad (1.1)$$

em que a variável S representa o número de espécies, A é a área amostrada, c é uma constante determinada empiricamente, representando a diversidade para uma unidade de área ($A = 1$) e z é o coeficiente log-log linear. Variações nos valores de c e z são de interesse porque podem indicar que processos diferentes fundamentam a relação espécie-área em escalas espaciais diferentes.

A diversidade de espécies, além de estar diretamente relacionada com o tamanho da área, sofre influência de outros fatores como a taxa de mutação, a qual permite a ação da seleção natural e contribui para o surgimento de novas espécies (especiação), e a quantidade de recursos disponíveis para a sobrevivência.

A curva da relação espécie-área pode ser modificada de acordo com a forma de amostragem da área de estudo, para o qual atualmente, existem diferentes formas, tais como as descritas abaixo (ver *e. g.* Rosenzweig, 2002):

- i. Curva espécie-área em grandes pedaços de um único ambiente geológico.
- ii. Curva espécie-área entre ilhas de um arquipélago.
- iii. Curva espécie-área entre áreas que tem sido separadas por histórias evolutivas.

É importante salientar que a relação espécie-área foi originalmente destinada para descrever o aumento do número de espécies encontradas em relação ao aumento da área amostrada. Contudo, curvas espécie-área de áreas amostradas, isoladas (arquipélagos) e de grandes áreas contíguas (continentes), apresentam diferenças na forma e nas propriedades.

Observa-se empiricamente que o valor de z é, aproximadamente, constante entre espécies do mesmo gênero. Os valores diferem quando se comparam curvas obtidas para áreas contíguas e para arquipélagos, pois as curvas obtidas para arquipélagos possuem valores de z mais altos (z varia entre 0,25 e 0,35) do que os obtidos para uma área subdividida (z varia entre 0,12 e 0,18) (Rosenzweig, 2002).

Outro aspecto importante no estudo da relação espécie-área é o efeito de interferências que levam à destruição do ecossistema. Esse aspecto pode ser modelado considerando diferentes frações de sítios destruídos, sem perder de vista a conservação biológica, cuja implicação mais relevante é o fato de que a consequência da destruição dos habitats sobre os padrões de paisagem, depende, em grande parte, do quanto o habitat foi destruído. Em outras palavras, quando quase todo o habitat está intacto, destruir 5% dos sítios tem muito menos importância do que destruir essa fração perto do limiar crítico de fragmentação, que é 41% (Havlin & Ben-Avraham, 2002).

Nosso principal objetivo é verificar o efeito da fragmentação sobre o comportamento da relação espécie-área, partindo da colonização de uma área ou região sem nenhuma existência de vida. Consideram-se somente os fatores fundamentais para uma modelagem adequada que permita estimar os parâmetros da relação espécie-área e da distribuição de abundância de espécies de forma mais verossímil.

O presente trabalho está organizado da seguinte maneira: no Capítulo 2 é feita uma revisão de literatura, onde são introduzidos os principais conceitos ligados à diversidade

biológica e à definição e construção de um modelo computacional. No Capítulo 3 é apresentada uma simulação numérica para verificar o comportamento do crescimento da diversidade de espécies em diferentes escalas espaciais, assumindo-se que toda a área é passível de colonização. A simulação apresentada no Capítulo 4 tem como objetivo verificar o comportamento do crescimento da diversidade de espécies em diferentes escalas espaciais considerando habitat fragmentado. A relação espécie-área e distribuição de abundância são os principais focos deste trabalho. O Capítulo 5 apresenta as conclusões baseadas nos resultados relevantes obtidos nos capítulos anteriores.

Para a implementação do modelo e análise dos resultados foram utilizados, respectivamente, os seguintes softwares: o Fortran 77 para os códigos de simulação, o pacote estatístico R (*versão 2.7.2*) e o Matlab (*versão 6.0*).

2 Revisão de Literatura

Uma das características mais evidentes da vida é a sua variabilidade, que se manifesta de diferentes formas. Estas diferenças são provenientes das alterações nas características dos organismos vivos ao longo das gerações, incluindo o surgimento de novas espécies, gerando a evolução biológica que consiste na adaptação das espécies a meios continuamente em mudança.

Em qualquer ambiente, alguns indivíduos tenderão a sobreviver, reproduzir melhor e deixar mais descendentes do que outros e estes serão indivíduos fortes em uma população.

A teoria da evolução por seleção natural é uma teoria ecológica, elaborada por Charles Darwin (1859), embora a sua essência também tenha sido apreciada por um contemporâneo e correspondente de Darwin, Alfred Russell Wallace. Ela baseia-se em uma série de proposições (Begon *et al*, 2006):

- i. Os indivíduos que compõem uma população de uma espécie não são idênticos. Eles variam, embora, por vezes, apenas ligeiramente, em termos de tamanho, taxa de desenvolvimento, resposta à temperatura e assim por diante.
- ii. Para alguns, esta variação é hereditária, o que em outras palavras significa que as características de um indivíduo são determinadas, em alguma medida, pela genética de seus ancestrais.
- iii. Todas as populações têm o potencial para preencher todo o planeta, e o fariam se cada indivíduo sobrevivente produzisse o seu número máximo de descendentes. Mas isso não acontece: muitos indivíduos morrem antes da reprodução e a grande maioria reproduz abaixo da taxa máxima.
- iv. Ancestrais diferentes deixam números de descendentes diferentes.

- v. O número de descendentes que um indivíduo deixa depende da interação entre as características do indivíduo e o ambiente em que ele vive.

Desse modo, espécies distintas, resultantes de processos seletivos distintos, apresentam indivíduos com diferença ainda mais evidente, e estes indivíduos de espécies diferentes podem reunir-se entre si em comunidades, dando origem aos ecossistemas. As diferenças entre as comunidades dependem da interação das espécies entre si e com o meio (clima, solo, relevo, etc), cujas condições podem variar no espaço e no tempo, e conjugadas com fatores históricos, podem resultar em variação de habitat sobre todo planeta.

A heterogeneidade espacial de um ecossistema, que é um reflexo da distribuição e utilização de recursos pelas espécies que o compõem, é uma propriedade importante e pode influenciar parâmetros relevantes, como a diversidade de espécies.

Os seres vivos que fazem parte de comunidades heterogêneas interagem com o meio em que vivem e entre si, causando relações de interdependência. Cada espécie extrai do meio em que vive as substâncias ou componentes básicos necessários para a sua existência.

De acordo com Tilman (1982), tudo o que é consumido por um organismo é um recurso para ele. Entretanto, consumido não significa simplesmente "comido", pois, como exemplo, as abelhas e esquilos não comem buracos, mas um buraco ocupado não está mais disponível para outra abelha ou esquilo. Assim, justamente como um átomo de nitrogênio, um gole de néctar ou um buraco que foi consumido são recursos que não estão mais disponíveis para outros consumidores. Da mesma forma, fêmeas já acasaladas poderão estar indisponíveis para outros companheiros. Todas estas "coisas" são consumidas no sentido de que o estoque ou o suprimento foi reduzido. Desse modo, os recursos são requeridos por um indivíduo em uma quantidade necessária para as atividades do organismo.

A utilização de recursos por indivíduos de mesma espécie não ocorre de maneira uniforme; quando há variação aleatória entre as características dos indivíduos da mesma espécie e quando essas variações, fortuitamente, resultam em vantagens destes indivíduos sobre os demais, ou seja, aumentam a sua capacidade de adaptação (e fixação ao habitat), esta característica, também conhecida como *fitness* (aptidão), dá a estes indivíduos maior chance de sobrevivência e de perpetuação da espécie portadora de traços vantajosos.

Além disso, cada espécie exige do habitat uma estrutura e topografia que lhe seja

favorável para o desenvolvimento dos seus hábitos característicos, o que faz com que cada uma delas somente se desenvolva em ambientes onde existam composição e estrutura favoráveis.

Quando o habitat não é capaz de fornecer as condições exigidas para a preservação da vida, torna-se inapropriado à sobrevivência do ser vivo. O homem é o ser vivo que mais interfere no ciclo natural da sobrevivência, e quando esta interferência é feita sem a preocupação de preservação do meio ambiente, acarreta destruição de recursos naturais e tragédias ecológicas.

Estudos teóricos que tentem representar, por meio de modelos, a dinâmica de uma população em habitats sujeitos à degradação, são cada vez mais necessários para avaliar o impacto da interferência sobre o meio na biodiversidade. Alguns desses estudos utilizam redes espaciais fragmentadas (Bascompte & Solé, 1998).

Neste contexto, a relação espécie-área é amplamente estudada buscando o entendimento quantitativo de como a variabilidade da área afeta a diversidade. Nestes estudos consideram-se as redes fragmentadas com o propósito de entender o efeito da degradação do ambiente na relação espécie-área.

Estudos sobre a relação espécie-área foram introduzidos na década de 1920 por Arrhenius (Arrhenius, 1921), onde foram testados 13 conjuntos de dados de diferentes espécies de plantas, concluindo-se que a lei de potência é adequada para áreas de diferentes tamanhos.

No artigo de Durrett & Levin (1996) foi proposto um modelo espacial para as curvas espécie-área considerando que pode haver especiação (mutação), dispersão e competição, com a conseqüente extinção. São questionados o fato da potência z estar entre 0.15 e 0.4 e a grande variabilidade desta potência em diferentes estudos. Por fim, conclui-se que a potência z da curva espécie-área na escala log-log depende da taxa com que novas espécies surgem no sistema, o que contradiz alguns trabalhos que asseguram que a potência z é constante, próxima de 1/4.

Em Crawley & Hurrell (2001) são apresentados dados de plantas com áreas variando de 0.01 a $10^8 m^2$ na Grã-Bretanha, os quais mostraram que a inclinação do gráfico log-log não é constante, mas varia sistematicamente com a escala espacial, e de habitat para habitat na mesma escala espacial. Valores de z são baixos (0.1 a 0.2) em escalas pequenas ($< 100 m^2$), grandes (0.4 a 0.5) em escalas intermediárias (1 *ha* a 10 *Km*²) e novamente baixos (0.1 a 0.2) em grandes escalas. No artigo conclui-se que, em vez de um único processo determinar a mudança na riqueza de espécies por meio de uma larga amplitude de escala,

diferentes processos podem determinar a biodiversidade de plantas em diferentes escalas espaciais, mas variando dentro de cada escala com o tipo de habitat.

Um outro estudo apresentado em Tjorve (2003) revê os possíveis modelos que podem ser usados em estudos teóricos e empíricos da relação espécie-área, e destaca que os modelos de lei de potência e exponencial são os mais conhecidos e mais freqüentemente aplicados, mas que podem não ser os mais apropriados. Esta afirmação baseia-se no fato de estudos recentes destacarem que curvas sigmoidais e com limitante superior podem ser mais adequadas para modelar a relação espécie-área. No entanto, curvas sigmoidais envolvendo vários parâmetros (3 ou mais) podem apresentar grandes dificuldades de ajuste (ver, por exemplo, Ratkoswky, 1983). Além destes, dois outros estudos Lomolino & Weiser (2001) e Ovaskainen & Hanski (2003) também propõem modificação da lei de potência.

Em Horner-Devine *et al* (2004) é apresentada a relação diversidade-área para bactérias sobre uma escala que varia de centímetros a centenas de metros em sedimentos de pântanos salgados. Foi observado que comunidades de bactérias localizadas próximas uma das outras são mais similares em composição que as distantes. Observou-se que o valor de z da relação espécie-área varia de 0,008 para um determinado grupo de bactérias (*β -proteobacteria*) até 0,040 (para todo grupo de bactérias, com 99% de similaridade). Mostrou-se ainda que não há evidência de que o valor de z para bactéria seja dependente da escala (isto é, a inclinação da curva distância-decaimento não varia com a distância). Entretanto, é possível que o valor de z varie com dimensões espaciais maiores, como tem sido observado para plantas.

Outros estudos que confirmam a ordem de magnitude de z para bactérias são apresentados em Bell *et al* (2005) e Green *et al* (2004), no qual z varia entre 0,02 a 0,07. Observa-se, em todos esses estudos, que z assume valores bem abaixo dos encontrados para os grupos com grandes organismos.

Estudos teóricos da relação espécie-área podem ser realizados utilizando-se modelos para simular a colonização realizada por espécies em redes espaciais. Os resultados destes estudos devem sempre ser comparados com estudos realizados com dados reais. Um estudo empírico realizado por Gleason (1922), (*apud* Rosenzweig, 2002) considerando-se espécies de plantas em $240 m^2$ de uma floresta do Michigan é ilustrado na Figura 2.1. Nesta figura são apresentados dois padrões de curvas para a relação espécie-área, em uma curva de espécie-área construída adicionando-se áreas adjacentes a uma rede inicial, ao que se denomina como uma estratégia de agrupamento. Se a contagem de espécies é proveniente de áreas acumuladas de redes espalhadas, a diversidade cresce

segundo o padrão demonstrado na curva superior. As duas curvas convergem para o mesmo ponto porque as amostras são provenientes de uma única rede de tamanho grande (Rosenzweig, 2002).

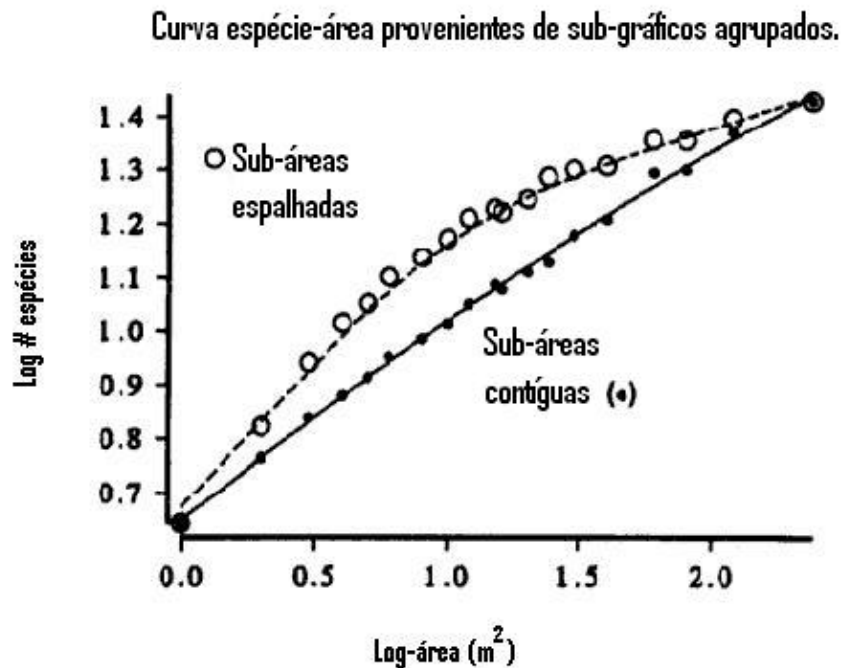


Figura 2.1: Relação espécie-área para algumas plantas do Michigan, EUA (Figura adaptada de Rosenzweig, 2002. p. 11).

Uma questão fundamental em biogeografia é saber se existe um "efeito de ilha" ou se, simplesmente, ilhas apresentam poucas espécies porque possuem pequenas áreas contendo poucos habitats. Vários estudos experimentais foram realizados para avaliar o efeito de ilha *versus* o efeito da variação do habitat (Begon *et al*, 2006). Um experimento foi realizado para tentar separar os efeitos da diversidade de habitats e áreas em algumas pequenas ilhas de manguezais no Golfo da Flórida (Simberloff, 1976). Neste experimento foram considerados três ilhas e uma ilha controle, fazendo-se uma contagem prévia da diversidade de habitat de cada ilha. No período de dois anos foram feitas reduções das áreas das três ilhas, não afetando a diversidade do habitat, que resultou na redução da diversidade de espécies. Para a ilha controle, o tamanho da área permaneceu inalterado, mas foi observado um ligeiro crescimento da diversidade após o período de acompanhamento, presumivelmente como resultados de eventos aleatórios (Figura 2.2).

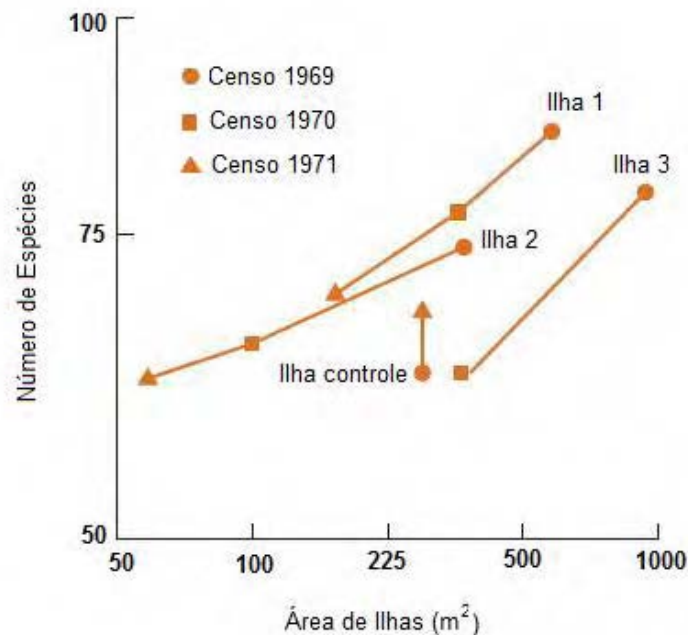


Figura 2.2: Efeito sobre o número de espécies de artrópodes devido a uma redução artificial do tamanho de ilhas manguezais. Ilhas 1 e 2 foram reduzidas em tamanhos após ambos censos de 1969 e 1970. A ilha 3 foi reduzida unicamente após o censo de 1969. A ilha controle não foi reduzida, e a mudança em suas riquezas de espécies foi atribuída a flutuações aleatórias (Begon *et al*, 2006. p. 616).

Outra forma de tentar distinguir o efeito de ilha em uma área separada é comparar os gráficos da relação espécie-área para as ilhas com realizados para continentes. A relação espécie-área de áreas continentais é explicada, quase que inteiramente, devido à diversidade dos habitats (considerando qualquer efeito de amostragem que envolva grandes probabilidades de detecção de espécies raras nas grandes superfícies). Todas as espécies são capazes de dispersar-se entre as áreas do continente, e o fluxo contínuo de indivíduos em todo o território mascara as extinções locais (ou seja, aquilo que seria uma extinção em uma ilha é revertida brevemente pelo intercâmbio de indivíduos entre áreas locais). Arbitrariamente, uma determinada área do continente deverá conter mais espécies do que uma ilha equivalente, e isto geralmente leva a interpretar que a inclinação das curvas espécie-área para as ilhas são mais acentuadas do que para as áreas continentais (uma vez que o efeito do isolamento deve ser mais acentuado nas pequenas ilhas, onde são mais prováveis as extinções). A diferença entre os dois tipos de curvas passa a ser atribuído ao efeito de ilha. A Tabela 2.1 retirada de Begon *et al* (2006) mostra que, apesar da variação considerável, a inclinação das curvas das ilhas é tipicamente maior.

Tabela 2.1: Valores da inclinação z , de curvas espécie-área ($\log S = \log C + z \log A$, onde S é a riqueza de espécies, A é a área e C é uma constante correspondendo ao número de espécies quando A tem valor 1), para áreas arbitrárias de continentes, ilhas oceânicas e habitats de ilhas (Begon *et al*, 2006. p. 617).

Grupo Taxonômico	Localização	z
<i>Áreas arbitrárias de continentes</i>		
Pássaros	Europa Central	0,09
Plantas com flores	Inglaterra	0,10
Pássaros	Novo Ártico	0,12
Vegetação savana	Brasil	0,14
Plantas terrestres	Grã-Bretanha	0,16
Pássaros	Novo trópico	0,16
<i>Ilhas oceânicas</i>		
Pássaros	Ilhas da Nova Zelândia	0,18
Lagartos	Ilhas Califórnia	0,20
Pássaros	Oeste da Índia	0,24
Pássaros	Leste da Índia	0,28
Pássaros	Leste do Pacífico central	0,30
Formigas	Melanésia	0,30
Plantas terrestres	Galápagos	0,31
Besouros	Oeste da Índia	0,34
Mamíferos	Ilhas Escandinavas	0,35
<i>Habitats de ilhas</i>		
Zooplâncton (lagos)	Estado de Nova York	0,17
Caracóis (lagos)	Estado de Nova York	0,23
Peixes (lagos)	Estado de Nova York	0,24
Pássaros (vegetação Páramo)	Andes	0,29
Mamíferos (montanhas)	Bacia Grande, EUA	0,43
Invertebrados terrestres (grutas)	Oeste da Virgínia	0,72

Uma relação diversidade-área semelhante à apresentada para animais e plantas também é observada para as línguas na terra (Gomes *et al*, 1999). Em trabalhos recentes de Oliveira *et al* (2006a) e de Oliveira *et al* (2006b) foi investigada a evolução da diversidade lingüística por meio de um modelo espacial simples que considera colonização geográfica, difusão e mutação. No modelo, regiões da rede são caracterizados pela quantidade de recursos disponíveis para as populações que vão colonizar a região. Esses recursos são distribuídos de forma aleatória e não correlacionados. Este modelo fornece resultados em boa concordância com os observados para a distribuição de línguas na Terra. Este modelo foi estendido por Silva & de Oliveira (2008) introduzindo-se correlação na distribuição dos recursos para áreas adjacentes. Observou-se que o crescimento da diversidade torna

mais rápido à medida que a correlação aumenta.

Neste trabalho estuda-se a evolução da diversidade de espécies utilizando-se o modelo computacional descrito em de Oliveira (2006a). Utilizou-se duas formas de amostragem da área, denotadas por diferentes histórias evolucionárias e continentes. Estas técnicas foram aplicadas no contexto de redes onde todos os sítios são passíveis de colonização e também em redes fragmentadas, visando verificar o efeito de ações destrutivas sobre o ecossistema.

Além da relação espécie-área, uma análise importante é a da abundância de espécies em uma região, visto que as espécies presentes em uma determinada comunidade e sua abundância são de muito interesse ecológico. De acordo com Magurran (1988) a dificuldade de definir diversidade constitui-se, basicamente, de dois componentes: variedade e abundância relativa das espécies; por conseguinte, a diversidade pode ser medida pelo registro do número de espécies, pela descrição de sua abundância relativa ou pelo uso de uma medida que combine estes dois componentes. Uma distribuição de abundância de espécies utiliza todas as informações reunidas em uma comunidade, constituindo-se na mais completa descrição matemática dos dados.

Embora os dados de abundância de espécie sejam freqüentemente descritos por um ou mais tipos de distribuição Pielou (1983), a diversidade é usualmente examinada em relação a três principais modelos: distribuição lognormal, série geométrica e série logarítmica. Uma descrição de outros modelos utilizados para descrever distribuição de abundância pode ser encontrada em Matos *et al* (1999).

É interessante salientar que a maioria das comunidades estudadas por ecologistas mostra uma distribuição aproximadamente lognormal de abundância de espécies (Sugihara, 1980).

Um importante problema a ser considerado nos estudos que visam avaliar a diversidade e a distribuição de abundância em diferentes ecossistemas, é o processo de destruição dos habitats. O homem tem exercido uma grande influência sobre a Terra, modificando a paisagem. A taxa de destruição das florestas naturais é alta, e as conseqüências são desconhecidas. É difícil estimar todas as implicações para a biodiversidade ou para a produtividade destes ecossistemas, no entanto, é evidente que o efeito está longe de ser trivial. As atuais taxas de extinção, como conseqüência da destruição de habitats naturais estão muito altas, mas novamente os números exatos são desconhecidos. Assim, a avaliação dos impactos de longo prazo de tais processos destrutivos é essencial, o que pode ser realizado por meio da integração de dados de campo e resultados teóricos. Um es-

tudo pioneiro visando avaliar o comportamento dinâmico de uma relação presa-predador em habitats sujeito a degradação foi realizado por Kareiva (1987). Outros autores apresentam modelos para a relação espécie-área considerando o impacto da destruição do habitat (Bascompte & Solé, 1998) e um deles usa a lei de potência diversidade-área, considerando a destruição de habitats naturais, representados por uma fração da área total, apresentado em Tilman & Lehman (1997).

Em Bascompte & Solé (1998) os estudos realizados considerou-se modelos espacialmente implícito (utilizando-se de equações diferenciais) e modelos espacialmente explícito, com redes espaciais. Na modelagem foi levada em consideração a extinção e interação.

Os modelos considerados nesse estudo mostram-se mais apropriados para simulações da dinâmica de população com alta taxa de reprodução e possibilidades de mutação. Estas são características tipicamente encontradas em populações de microorganismos, tais como bactérias, vírus, fungos, etc. Um estudo da população de espécies com essas características foi realizado considerando frequências de espécies observadas em classes de tamanho de população (distribuição da abundância).

3 Modelagem em Habitats não Fragmentados

A relação espécie-área é um padrão importante na comunidade ecológica, embora os mecanismos que contribuem para a sua forma exata permaneçam obscuros. Por esta razão torna-se fundamental realizar uma modelagem adequada que permita estimar, de forma mais verossímil, os parâmetros da relação espécie-área. Com este objetivo foi construído um modelo computacional que permite analisar o comportamento da diversidade de espécies em diferentes escalas espaciais.

3.1 Modelo

Considera-se uma rede com área ($A = L \times L$) composta por n sítios. Cada sítio x_i é identificado por um número inteiro. Além disso, cada sítio x_i possui uma capacidade C_i , $i = 1, \dots, n$, que está associada com a quantidade de recursos disponível para o indivíduo (espécie) que colonizará aquele sítio (Figura 3.1).

C_1	C_5	C_9	C_{13}
C_2	C_6	C_{10}	C_{14}
C_3	C_7	C_{11}	C_{15}
C_4	C_8	C_{12}	C_{16}

Figura 3.1: Rede composta por $A = 4 \times 4$ sítios.

As capacidades C_i foram obtidas gerando-se valores de uma distribuição uniforme $U(0, 1)$. Para cada sítio define-se como vizinho todo sítio que tem pelo menos uma fronteira em comum (4 vizinhos mais próximos). A Figura 3.2 exibe uma rede quadrada composta por $L \times L$ sítios (com $L = 4$), onde os vizinhos encontram-se destacados.

O processo de colonização é iniciado sorteando-se de maneira equiprovável um número inteiro entre 1 e n , que corresponde ao sítio que dará início à colonização. Sabendo-se o sítio inicial, a espécie é inserida e os vizinhos deste sítio colonizado são identificados. Chama-se a atenção para as condições periódicas de contorno; isso significa que a rede se fecha vertical e horizontalmente. Para melhor compreensão, a Figura 3.2 ilustra duas situações em que os vizinhos do sítio com a *espécie 1* estão em destaque.

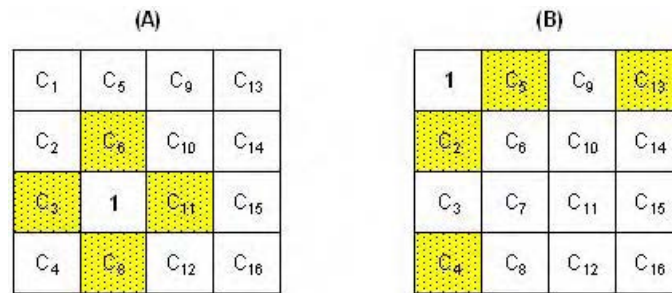


Figura 3.2: Rede composta por $A = 4 \times 4$ sítios, com o processo de colonização: **(A)** Colonização iniciada no sítio 7; **(B)** Colonização iniciada no sítio 1.

Após inserir a espécie na rede e identificar os seus sítios vizinhos, o próximo passo é saber para qual dos vizinhos uma parte da população da espécie irá migrar. Para isso, calcula-se a soma das capacidades dos sítios vizinhos ($S_c = \sum C_i$) e, posteriormente, calcula-se a probabilidade de cada sítio vizinho ser colonizado. Essa probabilidade é definida por C_i/S_c . Em seguida é construído um intervalo acumulando essas probabilidades; após definir o intervalo das probabilidades acumuladas, sorteia-se um número aleatório entre 0 e 1 e verifica-se em qual sub-intervalo esse número está contido, determinando-se, assim, o sítio vizinho a ser colonizado. Logo, quanto maior a capacidade do sítio, maior a sua chance de ser escolhido.

Calcula-se então, o *fitness* (ou adaptabilidade) da primeira espécie, que é definido como a soma das capacidades dos sítios colonizados pela mesma espécie ($f_w = \sum_i C_{i,w}$, em que f_w representa o *fitness* da espécie w).

Sabendo qual dos sítios vizinhos será colonizado, verifica-se se há ocorrência de mutação (M), o que ocorre com probabilidade igual à razão entre uma constante pré-determinada α (que pode assumir valores entre 0 e 1) e o *fitness* da espécie que irá colonizar. Contudo, o valor máximo que M pode assumir é 1 ($M \in (0, 1]$). Vale ressaltar que valores grandes de α implica em alta probabilidade de mutação, o que é uma característica de algumas espécies. Obviamente, a escolha do valor de α depende da espécie a ser estudada. Novamente um número aleatório é sorteado e, caso ele seja menor que o valor de M , a espécie sofre mutação, atribuindo-se a ela o próximo valor inteiro.

Por fim, o sítio vizinho escolhido é colonizado, sendo ocupado pela *espécie 1* ou por uma versão mutante da mesma (Figura 3.3).

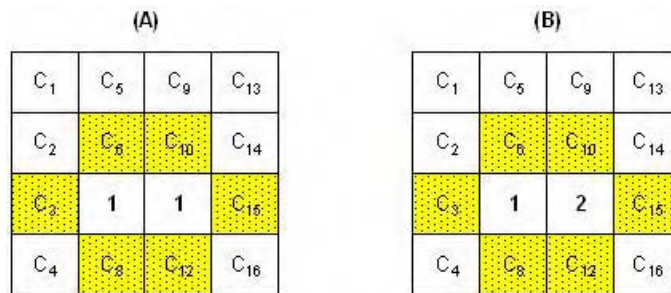


Figura 3.3: Rede composta por $A = 4 \times 4$ sítios, com o processo de colonização iniciado a dois passos de tempo. **(A)** Sem ocorrência de mutação; **(B)** Com ocorrência de mutação.

Vale ressaltar que, para os casos em que há mais de uma espécie na vizinhança do sítio a ser ocupado, faz-se um sorteio a partir de um intervalo construído de forma similar ao da escolha do vizinho a ser colonizado. Para estas situações serão considerados os *fitness* das espécies vizinhas do sítio a ser colonizado. De acordo com a Figura 3.4, suponha que o sítio vizinho sorteado para dar continuidade ao processo de colonização seja o 12. Observe que na vizinhança dele existem duas espécies que poderão colonizá-lo: *espécie 1* e *espécie 2*. Então, para verificar qual das espécies colonizará o sítio 12, calcula-se o *fitness* das mesmas ($f_1 = C_7 + C_8$ e $f_2 = C_{11}$) e em seguida, obtém-se a probabilidade de colonização para cada espécie. Novamente é construído um intervalo acumulando essas probabilidades. Posteriormente, sorteia-se outro número aleatório entre 0 e 1 e verifica-se em qual sub-intervalo esse número está contido, determinando a espécie que irá colonizar o sítio.

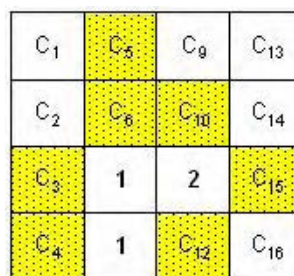


Figura 3.4: Rede composta por $A = 4 \times 4$ sítios, com o processo de colonização a três passos de tempo.

O processo de colonização se repete, obedecendo a esses critérios e é finalizado quando toda a rede for ocupada. Uma síntese desse procedimento é apresentado no fluxograma da Figura 3.5.

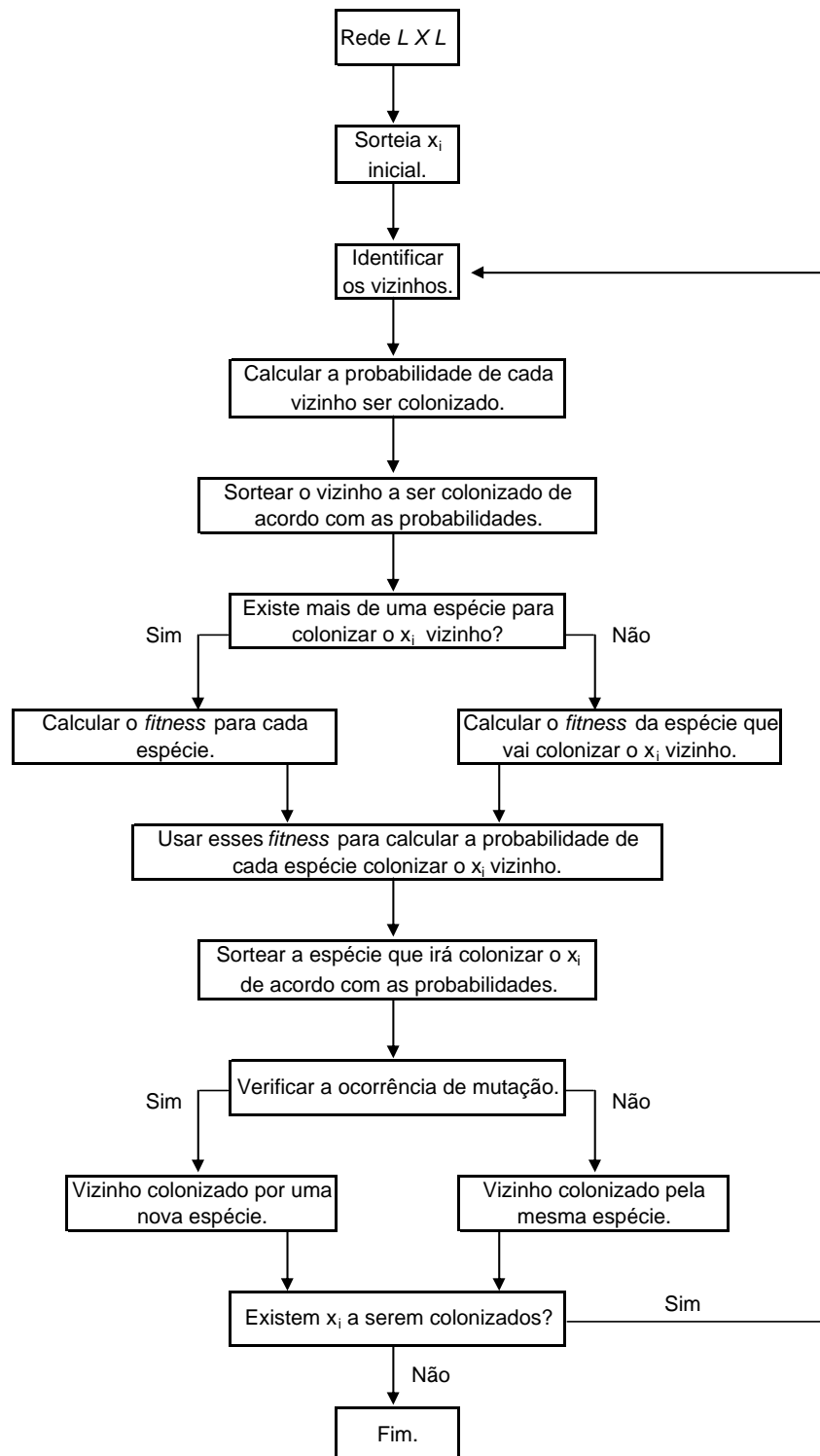


Figura 3.5: Fluxograma do processo de colonização em redes espaciais.

Para melhor compreensão do modelo descrito, a Figura 3.6 ilustra a realização da dinâmica com todos os sítios colonizados. Nesta figura, cada cor representa uma espécie diferente.

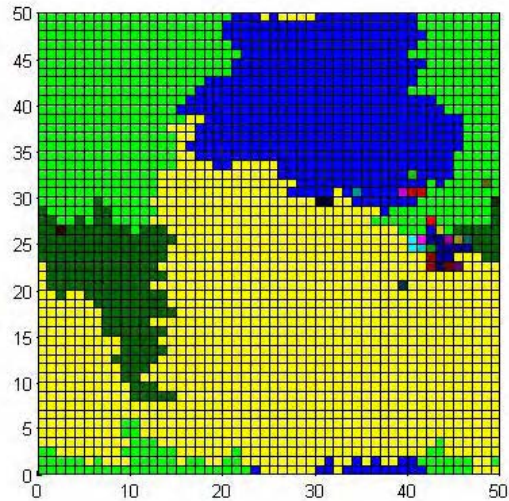


Figura 3.6: Rede composta por $A = (50 \times 50)$, com o processo de colonização finalizado, gerando 28 espécies ($\alpha = 0,3$).

Foram realizadas 1000 simulações independentes para valores de L entre 10 e 200 (10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100 e 200), 500 simulações para L igual a 300 e 400, e 50 para L igual a 600, 900 e 1200. Os valores de α considerados para o cálculo da taxa de mutação foram: 0,1; 0,3; 0,5; 0,73 e 0,9. Esses valores de α visam abranger o maior número de espécies possíveis caracterizadas pelas suas taxas de mutações.

A Figura 3.7 ilustra a colonização das redes para uma única simulação com $A = 100 \times 100$ para cada α . Observa-se que, à medida que aumenta o valor da constante α , a diversidade de espécies S também é aumentada.

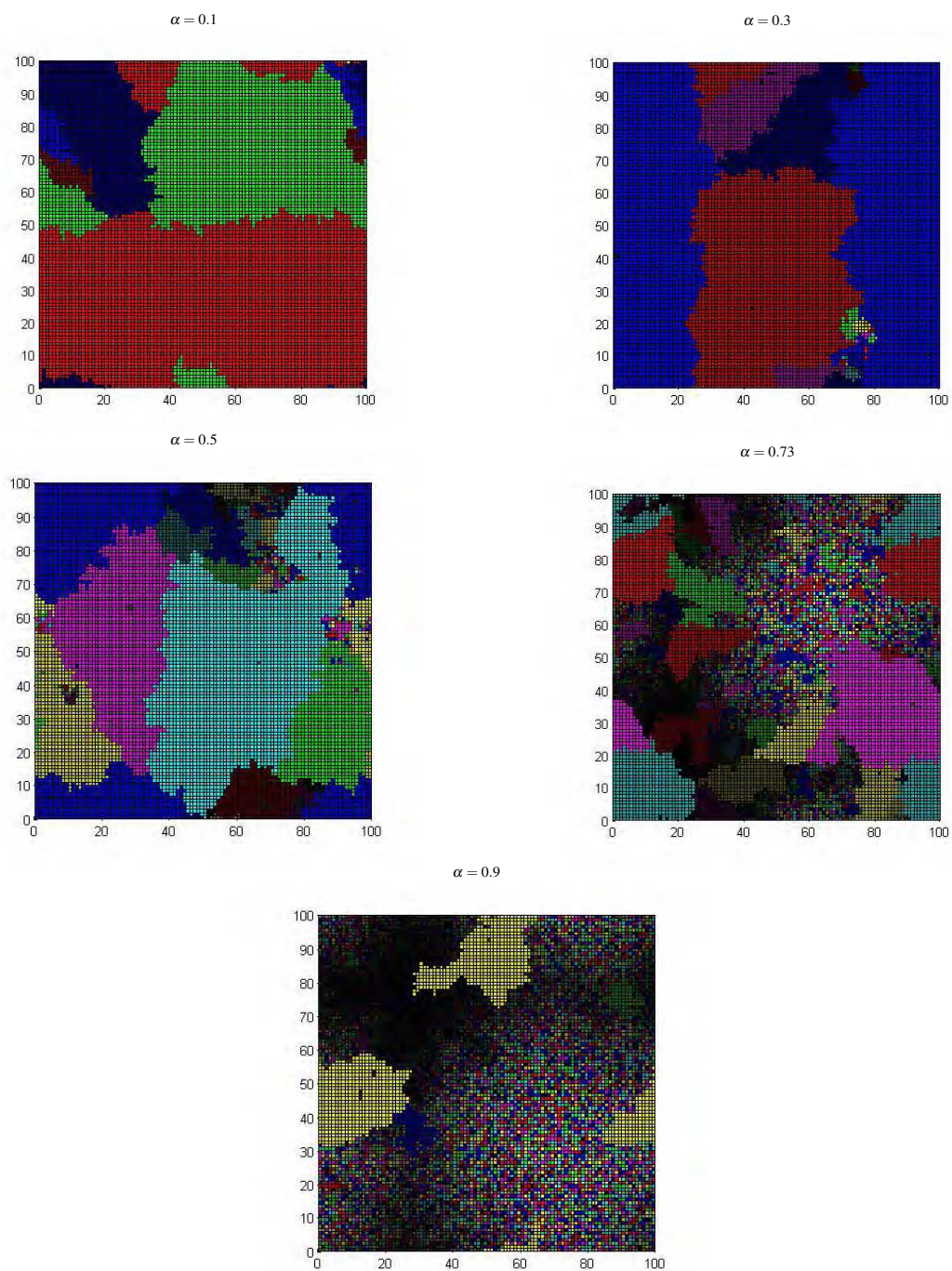


Figura 3.7: Redes espaciais colonizadas com $A = 100 \times 100$ para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,1$; $0,3$; $0,5$; $0,73$ e $0,9$.

A Figura 3.8 ilustra o comportamento da diversidade de espécies com o aumento do tamanho de área para os diferentes valores de α , com a transformação logarítmica, considerando ecossistemas com histórias evolucionárias diferentes. Cada ponto do gráfico representa a média das diversidades das simulações independentes para cada valor de L . Observa-se que, apenas para $\alpha = 0,9$ o comportamento da relação espécie-área ajusta-se bem a uma única lei de potência. Para esse valor de α , acredita-se que sejam necessárias áreas demasiadamente grandes para que ocorra um ponto de mudança no comportamento dessa curva, que caracterizaria uma segunda lei de potência.

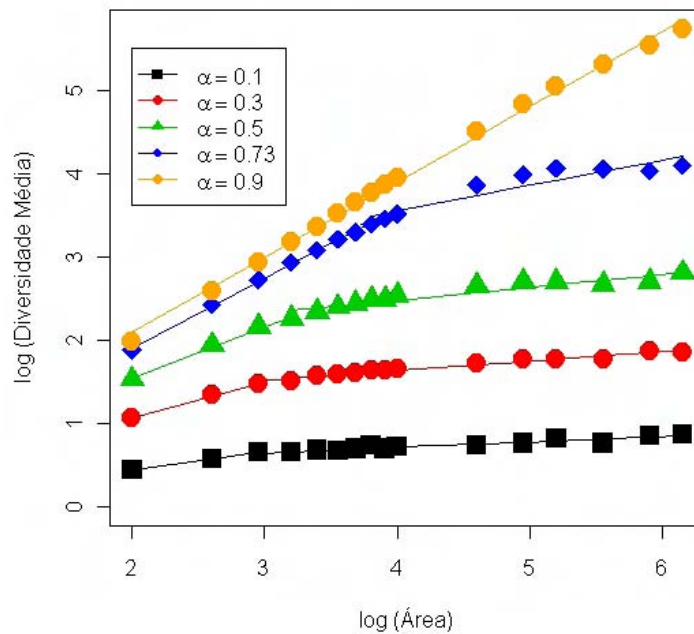


Figura 3.8: Logaritmo da diversidade média de espécies *versus* logaritmo da área para os diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha=0,1$; $0,3$; $0,5$; $0,73$ e $0,9$ para redes com diferentes histórias evolucionárias.

Para estimar o valor z , lineariza-se a lei de potência dada na equação (1.1) com uma transformação logarítmica:

$$\begin{aligned} \log S &= \log(cA^z) \\ &= \log c + z \log A. \end{aligned} \quad (3.1)$$

Considerando as observações $(\log A_i, \log S_i)$ estima-se o valor de z pelo método de mínimos quadrados.

A Tabela 3.1 exibe os valores de z estimados e a área que delimita o comportamento da diversidade para cada região de escala, com diferentes valores de α . Também foi calculado o intervalo de confiança para cada estimativa de z , com 95% de confiança. Observou-se que a diversidade das espécies cresce mais rapidamente para áreas pequenas e intermediárias, enquanto que para áreas grandes, essa diversidade cresce mais lentamente.

Tabela 3.1: Estimativas do expoente z para cada valor de α , considerando ecossistemas com diferentes histórias evolucionárias.

Constante α	1 ^a Lei			2 ^a Lei		
	Área	z	IC (95%)	Área	z	IC (95%)
0,1	$100 \leq A \leq 900$	0,219	0,137;0,301	$900 \leq A \leq 1440000$	0,065	0,052;0,078
0,3	$100 \leq A \leq 900$	0,428	0,233;0,622	$900 \leq A \leq 1440000$	0,114	0,099;0,129
0,5	$100 \leq A \leq 1600$	0,616	0,448;0,783	$1600 \leq A \leq 1440000$	0,155	0,118;0,193
0,73	$100 \leq A \leq 6400$	0,835	0,803;0,868	$6400 \leq A \leq 1440000$	0,305	0,193;0,417
0,9	$100 \leq A \leq 1440000$	0,904	0,875;0,934	-	-	-

Alternativamente, o comportamento da relação espécie-área também pode ser analisado subdividindo-se uma rede já colonizada. A justificativa para essa análise é verificar a relação espécie-área no contexto de continentes. A Figura 3.9 ilustra uma rede colonizada composta por $A = 6 \times 6$ sítios, dispondo cada espécie de acordo com a ocupação.

8	9	9	7	6	8
9	9	7	7	3	1
1	1	2	3	3	1
4	1	2	5	4	4
10	5	5	5	4	10
8	8	9	6	6	10

Figura 3.9: Rede composta por $A = 6 \times 6$ sítios, com o processo de colonização finalizado, identificando as espécies geradas.

Para um determinado valor de L ($A = L \times L$) obtém-se seus divisores, considerando aqueles maiores ou igual a 3. Posteriormente, L assume os valores destes divisores, delimitando as subredes. O ideal é escolher um valor de L que contenha um número de divisores consideravelmente grande. Na Figura ilustrada anteriormente, o valor de L é 6. Logo, tem-se 3 e 6 os divisores considerados. Para este caso, a ilustração das subredes é dada na Figura 3.10.

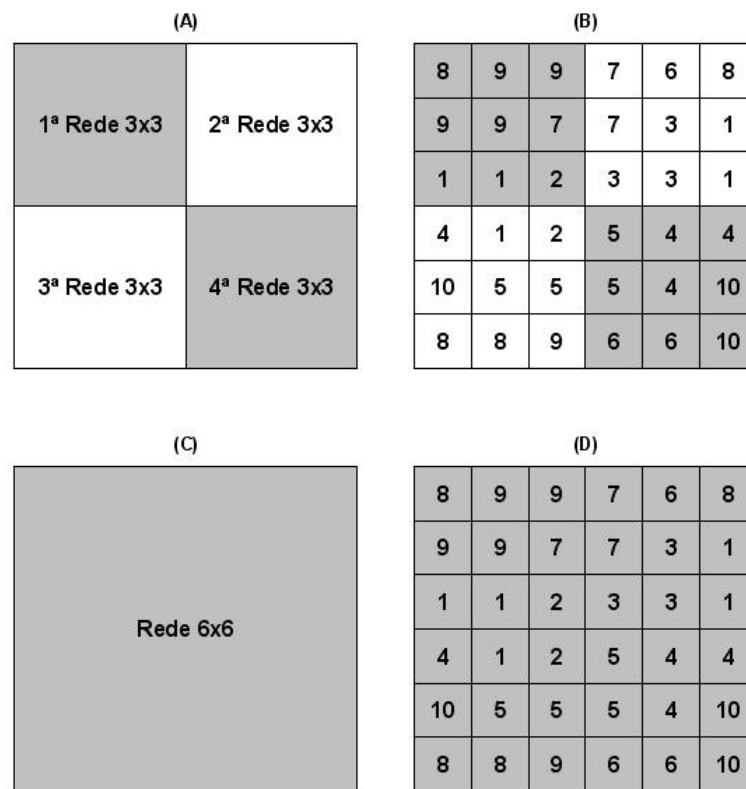


Figura 3.10: Redes subdivididas (continentes), considerando $L = 3$ e 6 . **(A)** Subredes 3×3 ; **(B)** Distribuição das espécies em cada subrede 3×3 ; **(C)** Subredes 6×6 ; **(D)** Distribuição das espécies na subrede 6×6 .

Nas Figuras 3.10 **(A)** e **(B)** têm-se, respectivamente, as delimitações das subredes com $A = 3 \times 3$ e a distribuição das espécies para cada subrede. A Figura 3.10 **(C)** exibe a delimitação de uma subrede com $A = 6 \times 6$ (igual ao tamanho da rede). Similarmente, a distribuição das espécies para esta subrede é observada (Figura 3.10 **(D)**).

A diversidade para a subrede de área A ($A = L \times L$) é definida como a média das diversidades das subredes, e esse procedimento é repetido para todas as redes simuladas, resultando em uma seqüência de diversidades médias. Adota-se como diversidade da subrede ($L \times L$) a média dessas diversidades médias.

Para esta análise considerou-se redes com $A = 1200 \times 1200$, subdividindo-as pelos divisores de 1200 entre 10 e 1200, a fim de encontrar valores de L próximos aos utilizados na primeira análise. Os valores assumidos por L foram: 10, 12, 15, 16, 20, 24, 25, 30, 40, 48, 50, 60, 75, 80, 100, 120, 150, 200, 240, 300, 400, 600 e 1200.

A estimativa de z foi calculada usando o método de mínimos quadrados aplicando o mesmo procedimento de linearização da equação (3.1).

A Figura 3.11 apresenta o comportamento da diversidade de espécies em relação a

área, para os diferentes valores de α , considerando redes no contexto de continentes. Cada ponto do gráfico representa a média das diversidades das subredes das simulações independentes. Neste estudo observa-se que a diversidade cresce bem lentamente em áreas pequenas, e há um aumento na taxa de variação da diversidade para áreas grandes. Vale ressaltar que para $\alpha = 0,9$ o crescimento da diversidade não se altera com o tamanho de área, ou seja, a relação espécie-área é explicada por uma única lei e com o valor do expoente z próximo de 1.

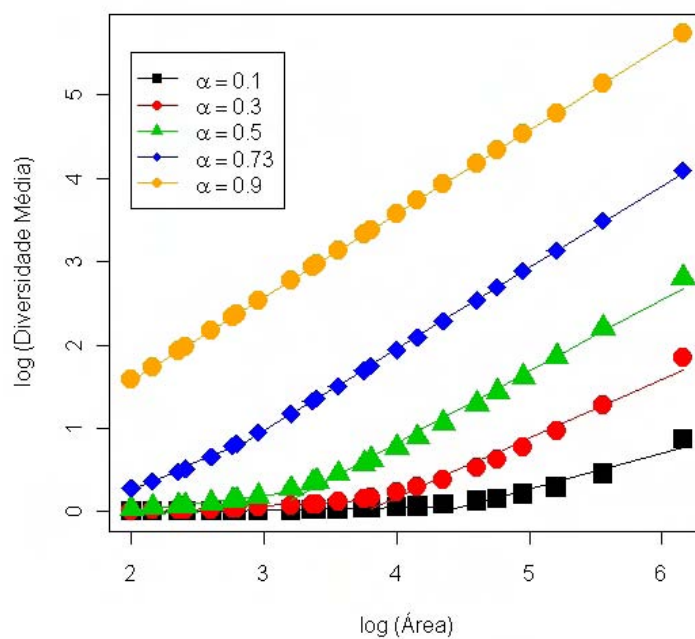


Figura 3.11: Logaritmo da diversidade média de espécies *versus* logaritmo da área para os diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,1$; $0,3$; $0,5$; $0,73$ e $0,9$ para continentes.

Os valores estimados de z e a área que delimita o comportamento da diversidade para cada lei de potência, com diferentes valores de α , em áreas continentais podem ser vistos na Tabela 3.2. Também foi calculado o intervalo de confiança para cada estimativa de z , considerando 95% de confiança. Observa-se um comportamento diferente das relações espécie-área em continentes quando comparados com o encontrado em ecossistemas com histórias evolucionárias diferentes.

Tabela 3.2: Estimativas do expoente z para cada valor de α , considerando redes em continentes.

Constante α	1ª Lei			2ª Lei		
	Área	z	IC (95%)	Área	z	IC (95%)
0,1	$100 \leq A \leq 22500$	0,031	0,023;0,038	$22500 \leq A \leq 1440000$	0,428	0,301;0,555
0,3	$100 \leq A \leq 6400$	0,086	0,067;0,106	$6400 \leq A \leq 1440000$	0,709	0,614;0,805
0,5	$100 \leq A \leq 1600$	0,186	0,138;0,235	$1600 \leq A \leq 1440000$	0,861	0,814;0,907
0,73	$100 \leq A \leq 625$	0,674	0,611;0,736	$625 \leq A \leq 1440000$	0,979	0,970;0,988
0,9	$100 \leq A \leq 1440000$	0,998	0,997;0,999	-	-	-

Nos estudos apresentados anteriormente observa-se que a concavidade e a velocidade de crescimento da diversidade, para cada α , altera-se de forma significativa de acordo com o tipo de amostragem (histórias evolucionárias diferentes e continentes), exceto para $\alpha = 0,9$. Para este valor de α , o comportamento do crescimento da diversidade de espécies não se altera com o tamanho de área, e ajusta-se bem a uma única lei de potência. Na Figura 3.12 é apresentada as curvas obtidas nos dois tipos de ecossistemas estudados com diferentes valores de α .

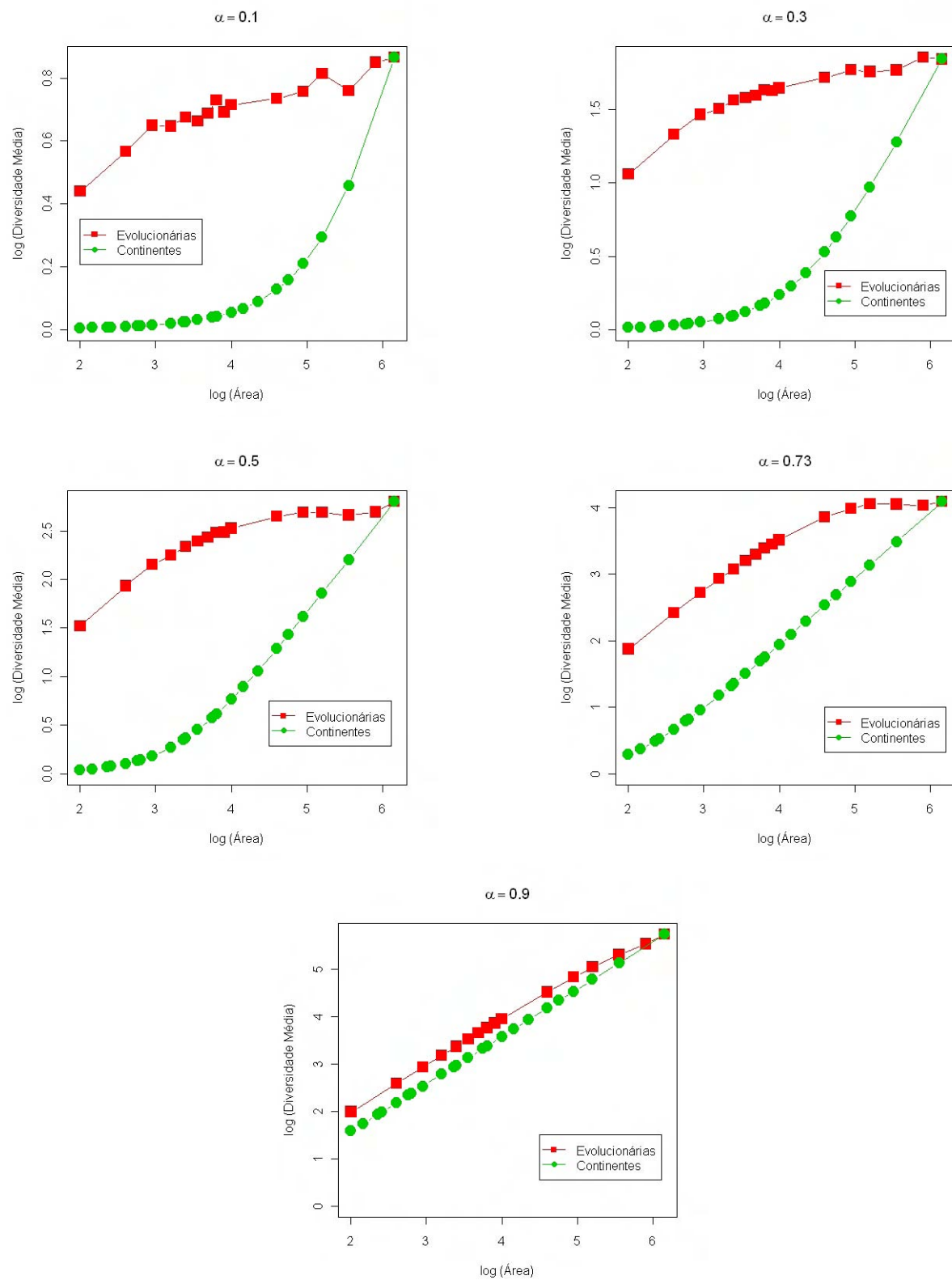


Figura 3.12: Logaritmo da diversidade média de espécies *versus* logaritmo da área para $\alpha = 0,1; 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$ comparando redes colonizadas com histórias evolucionárias diferentes e continentes.

Outro resultado importante no estudo de padrões da biodiversidade é a análise da distribuição de tamanhos de populações das espécies geradas. Para este fim, considerou-se a definição do tamanho da população dada por:

$$\text{População}_w = [100 \times f_w] + 1, \quad w = 1, 2, \dots, N \quad (3.2)$$

em que:

População_w é o número de indivíduos da *espécie w* e f_w corresponde ao *fitness* da *espécie w*.

Para a definição (3.2), $[y]$ representa a parte inteira de y . Adicionou-se uma unidade nessa equação para garantir a existência da população quando o valor do *fitness* for muito pequeno.

Foram consideradas as populações formadas por todas as espécies geradas nas 50 simulações de redes com $A = 1200 \times 1200$, assumindo que cada simulação gera espécies distintas. Ou seja, a *espécie 1* da primeira simulação é distinta da *espécie 1* da segunda, da terceira e assim sucessivamente.

Na maioria dos estudos é observado que a abundância de espécie tem distribuição log-normal (Sugihara, 1980, Matos *et al*, 1999). Para verificar essa característica, considerou-se apenas teste de normalidade para o logaritmo dos tamanhos de populações. Desse modo, classes do logaritmo dos tamanhos de populações das espécies foram construídas com o objetivo de quantificar as espécies existentes em cada classe, obtendo-se, assim, a distribuição de tamanhos de população das espécies geradas nas 50 simulações das redes $A = 1200 \times 1200$ para os diferentes valores de α .

A Figura 3.13 ilustra as distribuições de tamanhos das espécies (na escala log) para $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$. Para $\alpha = 0,1$ a probabilidade de mutação é muito pequena e, conseqüentemente, tem-se baixa diversidade de espécies, porém com grandes populações. Assim, os resultados para $\alpha = 0,1$ não foram contabilizados para a construção desta distribuição.

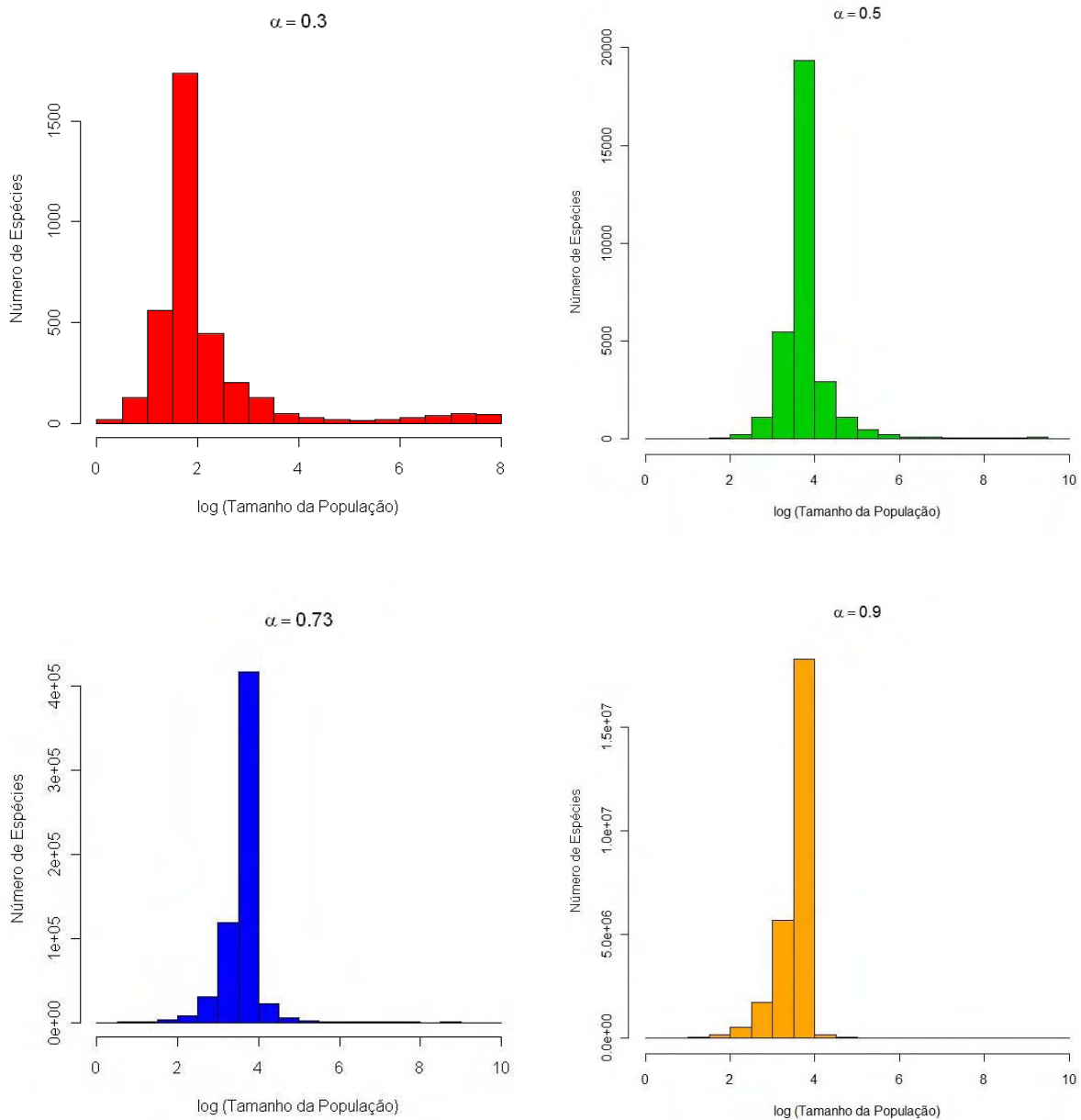


Figura 3.13: Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$.

Observou-se nos gráficos da Figura 3.13 que a assimetria da distribuição se altera à medida em que aumenta a constante α , passando de uma distribuição com uma assimetria positiva para uma distribuição com assimetria negativa. Isso é interpretado como a existência de espécies com grandes populações para $\alpha = 0,3$, tendendo a diminuição dos tamanhos das populações quando α aumenta.

A normalidade aproximada da distribuição do logaritmo dos tamanhos de populações das espécies pode ser feita, inicialmente, com base na análise gráfica dos histogramas apresentados. No entanto, uma abordagem gráfica mais confiável é feita com o Normal

Q-Q Plot. Nesse gráfico são plotados os percentis amostrais *versus* percentis esperados pelo ajuste de uma distribuição normal. Se os pontos se situarem próximos a uma reta de mínimos quadrados a suposição de normalidade deve ser aceita. Esse processo gráfico é bastante poderoso para verificar desvios de normalidade, entretanto não se constitui um teste formal, servindo apenas como uma análise exploratória dos dados e para a identificação de outliers. Assim, além da análise gráfica da distribuição dos tamanhos de populações, efetuou-se também um teste de hipótese para cada amostra, com os diferentes valores de α .

Foi realizado o teste de Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors), o qual é uma modificação do teste de Kolmogorov-Smirnov. Este teste avalia a normalidade dos dados sem a necessidade de especificar os parâmetros da distribuição Normal (Teste Não-Paramétrico); é baseado na grandeza da diferença absoluta entre os valores observados e esperados das distribuições acumuladas e a significância da diferença entre a distribuição empírica e a normal acumulada, que são avaliadas considerando uma Tabela específica do teste K-S (Conover, 1998). A formulação desse teste tem como hipótese nula (H_0) que o logaritmo dos tamanhos de populações das espécies, para um dado α , é proveniente de uma distribuição Normal com média e variância não especificadas, contra a hipótese alternativa (H_1) que o logaritmo de tamanhos de populações das espécies não é proveniente de uma distribuição Normal. Testar estas hipóteses é equivalente a testar a hipótese de distribuição log-normal para os tamanhos de populações das espécies.

Tabela 3.3: Teste de Kolmogorov-Smirnov-Lilliefors para normalidade dos tamanhos de populações das espécies, para $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$.

α	N	KS Lilliefors	p-valor (%)
0,3	3503	0,2483	2,2e-14
0,5	31493	0,2371	2,2e-14
0,73	610821	0,1716	2,2e-14
0,9	26691458	0,1571	2,2e-14

Observa-se na Tabela 3.3 que todas as amostras apresentam mais de 3000 espécies, o que torna bastante confiável o teste de normalidade aplicado.

Com base nessas três técnicas - Análises gráficas das distribuições por histograma e por Normal Q-Q Plot (Apêndice A) e Teste de Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors) - pode-se concluir que nenhuma das amostras do logaritmo de tamanhos de populações das espécies, independente do valor do α , apresenta comportamento normal. A Tabela 3.3

exibe, para cada valor de α , a quantidade de espécies (tamanho da amostra), o valor da estatística do teste e o p-valor. A comparação do p-valor com o nível de significância de 5%, leva à rejeição da hipótese de normalidade dos dados amostrais.

4 Modelagem em Habitats Fragmentados

A destruição dos habitats naturais é o problema ambiental de grande interesse atualmente. As taxas de destruição das florestas naturais, a poluição de rios, mares e do ar são altas e as conseqüências ainda não foram totalmente explicadas. Com esse panorama, com a destruição dos habitats, tem-se as elevadas taxas de extinção.

Assim, torna-se fundamental encontrar formas teóricas ou empíricas para avaliar o impacto causado pela destruição do habitat sobre a biodiversidade. Este capítulo descreve o modelo apresentado no capítulo anterior considerando-se a fragmentação do habitat com o objetivo de simular habitats que sofreram algum tipo de destruição.

Como apresentado anteriormente, considera-se uma rede com área ($A = L \times L$) composta por n sítios. Cada sítio é identificado por um número inteiro e posteriormente, alguns são sorteados e marcados como sítios que não poderão ser colonizados. O número de sítios não colonizáveis corresponde a $n \times p$, em que p é uma proporção pré-definida. Assim, a área disponível para a ocupação corresponde a $A_c = (1 - p) \cdot (L \times L)$. Cada sítio possui uma capacidade C que está associada à quantidade de recursos disponíveis; as capacidades C_i são geradas a partir de uma distribuição uniforme $U(0, 1)$. Aos sítios que não poderão ser colonizados, j , é atribuída capacidade igual a 0 ($C_j = 0$) (Figura 4.1).

C_1	C_5	C_9	C_{13}
C_2	C_6	C_{10}	C_{14}
C_3	C_7	C_{11}	C_{15}
C_4	C_8	C_{12}	C_{16}

Figura 4.1: Rede fragmentada composta por $A_c = (1 - p) \cdot (4 \times 4)$ sítios e $p = 25\%$.

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

O processo de colonização é iniciado sorteando-se de maneira equiprovável um número inteiro entre 1 e n , que corresponde ao sítio que dará início à colonização; caso o número sorteado corresponda a um sítio não colonizável, outro número é sorteado. Sabendo-se o sítio inicial, a espécie é inserida e os vizinhos deste sítio são identificados, considerando-se, quando necessárias, as condições periódicas de contorno.

O *fitness* (ou adaptabilidade) da espécie é calculado de forma similar ao descrito no Capítulo 3 ($f_w = \sum_i C_{i,w}$, em que f_w representa o *fitness* da espécie w).

Após inserir a espécie na rede e identificar os vizinhos passíveis de colonização, o próximo passo é saber para qual desses vizinhos uma parte da população dessa espécie vai migrar. Para isso, calcula-se a soma das capacidades destes vizinhos ($S = \sum C_i$) e, posteriormente, a probabilidade de cada um desses sítios vizinhos serem colonizados.

A ocorrência de mutação e o processo de colonização se dão de forma idêntica a discutida Capítulo 3.

Em alguns casos, um sítio colonizável pode ficar isolado do restante da rede quando todos os seus vizinhos são sítios não colonizáveis (Figura 4.2 - sítio 15). Quando isso ocorre, diz-se haver formação de ilha, e o sítio em questão não é colonizado.

C_1	C_5	C_9	C_{13}
C_2	C_6	C_{10}	C_{14}
C_3	C_7	C_{11}	C_{15}
C_4	C_8	C_{12}	C_{16}

Figura 4.2: Rede fragmentada composta por $A_c = (1 - p) \cdot (4 \times 4)$ sítios, com formação de ilha ($p = 25\%$).

Para evitar esse problema considera-se somente aglomerados cujo número mínimo de sítios passíveis de colonização seja superior a 90% da quantidade de sítios disponíveis. Ou seja, para que a rede seja aceita, o número mínimo de sítios colonizáveis deve ser $0,9 \cdot (1 - p) \cdot (L \times L)$.

Salienta-se que neste trabalho com redes fragmentadas, mesmo quando alguns dos sítios disponíveis para a ocupação não são colonizados (devido à formação de ilhas)

considera-se, para fins de análise, a área total colonizável ($A_c = (1 - p) \cdot (L \times L)$).

A Figura 4.3 ilustra a realização da dinâmica para uma rede fragmentada $(1 - p) \cdot (50 \times 50)$, com $p = 20\%$. A cor branca corresponde aos sítios disponíveis não colonizados (ilhas), a cor preta corresponde aos sítios não colonizáveis e as demais cores correspondem, cada uma, a uma espécie diferente.

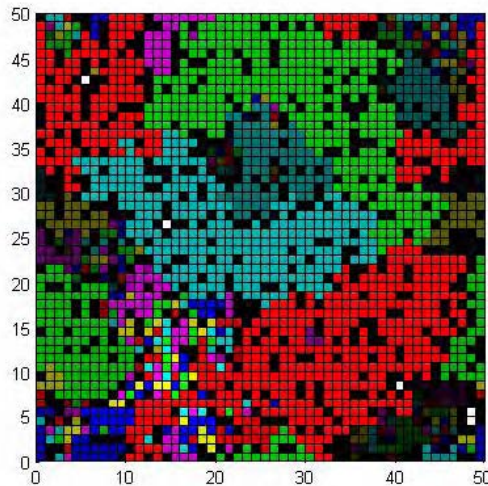


Figura 4.3: Rede composta por $A_c = (1 - p) \cdot (50 \times 50)$ sítios e $p = 20\%$, com o processo de colonização finalizado, gerando 316 espécies ($\alpha = 0,5$).

Foram realizadas 1000 simulações independentes para L entre 10 e 200 (10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100 e 200), 500 para L igual a 300, 50 para L igual a 600 e 10 simulações para L igual a 1200. Os valores de α considerados para o cálculo da taxa de mutação foram: 0,1; 0,3; 0,5; 0,73 e 0,9. Os valores assumidos para a proporção de sítios não colonizáveis p , que corresponde o quanto o habitat foi destruído, foram: 5%, 10%, 15%, 20%, 25%, 30% e 35%.

Apesar do limiar crítico da fragmentação ser superior a 41%, o que compromete a condição periódica de contorno (percolação), optou-se por parar em 35% devido ao grande esforço computacional em encontrar configurações onde foram colonizadas no mínimo 90% dos sítios disponíveis.

A Figura 4.4 exhibe as redes fragmentadas colonizadas por espécies de uma única simulação com $A_c = (1 - p) \cdot (100 \times 100)$ para cada valor de α , considerando o valor máximo de p utilizado ($p = 35\%$). Observa-se que a diversidade de espécies cresce a cada aumento de α e que, além disso, há a formação de ilhas distribuídas na rede, impossibilitando a ocupação por espécies de alguns sítios passíveis de colonização.

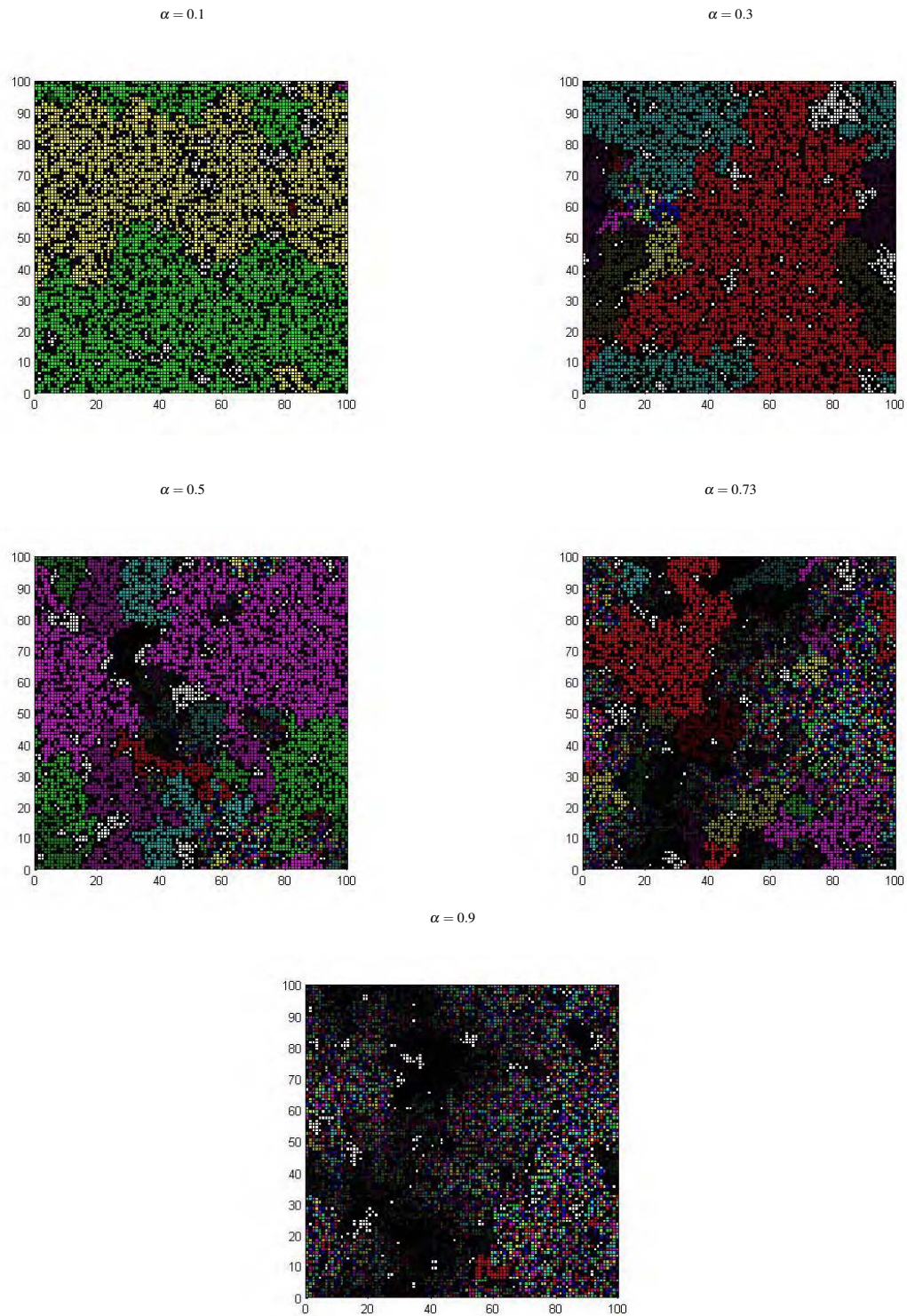


Figura 4.4: Redes espaciais fragmentadas $A_c = (1 - p) \cdot (100 \times 100)$, com $p = 0,35$ e diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,1$; $0,3$; $0,5$; $0,73$ e $0,9$.

A Figura 4.5 exibe para cada valor de p considerado, o comportamento da diversidade de espécies com o aumento do número de sítios não colonizáveis $p \cdot (L \times L)$ (na escala logarítmica) para os diferentes valores de α , em ecossistemas com histórias evolucionárias diferentes. À medida que aumenta a proporção de sítios não colonizáveis p , há uma redução na diversidade apenas para $\alpha = 0,73$ e $0,9$. Para os outros valores de α observa-se um leve crescimento. Nota-se um aumento no valor da potência z para valores grandes de α principalmente em áreas grandes. Como consequência, observa-se uma diminuição da concavidade da curva mas, ainda assim, permanecem as duas leis de potência. Esse comportamento só não foi observado para $\alpha = 0,9$, onde constatou-se que o comportamento da relação espécie-área é ajustado a uma única lei de potência e não é afetado com o aumento da fragmentação. Uma questão a ser estudada é a verificação de que, se para esse valor de α , uma segunda lei de potência poderia surgir com áreas superiores às consideradas neste trabalho.

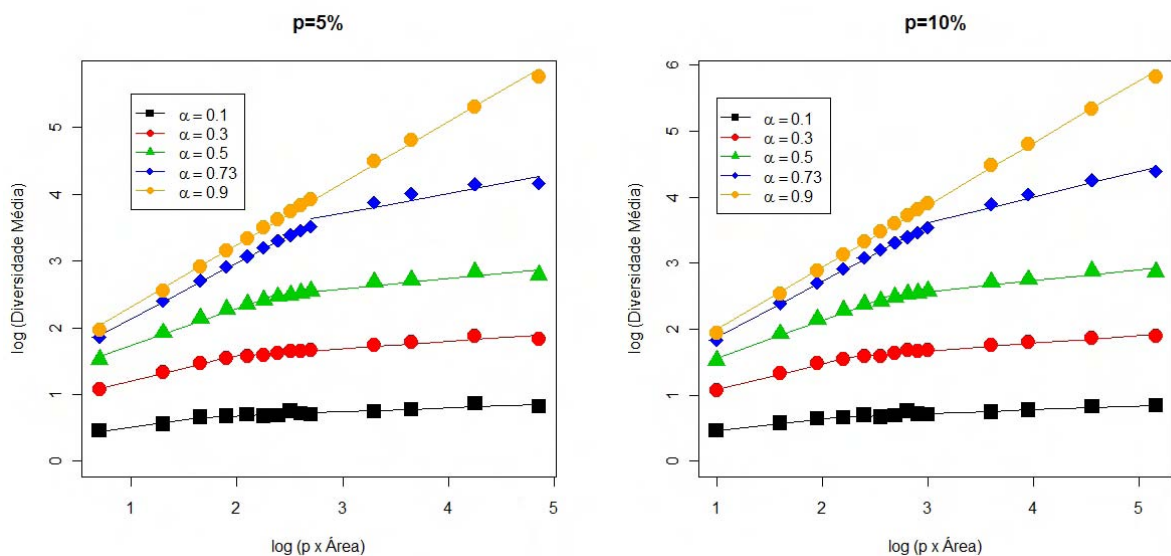


Figura 4.5: Logaritmo da diversidade média de espécies *versus* logaritmo do número de sítios não colonizáveis para os diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,1$; $0,3$; $0,5$; $0,73$ e $0,9$, considerando redes fragmentadas com diferentes histórias evolucionárias, para cada valor de p .

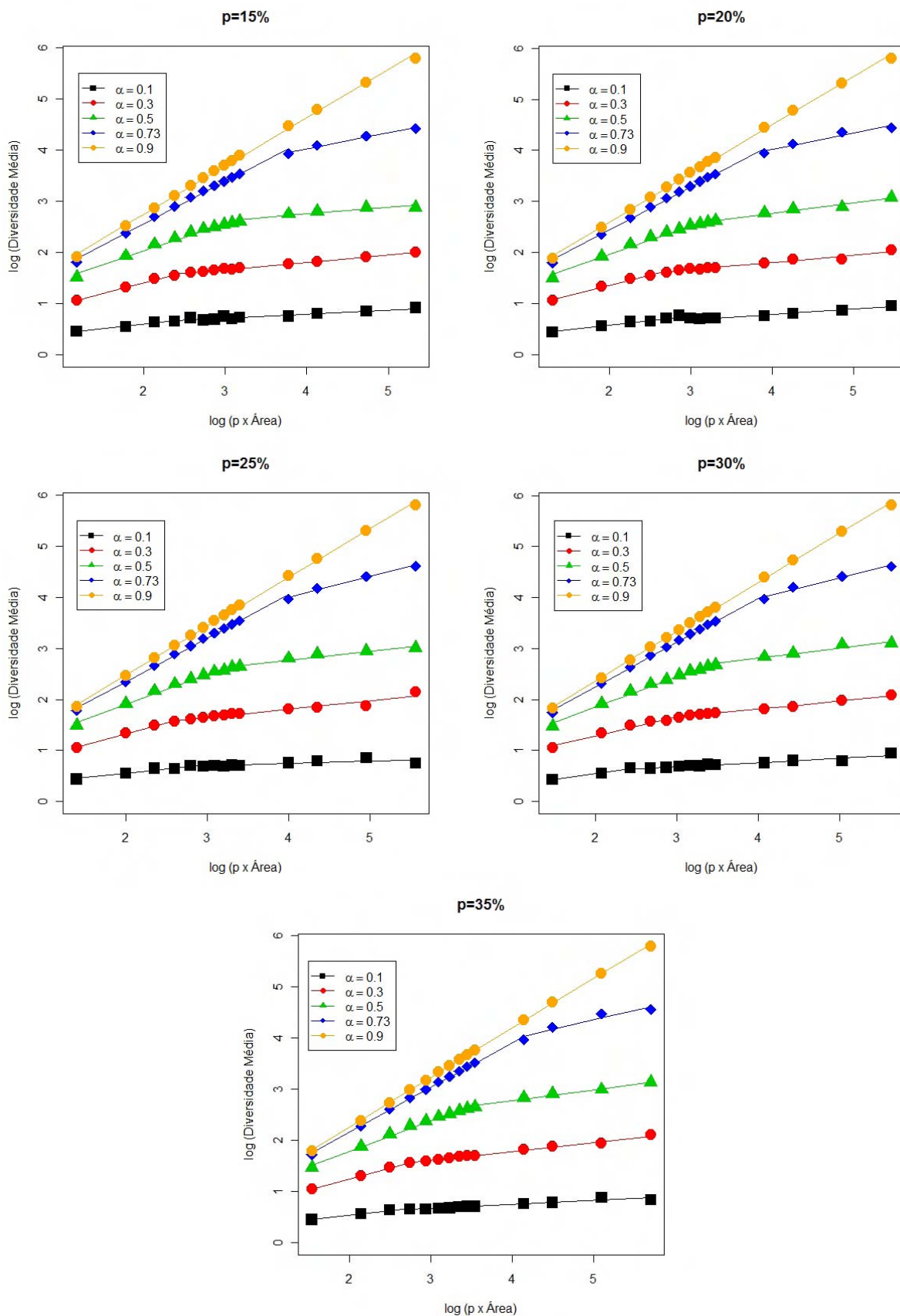


Figura 4.5: Continuação.

Similarmente, para estimar o valor z , lineariza-se a lei de potência, $S = c(pA)^z$, com uma transformação logarítmica.

$$\begin{aligned}\log S &= \log(c(pA)^z) \\ &= \log c + z \log(pA).\end{aligned}\quad (4.1)$$

Considerando as observações $(\log(pA_i), \log S_i)$ estima-se o valor de z pelo método de mínimos quadrados.

A Tabela 4.1 exhibe para cada valor de p , a área não colonizável que delimita o comportamento da diversidade para cada lei de potência, os valores estimados de z e os intervalos de confiança destas estimativas (com 95% de confiança) para cada α . Observou-se a existência de duas regiões de escala em lei de potência descrevendo o crescimento da diversidade com o número de sítios não colonizáveis. A delimitação de área (pequena, intermediária e grande) para cada lei de potência varia para cada valor de α e p , como demonstrado a seguir.

Tabela 4.1: Estimativas do expoente z considerando redes fragmentadas com diferentes histórias evolucionárias, para cada valor de p e α .

Constante α	1ª Lei			2ª Lei		
	$p \times \text{Área}$	z	IC (95%)	$p \times \text{Área}$	z	IC (95%)
$p = 5\%$						
0,1	$5 \leq pA \leq 45$	0,207	-0,182;0,597	$45 \leq pA \leq 72000$	0,060	0,042;0,077
0,3	$5 \leq pA \leq 80$	0,390	0,299;0,480	$80 \leq pA \leq 72000$	0,111	0,087;0,135
0,5	$5 \leq pA \leq 245$	0,556	0,490;0,623	$245 \leq pA \leq 72000$	0,148	0,100;0,196
0,73	$5 \leq pA \leq 500$	0,829	0,799;0,859	$500 \leq pA \leq 72000$	0,297	0,073;0,522
0,9	$5 \leq pA \leq 72000$	0,924	0,897;0,951	-	-	-
$p = 10\%$						
0,1	$10 \leq pA \leq 160$	0,169	0,090;0,248	$160 \leq pA \leq 144000$	0,060	0,043;0,076
0,3	$10 \leq pA \leq 160$	0,395	0,293;0,496	$160 \leq pA \leq 144000$	0,120	0,103;0,138
0,5	$10 \leq pA \leq 490$	0,572	0,502;0,643	$490 \leq pA \leq 144000$	0,164	0,124;0,204
0,73	$10 \leq pA \leq 1000$	0,847	0,817;0,876	$1000 \leq pA \leq 144000$	0,391	0,246;0,535
0,9	$10 \leq pA \leq 144000$	0,941	0,922;0,960	-	-	-
$p = 15\%$						
0,1	$15 \leq pA \leq 240$	0,174	0,085;0,264	$240 \leq pA \leq 216000$	0,080	0,062;0,098
0,3	$15 \leq pA \leq 240$	0,415	0,296;0,534	$240 \leq pA \leq 216000$	0,147	0,135;0,154
0,5	$15 \leq pA \leq 1500$	0,538	0,475; 0,601	$1500 \leq pA \leq 216000$	0,129	0,037;0,221
0,73	$15 \leq pA \leq 6000$	0,824	0,777;0,872	$6000 \leq pA \leq 216000$	0,307	0,188;0,425
0,9	$15 \leq pA \leq 216000$	0,941	0,919;0,963	-	-	-

Tabela 4.1: Continuação.

Constante α	1ª Lei			2ª Lei		
	$p \times \text{Área}$	z	IC (95%)	$p \times \text{Área}$	z	IC (95%)
$p = 20\%$						
0,1	$20 \leq pA \leq 980$	0,178	0,127;0,229	$980 \leq pA \leq 288000$	0,101	0,084;0,119
0,3	$20 \leq pA \leq 500$	0,397	0,329;0,465	$500 \leq pA \leq 288000$	0,142	0,118;0,165
0,5	$20 \leq pA \leq 2000$	0,552	0,488;0,615	$2000 \leq pA \leq 288000$	0,198	0,123;0,272
0,73	$20 \leq pA \leq 8000$	0,836	0,793;0,879	$8000 \leq pA \leq 288000$	0,318	0,073;0,563
0,9	$20 \leq pA \leq 288000$	0,949	0,930;0,967	-	-	-
$p = 25\%$						
0,1	$25 \leq pA \leq 900$	0,168	0,117;0,220	$900 \leq pA \leq 360000$	0,046	0,010;0,081
0,3	$25 \leq pA \leq 400$	0,435	0,323;0,547	$400 \leq pA \leq 360000$	0,163	0,132;0,195
0,5	$25 \leq pA \leq 2025$	0,589	0,530;0,647	$2025 \leq pA \leq 360000$	0,173	0,118;0,229
0,73	$25 \leq pA \leq 10000$	0,851	0,813;0,890	$10000 \leq pA \leq 360000$	0,405	0,267;0,544
0,9	$25 \leq pA \leq 360000$	0,956	0,940;0,972	-	-	-
$p = 30\%$						
0,1	$30 \leq pA \leq 270$	0,229	-0,060;0,517	$270 \leq pA \leq 432000$	0,083	0,066;0,100
0,3	$30 \leq pA \leq 1470$	0,369	0,300;0,437	$1470 \leq pA \leq 432000$	0,158	0,148;0,167
0,5	$30 \leq pA \leq 3000$	0,591	0,540;0,641	$3000 \leq pA \leq 432000$	0,204	0,116;0,291
0,73	$30 \leq pA \leq 12000$	0,867	0,832;0,902	$12000 \leq pA \leq 432000$	0,394	0,212;0,577
0,9	$30 \leq pA \leq 432000$	0,966	0,953;0,978	-	-	-
$p = 35\%$						
0,1	$35 \leq pA \leq 560$	0,175	0,095;0,256	$560 \leq pA \leq 504000$	0,077	0,061;0,094
0,3	$35 \leq pA \leq 560$	0,426	0,391;0,461	$560 \leq pA \leq 504000$	0,175	0,163;0,186
0,5	$35 \leq pA \leq 3500$	0,591	0,544;0,638	$3500 \leq pA \leq 504000$	0,213	0,157;0,269
0,73	$35 \leq pA \leq 31500$	0,870	0,842;0,899	$31500 \leq pA \leq 504000$	0,375	0,051;0,698
0,9	$35 \leq pA \leq 504000$	0,968	0,958;0,977	-	-	-

Outro efeito da fragmentação observado, foi a variação da diversidade média de espécies com o número de sítios não colonizáveis ($p \cdot (L \times L)$), para um L fixo, como apresentado no exemplo com $L = 100$, ilustrado na Figura 4.6. Assumindo-se que, para L fixo, a diversidade média varia linearmente com pA ($S = \beta_0 + \beta_1(pA)$), em que β_1 é o coeficiente angular da relação $S \times pA$) nota-se que o efeito da fragmentação não só afeta a diversidade de espécies, mas também a sua taxa de variação. Para esta análise foram consideradas 10000 simulações de redes com áreas $A_c = (1 - p) \cdot (100 \times 100)$, para cada valor de α e p .

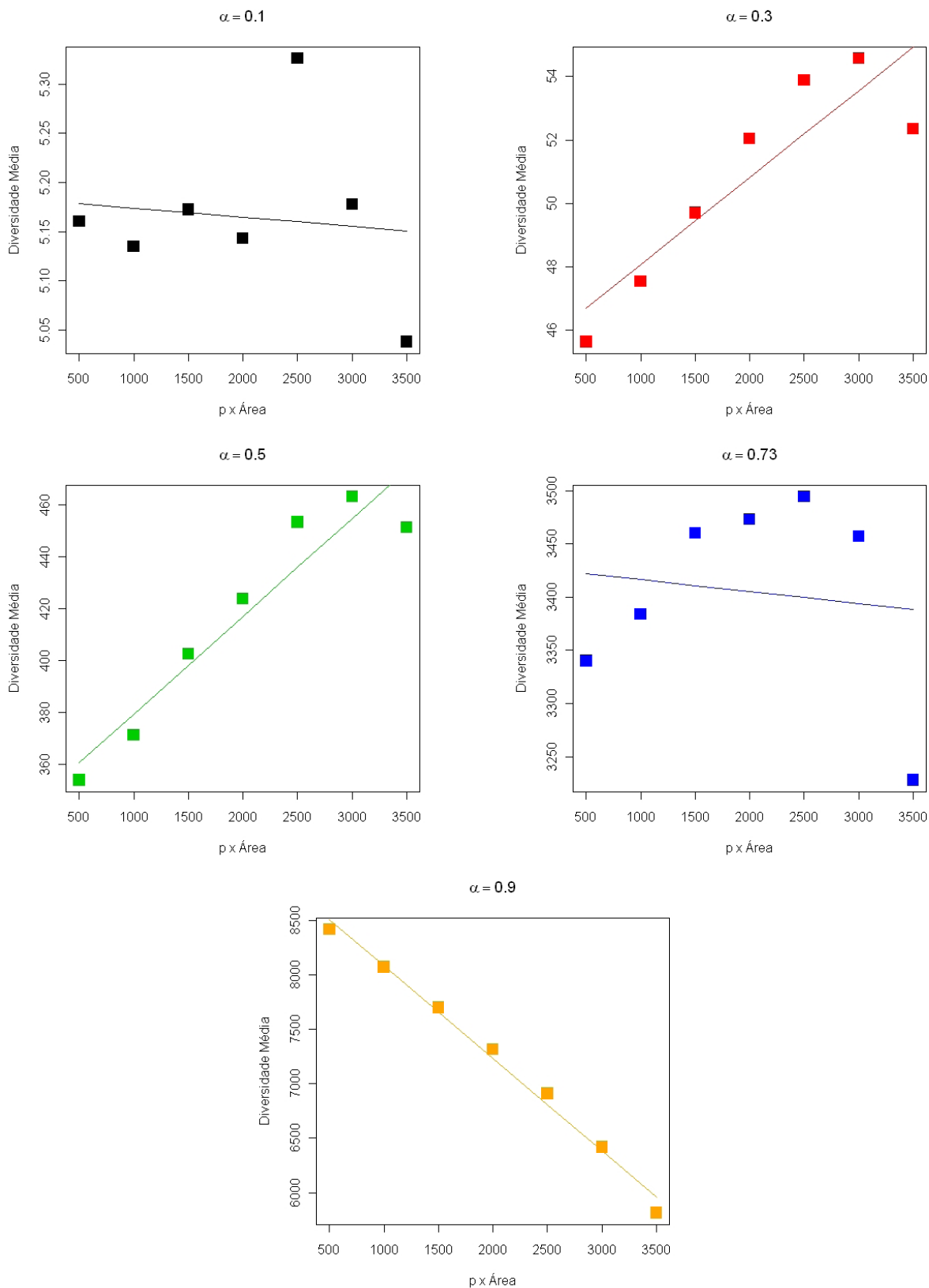


Figura 4.6: Diversidade média *versus* pA , com $A = (100 \times 100)$, para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0, 1; 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$.

Na Tabela 4.2 são apresentados os valores estimados dos coeficientes angulares β_1 e os respectivos intervalos de confiança (com 95% de confiança) da relação entre a diversidade de espécies e o número de sítios não colonizáveis para diferentes valores de α . Constata-se uma relação entre β_1 e α em que, para α pequeno, o valor de β_1 também é pequeno, tornando-se crescente com o aumento do valor de α e atingindo seu máximo para α entre 0,5 e 0,73, voltando a decrescer para valores grandes de α , atingindo o menor valor para $\alpha = 0,9$.

Tabela 4.2: Estimativas do expoente β_1 em redes fragmentadas $A_c = (1 - p) \cdot (100 \times 100)$ com $p = 0,05; 0,10; 0,15; 0,20; 0,25; 0,30$ e $0,35$, para cada α .

α	β_1	IC (95%)
0,1	$-9,150 \times 10^{-6}$	$-9,924 \times 10^{-5}; 8,094 \times 10^{-5}$
0,3	0,003	0,001;0,004
0,5	0,038	0,024;0,052
0,73	-0,011	-0,112;0,089
0,9	-0,849	-0,946;-0,753

Chama-se a atenção para o fato de que o coeficiente angular da reta (β_1) assume valor negativo no valor extremo $\alpha = 0,9$. Para $\alpha = 0,1$ e $0,73$, apesar das estimativas pontuais de β_1 serem negativas, seus intervalos de confiança revelam que esses valores não são estatisticamente significante.

A análise dos valores de β_1 na Tabela 4.2, induziu a um estudo mais detalhado, cujo objetivo foi de melhor compreender o comportamento da variação da diversidade de espécie com o número de sítios não colonizáveis $p \cdot (L \times L)$. Para tanto, foram realizadas 10000 simulações em redes fragmentadas com área $A_c = (1 - p) \cdot (100 \times 100)$, considerando valores de $\alpha = 0,2; 0,6$ e $0,8$. Os resultados desta análise são apresentados graficamente na Figura 4.7.

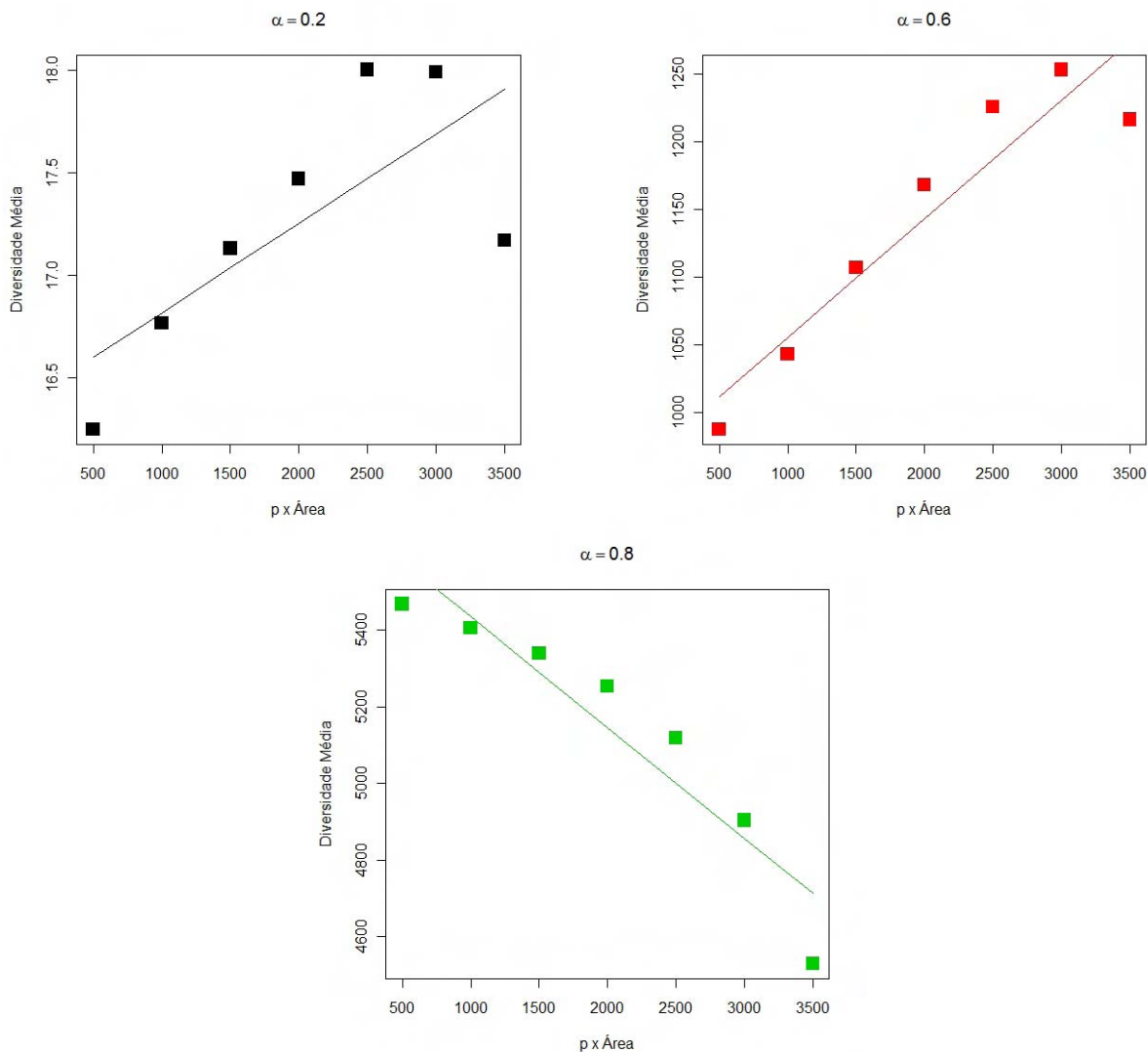


Figura 4.7: Diversidade média *versus* pA , com $A = (100 \times 100)$, para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,2$; $0,6$ e $0,8$.

As estimativas de β_1 referentes aos ajustes lineares para os dados apresentados na Figura 4.7, encontram-se na Tabela 4.3. Os resultados desta análise revelam que β_1 assume valores negativos e decrescentes para os valores de $\alpha > 0,73$.

Tabela 4.3: Estimativas do expoente β_1 em redes fragmentadas $A_c = (1 - p) \cdot (100 \times 100)$ com $p = 0,05$; $0,10$; $0,15$; $0,20$; $0,25$; $0,30$ e $0,35$, para outros valores de α .

α	β_1	IC (95%)
0,2	$4,349 \times 10^{-4}$	$-2,035 \times 10^{-5}; 8,900 \times 10^{-4}$
0,6	0,088	0,052; 0,124
0,8	-0,289	-0,409; -0,168

A análise conjunta dos resultados apresentados nas Tabelas 4.2 e 4.3 revela um padrão de comportamento para a relação entre β e α , mostrado na Figura 4.8.

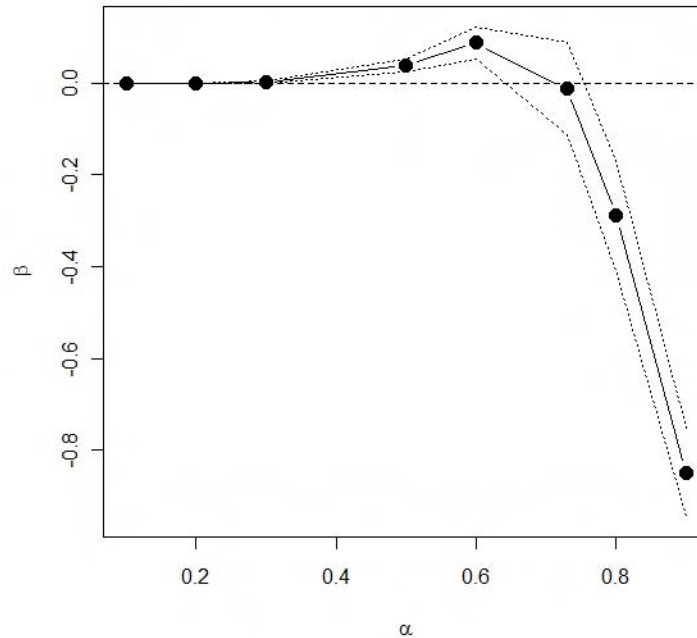


Figura 4.8: Estimativas dos valores de β e seus respectivos intervalos de confiança, para os ajustes apresentados nas Figuras 4.6 e 4.7.

Com a análise da Figura 4.8, pode-se concluir que, para L fixo, a diversidade cresce em função do número de sítios não colonizáveis quando a taxa de mutação é pequena e decresce para valores grandes de α ($\alpha > 0,6$).

O comportamento da relação espécie-área para redes fragmentadas também foi avaliado no contexto de continentes; trata-se da subdivisão de uma rede fragmentada com área $A_c = (1 - p) \cdot (L \times L)$, sendo $L = 1200$. Para a subdivisão das redes, considerou-se os divisores de 1200 maiores ou igual a 10. Ou seja, L assume os seguintes valores: 10, 12, 15, 16, 20, 24, 25, 30, 40, 48, 50, 60, 75, 80, 100, 120, 150, 200, 240, 300, 400, 600 e 1200. Ressalta-se que, nesta análise, apesar da subdivisão da rede ser feita considerando-se os múltiplos de L , a área média colonizável de cada subrede é $A_c = (1 - p) \cdot (L \times L)$. Esse procedimento é exemplificado na Figura 4.9, com uma rede fragmentada $A_c = (1 - p) \cdot (6 \times 6)$, com $p = 25\%$.

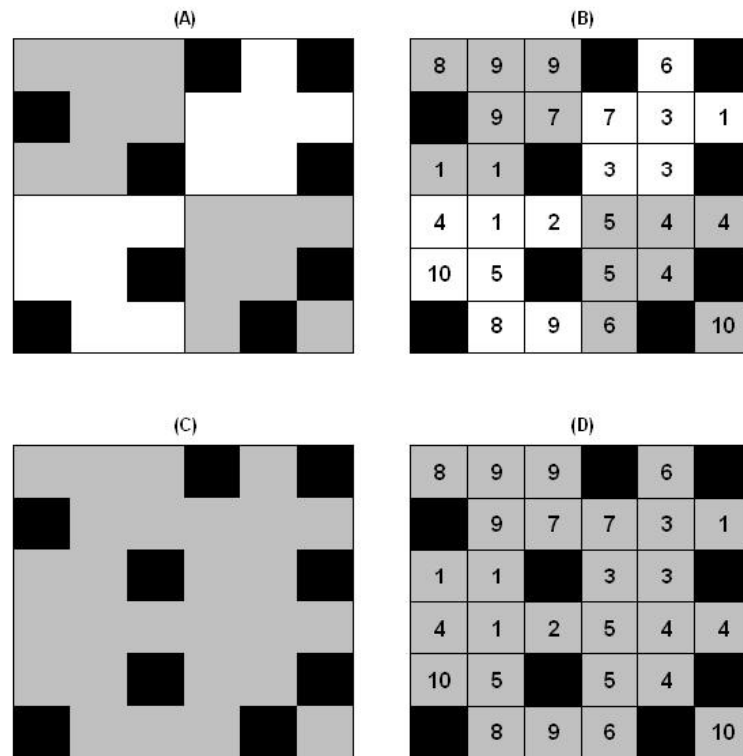


Figura 4.9: Redes fragmentadas subdivididas (continentes), considerando $L = 3$ e 6 e $p=25\%$. **(A)** Subredes $(1 - p) \cdot (3 \times 3)$; **(B)** Distribuição das espécies em cada subrede $(1 - p) \cdot (3 \times 3)$; **(C)** Subredes $(1 - p) \cdot (6 \times 6)$; **(D)** Distribuição das espécies na subrede $(1 - p) \cdot (6 \times 6)$.

Nas Figuras 4.9 **(A)** e **(B)** têm-se as subredes fragmentadas com área $A_c = (1 - p) \cdot (3 \times 3)$ ($p = 25\%$) e a distribuição das espécies para cada subrede, respectivamente. A Figura 4.9 **(C)** exibe uma subrede fragmentada com $A_c = (1 - p) \cdot (6 \times 6)$ (equivalente ao tamanho da rede) e na Figura 4.9 **(D)** tem-se a distribuição das espécies para esta subrede. O objetivo desta análise alternativa é verificar a relação entre a diversidade de espécies para os diferentes tamanhos de subredes fragmentadas.

A Figura 4.10 exibe o comportamento da diversidade de espécies com o aumento do número de sítios não colonizáveis $p \cdot (L \times L)$ (com L assumindo valores iguais aos divisores de 1200), com a transformação logarítmica, para os diferentes valores de α e para cada valor de p , considerando redes no contexto de continentes. Cada ponto do gráfico representa a média das diversidades das subredes fragmentadas das simulações independentes. O valor do expoente z da relação espécie-área aumenta quando α cresce. Além disso, observa-se que, com o aumento da proporção de sítios não colonizáveis p , há uma tendência a diminuir a convexidade da curva. Nota-se a existência de três regiões de escala em lei de potência para $\alpha = 0,1; 0,3$ e $0,5$ e $p < 25\%$. Verifica-se a existência de duas regiões de escala para $\alpha = 0,73$ e $p < 20\%$. Porém, com o aumento do valor de p ,

apenas uma região está presente. Para $\alpha = 0,9$ esta relação é explicada por uma única lei, e este resultado não é afetado pelo aumento da proporção de sítios não colonizáveis.

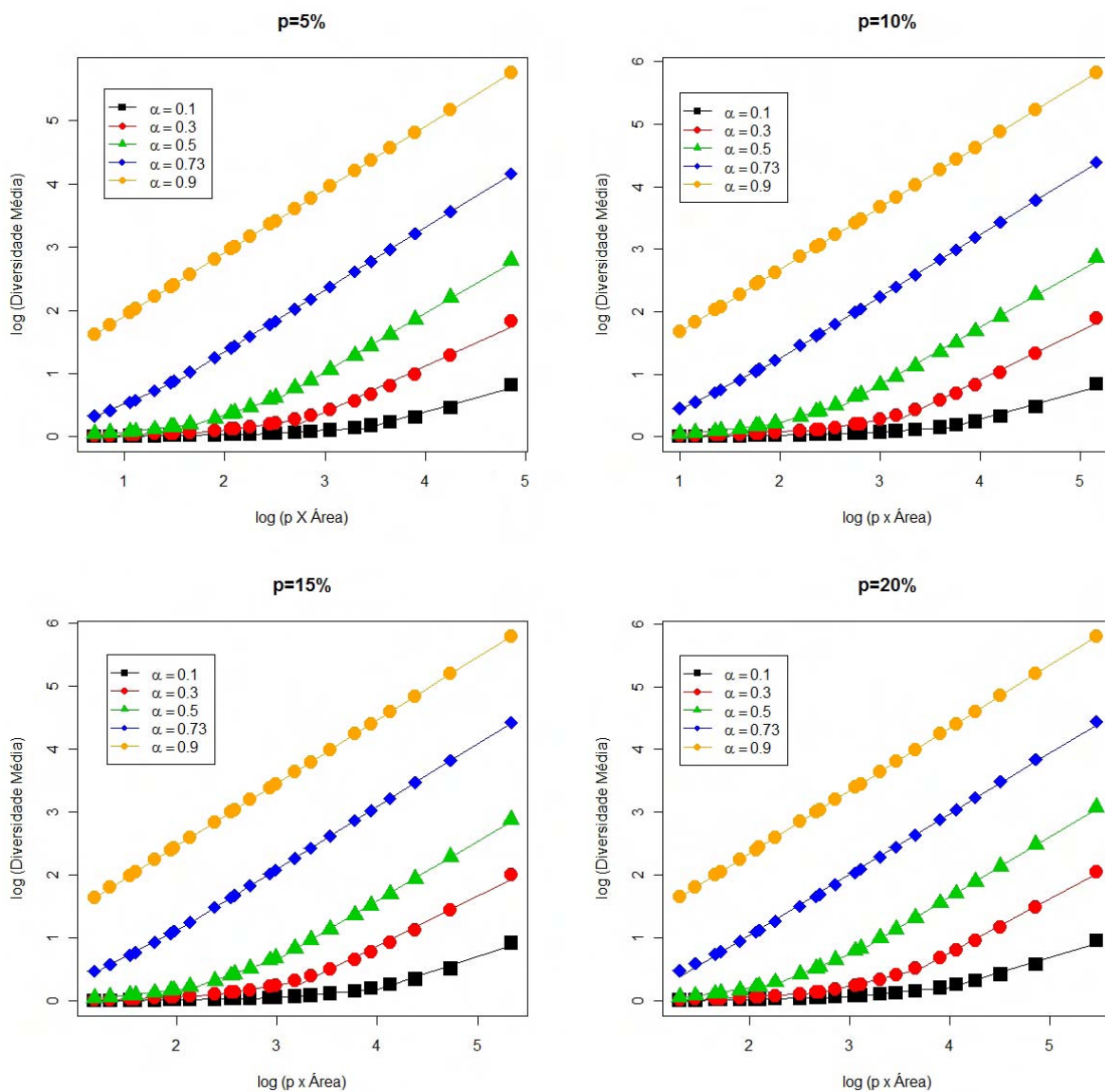


Figura 4.10: Logaritmo da diversidade média de espécies *versus* logaritmo do número de sítios não colonizáveis para os diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,1; 0,3; 0,5; 0,73; 0,9$, considerando redes fragmentadas no contexto de continentes, para cada valor de p .

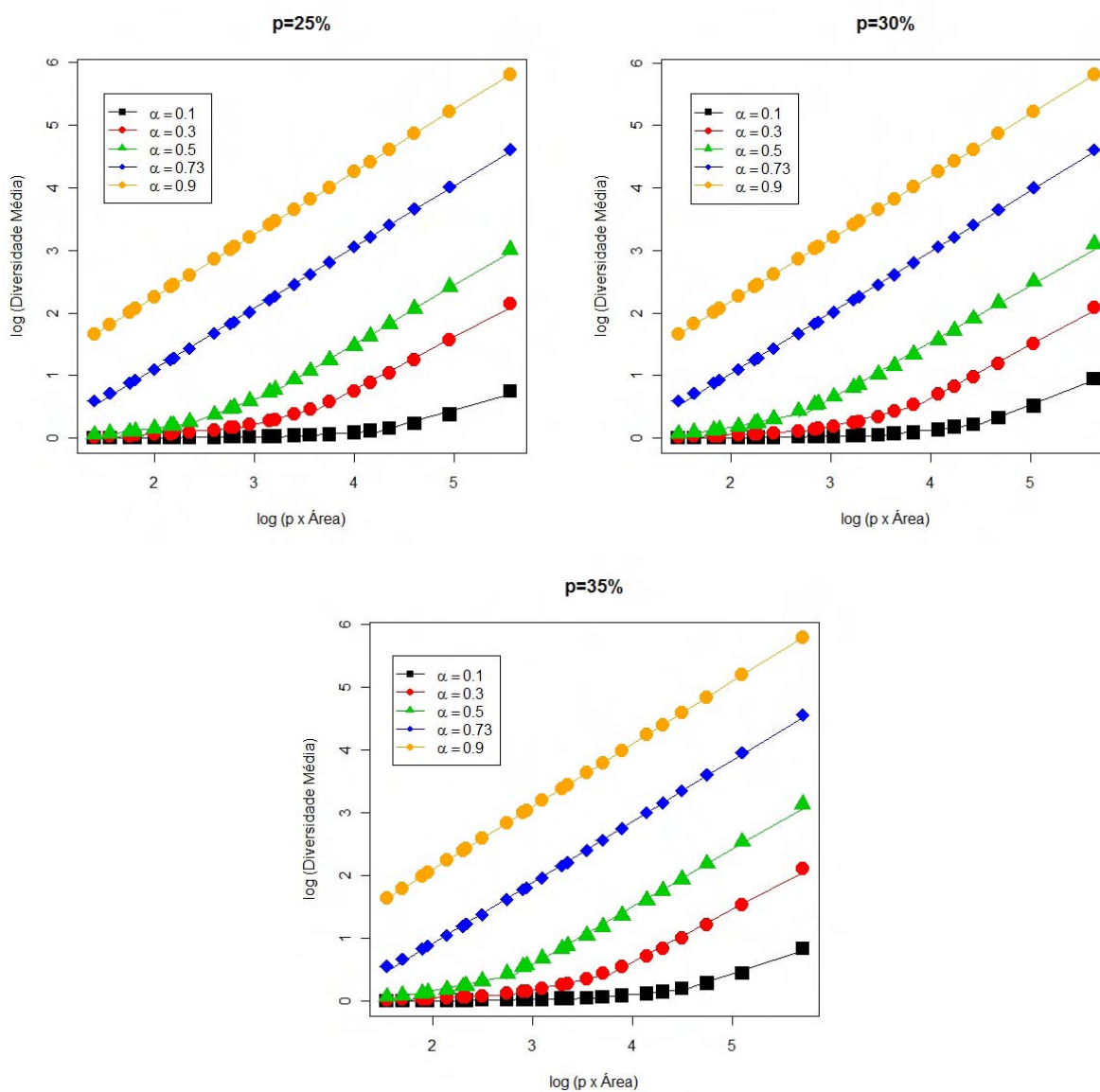


Figura 4.10: Continuação.

Os valores estimados da potência z referentes à Figura 4.10 são exibidos na Tabela 4.4, assim como os intervalos de confiança correspondentes a cada estimativa (com 95% de confiança) e a área que delimita o comportamento da diversidade em cada lei de potência, para os diferentes valores de α e para cada p .

Tabela 4.4: Estimativas do expoente z considerando redes fragmentadas em continentes, para cada valor de p e α .

Constante α	1ª Lei		2ª Lei		3ª Lei	
	$p \times \text{Área}$	z	$p \times \text{Área}$	z	$p \times \text{Área}$	z
		IC (95%)		IC (95%)		IC (95%)
$p = 5\%$						
0,1	$5 \leq pA \leq 180$	0,020	$180 \leq pA \leq 2000$	0,097	$2000 \leq pA \leq 72000$	0,435
		0,017;0,024		0,075;0,119		0,327;0,542
0,3	$5 \leq pA \leq 80$	0,059	$80 \leq pA \leq 500$	0,219	$500 \leq pA \leq 72000$	0,721
		0,046;0,072		0,181;0,257		0,638;0,804
0,5	$5 \leq pA \leq 45$	0,156	$45 \leq pA \leq 320$	0,509	$320 \leq pA \leq 72000$	0,925
		0,124;0,189		0,433;0,585		0,894;0,956
0,73	$5 \leq pA \leq 32$	0,707	$32 \leq pA \leq 72000$	0,981	-	-
		0,649;0,765		0,973;0,989		-
0,9	$5 \leq pA \leq 72000$	0,998	-	-	-	-
		0,997;0,999		-		-
$p = 10\%$						
0,1	$10 \leq pA \leq 640$	0,027	$640 \leq pA \leq 4000$	0,119	$4000 \leq pA \leq 144000$	0,441
		0,022;0,032		0,095;0,142		0,339;0,543
0,3	$10 \leq pA \leq 250$	0,071	$250 \leq pA \leq 1440$	0,285	$1440 \leq pA \leq 144000$	0,782
		0,056;0,086		0,226;0,345		0,702;0,862
0,5	$10 \leq pA \leq 90$	0,175	$90 \leq pA \leq 360$	0,472	$360 \leq pA \leq 144000$	0,912
		0,139;0,211		0,383;0,561		0,879;0,944
0,73	$10 \leq pA \leq 90$	0,813	$90 \leq pA \leq 144000$	0,991	-	-
		0,770;0,855		0,987;0,994		-
0,9	$10 \leq pA \leq 144000$	0,999	-	-	-	-
		0,998;1,000		-		-
$p = 15\%$						
0,1	$15 \leq pA \leq 960$	0,027	$960 \leq pA \leq 8640$	0,145	$8640 \leq pA \leq 216000$	0,518
		0,022;0,032		0,110;0,180		0,369;0,667
0,3	$15 \leq pA \leq 240$	0,067	$240 \leq pA \leq 1500$	0,266	$1500 \leq pA \leq 216000$	0,784
		0,052;0,083		0,219;0,312		0,709;0,859
0,5	$15 \leq pA \leq 135$	0,178	$135 \leq pA \leq 960$	0,554	$960 \leq pA \leq 216000$	0,937
		0,141;0,215		0,477;0,631		0,911;0,963
0,73	$15 \leq pA \leq 135$	0,823	$135 \leq pA \leq 216000$	0,991	-	-
		0,782;0,864		0,987;0,995		-
0,9	$15 \leq pA \leq 216000$	0,999	-	-	-	-
		0,998;1,000		-		-
$p = 20\%$						
0,1	$20 \leq pA \leq 720$	0,033	$720 \leq pA \leq 8000$	0,142	$8000 \leq pA \leq 288000$	0,481
		0,027;0,038		0,116;0,166		0,386;0,577
0,3	$20 \leq pA \leq 500$	0,090	$500 \leq pA \leq 4500$	0,394	$4500 \leq pA \leq 288000$	0,855
		0,071;0,109		0,326;0,462		0,800;0,911
0,5	$20 \leq pA \leq 180$	0,239	$180 \leq pA \leq 1280$	0,650	$1280 \leq pA \leq 288000$	0,957
		0,192;0,285		0,578;0,722		0,938;0,975
0,73	$20 \leq pA \leq 288000$	0,964	-	-	-	-
		0,950;0,978		-		-
0,9	$20 \leq pA \leq 288000$	0,999	-	-	-	-
		0,998;1,000		-		-

Tabela 4.4: Continuação.

Constante α	1ª Lei		2ª Lei		3ª Lei	
	$p \times \text{Area}$	z	$p \times \text{Area}$	z	$p \times \text{Area}$	z
$p = 25\%$						
0,1	$25 \leq pA \leq 1600$	0,013	$1600 \leq pA \leq 14400$	0,089	$14400 \leq pA \leq 360000$	0,455
0,3	$25 \leq pA \leq 900$	0,116	$900 \leq pA \leq 3600$	0,424	$3600 \leq pA \leq 360000$	0,844
0,5	$25 \leq pA \leq 225$	0,210	$225 \leq pA \leq 1407$	0,592	$1407 \leq pA \leq 360000$	0,945
0,73	$25 \leq pA \leq 360000$	0,974	-	-	-	-
0,9	$25 \leq pA \leq 360000$	0,999	-	-	-	-
$p = 30\%$						
0,1	$30 \leq pA \leq 3000$	0,022	$3000 \leq pA \leq 27000$	0,176	$27000 \leq pA \leq 432000$	0,614
0,3	$30 \leq pA \leq 692$	0,085	$692 \leq pA \leq 6750$	0,385	$6750 \leq pA \leq 432000$	0,865
0,5	$30 \leq pA \leq 480$	0,292	$480 \leq pA \leq 432000$	0,908	-	-
0,73	$30 \leq pA \leq 432000$	0,974	-	-	-	-
0,9	$30 \leq pA \leq 432000$	0,999	-	-	-	-
$p = 35\%$						
0,1	$35 \leq pA \leq 3500$	0,022	$3500 \leq pA \leq 31500$	0,150	$31500 \leq pA \leq 504000$	0,537
0,3	$35 \leq pA \leq 560$	0,076	$560 \leq pA \leq 5040$	0,331	$5040 \leq pA \leq 504000$	0,839
0,5	$35 \leq pA \leq 560$	0,303	$560 \leq pA \leq 504000$	0,917	-	-
0,73	$35 \leq pA \leq 504000$	0,972	-	-	-	-
0,9	$35 \leq pA \leq 504000$	0,999	-	-	-	-

Para uma melhor visualização na comparação dos resultados anteriores, as Figuras 4.11 - 4.15 ilustram as curvas dos dois tipos de amostragem (histórias evolucionárias diferentes e continente) para os diferentes valores de p , considerando cada valor de α . Observa-se que a concavidade e a velocidade de crescimento da curva, altera-se de forma significativa de acordo com o tipo de amostragem, exceto para $\alpha = 0,9$.

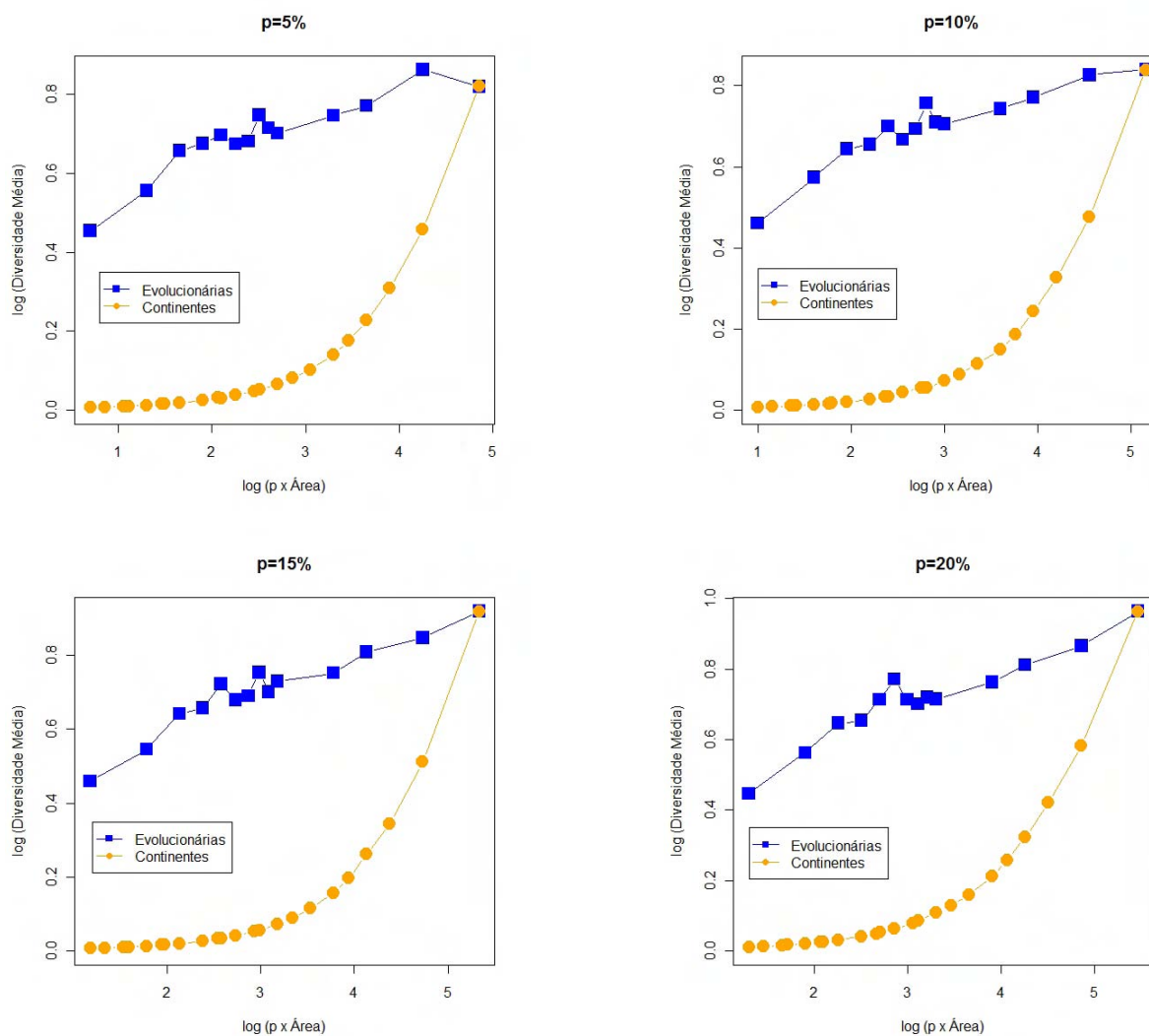


Figura 4.11: Logaritmo da diversidade média de espécies em função do logaritmo da área para $\alpha = 0,1$, comparando redes colonizadas com histórias evolucionárias diferentes e continentes, com diferentes proporções de sítios não colonizáveis p .

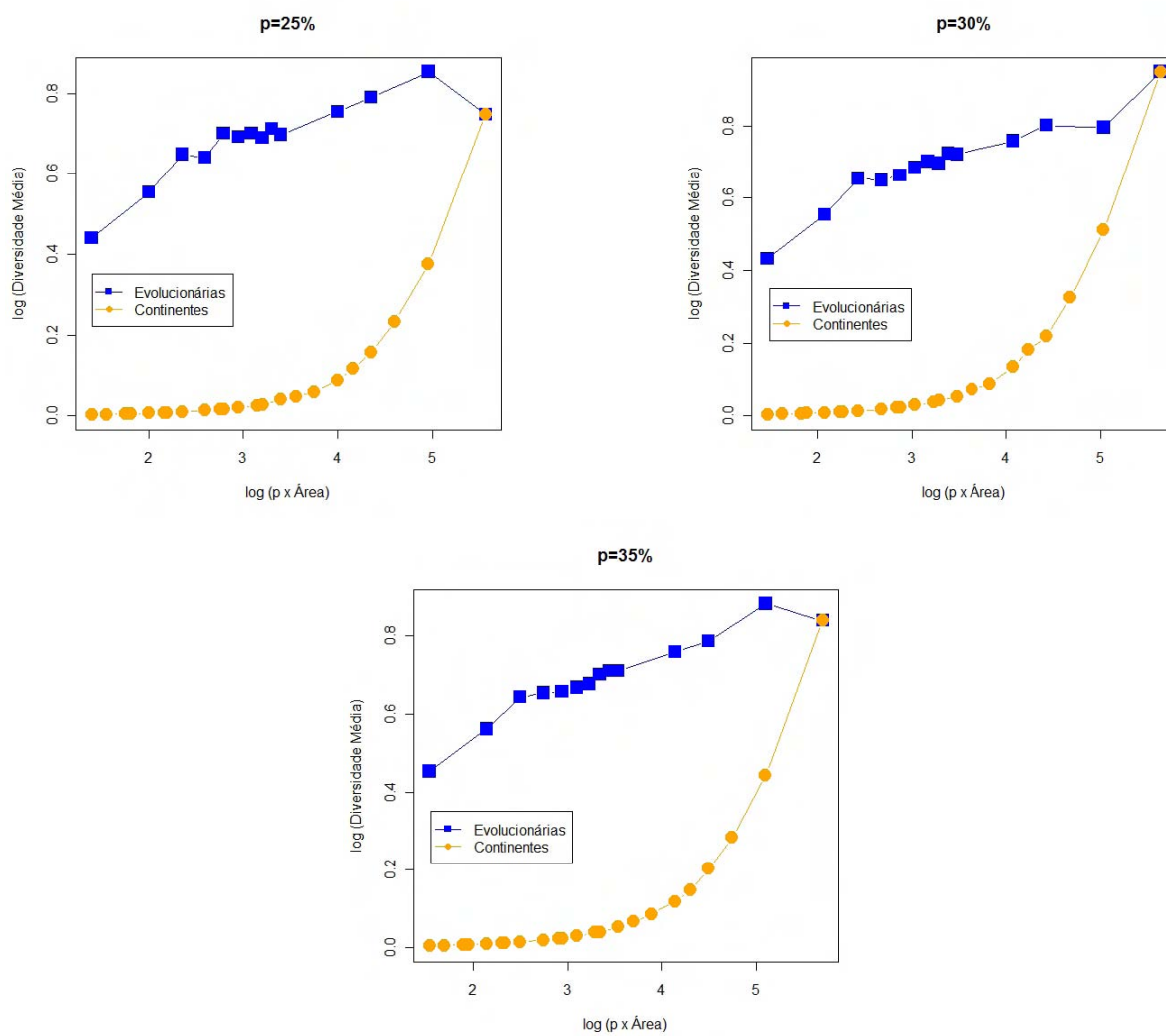


Figura 4.11: Continuação.

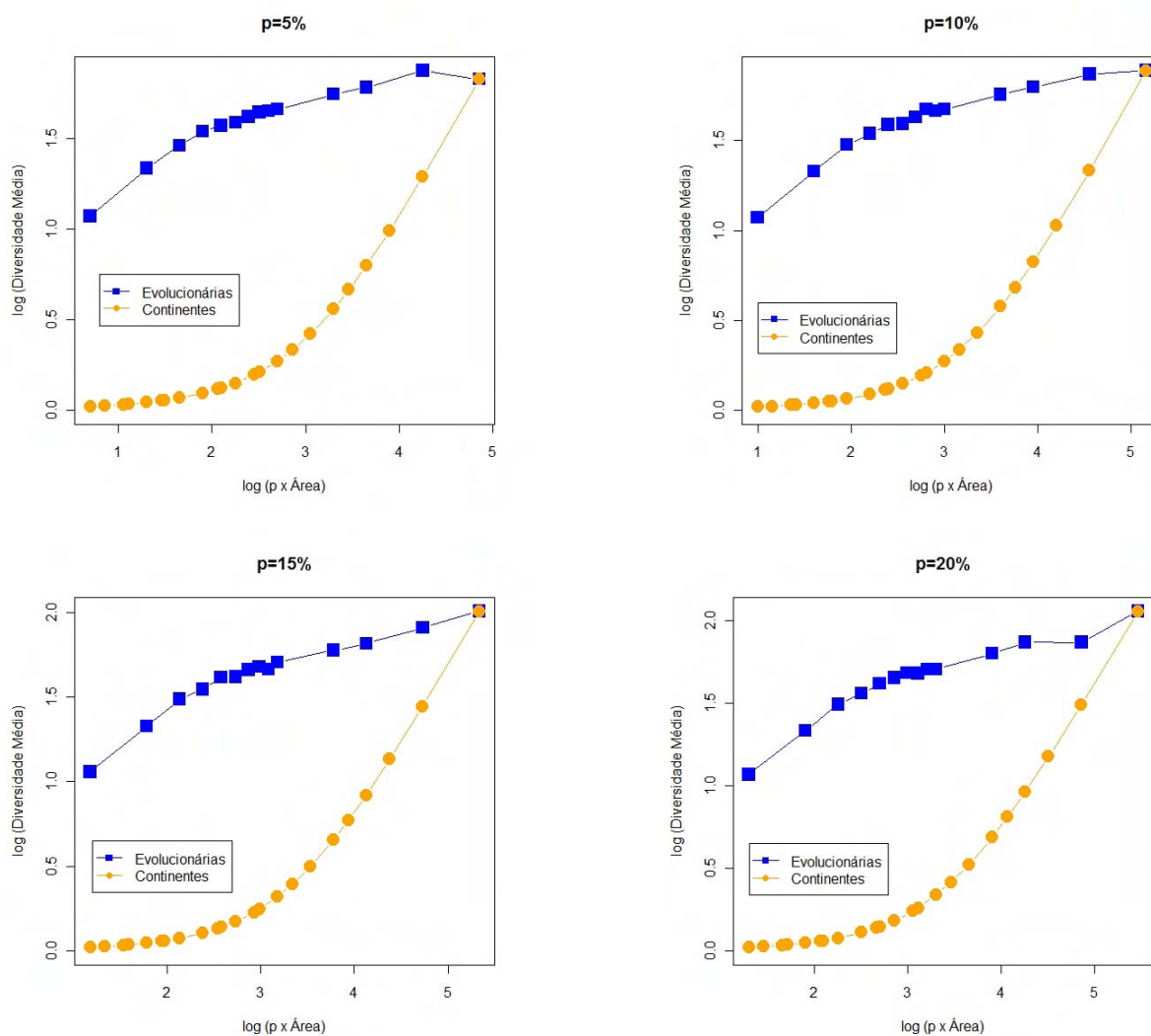


Figura 4.12: Logaritmo da diversidade média de espécies em função do logaritmo da área para $\alpha = 0,3$, comparando redes colonizadas com histórias evolucionárias diferentes e continentes, com diferentes proporções de sítios não colonizáveis p .

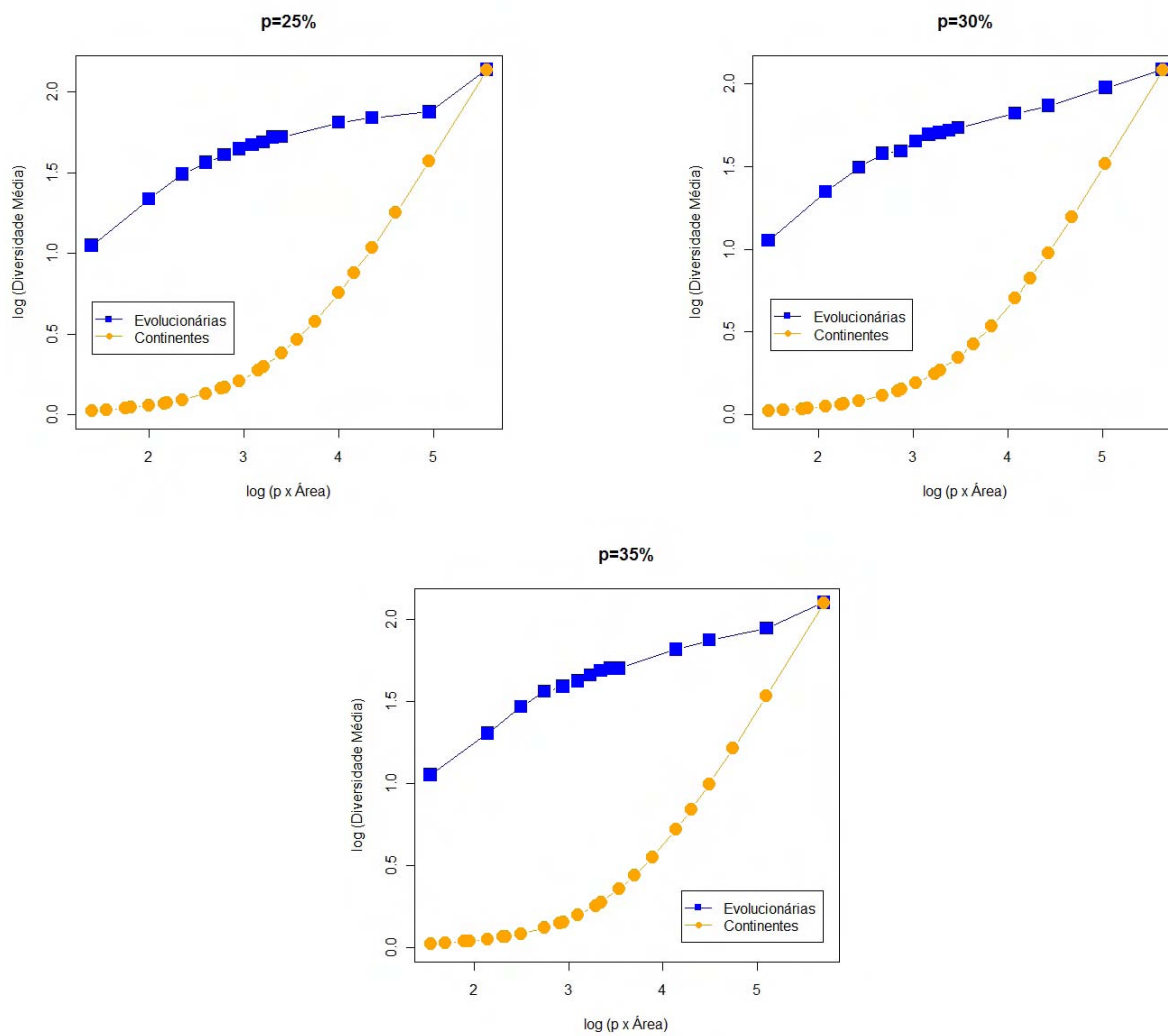


Figura 4.12: Continuação.

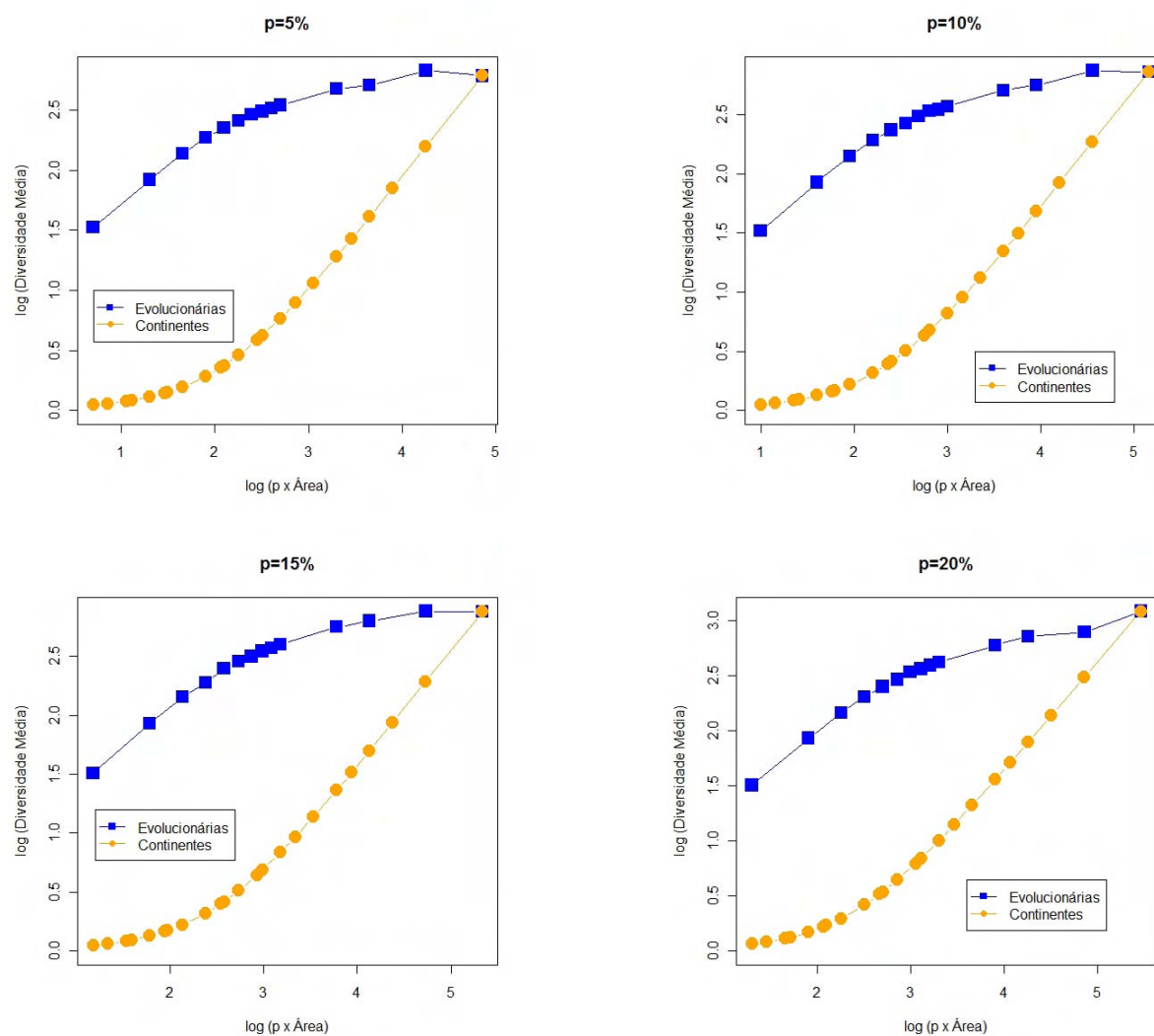


Figura 4.13: Logaritmo da diversidade média de espécies em função do logaritmo da área para $\alpha = 0,5$, comparando redes colonizadas com histórias evolucionárias diferentes e continentes, com diferentes proporções de sítios não colonizáveis p .

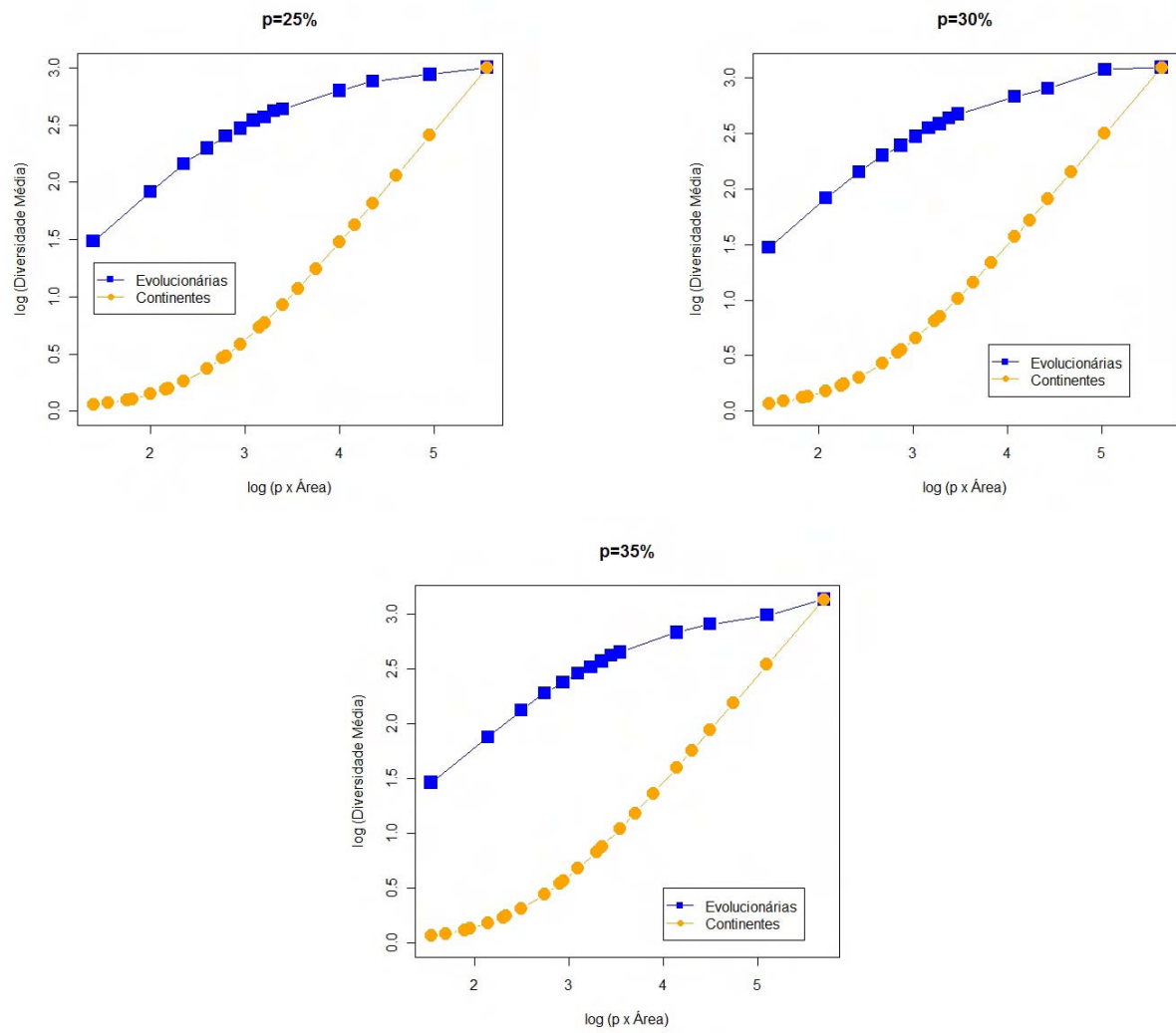


Figura 4.13: Continuação.

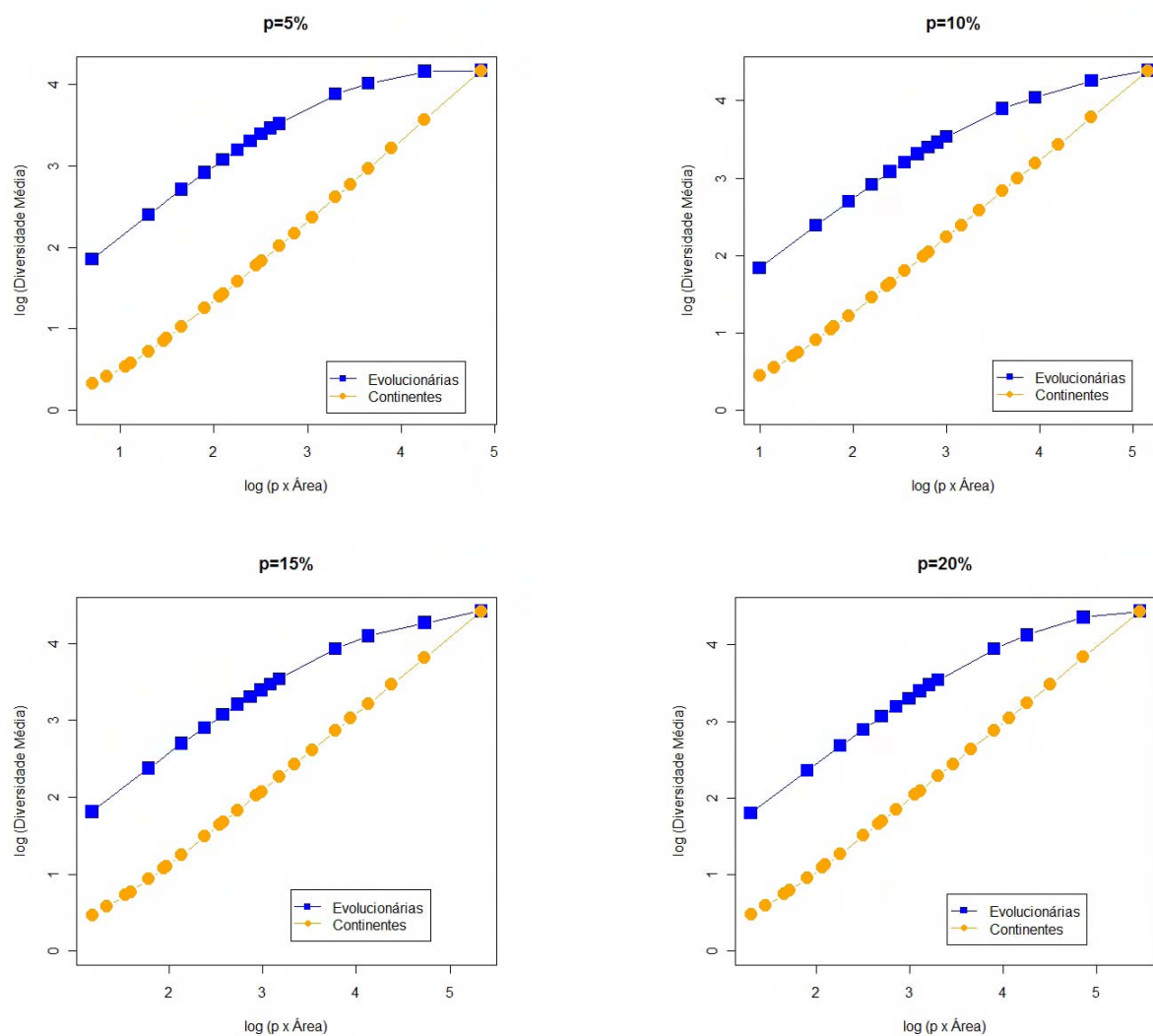


Figura 4.14: Logaritmo da diversidade média de espécies em função do logaritmo da área para $\alpha = 0,73$, comparando redes colonizadas com histórias evolucionárias diferentes e continentes, com diferentes proporções de sítios não colonizáveis p .

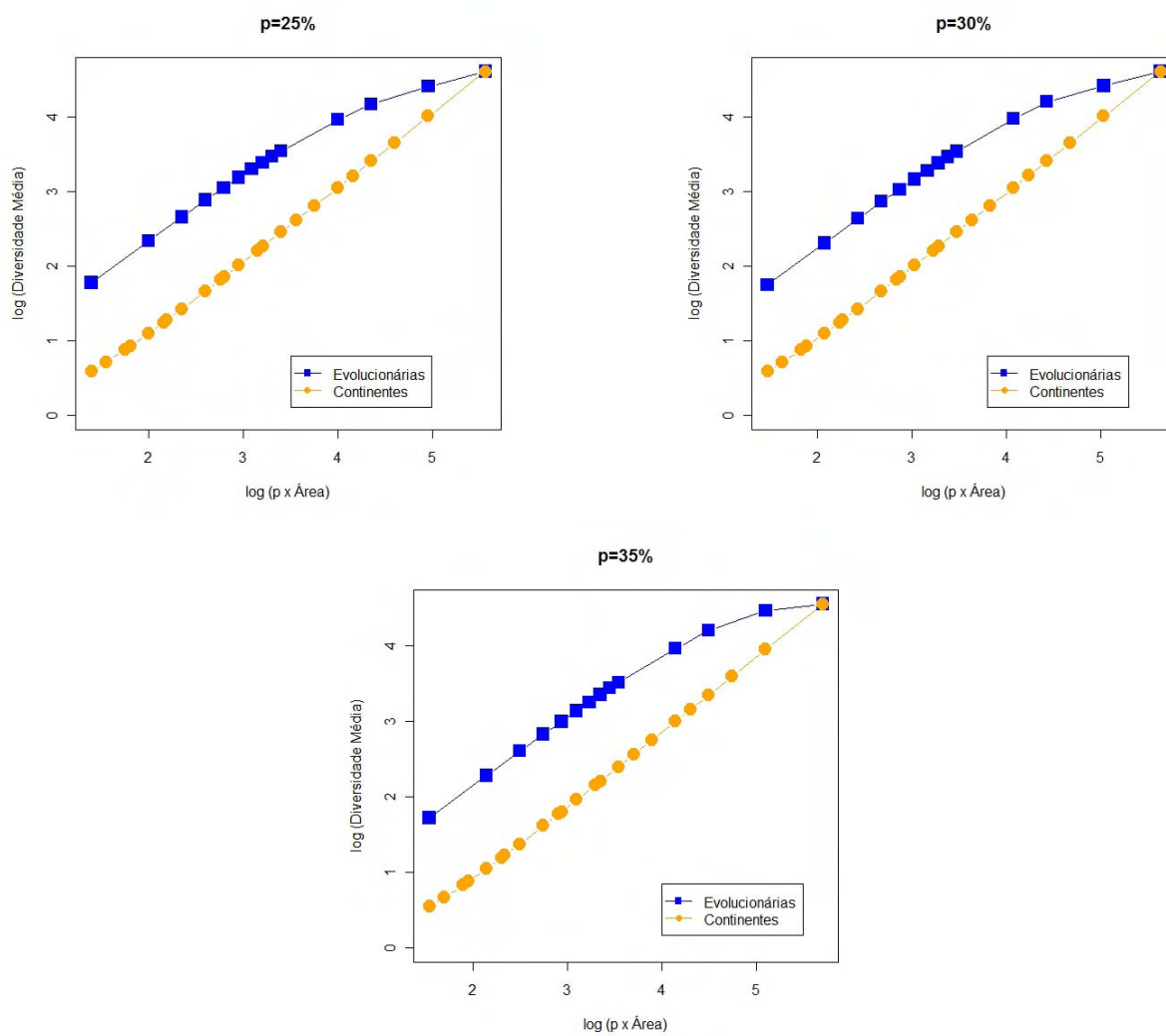


Figura 4.14: Continuação.

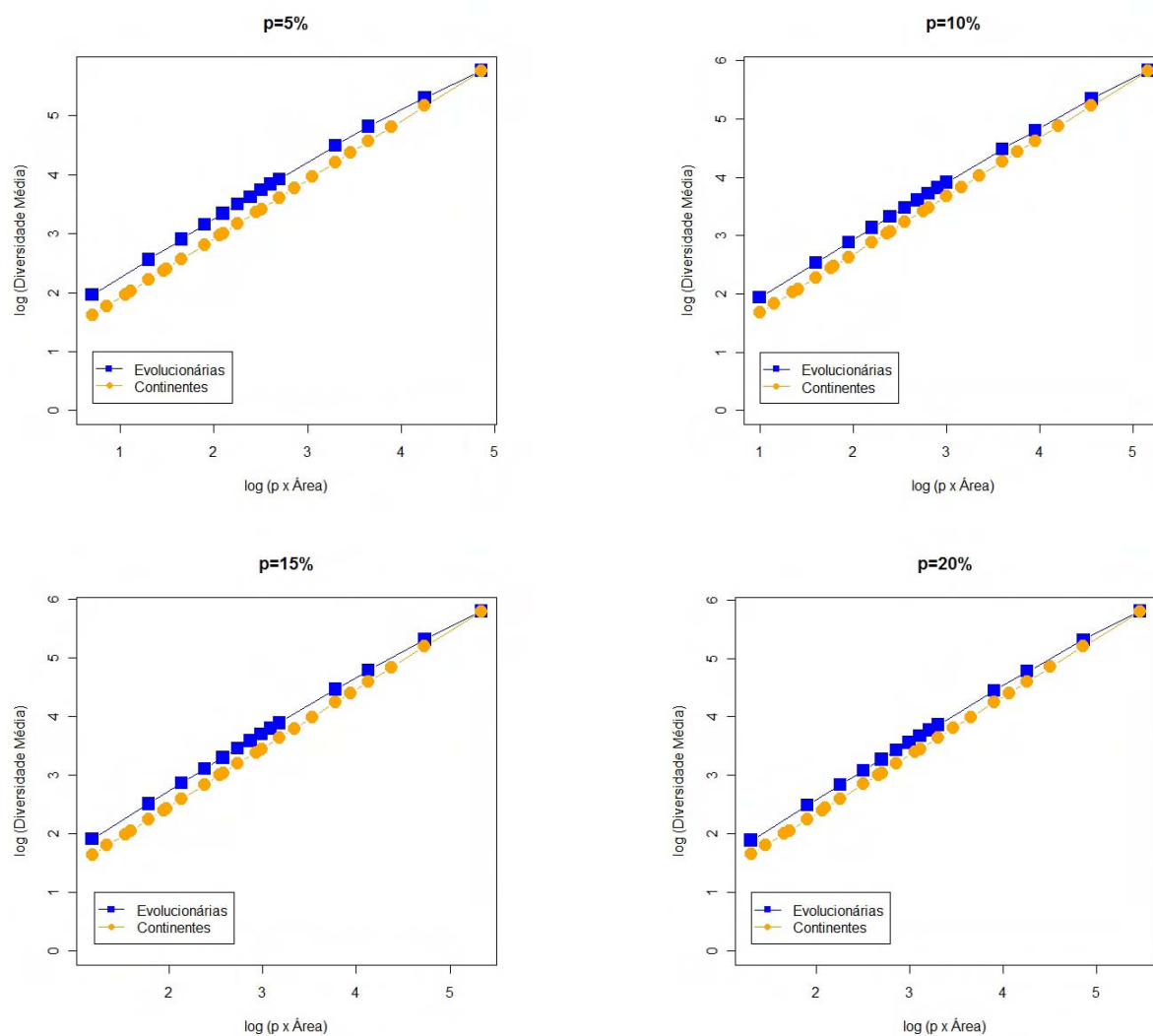


Figura 4.15: Logaritmo da diversidade média de espécies em função do logaritmo da área para $\alpha = 0,9$, comparando redes colonizadas com histórias evolucionárias diferentes e continentes, com diferentes proporções de sítios não colonizáveis p .

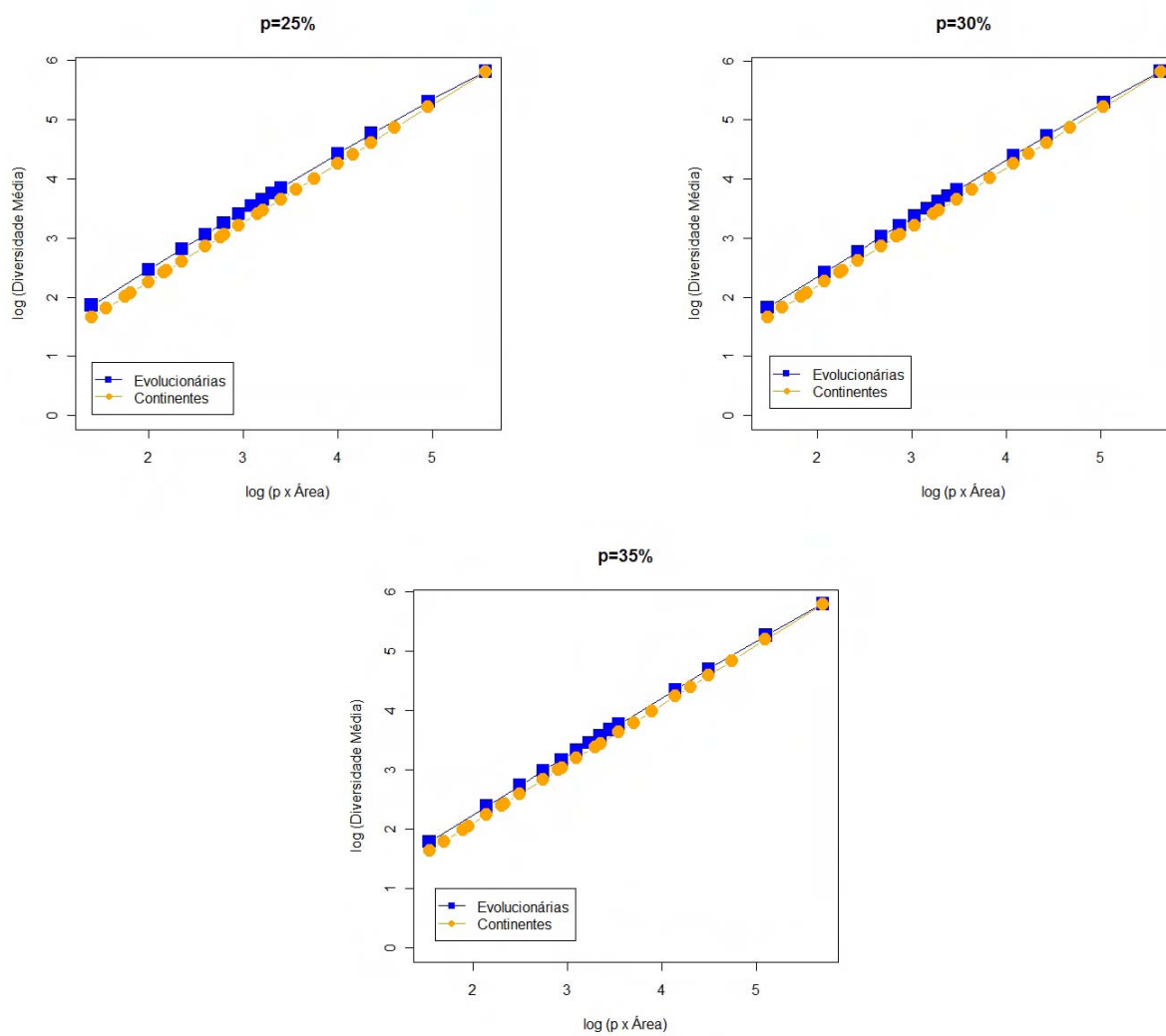


Figura 4.15: Continuação.

É também interessante verificar o comportamento da distribuição de tamanhos de espécies de acordo com a proporção de sítios não colonizáveis.

Utilizando a mesma definição de população dada em (3.2), foram consideradas as populações formadas por todas as espécies geradas nas 10 simulações de redes com $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$.

Classes do logaritmo dos tamanhos de população das espécies foram construídas com o objetivo de contar o número de espécies existentes em cada classe, determinando a distribuição de tamanhos de populações das espécies geradas nas 10 simulações das redes $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$ para cada valor de α .

As Figuras 4.16 - 4.22 ilustram as distribuições de tamanhos das espécies para $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, para cada p (assumindo valores iguais a 5%, 10%, 15%, 20%, 25%, 30% e 35%). Comparando-se os gráficos com o mesmo valor de α para os diferentes valores de p , observa-se que o aumento da fragmentação leva a diminuição da massa na cauda direita da distribuição, ao mesmo tempo em que aumenta a frequência nas classes com pequenas populações. Isso significa que a fragmentação provoca o surgimento de espécies, porém com pequenas populações. Um efeito semelhante é observado quando o número de sítios não colonizáveis é fixo e as distribuições são analisadas de acordo com a variação do α . Este padrão de comportamento pode ser explicado devido ao aumento da taxa de mutação provocado pelo crescimento de α .

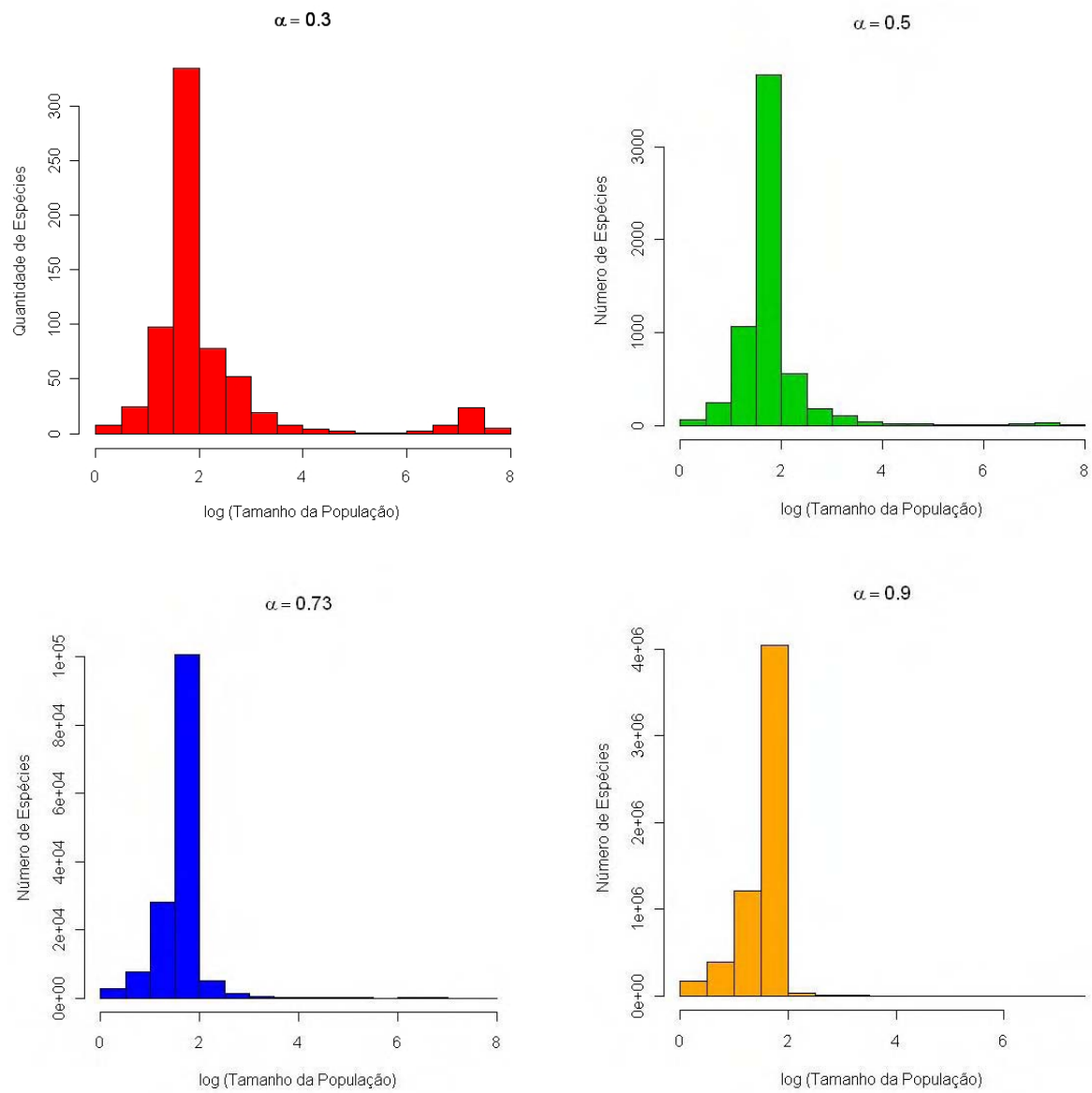


Figura 4.16: Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 5\%$.

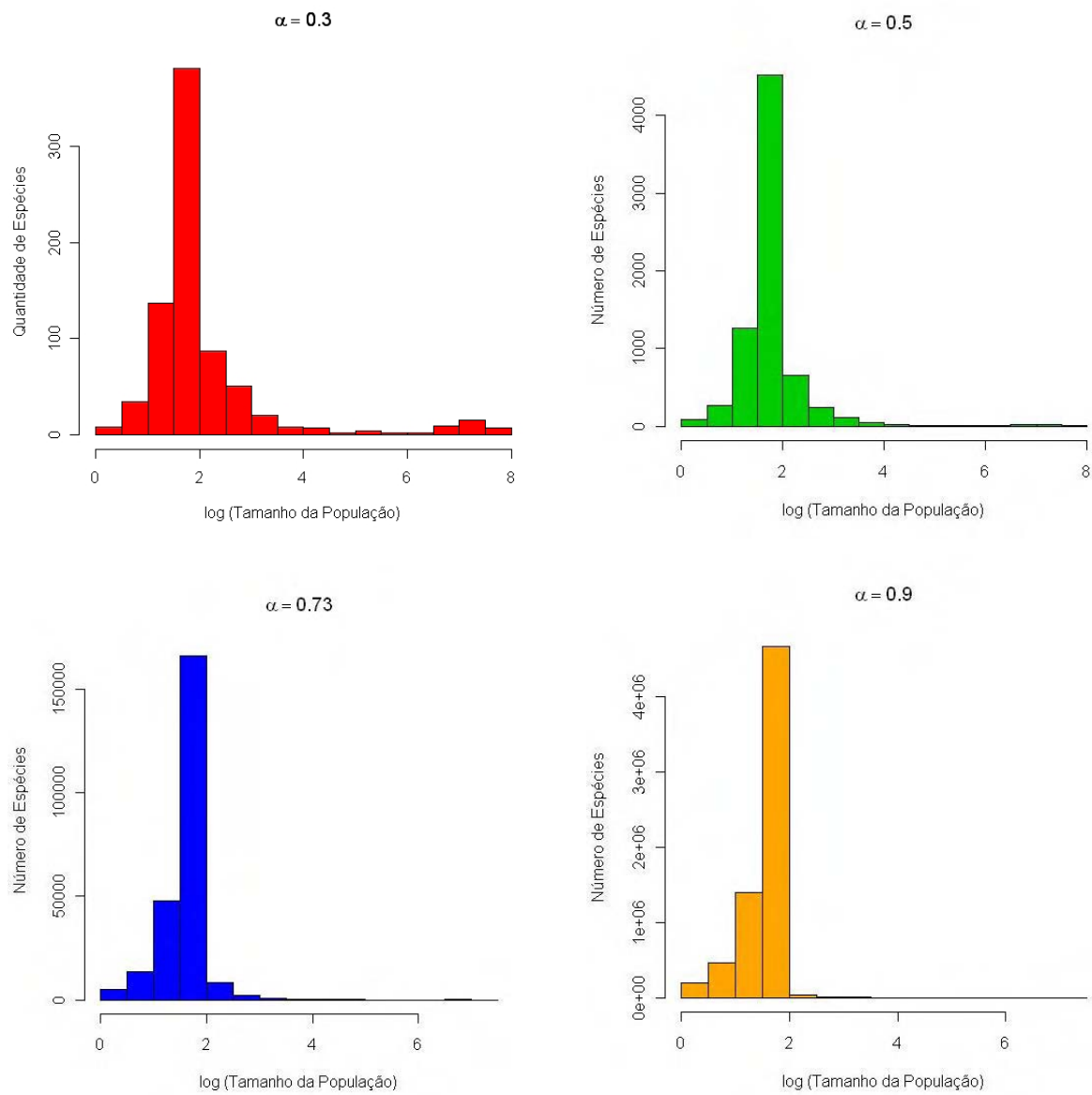


Figura 4.17: Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 10\%$.

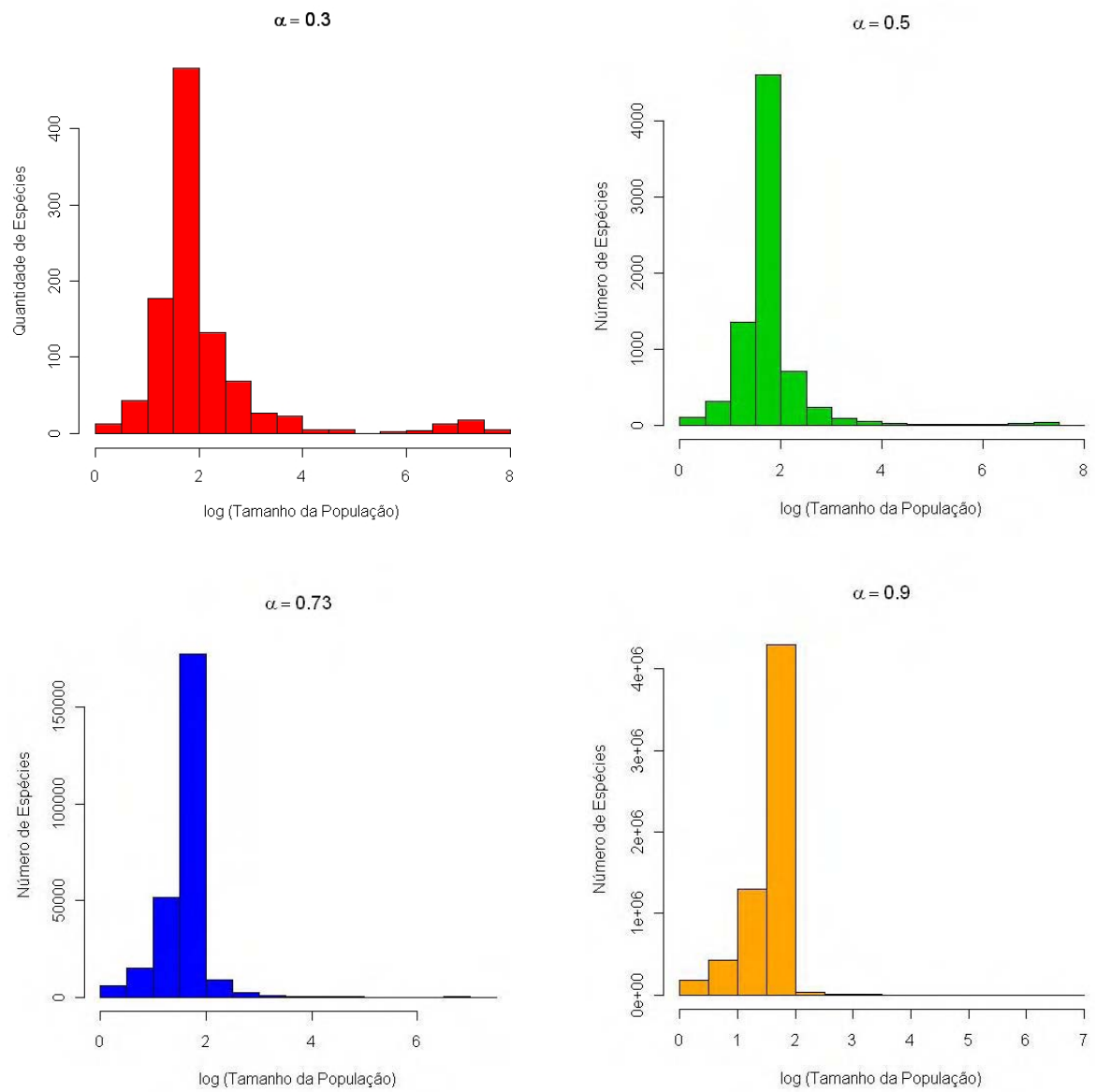


Figura 4.18: Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 15\%$.

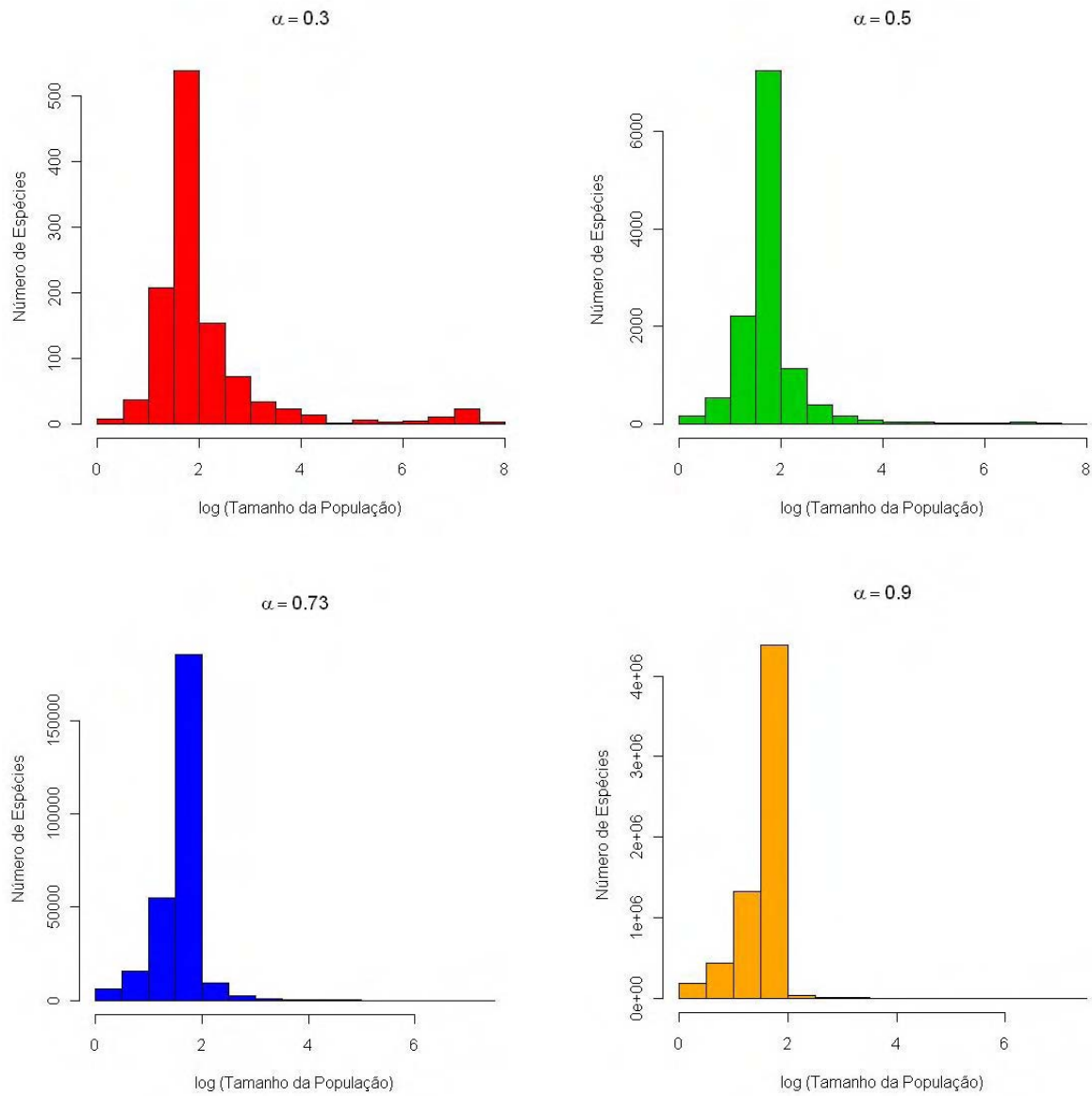


Figura 4.19: Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 20\%$.

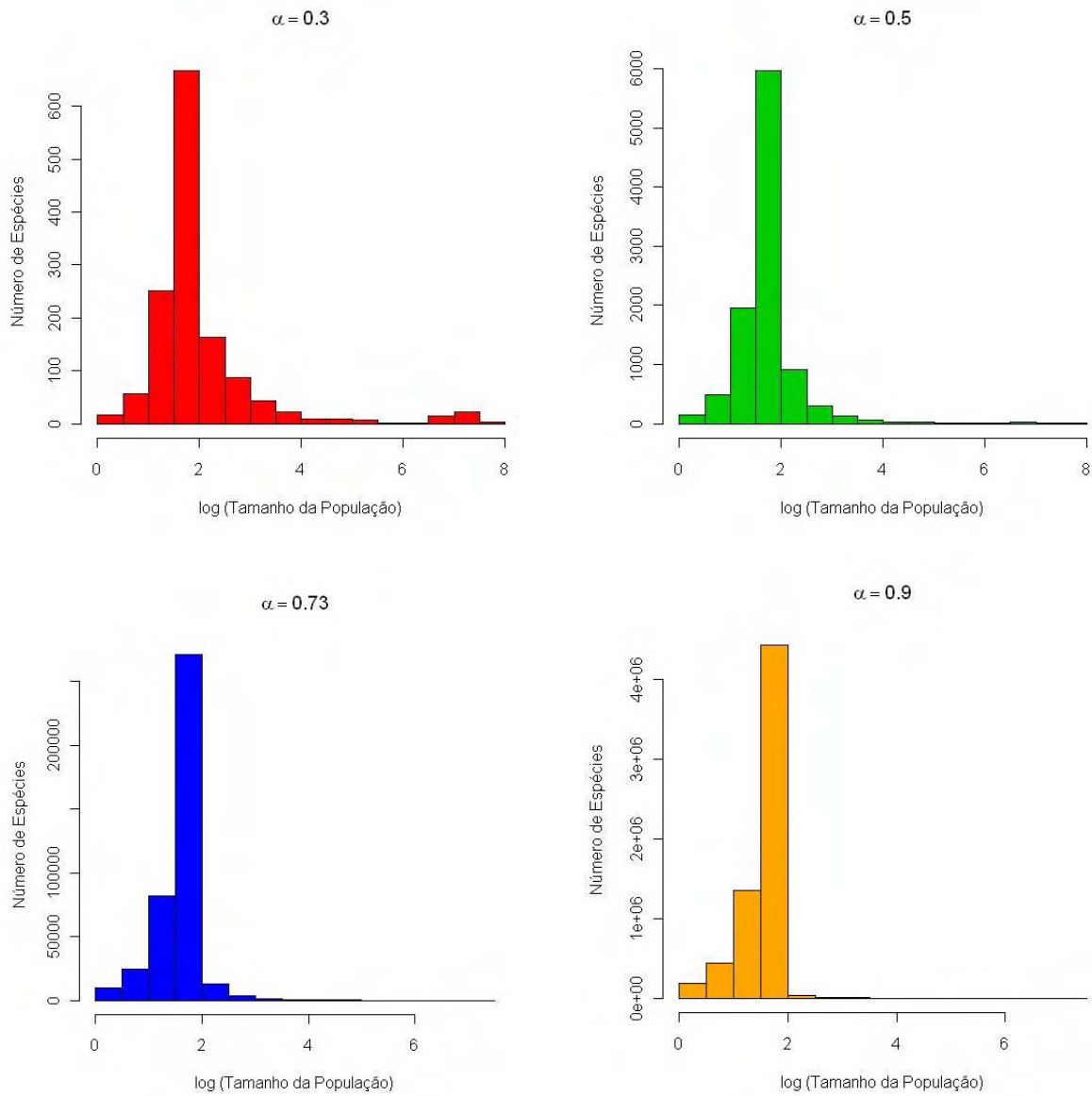


Figura 4.20: Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 25\%$.

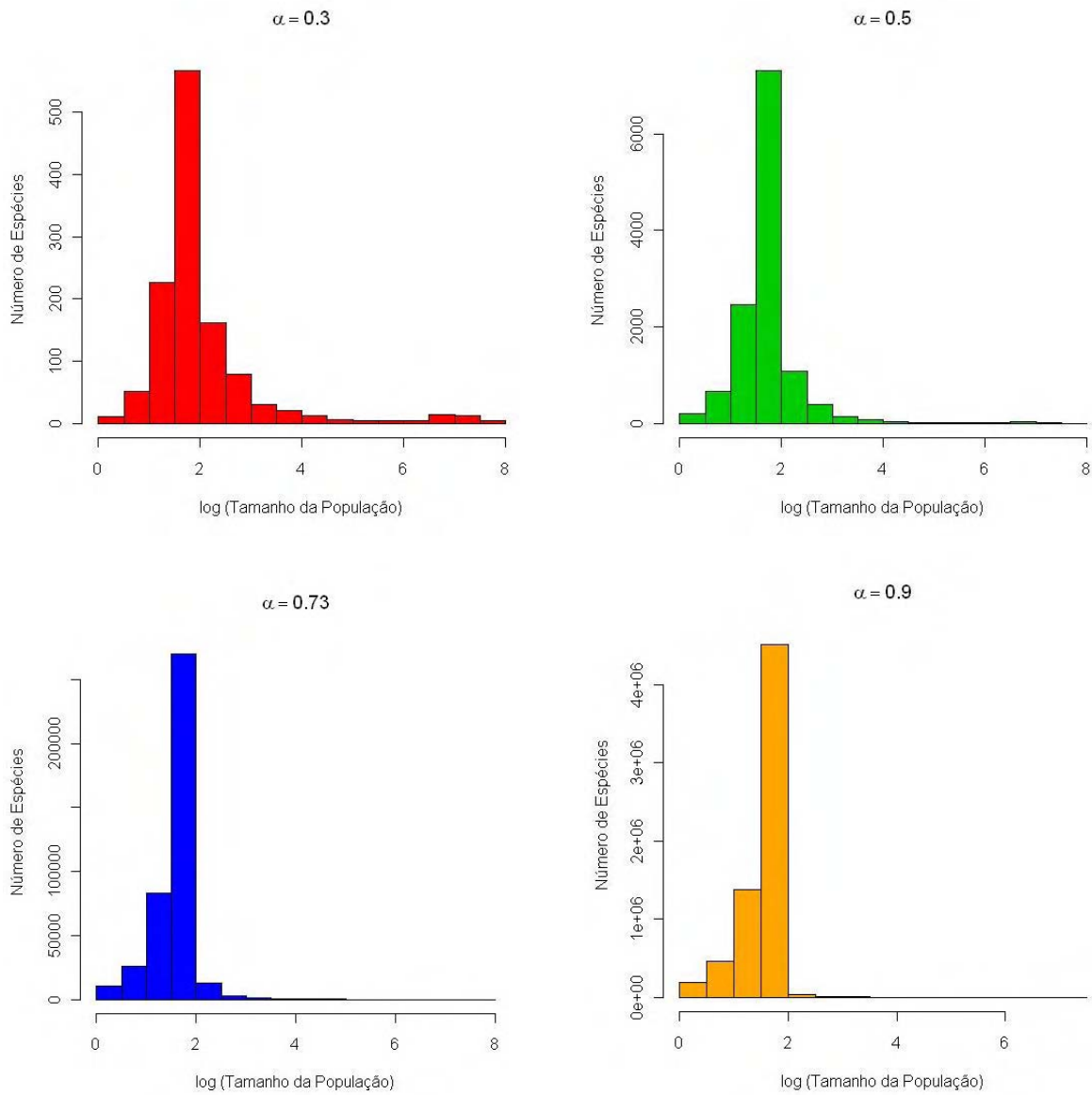


Figura 4.21: Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 30\%$.

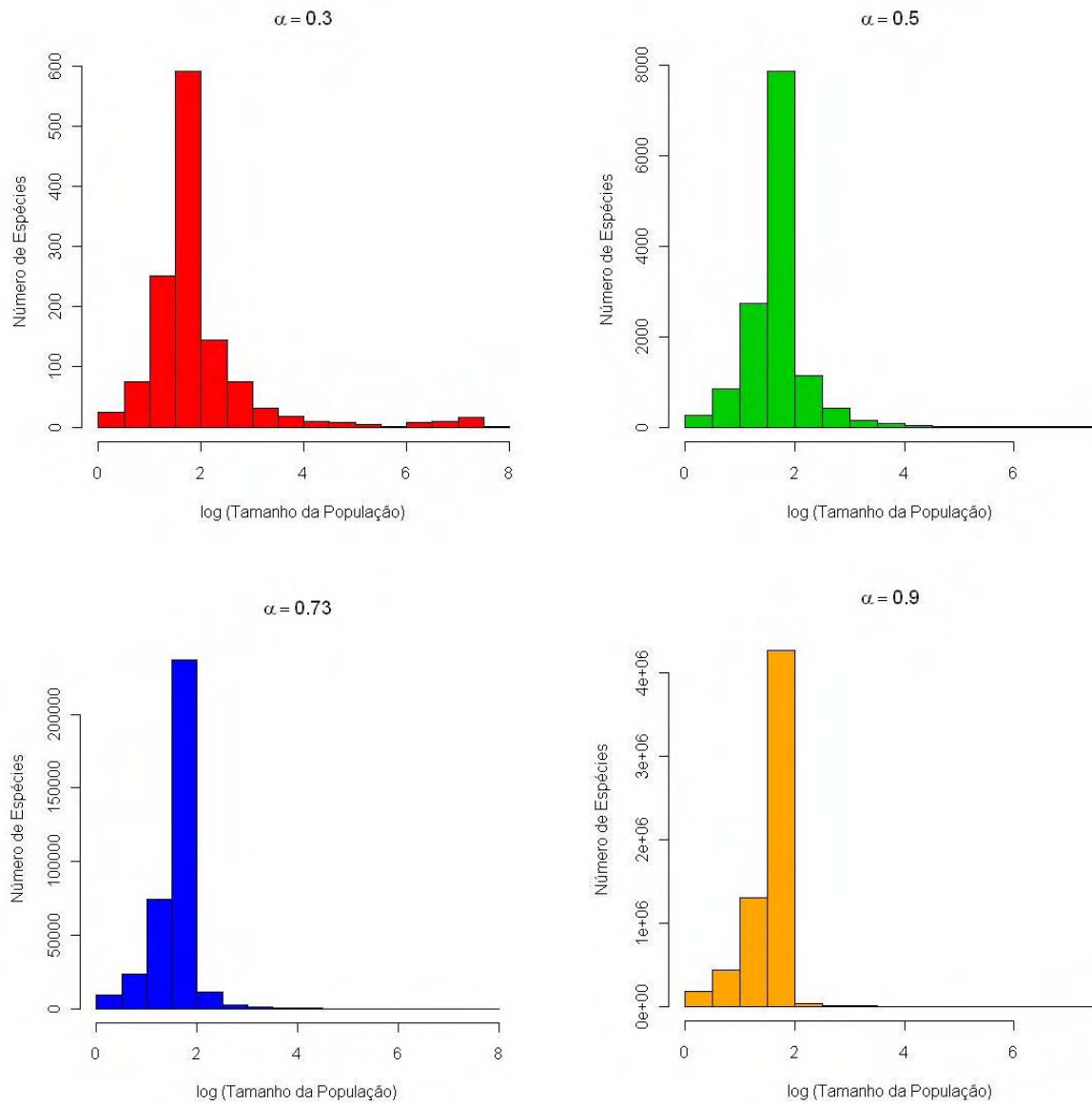


Figura 4.22: Distribuição de tamanhos das espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $M = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A_c = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 35\%$.

Novamente, a análise gráfica por histogramas não é suficiente para inferir sobre a normalidade das amostras do logaritmo dos tamanhos de populações das espécies. Para as análises das amostras aplicou-se o teste de normalidade Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors) e foram construídos os gráficos Normal Q-Q Plot. O nível de significância adotado foi de 5% ($p < 0,05$).

Com base no resultado do teste de normalidade (Kolmogorov-Smirnov Lilliefors), constatou-se que em todas as amostras foi rejeitada a hipótese de normalidade. Ou seja, para cada amostra o logaritmo dos tamanhos de populações das espécies não tem distribuição normal ou, similarmente, cada amostra de tamanhos de populações das espécies não tem distribuição log-normal (Tabela 4.5). Os gráficos Normal Q-Q Plot que sustentam essa afirmação encontram-se no Apêndice B.

Tabela 4.5: Teste de Kolmogorov-Smirnov-Lilliefors para normalidade do logaritmo dos tamanhos de populações das espécies, para $\alpha = 0,3, 0,5, 0,73$ e $0,9$ e para cada valor de p .

α	N	KS Lilliefors	p-valor (%)
<i>p = 5%</i>			
0,3	669	0,255	2,2e-14
0,5	6109	0,242	2,2e-14
0,73	146702	0,168	2,2e-14
0,9	5850561	0,147	2,2e-14
<i>p = 10%</i>			
0,3	773	0,261	2,2e-14
0,5	7281	0,234	2,2e-14
0,73	245002	0,158	2,2e-14
0,9	6768530	0,147	2,2e-14
<i>p = 15%</i>			
0,3	1013	0,233	2,2e-14
0,5	7547	0,226	2,2e-14
0,73	262535	0,155	2,2e-14
0,9	6231839	0,142	2,2e-14
<i>p = 20%</i>			
0,3	1132	0,228	2,2e-14
0,5	12043	0,209	2,2e-14
0,73	275219	0,154	2,2e-14
0,9	6367455	0,146	2,2e-14
<i>p = 25%</i>			
0,3	1374	0,234	2,2e-14
0,5	10068	0,205	2,2e-14
0,73	406168	0,149	2,2e-14
0,9	6446862	0,146	2,2e-14
<i>p = 30%</i>			
0,3	1210	0,223	2,2e-14
0,5	12446	0,202	2,2e-14
0,73	407449	0,146	2,2e-14
0,9	6572424	0,145	2,2e-14
<i>p = 35%</i>			
0,3	1267	0,230	2,2e-14
0,5	13575	0,182	2,2e-14
0,73	359487	0,143	2,2e-14
0,9	6232111	0,145	2,2e-14

5 Conclusões

Neste trabalho, o principal objetivo foi verificar o efeito da fragmentação sobre a evolução da biodiversidade. Investigou-se alguns padrões de diversidade, como a relação espécie-área e a distribuição de tamanhos das espécies. Para realizar esta investigação, utilizou-se um modelo simples que considera processos de mutação e dispersão das espécies. A vantagem da utilização deste modelo é permitir o uso simultâneo da taxa de mutação e dos recursos. Além disso, o habitat pode ser considerado com condições de homogeneidade ou heterogeneidade. Outra flexibilidade do modelo é permitir a introdução de mais de um recurso. Apesar de ser possível, não foram considerados no estudo realizado fatores tais como interação, competição, morte, migração e extinção de espécies. Devido a esses fatores, os resultados encontrados neste estudo não são comparáveis diretamente com os achados na literatura, os quais geralmente considera apenas a mutação ou o recurso de forma isolada.

Sabe-se que a área amostrada é um fator relevante, portanto surgem questões: como uma espécie se propaga de acordo com o aumento da área? Qual é o comportamento dessa relação em habitats fragmentados? Qual o efeito da forma de amostragem da área (histórias evolucionárias diferentes e continentes) sobre a taxa de crescimento da diversidade?

Utilizando simulações computacionais para responder a essas questões, na análise realizada em redes espaciais com todos os sítios passíveis de colonização, foi possível observar que a forma de amostragem da área altera o comportamento da curva espécie-área. Em redes com histórias evolucionárias diferentes, a taxa de crescimento da diversidade é mais acentuada em áreas pequenas e intermediárias. Esse crescimento é atenuado para áreas grandes. Em continentes observou-se um comportamento inverso, no qual, para áreas pequenas, o aumento da área faz com que a diversidade cresça lentamente, e em áreas grandes, a taxa de crescimento da diversidade torna-se maior. Apenas para $\alpha = 0,9$ o valor da inclinação da relação espécie-área não difere com o aumento da área e nem com sua forma de amostragem, tendo uma única lei de potência (para cada tipo de amostragem)

para a explicação da diversidade como função da área.

Da análise feita sobre a distribuição de tamanhos das espécies conclui-se que, à medida que aumenta o valor da constante α , ou seja, a taxa de mutação, há um aumento na diversidade de espécies. Conseqüentemente, surgem muitas espécies com populações pequenas. A distribuição de tamanhos de espécies que tem uma assimetria à direita quando α pequeno, sofre uma diminuição da assimetria com o aumento do valor de α , tornando a distribuição levemente assimétrica à esquerda. Por meio do teste de normalidade realizado e pela análise gráfica do Normal Q-Q Plot, obteve-se a informação de que o logaritmo dos tamanhos de populações das espécies, para cada valor de α , não tem distribuição normal. Ou seja, a distribuição de abundância de espécies, para cada α , não tem uma distribuição log-normal. A maioria dos estudos recentes feitos sobre a distribuição de espécies, apresenta distribuição lognormal, mas outras distribuições também são observadas como a gama, a série geométrica, a série logarítmica, entre outras.

No estudo de redes fragmentadas no contexto de histórias evolucionárias diferentes, observou-se que, com o aumento da fragmentação p , houve um acréscimo no valor do expoente z para as diferentes regiões de escala em leis de potência somente para $\alpha = 0,73$ e $0,9$, indicando um crescimento mais rápido da diversidade em relação ao caso onde as redes não são fragmentadas. Para os outros valores de α , o valor da potência z se manteve constante, apresentando pequenas flutuações estatisticamente não significantes. Outro resultado relevante foi observado fixando-se o valor de L e variando a proporção de sítios não colonizáveis p , para cada valor de α . Neste caso, adotando-se um modelo linear para a relação diversidade *versus* pA , notou-se que coeficiente angular desta relação varia com a taxa de mutação α . Ou seja, pela análise dos resultados notou-se que a diversidade cresce inicialmente com p , para pequenos valores de α , e decresce com p para valores grandes de α .

No estudo da relação espécie-área em redes fragmentadas no contexto de continentes, notou-se a existência de três leis de potência para alguns valores de α . No entanto, à medida que a proporção de sítios não colonizáveis p foi acrescida, houve uma redução na quantidade de leis. Verificou-se que o valor do expoente z é maior em áreas grandes. Analisando a distribuição de tamanhos das espécies, conclui-se que a fragmentação aumenta a freqüência de espécies com populações menores. Verificou-se nesse estudo que o logaritmo da amostra de tamanhos das espécies não tem distribuição log-normal.

Em suma, os resultados obtidos neste trabalho, condizentes com muitos demonstrados na literatura, comprovam que, apesar das simplificações adotadas, a modelagem proposta

é bastante condizente à realidade , o que garante a sua aplicabilidade para simulação de diversas situações reais. No entanto, os aspectos não considerados nesta modelagem, tais como migração, mortalidade, interação, e entre outros, poderão ser estudados em trabalhos futuros, com o objetivo de ampliar a aplicabilidade do modelo e torná-lo mais realístico, porém sem esperança de esgotar todas as situações reais existentes, provocadas pela fantástica lei das probabilidades inerente, na natureza.

Referências Bibliográficas

- Arrhenius, O. (1921). Species and area. *Journal of Ecology*, **9**, 95-99.
- Bascompte, J.; Solé, R. V. (1998). Models of habitat fragmentation. Cap 7 em *Modeling spatiotemporal dynamics in ecology*. Ed. Jordi Bascompte e Ricard V. Solé, Springer - Verlag and Landes Bioscience, EUA.
- Begon, M.; Townsend, C. R.; Harper, J. L. (2006). *Ecology from individuals to ecosystems*. 4ª ed. Ed. Publishing Blackwell.
- Bell, T.; Ager, D.; Song, Ji-Inn; Newman, J. A.; Thompson, I. P.; Lilley, A. K. e Gast, C. J. Van der (2005). Larger Islands House More Bacterial Taxa. *Science*, **308**, 1884.
- Conover, W. J. (1998). *Practical Nonparametric Statistics*. 3ª ed. Ed. Wiley, New York.
- Crawley, M. J.; Harral, J. E. (2001). Scale dependence in Plant Biodiversity. *Science*, **291**, 864-868.
- de Oliveira, Viviane M.; Gomes, M.A.F. e Tsang, I.R. (2006a). Theoretical model for the evolution of the linguistic diversity. *Physica A*, **361**, 361-370.
- de Oliveira, Viviane M.; Campos, Paulo R.A.; Gomes, M.A.F. e Tsang, I.R. (2006b). Bounded fitness landscapes and the evolution of the linguistic diversity. *Physica A*, **368**, 257-261.
- Drakare, S.; Lennon, J. J. and Hillebrand, H. (2006). The Imprint of the Geographical, Evolutionary and Ecological Context on Species-Area Relationships. *Ecology Letters*, **9**, 215-227.
- Durrett, R.; Levin, S. (1996). Spatial model for species-area curves. *Journal Theoretical Biology*, **179**, 119-127.
- Gleason, H. A. (1922). On the relation between species and area. *Ecology*, **3**, 158-162.
- Gomes, M. A. F.; Vasconcelos, G. L.; Tsang, I. J.; Tsang, I. R. (1999). Scaling Relations for Diversity of Languages. *Physica A*, **271**, 3-4, 489-495.
- Green, Jessica L.; Holmes, Andrew J.; Westoby, Mark; Oliver, Ian; Briscoe, David; Dangerfield, Mark; Gillings, Michael e Beattie, Andrew J. (2004). Spatial scaling of microbial eukaryote diversity. *Nature*, **432**, 747-750.
- Havlin, S.; Ben-Avraham, D. (2002). Diffusion in disordered media. *Advances in Physics*, **51**, 1, 187-292.
- Horner-Devine, M. Claire; Lage, Melissa; Hughes, Jennifer B. e Bohannan, Brendan J.M. (2004). A taxa-area relationship for bacteria. *Nature*, **432**, 750-753.

- Kareiva, P. (1987). Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature*, **362**, 388-390.
- Lomolino, M. V.; Weiser, M. D. (2001). Towards a more general species-area relationship: diversity on all islands, great and small. *Journal of Biogeography*, **28**, 341-445.
- Magurran, A.E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Ed. A. E. Magurran.
- Matos, R. M. B.; da Silva, E. M. R.; Berbara, R. L. L. (1999). Biodiversidade e Índices. Documento N° 107, Embrapa Agrobiologia. Seropédica - RJ.
- Ovaskainen, O.; Hanski, I. (2003). The species-area relationship derived from species-specific incidence functions. *Ecology Letters*, **6**, 903-909.
- Pielou, E. C. (1983). *Population and community ecology: Principles and methods*. New York: Gordon & Breach.
- Ratkoswky, D.A (1983). *Nonlinear regression modeling*. New York: Marcel Dekker.
- Rosenzweig, M. L. (2002). *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Silva, E. J. S.; de Oliveira, Viviane M. (2008). Evolution of the linguistic diversity on correlated landscapes. *Physica A*, **387**, 5597-5601.
- Simberloff, D.S. (1976). Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology*, **57**, 629-648.
- Sugihara, G. (1980). Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *The American Naturalist*, **116**, 770-787.
- Tilman, D. (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Tilman, D.; Lehman, C. L. (1997). Habitat destruction and species extinctions. Cap 10 em *Spatial ecology - The role of space em population dynamics and interspecific interactions*. Ed. D. Tilman e P. Kareiva, Princeton University Press, N. Jersey, EUA.
- Tjorve, E. (2003). Shapes and functions of species-area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography*, **30**, 827-835.

APÊNDICE A – Normal Q-Q Plot - Habitats não Fragmentados

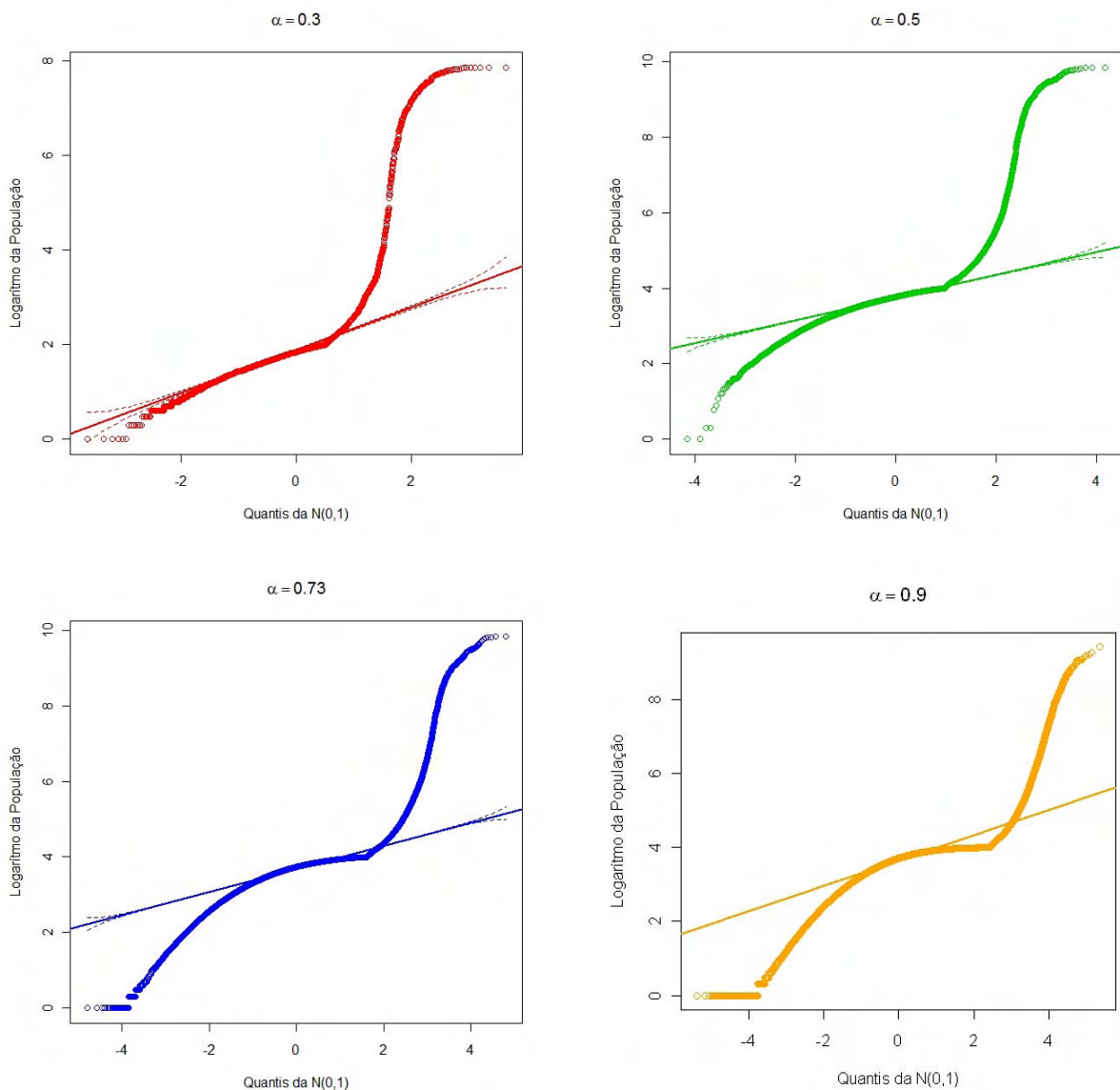


Figura A.1: Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3$; $0,5$; $0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais de $A = (1200 \times 1200)$.

O gráfico Normal Q-Q Plot para todos os valores de α foi feito considerando os resultados das 50 simulações, exceto para $\alpha = 0,9$, em que foram considerados os resultados de

20 simulações devido à grande exigência dos recursos computacionais para tratar vetores com dimensões superiores a 26 milhões.

APÊNDICE B – Normal Q-Q Plot - Habitats Fragmentados

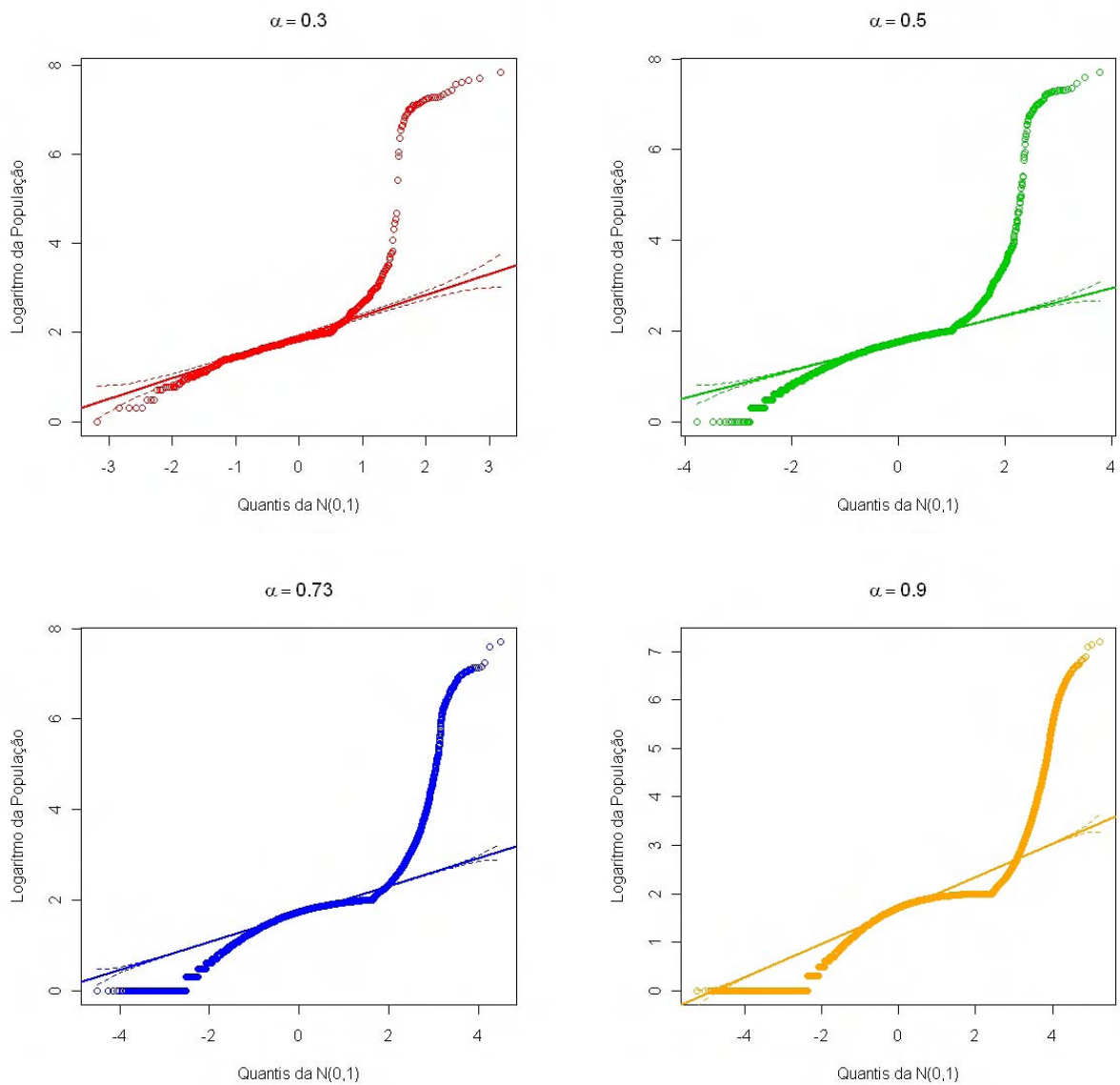


Figura B.1: Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 5\%$.

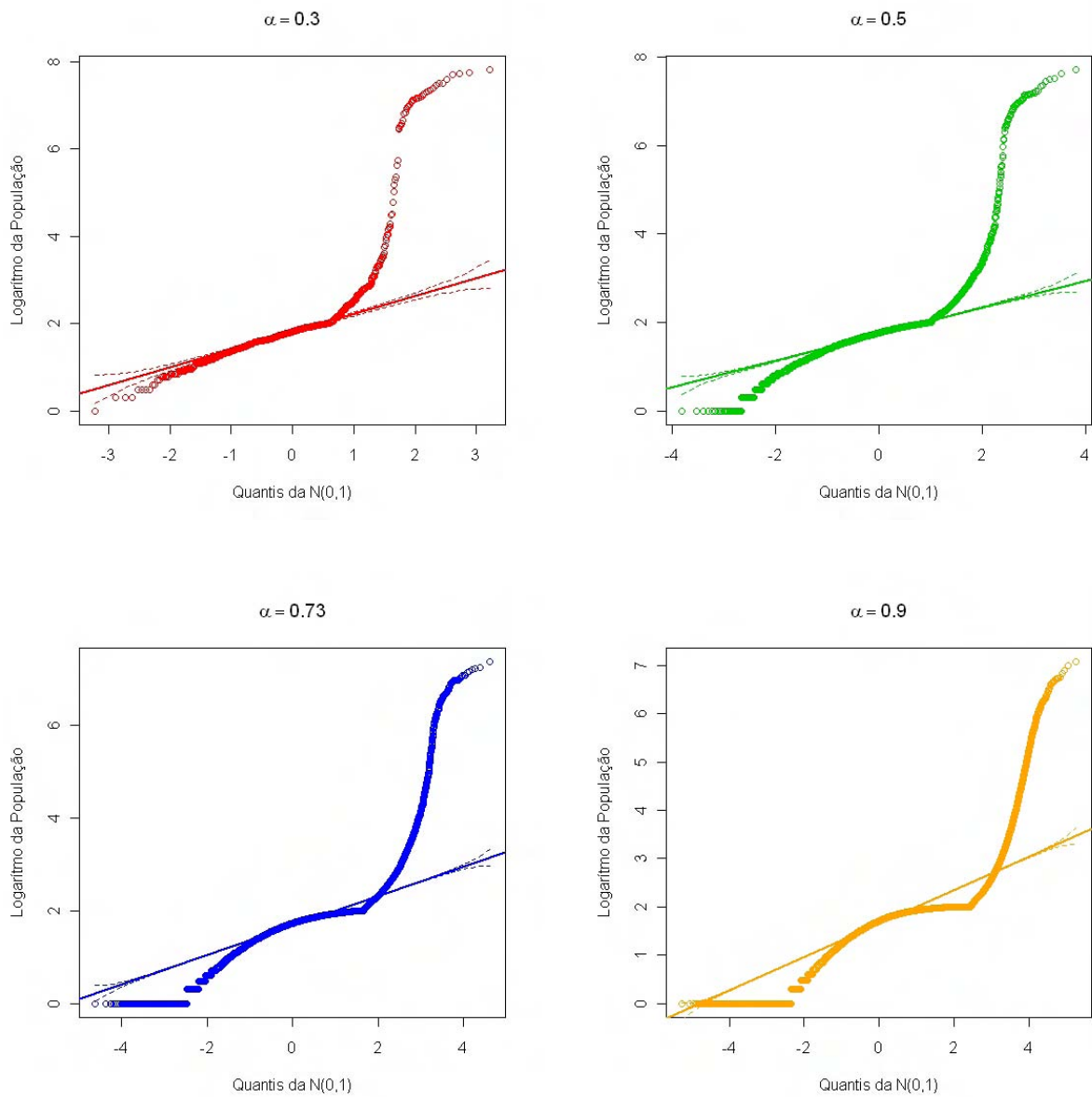


Figura B.2: Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 10\%$.

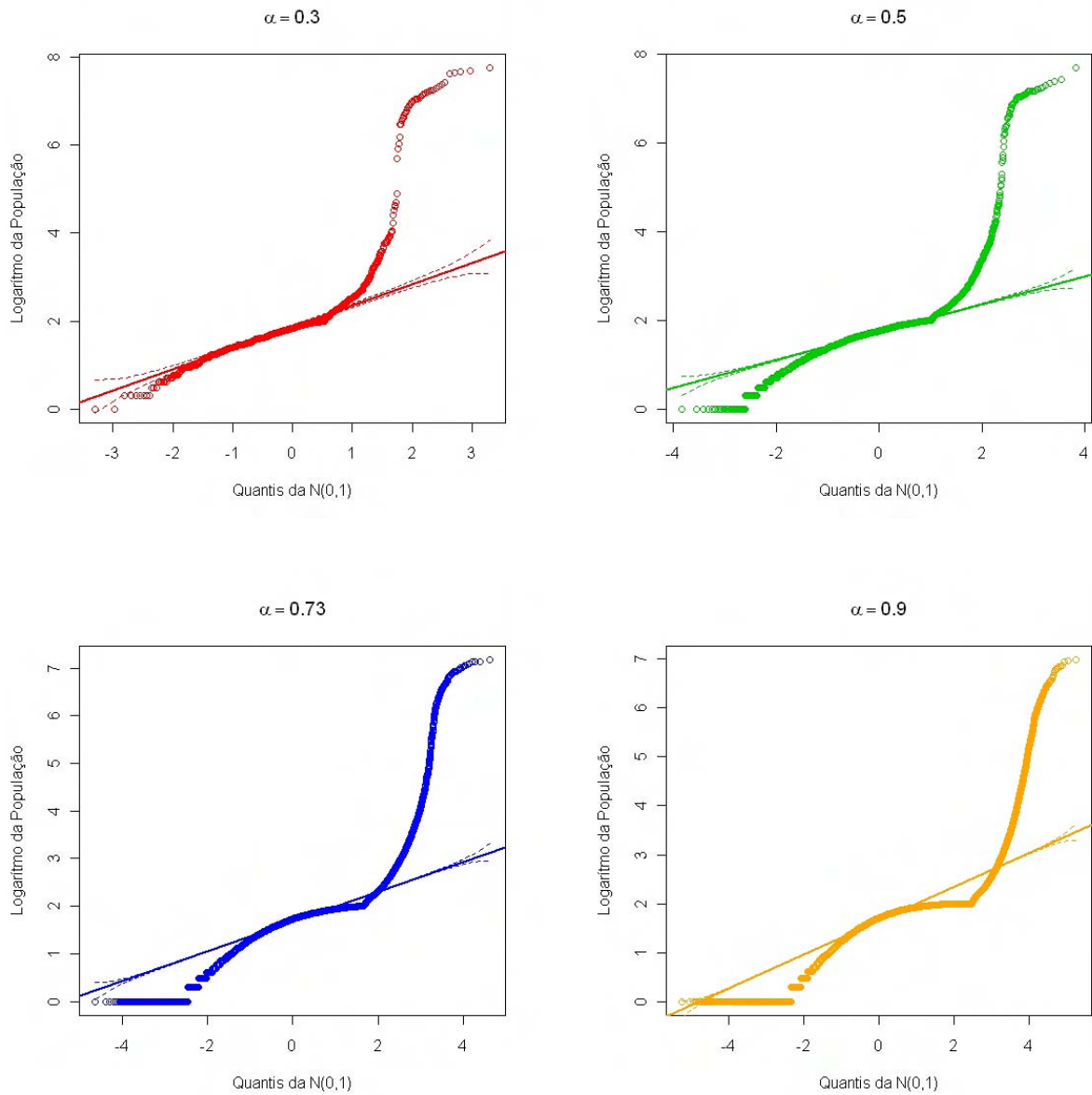


Figura B.3: Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 15\%$.

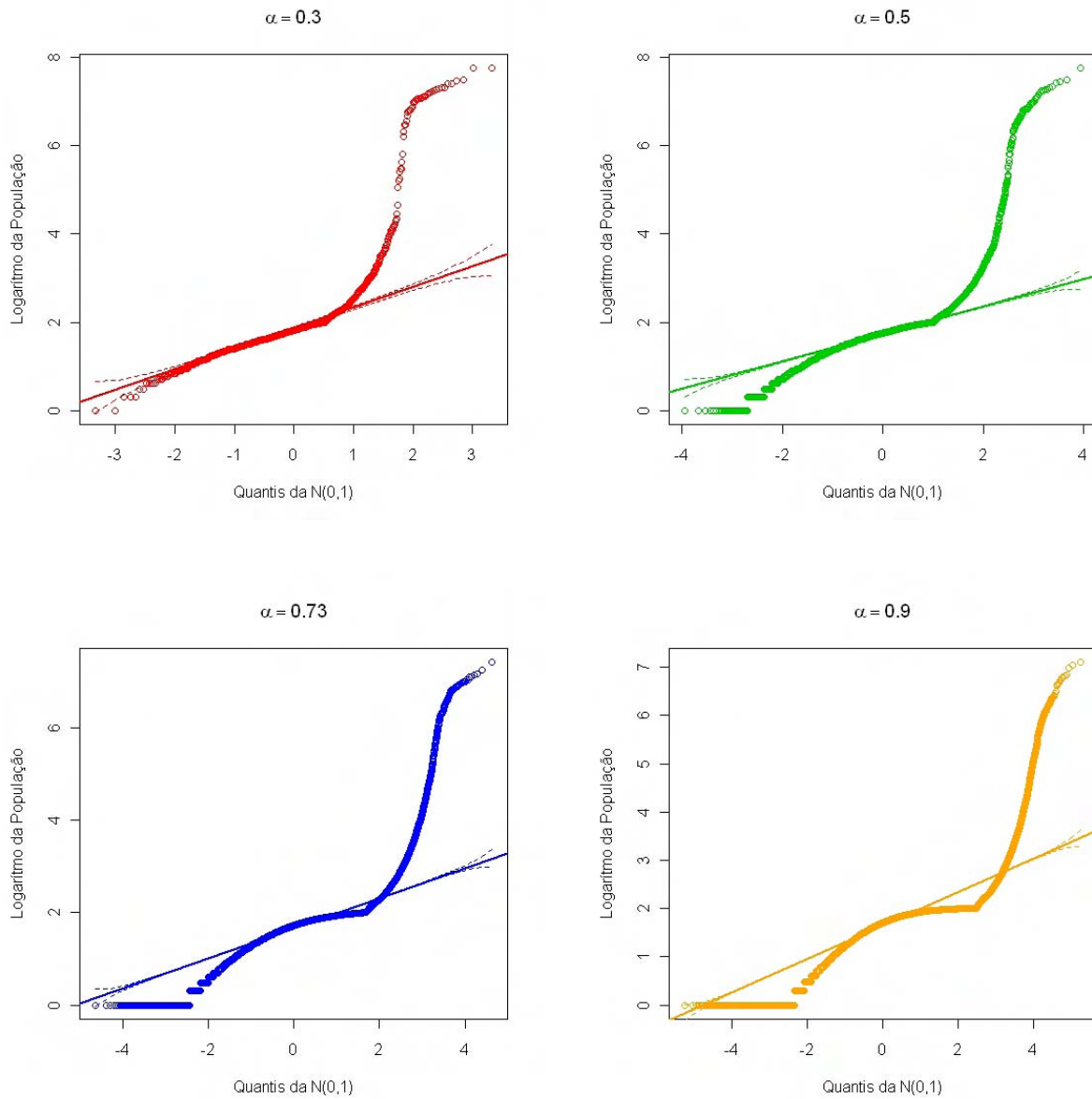


Figura B.4: Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 20\%$.

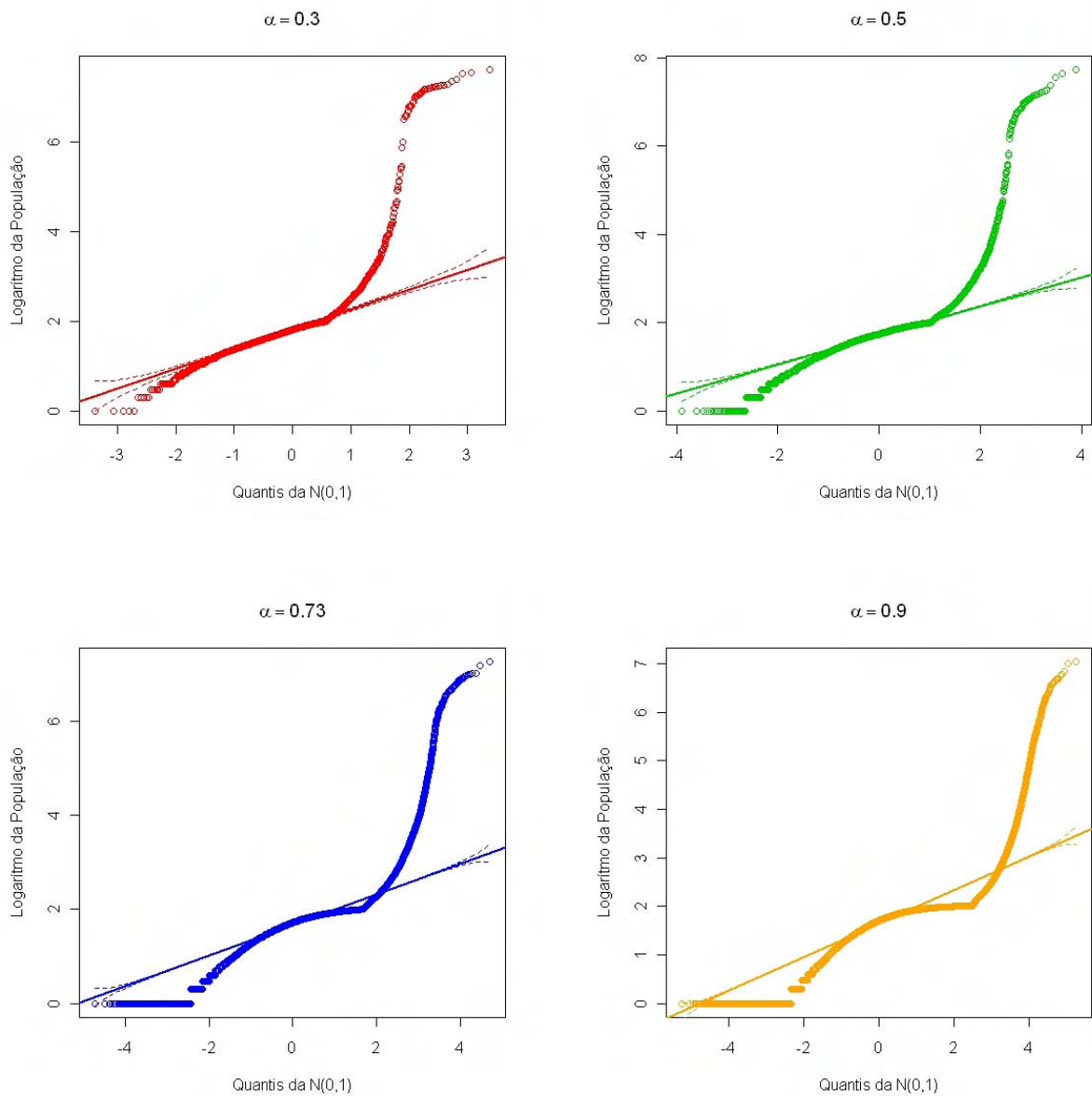


Figura B.5: Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 25\%$.

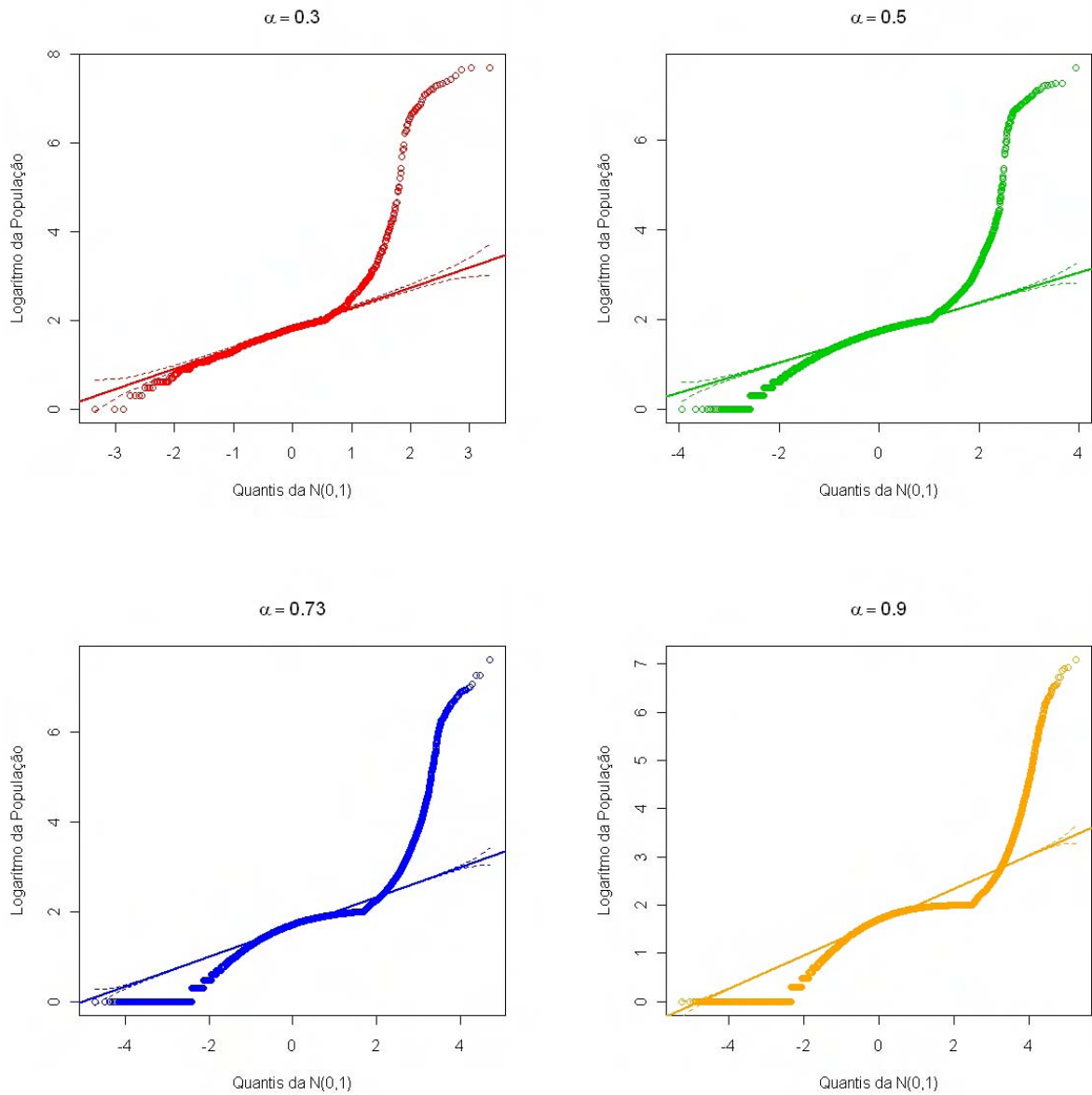


Figura B.6: Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 30\%$.

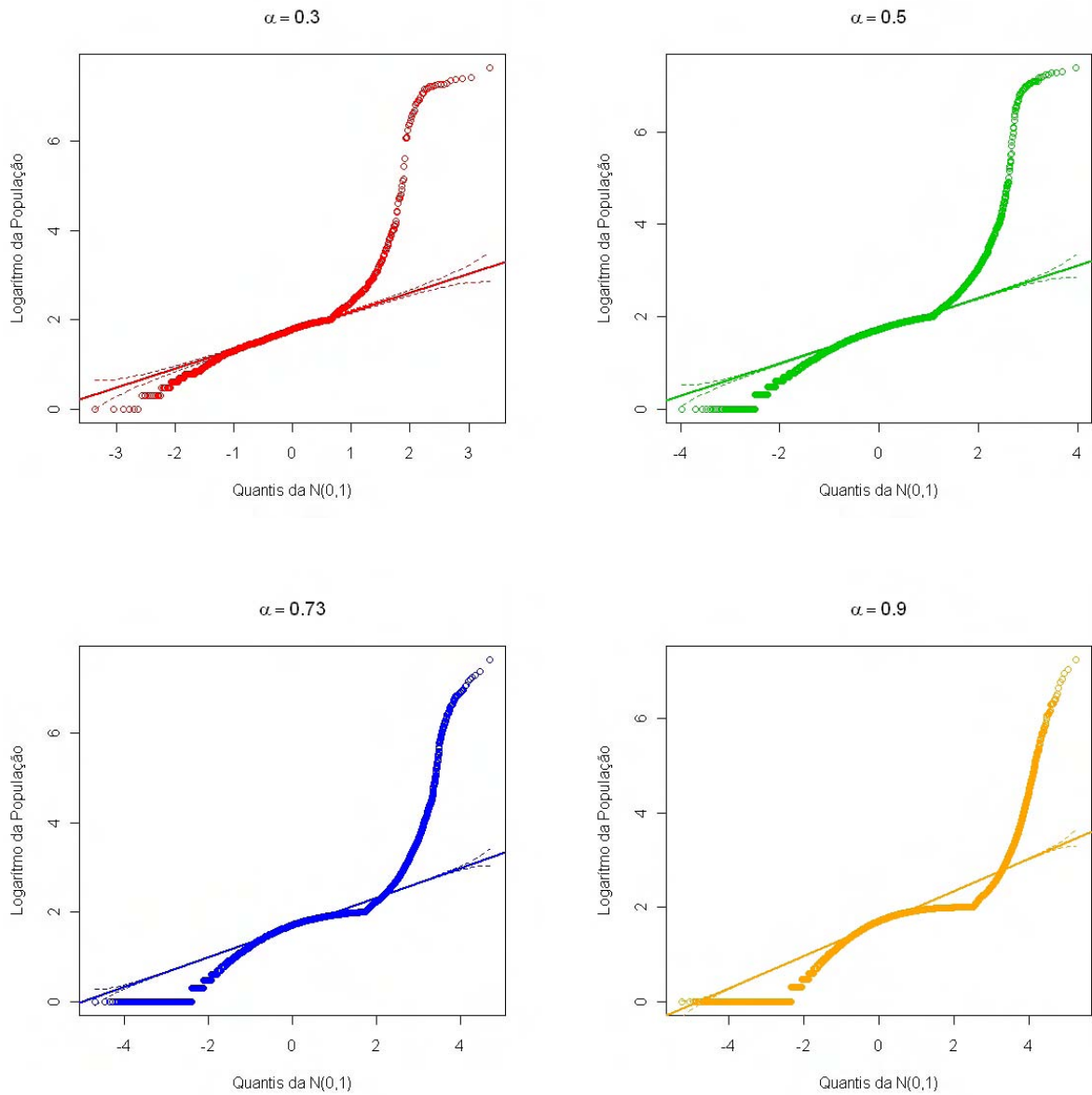


Figura B.7: Distribuição da abundância de espécies para diferentes valores de probabilidade de mutação $p = \alpha/f$: $\alpha = 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$, considerando populações das redes espaciais fragmentadas de $A = (1 - p) \cdot (1200 \times 1200)$, com $p = 35\%$.