



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
Instituto de Biologia

Inês Motta Comarella

**Competição, seleção e os efeitos de gradientes ambientais
na diversidade biológica**

Campinas
2024

Inês Motta Comarella

**Competição, seleção e os efeitos de gradientes ambientais na
diversidade biológica**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas como
parte dos requisitos para a obtenção do título de
Mestra em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Marcus Aloizio Martinez de Aguiar

Coorientador: Prof. Dr. Mathias Mistretta Pires

Este trabalho corresponde à versão final da
Dissertação defendida por Inês Motta
Comarella e orientada pelo Prof. Dr. Marcus
Aloizio Martinez de Aguiar.

Campinas
2024

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)
Biblioteca do Instituto de Biologia
Gilberto Martins Vicentin - CRB 8/8620

C73c Comarella, Inês Motta, 1998-
Competição, seleção e os efeitos de gradientes ambientais na diversidade biológica / Inês Motta Comarella. – Campinas, SP : [s.n.], 2024.

Orientador: Marcus Aloizio Martinez de Aguiar.

Coorientador: Mathias Mistretta Pires.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Instituto de Biologia.

1. Evolução (Biologia). 2. Macroecologia. 3. Biologia - Simulação por computador. 4. Sistemas dinâmicos. 5. Biodiversidade. I. Aguiar, Marcus Aloizio Martinez de, 1960-. II. Pires, Mathias Mistretta, 1985-. III. Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP). Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações Complementares

Título em outro idioma: Competition, selection and the effects of environmental gradients on biological diversity

Palavras-chave em inglês:

Evolution (Biology)

Macroecology

Biology - Computer simulation

Dynamical systems

Biodiversity

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Mestra em Ecologia

Banca examinadora:

Marcus Aloizio Martinez de Aguiar [Orientador]

Flávia Maria Darcie Marquitti

Carolina Reigada Montoya

Data de defesa: 09-05-2024

Programa de Pós-Graduação: Ecologia

Identificação e informações acadêmicas do(a) aluno(a)

- ORCID do autor: <https://orcid.org/0000-0001-5787-6730>

- Currículo Lattes do autor: <https://lattes.cnpq.br/5399121830919044>

Agradecimentos

Início agradecendo ao meu orientador, prof.º Marcus, por ter sido muito presente e oferecido todo o suporte que precisei para a realização deste trabalho. Agradeço também ao meu co-orientador, prof. Mathias, pelo olhar crítico que me deu confiança de que estava no caminho certo. Aprendi muito com ambos e tenho grande admiração pelos profissionais que são e sou muito feliz por ter tido a oportunidade de trabalhar com eles.

Agradeço aos membros da comissão examinadora, por disponibilizarem o seu tempo para nos ajudar a melhorar este trabalho. Pelo mesmo motivo, agradeço à prof.^a Sabrina e ao prof.º Márcio, que participaram do comitê de acompanhamento desta dissertação. Suas sugestões, conselhos e questionamentos foram valiosas para a realização deste trabalho.

Agradeço aos colegas de trabalho: à galera do laboratório do Marcus, que acompanhou o desenvolvimento dessa pesquisa e deu ótimos pitacos e à galera do laboratório do Mathias, com quem dividi discussões acaloradas sobre temas tão variados.

Agradeço à minha família de Campinas, Lau, Rex, Bruno, Remy, Pops e Fred e tantos outros amigos, que estiveram ao meu lado nos melhores e nos piores momentos, obrigada pelas conversas e discussões tão construtivas.

Agradeço à Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP) por fornecer a estrutura necessária para minha formação. Agradeço ao Instituto de Biologia e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia pelo espaço, pelo apoio e pelo acolhimento.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001 e financiamento da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), processo nº 2021/10318-4.

Resumo

A biodiversidade é multidimensional e varia no espaço e no tempo em resposta à vários fatores, como à competição por recursos, à intensidade da seleção pelo ambiente e ao grau de heterogeneidade ambiental. Grande sobreposição de nicho leva à exclusão competitiva, que reduz a diversidade, enquanto pouca sobreposição de nicho leva à diferenciação de nicho e coexistência, que aumenta a diversidade. Além disso, ambientes mais estáveis permitem maior diferenciação entre as espécies, já ambientes menos estáveis levam a maior sobreposição de nicho. Enquanto gradientes ambientais permitem a coexistência numa grande escala, a partir da adaptação local das espécies. Esses três fatores atuam em conjunto na natureza e modelos teóricos permitem analisar o efeito isolado e combinado desses fatores ao longo do tempo. Elaboramos um modelo eco-evolutivo baseado no indivíduo e espacialmente explícito, baseado no proposto por Costa, Lemos-Costa et al. (2019) e de Aguiar et al. (2009), adicionando um gradiente de seleção ambiental e competição por recursos. O modelo prediz padrões macroscópicos incluindo a riqueza de espécies no longo prazo, a distribuição de abundância das espécies, bem como a variação fenotípica intra- e interespecífica. Exploramos como essas respostas de longo-prazo dependem dos parâmetros ecológicos: intensidade da seleção ambiental, amplitude de sobreposição de nicho e grau de heterogeneidade ambiental. Observou-se que num ambiente heterogêneo, a seleção ambiental forte restringe a distribuição espacial das espécies, levando a uma riqueza de espécies intermediária, que é limitada pela própria estruturação espacial das espécies. Já em ambiente homogêneo, a seleção ambiental fraca combinada com pouca sobreposição de nicho aumenta a riqueza de espécies e a diferenciação fenotípica interespecífica no equilíbrio e diminui a diferenciação fenotípica no nível intraespecífico. Este resultado concorda com amplos padrões empíricos de alta riqueza de espécies associada a ambientes menos seletivos, que permitem maior diferenciação de nichos, e com pouca sobreposição de espécies, que promove a diferenciação de nichos.

Abstract

Biodiversity is multidimensional and varies in space and time in response to several factors, such as competition for resources, the intensity of selection by the environment, and the degree of environmental heterogeneity. Large niche overlap leads to competitive exclusion, which reduces diversity, while small niche overlap leads to niche differentiation and coexistence, which increases diversity. Moreover, more stable environments facilitate greater species differentiation, whereas less stable environments lead to increased niche overlap. Environmental gradients enable coexistence on a large scale through the local adaptation of species. These three factors act in concert in nature, and theoretical models allow for the analysis of the isolated and combined effects of these factors over time. We developed an individual-based and spatially explicit eco-evolutionary model, building upon the framework proposed by Costa, Lemos-Costa, et al. (2019) and de Aguiar et al. (2009), incorporating a gradient of environmental selection and competition for resources. The model predicts macroscopic patterns including long-term species richness, species abundance distribution, as well as intra- and interspecific phenotypic variation. We explored how these long-term responses depend on ecological parameters: the intensity of environmental selection, the extent of niche overlap, and the degree of environmental heterogeneity. It was observed that in a heterogeneous environment, strong environmental selection restricts the spatial distribution of species, leading to intermediate species richness, limited by the spatial structuring of species. In a homogeneous environment, weak environmental selection combined with small niche overlap increases species richness and interspecific phenotypic differentiation at equilibrium while decreasing intra-specific phenotypic differentiation. This aligns with broad empirical patterns of high species richness associated with less selective environments, allowing greater niche differentiation, and low species overlap, which promotes niche differentiation.

Lista de Figuras

3.1	Gráfico de calor do número médio de espécies no equilíbrio em ambiente homogêneo	21
3.2	Gráficos de calor da aptidão e do número médio de indivíduos no equilíbrio em ambiente homogêneo	22
3.3	Histogramas de distribuição de fenótipos no equilíbrio em ambiente homogêneo	23
3.4	Relação entre riqueza de espécies e desvio padrão fenotípico interespecífico em ambiente homogêneo	24
3.5	Histogramas de distribuição do desvio padrão fenotípico intraespecífico no equilíbrio em ambiente homogêneo	25
3.6	Gráficos de calor do número médio de espécies no equilíbrio	26
3.7	Histogramas de distribuição de fenótipos no equilíbrio em ambiente heterogêneo	27
3.8	Histogramas de distribuição do desvio padrão fenotípico interespecífico no equilíbrio em ambiente heterogêneo	28
3.9	Distribuição espacial dos indivíduos em ambiente homogêneo	29
3.10	Distribuição espacial dos indivíduos em ambiente heterogêneo	30
3.11	Distribuição espacial dos fenótipos em ambiente homogêneo	31
3.12	Distribuição espacial dos fenótipos em ambiente heterogêneo	32
3.13	Médias dos índices de equitatividade de Pielou no equilíbrio	32
3.14	Distribuição de abundância das espécies em ambiente homogêneo	33
3.15	Distribuição de abundância das espécies em ambiente heterogêneo	34
3.16	Riqueza de espécies em função do tempo	35
5.1	Exemplo de uma filogenia completa	44

Lista de Símbolos

T	Parâmetro do modelo, determina o número total de gerações.
M	Parâmetro do modelo, determina o número de indivíduos na primeira geração e o número máximo de indivíduos nas gerações seguintes.
M_{ζ}^i	Número de indivíduos na vizinhança de interação do indivíduo i .
L	Parâmetro do modelo, determina o comprimento do látice.
G	Parâmetro do modelo, determina o limiar genético de isolamento reprodutivo.
B_r	Parâmetro do modelo, determina o número de loci do genoma para reprodução.
B_f	Parâmetro do modelo, determina o número de loci do genoma para o fenótipo.
S	Parâmetro do modelo, determina o comprimento do raio da vizinhança de interação de um indivíduo focal.
μ	Parâmetro do modelo, determina a probabilidade de mutação por locus por geração.
σ_a	Parâmetro do modelo, determina a variância da função Gaussiana de compatibilidade ambiental.
σ_c	Parâmetro do modelo, determina a variância da função Gaussiana de interação competitiva.
I_a	Parâmetro do modelo, determina a inclinação do gradiente ambiental.
Q_i	Probabilidade do indivíduo i morrer sem deixar descendentes.
ω_a^i	Compatibilidade ambiental do indivíduo i .
ω_c^i	Efeito da competição no indivíduo i .
ω_i	Aptidão do indivíduo i .
u_0	Fenótipo favorecido pelo ambiente.
u_i	Atributo quantitativo que representa do fenótipo do indivíduo i .
K_0	Capacidade de suporte na vizinhança de interação quando $u_i = u_0$.
K_i	Capacidade de suporte na vizinhança de interação do indivíduo i .
α_{ij}	Coefficiente de interação competitiva entre os indivíduos i e j .

Sumário

1	Introdução	10
2	Métodos	13
3	Resultados	20
3.1	Efeito da seleção por compatibilidade ambiental e da competição por recursos em um espaço homogêneo	20
3.1.1	Número de espécies no equilíbrio	21
3.1.2	Distribuição de fenótipos	22
3.2	Efeito da seleção por compatibilidade ambiental e da competição por recursos em um espaço heterogêneo	26
3.2.1	Número de espécies no equilíbrio	26
3.2.2	Distribuição de fenótipos	27
3.2.3	Distribuição espacial das espécies	29
3.2.4	Distribuição de abundância de espécies	31
3.2.5	Dinâmica do número de espécies	34
4	Discussão	36
5	Conclusões	43
	Referências bibliográficas	45
A	Declaração de Direitos Autorais	50
B	Declaração de Bioética e Biossegurança	52

Introdução

A biodiversidade é multidimensional e pode ser analisada de diferentes perspectivas: dentro das espécies (diversidade genética dentro das populações e entre populações da mesma espécie); entre espécies (diversidade taxonômica em nível de espécie ou superior) de uma determinada área; e em diferentes escalas, desde manchas locais até paisagens, biomas e toda a Terra. A diversidade no nível da comunidade pode ser vista da perspectiva da taxonomia (por exemplo, Roswell, Dushoff e Winfree (2021)), da filogenia (por exemplo, Véron et al. (2019)) ou de caracteres funcionais (por exemplo, Mammola et al. (2021)), e dentro de cada uma dessas facetas e perspectivas, pode-se focar na riqueza das entidades ou componentes presentes, na distribuição da abundância entre essas entidades (equidade ou sua contraparte, dominância), ou na identidade de entidades específicas (composição). A diversidade, em suas várias dimensões, responde tanto a processos ecológicos quanto evolutivos. Por exemplo, o número existente de espécies é o produto final das taxas históricas de especiação e de extinção. Um bioma pode facilitar altas taxas de especiação através da disponibilidade de microhabitats e isolamento; pressões bióticas aumentadas pela competição, predação, parasitismo ou patógenos; interações mutualísticas; taxas mais elevadas de rotatividade de geração; ou taxas mais altas de mutação. Os biomas também podem facilitar altas taxas de extinção através da variação ambiental ao longo do tempo, regimes de perturbação e fortes filtros abióticos (por exemplo, clima) que limitam o potencial de sucesso de novas espécies.

Um dos mais amplos padrões de distribuição espacial de diversidade de espécies é o padrão latitudinal, em que maior riqueza de espécies se concentra nos trópicos. Dezenas de hipóteses foram propostas para explicar as causas desse padrão em diversos grupos taxonômicos (PONTARP; BUNNEFELD et al., 2019). Essas hipóteses consideram diferentes fatores ambientais e diferentes justificativas de como esses fatores influenciam nos processos bióticos. Dentro do escopo desta pesquisa, vale mencionar duas categorias de hipóteses: hipóteses que sugere-

rem que o ambiente relativamente estável dos trópicos facilita a especialização das espécies, levando a um estreitamento dos seus nichos ecológicos, o que, por sua vez, leva a uma redução da sobreposição de nichos e a um maior empacotamento de espécies nas comunidades (KOLOMIYTSEV; PODDUBNAYA, 2018); e hipóteses que sugerem que a maior diversidade de espécies nos trópicos seja resultado da relação entre as condições climáticas em si e o tamanho e grau de fragmentação destes climas, isto é o clima em si e a sua heterogeneidade espacial (COELHO et al., 2023). As dezenas de hipóteses não são auto-excludentes necessariamente e é possível que diversos fatores independentes ou não estejam atuando em conjunto, como é de praxe nos processos biológicos. Consideramos o efeito de três variáveis na diversidade de espécies emergentes: a sobreposição de nichos, a heterogeneidade ambiental e a amplitude ambiental. Além do número de espécies coexistentes, consideramos outros aspectos da diversidade como equitatividade e diversidade fenotípica. Partindo do arcabouço teórico da teoria da similaridade limitante, espera-se que, a presença de competição limite o número de espécies coexistentes pelo nível de sobreposição de nicho, de modo que fatores como maior dimensionalidade do nicho, menor restrição ambiental e menor alcance da competição promovam a coexistência de espécies. Espera-se que maior diferenciação fenotípica entre as espécies seja observada em contextos com maior intensidade de competição e com maior amplitude ambiental.

Modelos teóricos foram efetivos em explorar os efeitos evolutivos de gradientes ambientais na formação de espécies e na formação de padrões de riqueza de espécies (DOEBELI; DIECKMANN, 2003; FURNESS et al., 2021). O modelo evolutivo proposto por de Aguiar et al. (2009), resgatou padrões ecológicos como maior frequência de espécies raras, o surgimento de espécies na ausência de barreiras geográficas, e inclusive relações espécie/área. Modificações deste modelo permitiram explorar fenômenos evolutivos e ecológicos variados como, os efeitos de barreiras geográficas na especiação (MARQUITTI; FERNANDES; DE AGUIAR, 2020), a formação e estabilidade de espécies em anel (MARTINS; DE AGUIAR; BAR-YAM, 2013), e a conexão entre fenômenos microevolutivos e padrões macroevolutivos (COSTA; MARQUITTI et al., 2018). No entanto este modelo é evolutivamente neutro, de modo que a especiação é promovida pela acumulação de mutações em populações sem diferença em pressões seletivas. Sabe-se que o ambiente tem um papel importante na formação de espécies (SCHLUTER, 2009) e de padrões de biodiversidade (WEIR, 2014). Desse modo, a adição de interações ecológicas e de um gradiente de seleção a este modelo, reproduzindo os gradientes ambientais observados

na natureza, abre espaço para investigar padrões de biodiversidade com uma abordagem ainda não explorada.

Neste trabalho focaremos na biodiversidade em termos do número de espécies, da distribuição da abundância de espécies (equitatividade) e da variabilidade fenotípica dentro das espécies e entre as espécies. Consideramos os efeitos da amplitude ambiental, da intensidade da competição por recursos e da heterogeneidade ambiental na forma de um gradiente contínuo. Para isso, elaboramos um modelo eco-evolutivo baseado em indivíduo, em que cada entidade é caracterizada pela sua posição no espaço e pelo seu genótipo, o qual determina a espécie e o fenótipo individual. As espécies emergem a partir do isolamento geográfico e reprodutivo. Espera-se que maior amplitude ambiental possibilite maior diferenciação entre as espécies, com efeito positivo na diversidade de espécies; que a competição promova a diferenciação e a diversificação quando sobreposição de nicho é pequena, e que reduza a diversidade quando a sobreposição de nicho é muito ampla; e que maior heterogeneidade espacial também promova a diversidade de espécies a partir da adaptação local das espécies.

Métodos

Desenvolvemos um modelo estocástico para a evolução de populações distribuídas num gradiente ambiental que combina duas formas de seleção: seleção por compatibilidade ambiental e seleção induzida pela competição por recursos. Usamos um modelo evolutivo baseado em indivíduo com reprodução e especiação adaptado de de Aguiar et al. (2009) e Costa, Lemos-Costa et al. (2019). Nesse modelo, a reprodução ocorre através do acasalamento entre pares de indivíduos parentais, sem separação de sexos. Consideramos uma população distribuída no espaço evoluindo em um gradiente ambiental na ausência de barreiras geográficas e sob a influência de processos microevolutivos neutros - mutação e deriva genética - e não-neutros - seleção por compatibilidade ambiental e competição por recursos.

A dinâmica evolutiva para a população simulada ocorre dentro de uma espaço contínuo de extensão de $L \times L$ unidades com condições de contorno periódicas. Adicionamos um gradiente ecológico ao longo do longo eixo (y), que é uniforme com inclinação I_a . Tal gradiente em uma dimensão espacial pode, por exemplo, representar variação de fatores abióticos como, temperatura, umidade, nutrientes do solo, etc. Em torno de cada indivíduo há uma área de raio S - a *vizinhança de interação* - que suporta K_0 indivíduos, onde ocorrem as interações competitivas e também o acasalamento. A princípio, mais de um indivíduo poderia ocupar o mesmo ponto no espaço, entretanto isso ocorre com baixa probabilidade devido às baixas densidades.

Os indivíduos são caracterizados pela sua localização espacial $(x(i), y(i))$ e por dois conjuntos genômicos haploides bialélicos não-ligados (cujos valores de cada locus pode ser 0 ou 1), um para a reprodução e outro para o fenótipo. O fenótipo u_i é determinado pela soma de B_f loci, de modo que o fenótipo é representado por um atributo quantitativo que pode variar de 0 a B_f .

Para cada localização espacial (x, y) um fenótipo u_0 é favorecido pelo ambiente. Este fenótipo varia ao longo do espaço com uma inclinação I_a , formando um gradiente do tipo norte-sul. O gradiente de $u_0(y)$ varia linearmente até o valor máximo em $y = L/2$, diminuindo em direção à $y = 0$ e $y = L$, onde u_0 tem o mesmo valor devido às condições de contorno periódicas: para $y < L/2$, $u_0(y) = 0.5(B_f - aL/2) + ay$ e, para $y > L/2$, $u_0(y) = 0.5(B_f + aL/2) - a(y - L/2)$. Assim, o fenótipo favorecido num extremo ($y = L/2$) é $B_f/2 + aL/4$ e no outro ($y = 0$ e $y = L$) é $B_f/2 - aL/4$, com uma variação de I_a a cada passo ao longo do gradiente. Além disso, quando $I_a = 0$, o ambiente é homogêneo e favorece o mesmo fenótipo ao longo do espaço ($u_0 = B_f/2$). Ao adicionar variação espacial à seleção ambiental, aumentamos a dimensionalidade do nicho, uma vez que a posição espacial passa a influenciar na compatibilidade ambiental e na capacidade competitiva do organismo.

O efeito do ambiente sobre a aptidão dos indivíduos é estimado pela compatibilidade ambiental, que é calculada pela distância entre fenótipo individual u_i e o fenótipo ótimo local $u_0(y)$ na forma de uma função Gaussiana com largura σ_a :

$$\omega_a^i = e^{-(u_i - u_0(y))^2 / 2\sigma_a^2} \quad (2.1)$$

Os valores de ω_a^i variam de 0 a 1, representando desde a total incompatibilidade ambiental até a compatibilidade ambiental máxima (quando $u_i = u_0(y)$). Aqui, σ_a representa uma medida da amplitude da tolerância ambiental à variação fenotípica: quando a amplitude é pequena, a compatibilidade ambiental é alta apenas entre fenótipos próximos do ótimo (forte restritividade ambiental) e, quando a amplitude é grande, a compatibilidade ambiental é alta também entre fenótipos distantes do ótimo (fraca restritividade ambiental). Quando a amplitude ambiental tende ao infinito, $\sigma_a \rightarrow \infty$, não há restrição ambiental e a compatibilidade é máxima para todos os fenótipos, $\omega_a^i \xrightarrow{\sigma_a \rightarrow \infty} 1$. Quando a amplitude ambiental é limitada, a compatibilidade ambiental exerce uma seleção rígida na população, isto é, parte da aptidão do indivíduo depende do valor absoluto do seu atributo quantitativo, independente da composição fenotípica da população no entorno (BELL et al., 2021).

Adaptamos o modelo genérico de Lotka-Volterra para competição dependente de frequência e de densidade a nível individual em um contexto espacialmente explícito (DOEBELI; DIECKMANN, 2003; PONTARP; WIENS, 2017). Aqui, a competição depende do número de competidores presentes na vizinhança de interação do indivíduo i ponderado pelo coeficiente de interação α_{ij} e dividido pela capacidade de suporte K_i (potencialidades e limitações desse pa-

râmetro serão discutidas na sessão 4):

$$\omega_c^i = 1 - \frac{\sum_{j=1}^{M_s^i} \alpha_{ij}}{K_i} \quad (2.2)$$

Quando o valor de ω_c^i é 0, significa que a pressão de competição supera a capacidade competitiva do indivíduo e, quando o valor ω_c^i é 1, significa que não há pressão competitiva. Seguindo modelos similares, a capacidade de suporte K_i dentro da vizinhança de interação de i é proporcional à sua compatibilidade ambiental, $K_i = K_0 \omega_a^i$ (DOEBELI; DIECKMANN, 2003; PONTARP; WIENS, 2017). Aqui, K_0 é a capacidade de suporte máxima na vizinhança de interação de um indivíduo focal, quando $u_i = u_0$, e foi aqui determinado a partir do número M máximo de indivíduos na área de $L \times L$ da simulação: $K_0 = \pi(S + 1)^2 \frac{M}{L^2}$.

O coeficiente de interação α_{ij} entre os indivíduos i e j é determinado pela distância fenotípica $u_i - u_j$, de acordo com uma função Gaussiana de largura σ_c (veja também Pontarp e Wiens (2017)):

$$\alpha_{ij} = e^{-(u_i - u_j)^2 / 2\sigma_c^2} \quad (2.3)$$

Dessa forma, indivíduos fenotipicamente distantes competem apenas fracamente, como, por exemplo, quando aves com diferentes tamanhos de bico comem diferentes tipos de sementes (GRANT, P. R.; GRANT, B. R., 2006). Aqui, σ_c representa uma medida do alcance da competição: quando o alcance é pequeno, a interação competitiva é intensa apenas entre fenótipos próximos e, quando o alcance é grande, a interação competitiva é intensa também entre fenótipos distantes. Consequentemente, quando o alcance da competição é curto, apenas os vizinhos semelhantes fenotipicamente competem, de modo que a frequência de fenótipos semelhantes pesa mais que o número total de vizinhos no cálculo da competição - dependência de frequência forte e dependência de densidade fraca. Enquanto quando o alcance da competição é longo, todos os vizinhos competem, mesmo os fenotipicamente mais distantes, de modo que o número total de vizinhos pesa mais que a frequência de fenótipos semelhantes - dependência de frequência fraca e dependência de densidade forte. O alcance da competição também modula a intensidade da competição, de modo que quanto mais longo o alcance, maior a força da competição. Quando o alcance da competição tende a zero, não há competição e $\omega_c^i \xrightarrow{\sigma_c \rightarrow 0} 1$; já quando o alcance da competição tende ao infinito, os fenótipos são ecologicamente equivalentes, com coeficiente de interação 1 para todo $u_i - u_j$, $\omega_c^i \xrightarrow{\sigma_c \rightarrow \infty} [1 - \frac{M_s^i}{K_0 \omega_a^i}]$.

A aptidão do indivíduo i é calculada pelo produto da compatibilidade ambiental (ω_a^i) com o efeito da competição por recursos (ω_c^i):

$$\omega_i = \omega_a^i \cdot \omega_c^i \quad (2.4)$$

De forma que a aptidão pode variar de 0 até 1, representando desde a incompatibilidade ambiental e fracasso competitivo máximo até a compatibilidade e sucesso competitivo máximo. Aqui modelamos um caso em que tanto a pressão seletiva por compatibilidade ambiental quanto a pressão de competição por recursos atuam sobre um mesmo atributo fenotípico (u_i), o que difere de outros modelos semelhantes, como o de Pontarp e Wiens (2017), que modelam o efeito de diferentes tipos de pressões sobre atributos fenotípicos distintos. Este é um caso em particular no qual, por exemplo, a temperatura (ou uma outra variável abiótica) pode influenciar na disponibilidade, demanda e/ou aquisição de recursos, resultando num efeito geral positivo ou negativo na aptidão (KORDAS; HARLEY; O'CONNOR, 2011).

A aptidão determina a probabilidade do indivíduo i morrer sem deixar descendentes (Q_i), definido da seguinte forma:

$$Q_i = 1 - 0.63\omega_i \quad (2.5)$$

Essa equação foi escrita de tal forma que, no cenário neutro, quando todos os indivíduos têm aptidão igual a um, a probabilidade de morrer sem deixar descendentes é igual à probabilidade de não selecionar um determinado indivíduo em M tentativas com substituição, $Q_i \approx (1 - 1/M)^M \approx e^{-1} = 0.37$ (DE AGUIAR, 2017). Quando o indivíduo morre sem deixar prole, um outro indivíduo em sua vizinhança de interação é escolhido ao acaso para se reproduzir em seu lugar. Caso o indivíduo sorteado também morra sem deixar descendentes esse procedimento poderá se repetir até mais três vezes. Após quatro tentativas sem sucesso, o tamanho da população diminui em um. Dessa forma, o número total de indivíduos varia conforme a aptidão média: quando a aptidão média é máxima (como no cenário neutro), o número total de indivíduos é igual a M e, quando a aptidão média é baixa, o número total de indivíduos é reduzido (Figura 3.2).

Os indivíduos são hermafroditas e a reprodução é sexuada e restrita pela proximidade espacial e genética: o acasalamento ocorre apenas entre indivíduos dentro da vizinhança de interação e compatíveis geneticamente. Escolhemos um modelo de especiação hermafrodita como uma abordagem simplificada. No entanto, Baptistini, de Aguiar e Bar-Yam (2013) de-

monstraram que, para o mesmo tipo de modelo de especiação, a segregação dos indivíduos em sexos distintos tem como efeito uma redução na riqueza de espécies emergente no equilíbrio e aumento da abundância por espécie média. Também como uma simplificação, simulamos a especiação do tipo parapátrica, quando o distanciamento geográfico tem papel importante para o surgimento do isolamento reprodutivo, sem barreiras geográficas entre as populações. Para simular outros padrões geográficos de especiação seria necessário modificações tanto no raio da vizinhança de interação quanto no tamanho do genoma e na presença/ausência de barreiras físicas no espaço. Usando o mesmo tipo de modelo, estudos anteriores mostraram que a geografia da especiação afeta principalmente o balanço da filogenia, i. e. o número de espécies em cada lado dos ramos da árvore filogenética, tanto a especiação alopátrica quanto a simpátrica aumentam o balanço da árvore (MARQUITTI; FERNANDES; DE AGUIAR, 2020; COSTA; LEMOS-COSTA et al., 2019). No que diz respeito aos efeitos na diversidade e riqueza de espécies emergente, em ambos os estudos os cenários de parapatria levaram à emergência de maior riqueza de espécies no equilíbrio. Este padrão geográfico de especiação, no entanto, parece ser pouco predominante na natureza e os debates evolutivos muitas vezes estão restritos a uma classificação entre simpatria e alopatria, no qual a parapatria não é tratada como uma categoria distinta e sim como um caso especial de simpatria parcial (HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ et al., 2021). No que diz respeito à compatibilidade genética, aqui ela é determinada a partir de um genoma de B_r loci. Dois indivíduos i e j são compatíveis geneticamente se a distância de Hamming (i.e. número de loci com alelos diferentes) entre seus genomas para reprodução estiver abaixo do limiar G . Esta é uma forma mínima de barreira sexual pré-cópula importante para o surgimento de isolamento reprodutivo. A escolha do parceiro entre os indivíduos compatíveis dentro da vizinhança de interação é aleatória. O genoma da prole é construído a partir da recombinação do material genético dos indivíduos parentais, com probabilidade de mutação μ por locus. Para cada evento reprodutivo, a prole é aleatoriamente alocada dentro da vizinhança de interação do indivíduo focal. Não existe sobreposição de gerações, isto é, a geração atual morre e é completamente substituída pelos filhos.

A população inicial foi distribuída aleatoriamente de forma homogênea ao longo do espaço. Os valores dos loci do genoma para reprodução foram zerados (i.e. a todos os loci foram atribuídos o valor zero), enquanto os valores dos loci do genoma para fenótipo foram distribuídos de tal forma que o fenótipo da população inicial variasse uniformemente de $u_0(y) - \sigma_a$ a $u_0(y) + \sigma_a$. Com o tempo, mutações são acumuladas e, dependendo das condições (de restri-

ções genéticas e espaciais para reprodução e da taxa de mutação, aqui definido pelos valores de G , S e μ), pode ocorrer a formação de espécies. Espécies emergem da dinâmica à medida que grupos de indivíduos mantêm fluxo gênico e são separados de todos os outros pela restrição genética G .

Buscamos entender o papel da seleção por compatibilidade ambiental e da competição por recursos na diversidade emergente, considerando o efeito da heterogeneidade ambiental na forma de gradiente. Analisaremos quais os processos associados aos padrões de distribuição fenotípica das espécies emergentes no modelo e seus desdobramentos na diversidade no equilíbrio. Espera-se que o afrouxamento da seleção por compatibilidade ambiental permita a expansão da distribuição fenotípica e que a competição com dependência de frequência seja um fator promotor de diferenciação fenotípica, permitindo maior coexistência de espécies. Consideramos também a distribuição espacial das espécies, em termos tanto de sobreposição de espécies, da área de distribuição e do formato de distribuição espacial das espécies. Espera-se que a presença do gradiente ambiental associado a uma alta seletividade leve a emergência de espécies com baixa sobreposição espacial e restritas pela compatibilidade ambiental a faixas espaciais estreitas. Partimos da análise dos efeitos combinados de diferentes intensidade de seleção por compatibilidade ambiental (σ_a) e alcances de competição por recursos (σ_c), isolados do efeito espacial. Para isso testamos um primeiro conjunto de cenários que combinavam valores para os parâmetros $\sigma_a = \{10, 20, 30, 40, \infty\}$ e $\sigma_c = \{0, 5, 10, 15, 20, \infty\}$, para inclinação ambiental $I_a = 0$, ou seja, num espaço homogêneo, sem gradiente de seleção ambiental. A partir desse primeiro conjunto de cenários, selecionamos valores que maximizavam os efeitos dos parâmetros nas medidas analisadas $\sigma_a = \{10, 30, \infty\}$ e $\sigma_c = \{0, 10, \infty\}$, para estudar seus efeitos sob diferentes inclinações ambientais $I_a = \{1, 2\}$. Esse procedimento foi necessário uma vez que a adição de parâmetros aumenta fatorialmente o número de combinações a serem testadas e rodar as simulações demanda grande esforço computacional. Espera-se que, isoladas do efeito do espaço, menor seletividade ambiental e menor alcance de competição levem a emergência de maior variabilidade interespecífica e menor variabilidade intraespecífica associadas a maior riqueza e equitatividade de espécies no equilíbrio. E que, num espaço heterogêneo, maior inclinação ambiental e maior seletividade ambiental restrinjam a distribuição espacial das espécies aumentando a riqueza e a equitatividade de espécies.

Para medir os efeitos das variáveis na riqueza de espécies, consideramos o número médio de espécies por simulação ao longo do tempo e no equilíbrio. Consideramos também os efeitos no

número e na aptidão média dos indivíduos no equilíbrio. A equitatividade foi medida a partir do índice de equitatividade relativa de Pielou (J):

$$J = \frac{-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i}{\ln S} \quad (2.6)$$

onde S é a riqueza de espécies e p_i é a proporção de indivíduos da espécie i . O valor de J varia de 0 a 1, respectivamente, da máxima dominância à máxima equitatividade relativa à riqueza de espécies observada. Escolhemos esta medida pois é amplamente utilizada na Ecologia e por ser considerada uma boa medida de equitatividade, dada a não independência entre riqueza e equitatividade (JOST, 2010). Consideramos também a distribuição de frequências das classes de abundância de espécies. A variabilidade fenotípica interespecífica foi medida a partir do desvio padrão da distribuição de fenótipos médio das espécies e a variabilidade fenotípica intraespecífica foi medida a partir do desvio padrão da distribuição de fenótipos dentro da espécie. Optamos pela medida do desvio padrão pois nos cálculos da aptidão consideramos a distância fenotípica e os valores de σ_a e σ_c ao quadrado (Equação 2.1 e Equação 2.3).

A menos que indicado de outra forma: $B_f = 500$, $B_r = 1500$, $G = 0.05B_r = 75$, $\mu = 0,0005$, $L = 100$, $S = 5$, $M = 1300$, $K_0 = \pi(S + 1)^2 \frac{M}{L^2} \approx 10$. Todas as simulações foram executadas em Fortran. Todos os códigos para simulações e *scripts* para tratamento de dados em Python estão disponíveis no link.

Resultados

A partir de 50 realizações independentes para cada conjunto de parâmetros, foi possível descrever o efeito isolado e combinado de cada um dos parâmetros σ_a , σ_c e I_a em quatro variáveis principais: número de espécies ao longo do tempo, distribuição de abundâncias de espécies, distribuição de fenótipos e distribuição espacial das espécies. As populações foram simuladas por $T = 1000$ gerações, tempo mais longo que o necessário para atingir o equilíbrio, definido pelo o momento em que o número de espécies atinge um platô, ocorrido antes de $T = 500$ gerações para todos os casos (Figura 3.16).

3.1 Efeito da seleção por compatibilidade ambiental e da competição por recursos em um espaço homogêneo

Aqui, a intensidade da seleção por compatibilidade ambiental varia conforme a amplitude de tolerância ambiental à variação fenotípica (σ_a), quanto maior a amplitude de tolerância, menor a restritividade ambiental e mais intensa é a seleção por compatibilidade. Testamos valores de amplitude ambiental de 10 (restritividade forte) a 30 (restritividade fraca). A intensidade da competição varia conforme o alcance da competição (σ_c), e testamos desde um alcance de competição de 5 (denso-dependência fraca e forte dependência de frequência) a 20 (denso-dependência forte e fraca dependência de frequência) e adicionamos um cenário em que o alcance da competição é infinito, quando não há dependência de frequência e a competição denso-dependente tem maior papel na redução da aptidão. No cenário neutro não há seleção nem por compatibilidade ambiental, nem competição por recursos (quando $\sigma_a \rightarrow \infty$ e $\sigma_c = 0$).

3.1.1 Número de espécies no equilíbrio

A riqueza de espécies média na geração $T = 1000$ no cenário neutro foi de $\bar{N}_S = 21.72$, IC 95% [20.64, 22.8] (quando $\sigma_a = \infty$ e $\sigma_c = 0$, na Figura 3.1). A riqueza de espécies no equilíbrio aumentou em relação ao caso neutro em cenários com seletividade ambiental fraca e alcance da competição curto, sendo máximo no cenário sem restritividade ambiental e com forte dependência de frequência (quando $\sigma_a = \infty$ e $\sigma_c = 5$, $\bar{N}_S = 29.78$, IC 95% [28.61,30.95], na Figura 3.1), e diminuiu em cenários com seletividade ambiental forte e alcance da competição longo, sendo mínimo nos cenários com forte dependência de densidade (quando $\sigma_a = 10$ e $\sigma_c = \infty$, $\bar{N}_S = 16.08$, IC 95% [15.42,16.74], na Figura 3.1). Apenas na presença de competição

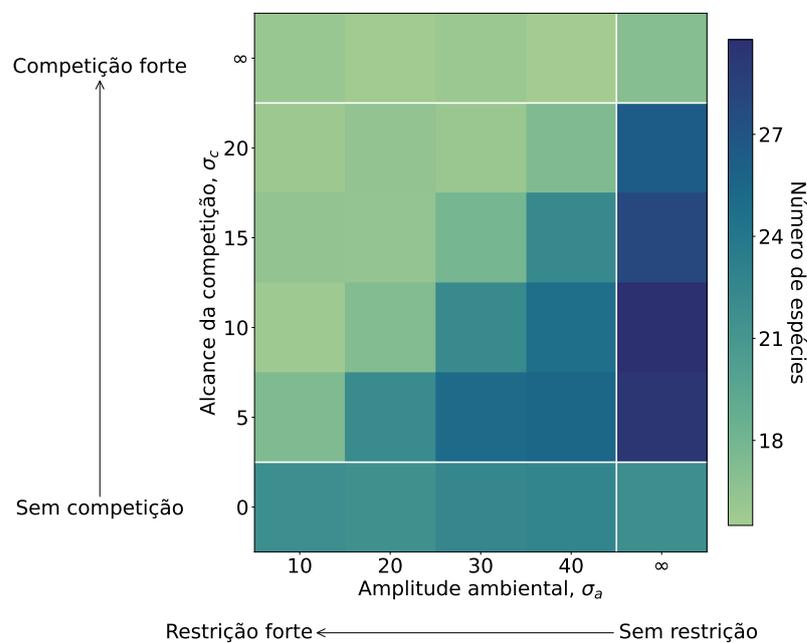


Figura 3.1: Gráfico de calor do número médio de espécies no equilíbrio para diferentes combinações de amplitude ambiental (σ_a) e de alcance de competição (σ_c), na ausência de gradiente ambiental ($I_a = 0$). Adicionamos uma linha vertical para destacar a diferença dos resultados na ausência de restritividade ambiental ($\sigma_a = \infty$) e na presença de restritividade fraca ($\sigma_a = 40$); e adicionamos duas linhas horizontais para destacar a diferença nos resultados na ausência de competição com dependência de frequência (quando $\sigma_c = 0$ e ∞) e na presença de dependência de frequência. Os valores de σ_a dizem respeito à amplitude da tolerância ambiental: quando a amplitude é pequena, a compatibilidade ambiental é restrita apenas para fenótipos próximos do ótimo ambiental e, quando a amplitude é grande, a compatibilidade ambiental se estende também para fenótipos distantes. Já os valores de σ_c dizem respeito ao alcance da competição: quando o alcance é pequeno, a interação competitiva é intensa apenas entre fenótipos próximos e, quando o alcance é grande, a interação competitiva é intensa também entre fenótipos distantes. Dados obtidos na geração $T = 1000$ de 50 simulações independentes com tamanho populacional inicial $M = 1300$.

com dependência de frequência (quando $0 < \sigma_c < \infty$) o número de espécies responde à va-

riação da amplitude ambiental. Apesar do número inicial de indivíduos ser $M = 1300$ para todos, o número total de indivíduos da geração $T = 1000$ variou conforme a aptidão média da comunidade, sendo que o aumento do alcance da competição teve um forte papel na redução da aptidão (Figura 3.2). De forma que, a razão entre o número de espécies e o número

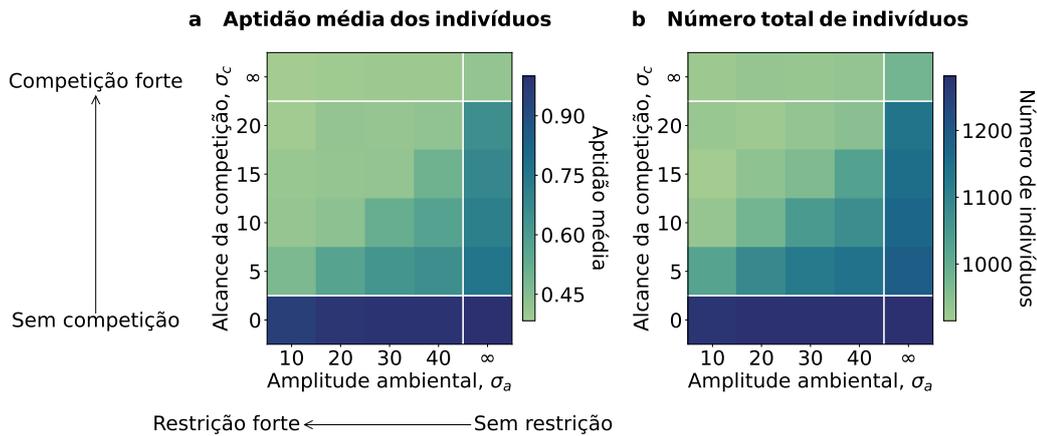


Figura 3.2: Gráficos de calor da (a) aptidão média e do (b) número médio de indivíduos no equilíbrio para diferentes combinações de amplitude ambiental (σ_a) e de alcance de competição (σ_c), na ausência de gradiente ambiental ($I_a = 0$). Adicionamos uma linha vertical para destacar a diferença dos resultados na ausência de restritividade ambiental ($\sigma_a = \infty$) e na presença de restritividade fraca ($\sigma_a = 40$); e adicionamos duas linhas horizontais para destacar a diferença nos resultados na ausência de competição com dependência de frequência (quando $\sigma_c = 0$ e ∞) e na presença de dependência de frequência. Dados obtidos na geração $T = 1000$ de 50 simulações independentes com tamanho populacional inicial $M = 1300$.

de indivíduos é o mesmo entre o cenário neutro e o cenário com competição forte, porém a redução no número total de indivíduos sob competição forte leva a uma redução no número de espécies.

3.1.2 Distribuição de fenótipos

A Figura 3.3 mostra a distribuição do fenótipo médio das espécies no equilíbrio em um ambiente homogêneo. As distribuições foram simétricas em torno do fenótipo ótimo ($u_0 = 250$) e a amplitude das distribuições variaram de 10 a 100, enquanto o formato variou entre unimodal, bimodal ou trimodal, a depender da amplitude de tolerância ambiental (σ_a) e do alcance da competição (σ_c).

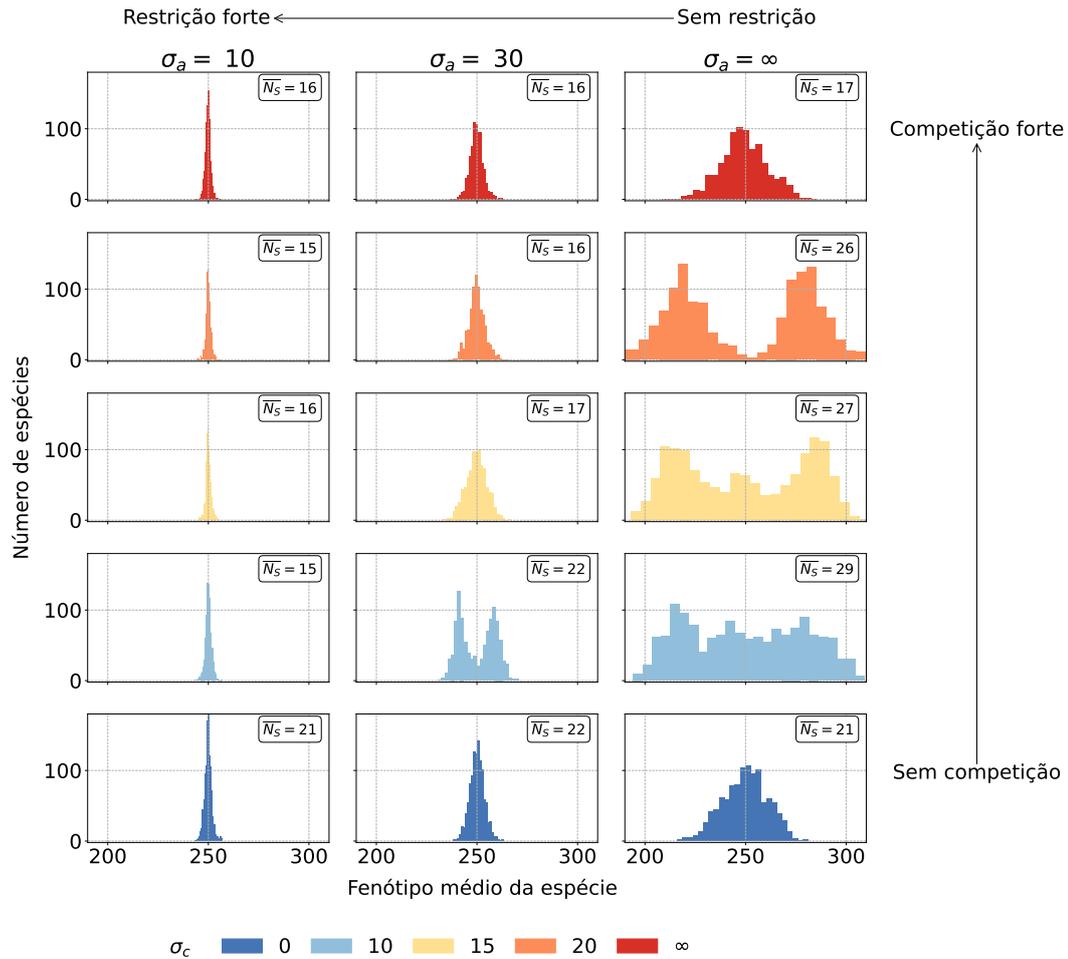


Figura 3.3: Histogramas de distribuição do fenótipo médio das espécies no equilíbrio para diferentes combinações de amplitude ambiental (σ_a) e de alcance de competição (σ_c) em ambiente homogêneo ($I_a = 0$). Dados obtidos na geração $T = 1000$ de 50 simulações independentes com tamanho populacional inicial $M = 1300$ e agrupados em 25 intervalos de classe de mesmo tamanho. \bar{N}_S é o número médio de espécies por simulação.

O formato da distribuição dos fenótipos foi bimodal nos cenários sem restritividade ambiental sob alcance de competição longo (quando $\sigma_a = \infty$ e $\sigma_c = 20$ na Figura 3.3) e com amplitude ambiental larga e alcance de competição curto (quando $\sigma_a = 30$ e $\sigma_c = 10$ na Figura 3.3). Sendo que os dois picos emergentes da simulação são adjacentes ao fenótipo ótimo ambiental, que inicialmente é o mais frequente em todas as simulações e que é o selecionado pelo ambiente (quando há restritividade ambiental). O formato trimodal de distribuição dos fenótipos ocorreu nos cenários sem restritividade ambiental sob alcance de competição médio e curto (quando $\sigma_c = 20$ e 10 na Figura 3.3), com um pico localizado no ótimo ambiental e os outros dois picos são adjacentes a este.

A amplitude de distribuição dos fenótipos diminuiu em resposta ao aumento da intensidade da restritividade ambiental e aumentou em resposta à presença de competição com dependên-

cia de frequência, sendo que a restritividade ambiental forte (quando $\sigma_a = 10$) minimizou a amplitude de distribuição de fenótipos no equilíbrio. O desvio padrão fenotípico interespecífico é uma medida da amplitude de distribuição do fenótipo médio das espécies e indica o grau de diferenciação de nicho entre as espécies. Vemos na Figura 3.4 que o fator limitante primário da diferenciação fenotípica interespecífica é a intensidade da restritividade ambiental (σ_a), quanto maior a intensidade da restritividade, menor o desvio padrão e, na ausência de restritividade ambiental, o desvio aumenta com o alcance da competição, mas diminui quando o alcance da competição é infinito. O efeito de diferenciação fenotípica no número de espécies é positivo e não linear, de modo que os cenários com maior riqueza de espécies são aqueles que mais promovem a diferenciação fenotípica, na ausência de restritividade ambiental e presença competição. Ou seja, uma maior diferenciação de nicho está relacionada a maior riqueza de espécies no equilíbrio e a restritividade ambiental forte impede o efeito de diferenciação de nicho.

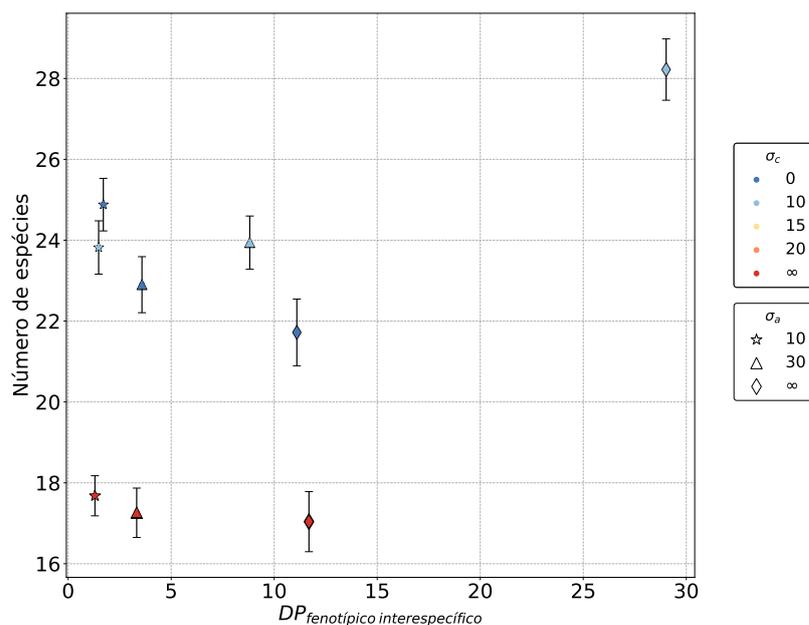


Figura 3.4: Relação entre riqueza de espécies e desvio padrão fenotípico interespecífico no equilíbrio para diferentes combinações de amplitude ambiental (σ_a) e de alcance de competição (σ_c), na ausência de gradiente ambiental ($I_a = 0$). As barras indicam o intervalo de confiança de 95% em torno da média. Dados obtidos na geração $T = 1000$ de 50 simulações independentes com tamanho populacional inicial $M = 1300$.

O desvio padrão fenotípico intraespecífico é uma medida do grau de diferenciação dos fenótipos dentro das espécies e indica a amplitude do nicho ocupado pelas espécies, sendo que maior desvio indica mais generalismo e menor desvio indica mais especialização. A Figura 3.5 mostra como a competição reduz o desvio padrão fenotípico intraespecífico mediano, ou seja,

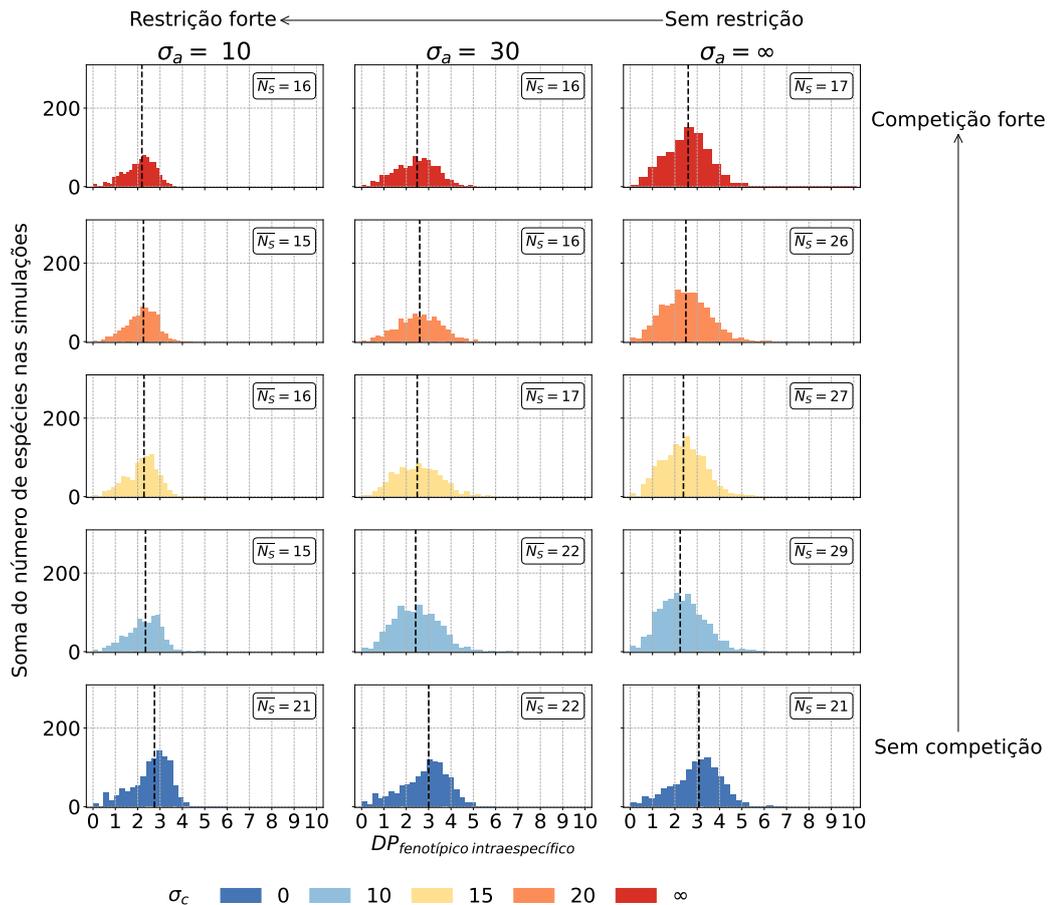


Figura 3.5: Histogramas de distribuição do desvio padrão fenotípico intraespecífico no equilíbrio para diferentes combinações de amplitude ambiental (σ_a) e de alcance de competição (σ_c), na ausência de gradiente ambiental ($I_a = 0$). Dados obtidos na geração $T = 1000$ de 50 simulações independentes com tamanho populacional inicial $M = 1300$ e agrupados em 25 intervalos de classe de mesmo tamanho. A linha tracejada na vertical indica o desvio padrão mediano.

aumenta o grau de especialização das espécies. E como o estreitamento da amplitude ambiental, mais pronunciadamente na presença de competição, também reduz o desvio padrão fenotípico intraespecífico mediano. Mostra também que, o desvio padrão fenotípico intraespecífico é máximo no cenário neutro (na ausência de competição e de seleção para compatibilidade ambiental, quando $\sigma_a = \infty$ e $\sigma_c = 0$). Em suma, no cenário sem restritividade ambiental é onde emergem mais espécies generalistas, enquanto o cenário com restritividade ambiental forte e com competição é onde emergem mais espécies especialistas (aqui medido em termos do desvio padrão fenotípico intraespecífico).

3.2 Efeito da seleção por compatibilidade ambiental e da competição por recursos em um espaço heterogêneo

Exploramos o efeito da variação do gradiente ambiental I_a na evolução de populações sob diferentes intensidades de restritividade ambiental σ_a e de competição por recursos σ_c . O gradiente ambiental foi simulado com inclinação variando de um a dois, enquanto a restritividade ambiental foi simulada variando de 10 (restritividade forte) a 30 (restritividade fraca) e a competição com dependência de frequência foi simulada com alcance de 10 (forte dependência de frequência).

3.2.1 Número de espécies no equilíbrio

A Figura 3.6 mostra que o número médio de espécies no equilíbrio pode variar de 16 a 29 espécies, a depender da inclinação do gradiente (I_a), da amplitude do ambiente (σ_a) e do alcance da competição (σ_c), podendo ser maior ou menor que o número de espécies emergentes do cenário neutro (quando $\sigma_a = \infty$ e $\sigma_c = 0$). Na presença de restritividade ambiental, o número de

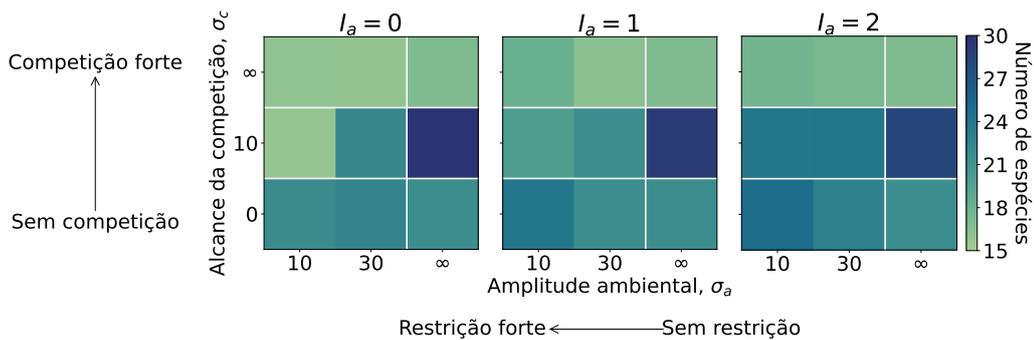


Figura 3.6: Gráficos de calor do número médio de espécies no equilíbrio para diferentes combinações de inclinação do gradiente (I_a), de amplitude do ambiente (σ_a) e de alcance da competição (σ_c). Adicionamos uma linha vertical para destacar a diferença dos resultados na ausência de restritividade ambiental ($\sigma_a = \infty$) e na presença de restritividade; e adicionamos duas linhas horizontais para destacar a diferença nos resultados na ausência de competição com dependência de frequência (quando $\sigma_c = 0$ e ∞) e na presença de dependência de frequência ($\sigma_c = 10$). Dados obtidos na geração $T = 1000$ de 50 simulações independentes com tamanho populacional inicial $M = 1300$.

espécies aumenta com o aumento da inclinação do gradiente ambiental. Sendo que o efeito da inclinação do gradiente no número de espécies é mais forte quando a restritividade ambiental é forte ($\sigma_a = 10$). Já no cenário sem restritividade ambiental ($\sigma_a = \infty$) o número de espécies não varia em resposta à inclinação ambiental. Ainda que na presença de seleção por compatibilidade ambiental a heterogeneidade ambiental aumente a riqueza de espécies, o cenário que favoreceu o maior acúmulo de espécies foi na ausência de restritividade ambiental e presença de competição com dependência de frequência (quando $\sigma_a = \infty$ e $\sigma_c = 10$, na Figura 3.6).

3.2.2 Distribuição de fenótipos

A Figura 3.7 mostra a distribuição do fenótipo médio das espécies no equilíbrio sob um gradiente ambiental com inclinação de dois ($I_a = 2$) para diferentes intensidades de restritividade ambiental e alcances de competição. Considerando os cenários com restritividade ambiental,

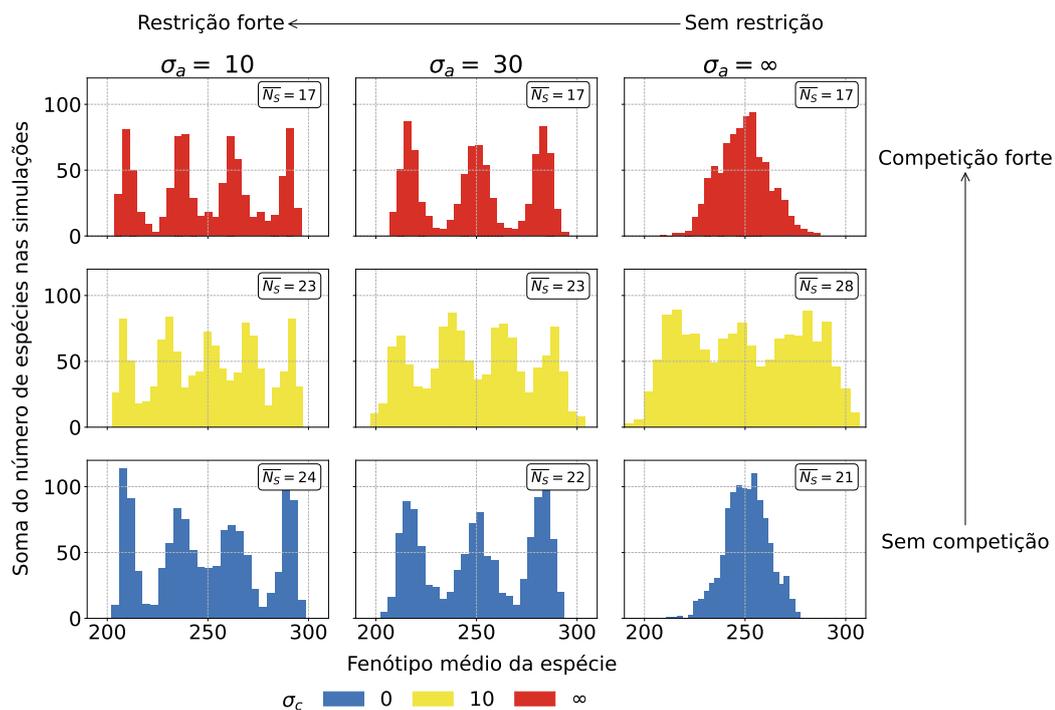


Figura 3.7: Histogramas de distribuição do fenótipo médio das espécies no equilíbrio para diferentes combinações de amplitude ambiental (σ_a) e de alcance de competição (σ_c) em gradiente ambiental com inclinação de dois ($I_a = 2$). Dados obtidos na geração $T = 1000$ de 50 simulações independentes com tamanho populacional inicial $M = 1300$ e agrupados em 25 intervalos de classe de mesmo tamanho. \bar{N}_s é o número médio de espécies por simulação.

apesar da inclinação do gradiente ambiental ser a mesma, a distribuição de fenótipos no equilíbrio foi mais ampla nos cenários com presença de competição por dependência de frequência e restritividade ambiental fraca, e mais estreita nos cenários com restritividade ambiental forte.

O formato da distribuição de fenótipos variou de uma distribuição unimodal, na ausência de restritividade ambiental e de competição por dependência de frequência, a distribuições multimodais com o número de picos variando de três a cinco. O número de modas aumentou com a intensidade da restritividade ambiental e com a presença de competição com dependência de frequência. Diferente do padrão observado em ambiente espacialmente homogêneo, no qual a riqueza de espécies no equilíbrio aumentou com a variância fenotípica interespecífica e o número de picos (Figura 3.3), na presença de gradiente ambiental, a riqueza de espécies no equilíbrio não apresentou padrão de resposta à variação da amplitude de distribuição de fenótipos ou ao número de picos.

A Figura 3.5 mostra a distribuição do desvio padrão fenotípico intraespecífico no equilíbrio sob um gradiente ambiental com inclinação de dois ($I_a = 2$) para diferentes intensidades de restritividade ambiental e alcances de competição. O padrão foi semelhante ao observado na

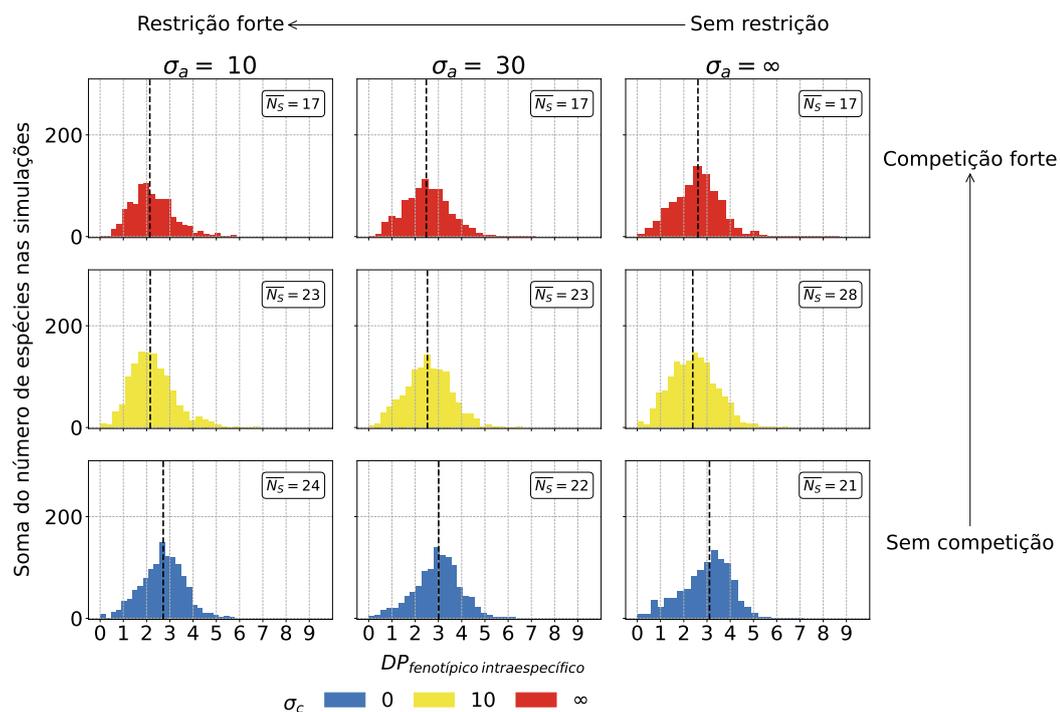


Figura 3.8: Histogramas de distribuição do desvio padrão fenotípico intraespecífico no equilíbrio para diferentes combinações de amplitude ambiental (σ_a) e de alcance de competição (σ_c) em gradiente ambiental com inclinação de dois ($I_a = 2$). Dados obtidos na geração $T = 1000$ de 50 simulações independentes com tamanho populacional inicial $M = 1300$ e agrupados em 25 intervalos de classe de mesmo tamanho. A linha tracejada na vertical indica o desvio padrão mediano.

ausência de gradiente ambiental (Figura 3.5), quando, na ausência de competição, o desvio padrão fenotípico intraespecífico mediano aumentou com a redução da seletividade ambiental

3.2.3 Distribuição espacial das espécies

Analisamos o efeito do gradiente ambiental e da competição sob diferentes intensidades de restritividade ambiental na distribuição espacial das espécies. Para isso, partimos na análise

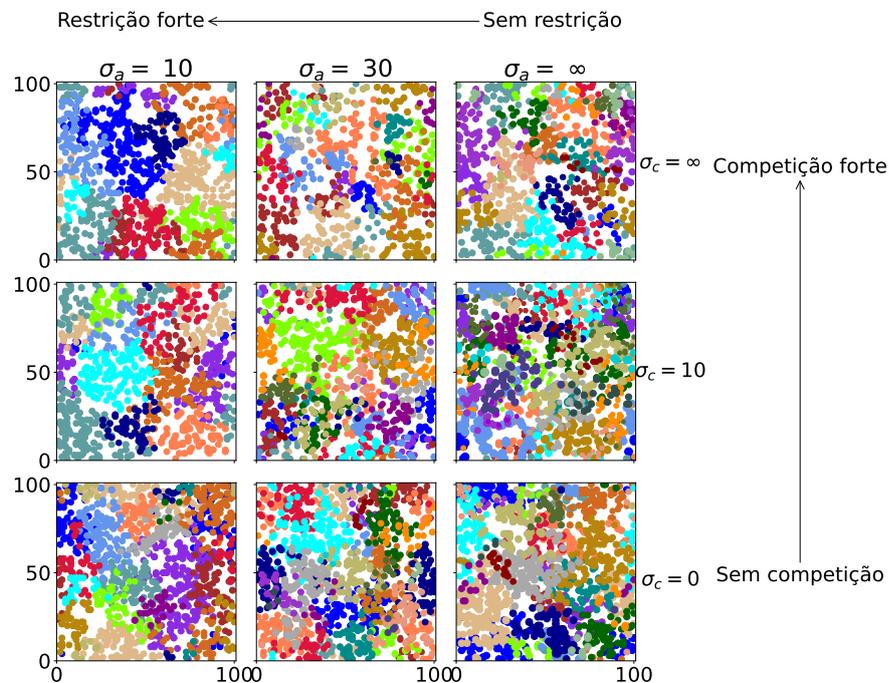


Figura 3.9: Distribuição espacial dos indivíduos (a cor dos pontos diferencia as espécies e o tamanho diferencia os fenótipos) sob diferentes combinações de amplitude ambiental (σ_a) e de alcance de competição (σ_c) em ambiente homogêneo ($I_a = 0$). Dados obtidos na geração $T = 1000$ de uma simulação de cada cenário.

do efeitos da competição por recurso e da seleção por compatibilidade ambiental isolados do efeito do espaço (quando $I_a = 0$). Analisando a Figura 3.9 é possível observar que a sobreposição espacial entre as espécies emergentes é maior em ambientes pouco seletivos e na presença de competição com dependência de frequência. Comparando os resultados da Figura 3.9 com os da Figura 3.6, vemos que essa maior sobreposição espacial de espécies está associado a uma maior riqueza de espécies. Já na presença de gradiente ambiental (apresentamos aqui os resultados referentes à inclinação ambiental igual a dois, quando $I_a = 2$), como mostra a Figura 3.10, a distribuição espacial das espécies passa a variar tanto em sobreposição quanto em formato, em resposta à restritividade ambiental e à competição. Em ambientes heterogêneos, a maior seletividade, além de diminuir a sobreposição espacial, também restringe a distribuição espacial das espécies ao longo do gradiente, levando a um padrão espacial de distribuição mais empacotado e menos difuso. Comparando os resultados da Figura 3.10 com os da Figura 3.6, vemos que esse empacotamento das espécies na presença de gradiente ambiental com sele-

tividade intensa está associado a uma maior riqueza de espécies. Em suma, estes resultados

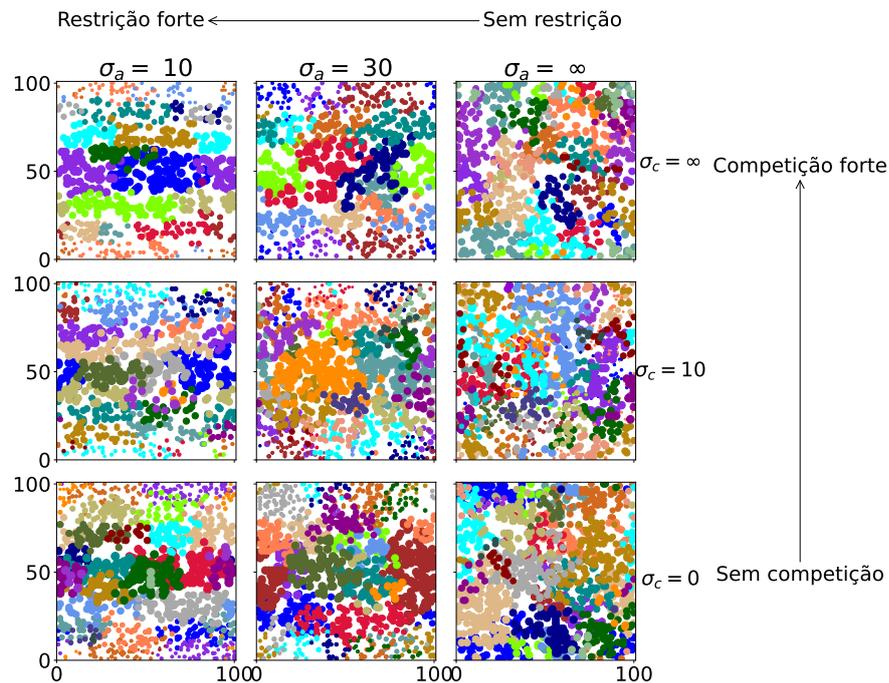


Figura 3.10: Distribuição espacial dos indivíduos (a cor dos pontos diferencia as espécies e o tamanho diferencia os fenótipos) sob diferentes combinações de amplitude ambiental (σ_a) e de alcance de competição (σ_c), em gradiente ambiental com inclinação de dois ($I_a = 2$). Dados obtidos na geração $T = 1000$ de uma simulação de cada cenário.

mostram que a heterogeneidade ambiental associada à seletividade por compatibilidade local intensa leva a um empacotamento espacial das espécies, que aumenta a riqueza de espécies em comparação com ambientes homogêneos. No entanto, a riqueza de espécies é maximizada pela sobreposição espacial entre espécies, a qual aumenta com a ausência de restritividade ambiental e presença de competição com dependência de frequência.

Exploramos a distribuição espacial dos fenótipos ao longo do eixo y , na presença e na ausência de gradiente ambiental. Na ausência de gradiente e de seleção por compatibilidade ambiental, a presença de competição com dependência de frequência leva a uma distribuição de fenótipos que divergem localmente em três grupos. Visualmente, é possível identificar que poucas espécies possuem indivíduos em mais um grupo de fenótipos (Figura 3.11). Na presença de gradiente ambiental e ausência de seleção por compatibilidade ambiental, a presença de competição com dependência de frequência leva a uma distribuição de fenótipos diferente, com a divergência local em quatro grupos fenotípicos. Isso se deve à diferença na distribuição inicial de fenótipos, uma vez que na presença de gradiente a população inicial possui distribuição fenotípica espacialmente heterogênea, enquanto na ausência de gradiente a população

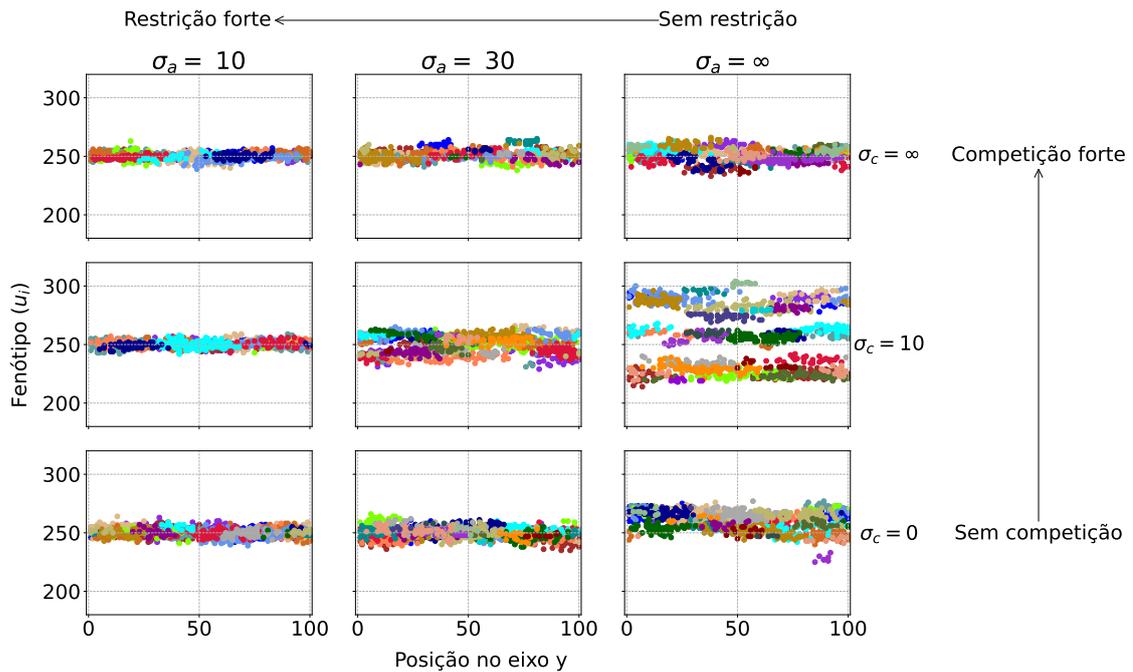


Figura 3.11: Distribuição espacial dos fenótipos individuais (diferentes cores identificam diferentes espécies) sob diferentes amplitudes ambientais σ_a e alcances de competição σ_c , na ausência de gradiente ambiental ($I_a = 0$). Dados obtidos na geração $T = 1000$ das mesmas simulações da Figura 3.9.

inicial possui distribuição fenotípica espacialmente homogênea. Ao adicionar a seleção por compatibilidade ambiental ao longo do gradiente, é possível observar uma distinção das espécies em diferentes grupos fenotípicos espacialmente estruturados. Quanto à distribuição das espécies nos grupos fenotípicos, observa-se que aquelas poucas espécies que estão presentes em mais de um grupo fenotípico exibem uma distribuição geográfica descontínua (por exemplo, a espécie roxa do cenário $\sigma_a = 10$ e $\sigma_c = 10$, na Figura 3.12).

3.2.4 Distribuição de abundância de espécies

A diversidade de espécies pode ser medida a partir do padrão de distribuição de abundâncias das espécies, sendo que, quanto mais equitativas as abundâncias, maior a diversidade e, quanto maior a dominância, menor a diversidade. O índice de equitatividade de Pielou (J) mede a equitatividade relativa à riqueza de espécies e quando $J \rightarrow 0$ a dominância é máxima e quando $J \rightarrow 1$ a equitatividade é máxima. A equitatividade relativa foi em geral alta (J mais próximo de 1 do que 0 na Figura 3.13). A presença de competição teve efeito positivo na equitatividade quando comparado com cenários sem competição. Na presença de restritividade ambiental, a heterogeneidade ambiental promoveu maior equitatividade do que cenários

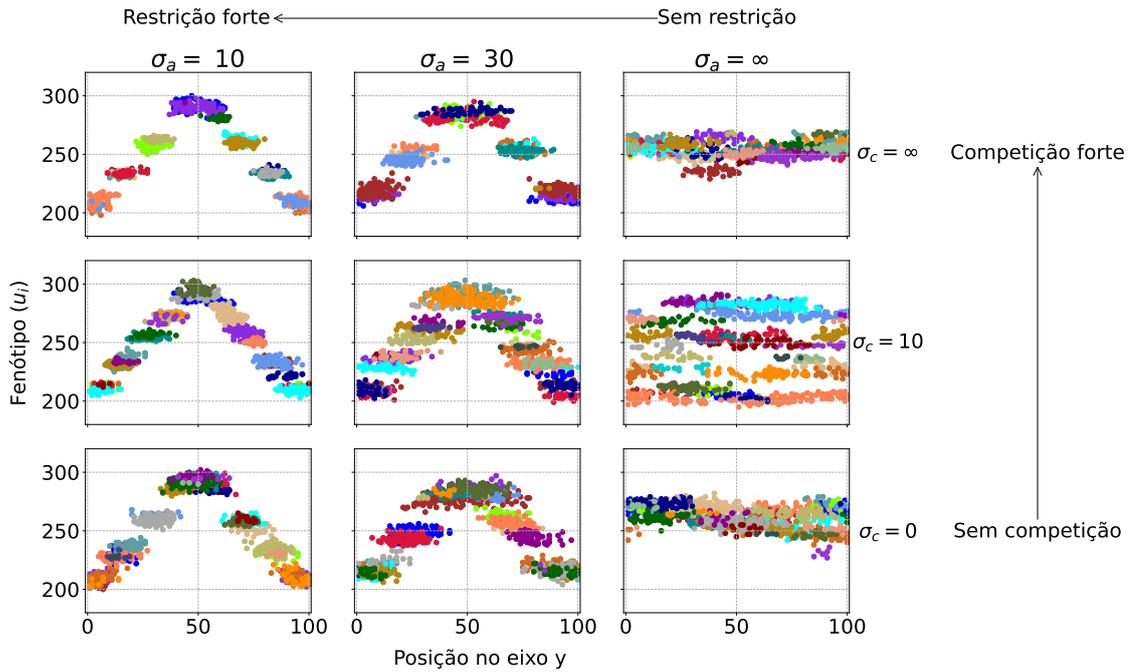


Figura 3.12: Distribuição espacial dos fenótipos individuais (diferentes cores identificam diferentes espécies) para diferentes combinações de amplitudes ambientais σ_a e de alcances de competição σ_c , em gradiente ambiental com inclinação de dois ($I_a = 2$). Dados obtidos na geração $T = 1000$ das mesmas simulações da Figura 3.10.

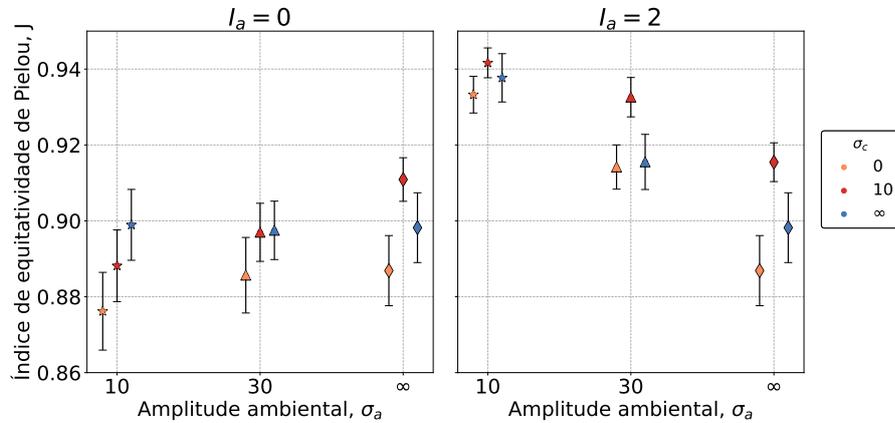


Figura 3.13: Média dos índices de equitatividade de Pielou no equilíbrio para cenários com amplitudes ambientais σ_a de 10, 30 e ∞ e alcances de competição σ_c de 0, 10 e ∞ , sob gradiente ambiental de inclinação de zero e dois ($I_a = 0$ e $I_a = 2$, respectivamente). As barras indicam o intervalo de confiança de 95% em torno da média. Dados obtidos na geração $T = 1000$ de 50 simulações independentes com tamanho populacional inicial $M = 1300$.

homogêneos (compare os cenários $I_a = 0$ e $I_a = 2$, quando $\sigma_a < \infty$ na Figura 3.13). Já na ausência de restritividade ambiental, a heterogeneidade fenotípica inicial associada à presença de competição com dependência de frequência promoveu maior equitatividade, enquanto os cenários neutros (sem restritividade ambiental e sem competição) levaram à menor equitatividade (quando $\sigma_a = \infty$, compare o cenário de $I_a = 2$ e $\sigma_c = 10$ com o de $I_a = 0$ e $\sigma_c = 0$ na

Figura 3.13). Em ambiente homogêneo, a equitatividade foi máxima na ausência de restritividade ambiental e presença de competição com dependência de frequência e foi mínima na presença de restritividade ambiental forte e ausência de competição (quando $\sigma_a = \infty$ e $\sigma_c = 10$ e quando $\sigma_a = 10$ e $\sigma_c = 0$, respectivamente, nos cenários em que $I_a = 0$ na Figura 3.13). Já em ambiente heterogêneo, a equitatividade foi máxima na presença de restritividade ambiental forte e competição e foi mínima no cenário neutro (quando $\sigma_a = 10$ e $\sigma_c > 0$ e quando $\sigma_a = \infty$ e $\sigma_c = 0$, respectivamente, nos cenários em que $I_a = 2$ na Figura 3.13).

As figuras 3.14 e 3.15 mostram a distribuição de abundâncias para todas as espécies presentes na geração $T = 1000$ de 50 simulações independentes para cada cenários testado. A partir delas é possível visualizar a frequência de espécies em cada classe de abundância. As distribuições foram assimétricas com uma cauda no lado esquerdo - menor frequência de espécies raras. Observa-se que maior inclinação do gradiente ambiental, especialmente quando a amplitude ambiental é estreita, diminui a abundância média das espécies, com redução na frequência de espécies muito abundantes (\log_2 abundância = 7) e aumento da frequência de espécies de abundância intermediária (\log_2 abundância = 5).

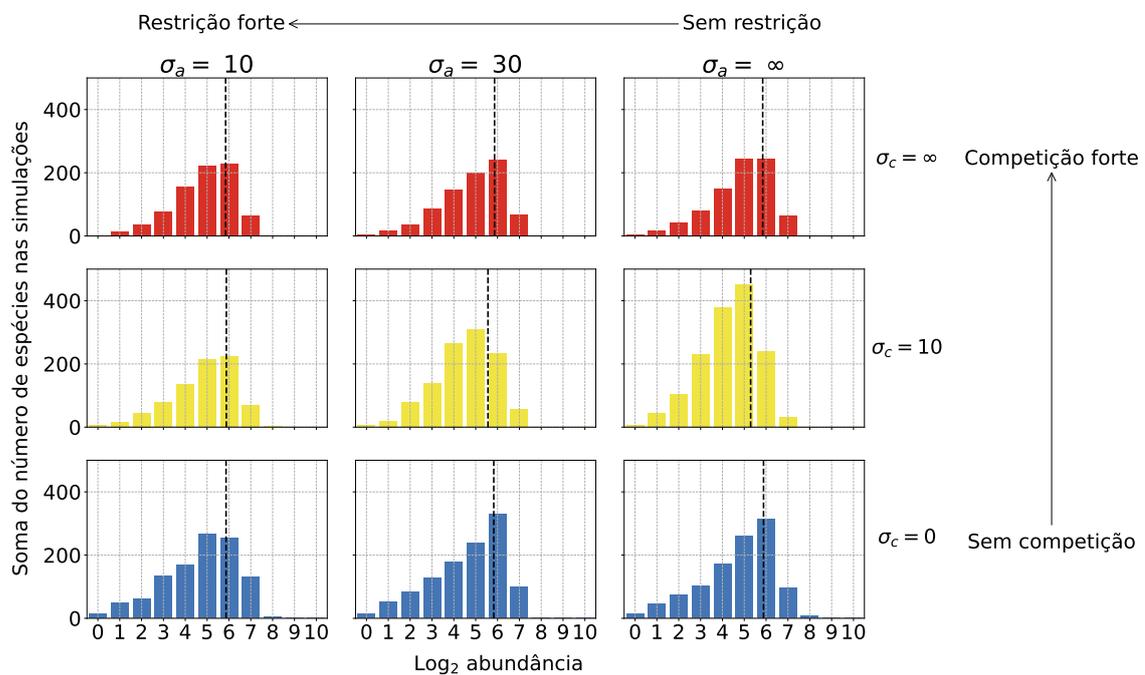


Figura 3.14: Distribuição de abundância das espécies sob diferentes amplitudes ambientais σ_a e alcances de competição σ_c , na ausência de gradiente ambiental ($I_a = 0$). Dados obtidos na geração $T = 1000$ de 50 simulações independentes com tamanho populacional inicial $M = 1300$. As espécies estão agrupadas em classes de \log_2 da abundância, seguindo Preston (GRAY; BJORGESAEETER; UGLAND, 2006). A linha tracejada na vertical indica o \log_2 da abundância média.

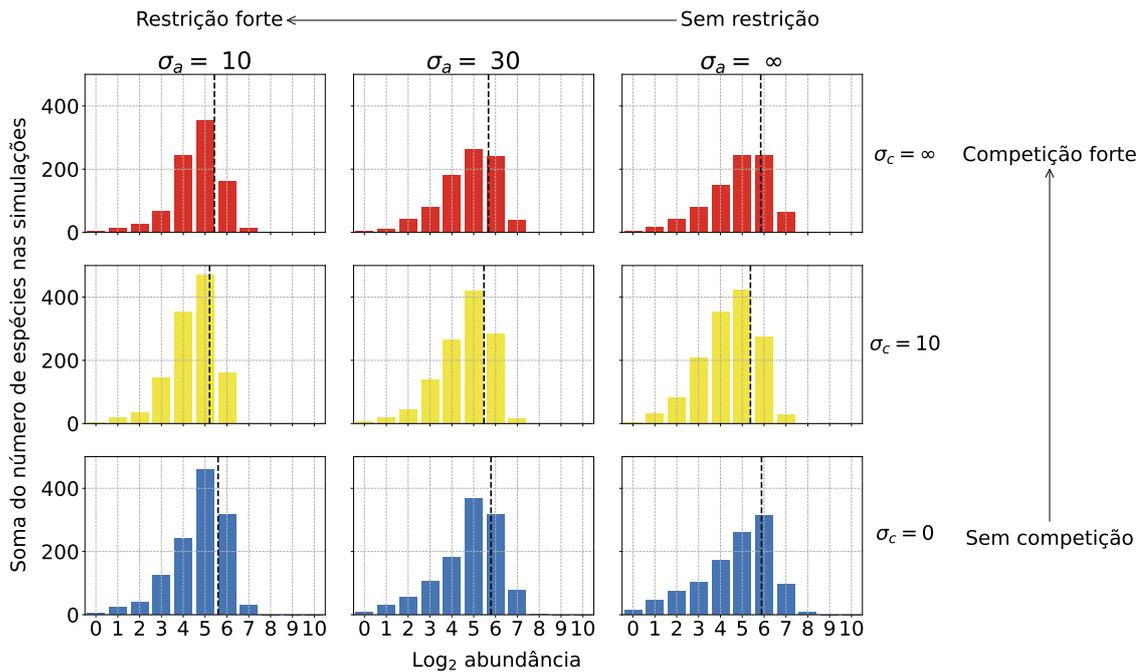


Figura 3.15: Distribuição de abundância das espécies sob diferentes amplitudes ambientais σ_a e alcances de competição σ_c , na presença de gradiente ambiental com inclinação igual a dois (quando $I_a = 2$). Dados obtidos na geração $T = 1000$ de 50 simulações independentes com tamanho populacional inicial $M = 1300$. As espécies estão agrupadas em classes de \log_2 da abundância, seguindo Preston (GRAY; BJORGESAEETER; UGLAND, 2006). A linha tracejada na vertical indica o \log_2 da abundância média.

3.2.5 Dinâmica do número de espécies

Registramos o número de espécies existentes em função do tempo. As populações foram simuladas por $T = 1000$ gerações, tempo mais longo que o necessário para atingir o equilíbrio, definido pelo o momento em que o número de espécies atinge um platô, ocorrido entre em torno de $T = 170$ e $T = 250$, a depender da inclinação do gradiente I_a , da amplitude ambiental σ_a e do alcance da competição σ_c . A partir da Figura 3.16 é possível analisar o número de gerações em que começa o processo de radiação de espécies, quando a linha indicando o número de espécies tem o seu primeiro salto. Ela mostra que tanto a restritividade ambiental forte quanto a competição forte adiantam o processo de radiação e também causam um forte efeito de extrapolação (*overshooting effect*), que consiste na extrapolação do número de espécies nas primeiras fases da radiação seguida de uma redução no estágios posteriores, até atingir a riqueza de espécies de equilíbrio (MEYER et al., 2011). Na presença de restritividade ambiental, o aumento da inclinação do gradiente suavizou esse efeito de extrapolação. Enquanto na ausência de restritividade ambiental não foi observado resposta ao aumento da inclinação

do gradiente ambiental, mostrando que apenas a distribuição inicial de fenótipos heterogênea espacialmente não é suficiente para a emergência destes padrões.

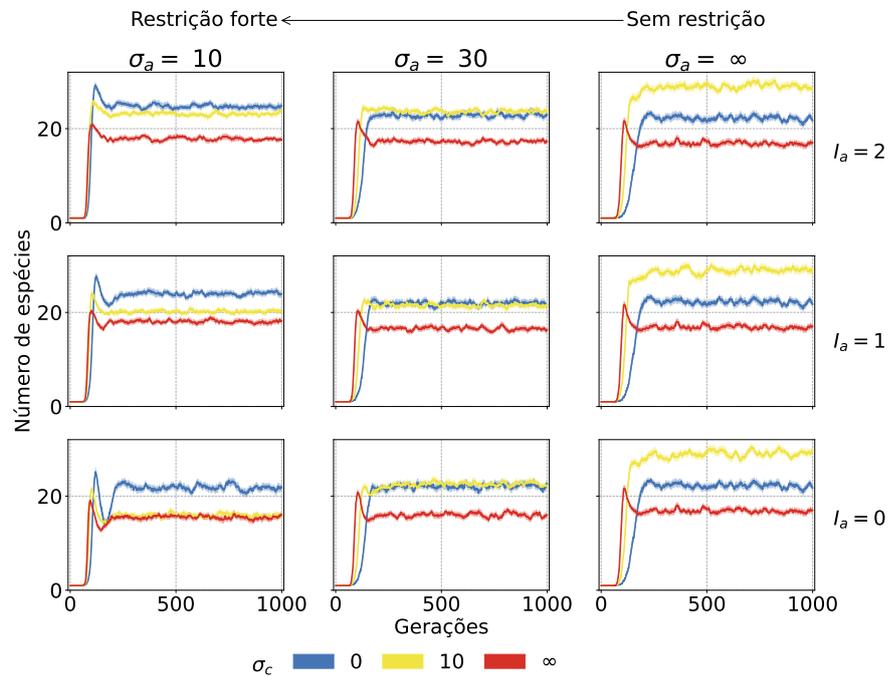


Figura 3.16: Riqueza de espécies em função do tempo para diferentes combinações de inclinação do gradiente (I_a), de amplitude ambiental (σ_a) e de alcance da competição (σ_c). As linhas contínuas representam a média do conjunto de 50 realizações independentes; e a área sombreada representa o intervalo de confiança de 95% em torno da média.

Discussão

Investigamos como processos ecológicos impactam padrões macroevolutivos em um modelo que combina seleção por compatibilidade ambiental, competição por recursos e heterogeneidade ambiental. Especiação, hibridação e extinção são fenômenos emergentes em nosso modelo, produtos secundários de mudanças nas frequências alélicas nas populações, bem como por restrições espaciais e genéticas para reprodução. Mostramos que, num ambiente homogêneo, no nível individual a restritividade ambiental fraca e a dependência de frequência forte desencadeiam uma sucessão de efeitos na diversificação das linhagens, resultando em alta riqueza de espécies no equilíbrio (Figura 3.1), alta diferenciação fenotípica interespecífica (Figura 3.3) e baixa diferenciação fenotípica no nível intraespecífico (Figura 3.5). Já num ambiente heterogêneo, a restritividade ambiental forte no nível individual restringe a distribuição espacial das espécies (Figura 3.10), levando a uma riqueza de espécies intermediária (Figura 3.6), que é limitada pela própria estruturação espacial das espécies. Investigamos os mecanismos pelos quais a restritividade ambiental, a competição por recursos e a heterogeneidade ambiental induzem esses efeitos e como eles estão correlacionados através das escalas.

O nicho foi definido por Hutchinson (1957) como um hipervolume num espaço n -dimensional que engloba todas as condições e recursos que viabilizam taxas de crescimento populacional positivo na espécie. Aqui, simulamos um nicho unidimensional considerando apenas a posição no espaço fenotípico e aumentamos a dimensionalidade do nicho considerando também o espaço geográfico. O nicho pode ser caracterizado por três propriedades: amplitude do nicho, posição ótima no nicho e posição do nicho. A amplitude do nicho é uma medida da gama ou diversidade de condições ou recursos incluídas dentro do nicho. A posição ótima dentro do nicho é o valor ou categoria ao longo do eixo do nicho que maximiza o crescimento populacional (EMERY; ACKERLY, 2014; ROUGHGARDEN, 1974). A posição do nicho difere dos outros dois parâmetros de nicho pois não é estritamente uma propriedade da espécie, mas sim uma relação

entre o nicho realizado pela espécie e o nicho ótimo, de modo que o uso de recursos sub-ótimos (ou a permanência em condições sub-ótimas) afastam a posição do nicho em relação ao nicho ótimo. Aqui, caracterizamos o nicho no nível individual e de espécie, considerando um atributo fenotípico quantitativo como um indicativo da posição do nicho: No nível individual, o comprimento do nicho é restrito pelo alcance da competição (maior comprimento de nicho leva a maior sobreposição entre os competidores e o alcance da competição é um parâmetro diretamente relacionado com a amplitude de sobreposição de nicho entre os fenótipos, logo maior alcance de competição implica em maior comprimento de nicho individual), enquanto a posição do nicho é dado pelo valor do atributo quantitativo (u_i) em relação ao fenótipo ótimo (u_0); No nível de espécie, o comprimento do nicho é medido pela dissimilaridade dos nichos individuais (aqui medido em termos de desvio padrão fenotípico intraespecífico), enquanto a posição do nicho é medida pela distância do fenótipo médio de cada espécie em relação ao fenótipo ótimo (u_0). Os resultados do modelo indicam que, num ambiente homogêneo, no nível individual, quanto menos restritiva a seleção para compatibilidade ambiental e quanto menor o alcance da competição, maior o comprimento do nicho das espécies (Figura 3.5) e mais frequente a ocupação de nichos sub-ótimos (Figura 3.3). Já num ambiente heterogêneo, no nível individual, a restritividade da seleção para compatibilidade ambiental e o alcance da competição têm efeitos semelhantes no comprimento do nicho no nível das espécies (Figura 3.8), mas essas se mantêm em nichos ótimos (Figura 3.7). Ou seja, a heterogeneidade espacial permite que, mesmo na presença de competição, as espécies coexistam próximas de seu nicho ótimo (KOTLER; BROWN, J. S., 1988; DE SOUZA JÚNIOR; FERREIRA; DE OLIVEIRA, 2014).

Em nosso modelo regulamos o alcance da competição de modo que, quanto menor o alcance maior o efeito da dependência de frequência e quanto maior o alcance maior o efeito da dependência de densidade. A partir disto, definimos um cenário extremo em que o alcance da competição é infinito, de modo que a sobreposição de nicho entre os fenótipos é total e a intensidade da competição depende apenas do número de vizinhos. Isso permite analisar os efeitos da dependência de densidade isolados dos efeitos da dependência de frequência no processo de competição. Como a redução da diferenciação fenotípica intraespecífica foi observada na presença de competição mesmo na ausência de dependência de frequência figuras 3.5 e 3.8, conclui-se que ela é resultado da denso-dependência. Além disso, a forte dependência de densidade reduziu a aptidão média das espécies o que causou uma redução no número total de indivíduos e conseqüentemente redução da riqueza de espécies no equilíbrio (Figura 3.2).

Os efeitos desta dependência de densidade negativa foram particularmente marcantes na fase radiativa da dinâmica do número de espécies. Nesta fase, observou-se uma característica ultrapassagem no número de espécies, seguida de uma redução no número de espécies até atingir o equilíbrio (Figura 3.16). A ultrapassagem no número de espécies antes do equilíbrio é um padrão que já foi descrito previamente como produto de radiações adaptativas promovidas pela adaptação a nichos distintos (GAVRILETS; VOSE, 2005) e pela forte seleção por compatibilidade mito-nuclear (PRINCEPE; DE AGUIAR, 2021) e em radiações neutras quando o genoma é largo (COSTA; LEMOS-COSTA et al., 2019). Aqui, este padrão está associado a cenários com alta pressão seletiva por compatibilidade ambiental e competição com forte dependência de densidade negativa, ou seja, cenários que levam a uma acentuada redução na aptidão média das populações.

Ambientes homogêneos poucos restritivos e com alcance de competição curto levam à formação de múltiplos picos adaptativos em posições subótimas (Figura 3.3). Apesar do ambiente favorecer um fenótipo ótimo, as interações competitivas atuam como uma força disruptiva que desloca os fenótipos para posições subótimas (do ponto de vista da compatibilidade ambiental) e minimizam a pressão competitiva. Desse modo, por um lado a restritividade ambiental diminui a variabilidade fenotípica e, por outro, a competição promove a variabilidade fenotípica. Assim, a combinação de um ambiente homogêneo pouco seletivo com competição com forte dependência de frequência negativa maximiza a variabilidade fenotípica interespecífica, promovendo a coexistência. Já em ambientes heterogêneos o fenótipo ótimo varia espacialmente e leva a emergência de múltiplos picos adaptativos em posições localmente ótimas (Figura 3.7). Neste caso, a dependência de frequência negativa da mesma forma atua como força disruptiva aumentando o número de picos, porém a restritividade da compatibilidade ambiental também aumenta a variabilidade fenotípica. Todavia, enquanto num ambiente homogêneo a emergência de múltiplos picos adaptativos leva à emergência e manutenção de maior riqueza de espécies no equilíbrio (Figura 3.3), num ambiente heterogêneo o número de picos adaptativos pode variar sem resposta na riqueza (Figura 3.7). Especificamente, num ambiente heterogêneo tanto a restritividade ambiental quanto a competição com dependência de frequência aumentam o número de picos adaptativos que são espacialmente adjacentes (não co-ocorrem no espaço) de modo que o adensamento de espécies é limitado pela própria heterogeneidade (Figura 3.10). Enquanto num ambiente homogêneo e pouco restritivo com competição dependente de frequência negativa aumenta o número de picos adaptativos, que

são espacialmente sobrepostos (co-ocorrem no espaço), permitindo maior acúmulo de espécies por área (Figura 3.9).

No que diz respeito à área de sobreposição espacial entre as espécies, os resultados do modelo mostram que ela é maior em ambientes espacialmente homogêneos do que em ambientes heterogêneos. E que, em ambiente homogêneo, a competição aumenta a sobreposição espacial entre as espécies (Figura 3.9), permitindo maior número de espécies (Figura 3.1), e, em ambientes heterogêneos, a competição também permite maior número de espécies (Figura 3.6), porém sem aumentar a sobreposição espacial (Figura 3.9). Utilizando um modelo puramente ecológico, que não leva em consideração processos evolutivos de mudanças no espaço fenotípico, e partindo da premissa de que a competição leva à redução na sobreposição espacial entre duas espécies competidoras, Araújo e Rozenfeld (2014) concluíram que o efeito das interações competitivas na sobreposição espacial são dependentes da escala. Numa escala mais local o padrão emergente de distribuição é em forma de tabuleiro sem sobreposição e, em escalas mais amplas, esse padrão é perdido. Como em nosso modelo consideramos processos evolutivos de mudanças da posição no espaço fenotípico, observamos a emergência de um padrão de distribuição independente da escala em que a competição promove a sobreposição de espécies. O fenômeno em que a competição por recursos induz a diferenciação fenotípica entre espécies de uma mesma guilda promovendo a coexistência em simpatria é chamado de deslocamento de caracteres ecológicos. Desde que foi proposto por W. L. Brown e Wilson (1956), o papel deste fenômeno na estruturação de comunidades tem sido tema de debates na Ecologia e, atualmente, apesar dos muitos casos putativos na literatura, poucos possuem evidências fortes que descartam outras possíveis explicações (STUART; LOSOS, 2013). Classicamente considerado um fenômeno que ocorre principalmente entre espécies intimamente relacionadas ou incipientes (BROWN, W. L.; WILSON, 1956), dada a sua suposta semelhança ecológica, ele foi generalizado para incluir tanto parentes distantes (TURKINGTON, 1989) quanto comunidades inteiras (ZUPPINGER-DINGLEY et al., 2014). Em comunidades reais as espécies são muito distintas com histórias de vida muito diferentes, em nosso modelo todas espécies são aparentadas e com atributos muito similares, nesse sentido é surpreendente que surja tanta variação. O que contribui para demonstrar, no contexto teórico, o potencial das dinâmicas eco-evolutivas na estruturação das comunidades (SCHOENER, 2011).

Os padrões de área de distribuição das espécies são determinados por mecanismos que envolvem vários fatores atuando em conjunto. Por exemplo, um desses fatores são os limites

de tolerância às condições ambientais das espécies, determinadas pelo nicho abiótico (ou nicho Grinnelliano). Janzen (1967) apontou que a diferença na variação sazonal de temperatura entre as montanhas tropicais e temperadas resultaria em uma maior estratificação térmica ao longo dos gradientes altitudinais em montanhas tropicais. Essa maior estratificação térmica nas montanhas tropicais selecionaria organismos com tolerâncias térmicas mais estreitas, que implicaria em uma menor dispersão de espécies ao longo do gradiente altitudinal nas montanhas tropicais. Várias pesquisas têm corroborado com as previsões de Janzen e apontam que, em regiões montanhosas tropicais, as espécies exibem maior substituição ao longo de gradientes de altitude (MONTAÑO-CENTELLAS; LOISELLE; MCCAIN, C., 2021), ocupam faixas altitudinais mais restritas (MCCAIN, C. M., 2009), além de apresentarem tolerâncias térmicas mais estreitas (POLATO et al., 2018). Um estudo recente sugere ainda que justamente a heterogeneidade ambiental em pequena escala é a principal responsável pela alta diversidade nos trópicos (COELHO et al., 2023). Em nosso modelo, tratamos a amplitude de tolerância ambiental, não como produto da seleção, mas sim como aspecto intrínseco ao organismo e seu ambiente, regulando os efeitos da interação organismo-ambiente na aptidão final. Desse modo, para uma mesma inclinação ambiental, um cenário que simula organismos (ou ambientes) com maiores amplitudes de tolerância ambiental (ou, no caso do ambiente, maiores amplitudes de variação ambiental) levam a emergência de espécies que ocupam faixas espaciais maiores, sem redução de aptidão, enquanto cenários que simulam organismos com amplitudes de tolerância ambiental mais estreitas levam a emergência de espécies restritas a faixas ambientais e espaciais menores (Figura 3.10 para visualizar o efeito na distribuição espacial das espécies de uma das simulações).

Capacidade de suporte é um conceito utilizado na Ecologia desde a década de 1930, porém foi nos trabalhos de Odum (1953, 1959) que ela foi definida como o valor de equilíbrio do modelo logístico de crescimento populacional, significado que ainda é amplamente utilizado nos modelos ecológicos. Esta definição, no entanto, teve pouca utilidade no contexto empírico, fazendo com o que o uso do conceito fosse alvo de críticas (DHONT, 1988). Apesar das ambiguidades em torno do conceito, ele continua sendo amplamente utilizado como o número de indivíduos que o ambiente “pode suportar” em uma determinada área (CHAPMAN; BYRON, 2018). Em nosso modelo, o parâmetro M determina o número total de indivíduos da primeira geração e o número máximo de indivíduos das gerações seguintes. No entanto, o número total efetivo de indivíduos pode variar estocasticamente e em resposta à aptidão média das popula-

ções (Figura 3.2). Este parâmetro pode ser interpretado como a capacidade de suporte máxima global no modelo nulo, quando o número total efetivo de indivíduos é igual a M . De modo que, a capacidade de suporte global efetiva em nosso modelo é regulada pela intensidade da restritividade ambiental e pela intensidade da competição. Isso ocorre pois, na escala local, o efeito denso-dependente na aptidão varia de acordo com a compatibilidade ambiental a nível individual (Equação 2.2). Apesar de parcialmente capturar a essência da capacidade de suporte como uma propriedade emergente das relações entre os organismos e o ambiente, a capacidade de suporte máxima global M , ainda é uma simplificação. Remover essa limitação do modelo pode abrir espaço para estudar o efeito dos diferentes parâmetros do modelo na dinâmica do tamanho populacional, permitindo explorar cenários com dinâmicas populacionais mais diversas, como, por exemplo, explosão populacional, dinâmicas de variação populacional que não atingem o equilíbrio e/ou levem à extinção global.

Em nosso modelo as espécies raras foram pouco frequentes (figuras 3.14 e 3.15), uma possível explicação para isso é que, por deriva genética, espécies com baixa abundância possuem maior chance de serem extintas e, uma vez que a especiação no modelo ocorre principalmente pela fissão de espécies abundantes, relativamente poucas espécies raras são produzidas - semelhante a um modelo de especiação por quebra de bastão (*broken-stick speciation model*) em uma comunidade com recursos finitos (SUGIHARA, 1980). Definimos um evento de especiação como o momento em que uma espécie se divide em dois ou mais grupos com isolamento reprodutivo. O tempo de vida da espécie-mãe é finalizado nesse ponto e a espécie desaparece e duas (ou mais) espécies-irmãs nascem, com um saldo positivo no número de espécies. Espécies também desaparecem por extinção, quando a população se torna muito pequena e eventualmente não deixa descendentes por conta da deriva ecológica e da acumulação de incompatibilidades ambientais ou alta pressão competitiva que levam a uma baixa aptidão; ou por hibridação quando duas ou mais espécies re-estabelecem fluxo gênico. Quando espécies hibridam, consideramos que a espécie mais abundante persiste enquanto a outra espécie desaparece à medida que é absorvida. Como consequência, na primeira fase da radiação de espécies em nosso modelo, houve um rápido aumento no número de espécies (Figura 3.16), pois a primeira e única espécie fissiona em sucessivas outras espécies menores. Além disso, o padrão de distribuição de abundância de espécies emergente possui uma cauda à esquerda, com baixa frequência de espécies raras e alta frequência de espécies de tamanho intermediário (figuras 3.14 e 3.15). Esse padrão emerge por conta da especiação por fissão, no qual as espécies grandes fissionam em

espécies menores e as espécies pequenas são extintas, sem reposição por dinâmicas de fonte-dreno. Essas são simplificações de como os eventos de ramificação e fusão se dão na natureza (outros padrões de especiação podem ser comuns na natureza (SEEHAUSEN et al., 2014) e o fluxo genético necessário para promover a fusão entre duas espécies depende do sistema de estudo (GARRICK et al., 2019; IVEY et al., 2023). Com base nos dados filogenéticos disponíveis, sabe-se que a redução na taxa da diversificação ao longo do tempo é um padrão comum na natureza (MOEN; MORLON, 2014), apesar disso, outros padrões também podem ser observados, com diferentes formas de aumento na diversificação (MESEGUER et al., 2022). Já no que diz respeito aos padrões de distribuição de abundância de espécies, apesar do padrão mais comum ser aquele em que a cauda da distribuição é mais longa à direita, com maior frequência de espécies raras e poucas espécies dominantes (CALLAGHAN et al., 2023), em sistemas mais isolados sem a dinâmica de fonte-dreno que garante a manutenção de espécies raras, como comunidades isoladas em ilhas, pode ser observado o padrão de menor frequência relativa de espécies raras (FATTORINI et al., 2016). Outra possibilidade para explicar esse padrão é que enquanto em comunidades reais as espécies possuem histórias de vida muito diferentes que favorecem heterogeneidade nas abundâncias, em nosso modelo as espécies são aparentadas e com atributos muito similares.

Conclusões

A partir dos resultados observados e discutidos, conclui-se então que as hipóteses elaboradas inicialmente se confirmaram: maior amplitude ambiental possibilitou maior diferenciação entre as espécies, com efeito positivo na diversidade de espécies; a competição, particularmente a dependência de frequência, promoveu a diferenciação; e maior heterogeneidade espacial também promoveu a diversidade de espécies a partir da adaptação local das espécies. Assim, o modelo desenvolvido e investigado neste estudo é capaz de replicar padrões e processos previamente observados em pesquisas sobre Ecologia e Evolução, tornando-o uma ferramenta promissora para o estudo dos efeitos de processos ecológicos nos processos evolutivos. O modelo possui uma implementação versátil, podendo incorporar outros tipos de cenários eco-evolutivos, como distribuição inicial não-homogênea dos indivíduos ou configurações espaciais distintas, incluindo a presença de barreiras geográficas. Além disso, o modelo pode ser modificado permitindo investigar cenários ainda mais diversos, como um número maior de atributos (PONTARP; BUNNEFELD et al., 2019), ou diferentes tipos de interação (como, por exemplo, interações interespecíficas cooperativas (SALLES, 2021)), ou mesmo diferentes efeitos da aptidão (ao invés da aptidão controlar a probabilidade de reprodução, partindo de uma capacidade de suporte implícita, pode-se considerar que a aptidão final controla o tamanho da prole, sem restrição para o número máximo de indivíduos). Além disso, o modelo é capaz de registrar a história evolutiva completa da comunidade (Figura 5.1), o que permite caracterizar a topologia das filogenias emergentes de diferentes cenários e compará-las com os padrões observados em comunidades empíricas (COSTA; LEMOS-COSTA et al., 2019; D’BASTIANI et al., 2023). Almejamos que nossa metodologia contribua para pesquisas posteriores em ecologia e evolução e que, unindo processos micro- e macroevolutivos, ela contribua para investigações sobre as implicações da heterogeneidade e das interações ecológicas na biodiversidade.

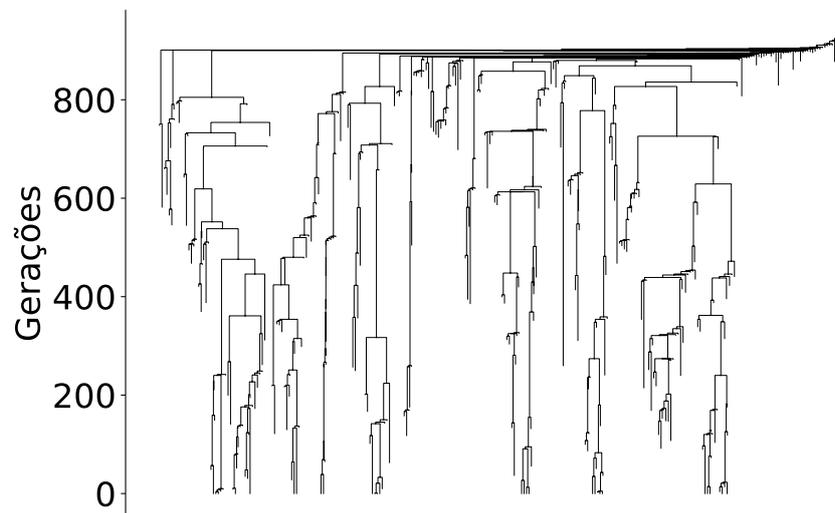


Figura 5.1: Exemplo de filogenia completa, contendo todos os eventos de especiação e de extinção de uma simulação do modelo.

Referências bibliográficas

ARAÚJO, M. B.; ROZENFELD, A. The Geographic Scaling of Biotic Interactions. **Ecography**, v. 37, n. 5, p. 406–415, mai. 2014. ISSN 0906-7590, 1600-0587. Acesso em: 3 jul. 2023.

BAPTESTINI, E. M.; DE AGUIAR, M. A. M.; BAR-YAM, Y. The Role of Sex Separation in Neutral Speciation. **Theoretical Ecology**, v. 6, n. 2, p. 213–223, mai. 2013. ISSN 1874-1738, 1874-1746. DOI: 10.1007/s12080-012-0172-2.

BELL, D. A. et al. The Ecological Causes and Consequences of Hard and Soft Selection. Edição: Luc De Meester. **Ecology Letters**, v. 24, n. 7, p. 1505–1521, jul. 2021. ISSN 1461-023X, 1461-0248. DOI: 10.1111/ele.13754.

BROWN, W. L.; WILSON, E. O. Character Displacement. **Systematic Zoology**, v. 5, n. 2, p. 49, jun. 1956. ISSN 00397989. DOI: 10.2307/2411924. Acesso em: 2 nov. 2023.

CALLAGHAN, C. T. et al. Unveiling Global Species Abundance Distributions. **Nature Ecology & Evolution**, set. 2023. ISSN 2397-334X. DOI: 10.1038/s41559-023-02173-y. Acesso em: 6 set. 2023.

CHAPMAN, E. J.; BYRON, C. J. The Flexible Application of Carrying Capacity in Ecology. **Global Ecology and Conservation**, v. 13, e00365, jan. 2018. ISSN 23519894. DOI: 10.1016/j.gecco.2017.e00365. Acesso em: 10 fev. 2023.

COELHO, M. T. P. et al. The Geography of Climate and the Global Patterns of Species Diversity. **Nature**, v. 622, n. 7983, p. 537–544, out. 2023. ISSN 0028-0836, 1476-4687. DOI: 10.1038/s41586-023-06577-5. Acesso em: 2 nov. 2023.

COSTA, C. L. N.; LEMOS-COSTA, P. et al. Signatures of Microevolutionary Processes in Phylogenetic Patterns. Edição: Stephen Smith. **Systematic Biology**, v. 68, n. 1, p. 131–144, 2019. ISSN 1063-5157, 1076-836X. DOI: 10.1093/sysbio/syy049. Acesso em: 1 set. 2021.

COSTA, C. L. N.; MARQUITTI, F. M. D. et al. Registering the Evolutionary History in Individual-Based Models of Speciation. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, v. 510, p. 1–14, nov. 2018. ISSN 03784371. DOI: 10.1016/j.physa.2018.05.150. Acesso em: 1 set. 2021.

D’BASTIANI, E. et al. Effect of Host-Switching on the Ecological and Evolutionary Patterns of Parasites. Edição: James Rosindell. **Systematic Biology**, v. 72, n. 4, p. 912–924, ago. 2023. ISSN 1063-5157, 1076-836X. DOI: 10.1093/sysbio/syad022. Acesso em: 26 set. 2023.

DE AGUIAR, M. A. M. et al. Global Patterns of Speciation and Diversity. **Nature**, v. 460, n. 7253, p. 384–387, jul. 2009. ISSN 0028-0836, 1476-4687. DOI: 10.1038/nature08168.

- DE AGUIAR, M. A. M. Speciation in the Derrida–Higgs Model with Finite Genomes and Spatial Populations. **Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical**, v. 50, n. 8, p. 085602, fev. 2017. ISSN 1751-8113, 1751-8121. DOI: 10.1088/1751-8121/aa5701.
- DE SOUZA JÚNIOR, M. B.; FERREIRA, F. F.; DE OLIVEIRA, V. M. Effects of the Spatial Heterogeneity on the Diversity of Ecosystems with Resource Competition. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, v. 393, p. 312–319, jan. 2014. ISSN 03784371. DOI: 10.1016/j.physa.2013.08.045. Acesso em: 1 set. 2023.
- DHONT, A. A. Carrying Capacity: A Confusing Concept. **Oecologia generalis**, v. 9, n. 4, p. 337–346, 1988. ISSN 0243-766X.
- DOEBELI, M.; DIECKMANN, U. Speciation along Environmental Gradients. **Nature**, v. 421, n. 6920, p. 259–264, jan. 2003. ISSN 0028-0836, 1476-4687. DOI: 10.1038/nature01274.
- EMERY, N. C.; ACKERLY, D. D. Ecological Release Exposes Genetically Based Niche Variation. Edição: Hafiz Maherali. **Ecology Letters**, v. 17, n. 9, p. 1149–1157, set. 2014. ISSN 1461023X. DOI: 10.1111/ele.12321. Acesso em: 26 jun. 2023.
- FATTORINI, S.; RIGAL, F.; CARDOSO, P.; BORGES, P. A. Using Species Abundance Distribution Models and Diversity Indices for Biogeographical Analyses. **Acta Oecologica**, v. 70, p. 21–28, jan. 2016. ISSN 1146609X. DOI: 10.1016/j.actao.2015.11.003. Acesso em: 4 set. 2023.
- FURNESS, E. N.; GARWOOD, R. J.; MANNION, P. D.; SUTTON, M. D. Evolutionary Simulations Clarify and Reconcile Biodiversity-Disturbance Models. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 288, n. 1949, rspb.2021.0240, 20210240, abr. 2021. ISSN 0962-8452, 1471-2954. DOI: 10.1098/rspb.2021.0240.
- GARRICK, R. C. et al. Extending Phylogeography to Account for Lineage Fusion. **Journal of Biogeography**, v. 46, n. 2, p. 268–278, fev. 2019. ISSN 03050270. DOI: 10.1111/jbi.13503. Acesso em: 4 set. 2023.
- GAVRILETS, S.; VOSE, A. Dynamic Patterns of Adaptive Radiation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n. 50, p. 18040–18045, dez. 2005. ISSN 0027-8424, 1091-6490. DOI: 10.1073/pnas.0506330102.
- GRANT, P. R.; GRANT, B. R. Evolution of Character Displacement in Darwin’s Finches. **Science**, v. 313, n. 5784, p. 224–226, jul. 2006. ISSN 0036-8075, 1095-9203. DOI: 10.1126/science.1128374. Acesso em: 12 jun. 2023.
- GRAY, J. S.; BJORGESAETER, A.; UGLAND, K. I. On Plotting Species Abundance Distributions. **Journal of Animal Ecology**, v. 75, n. 3, p. 752–756, mai. 2006. ISSN 0021-8790, 1365-2656. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2006.01095.x.
- HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T.; MILLER, E. C.; ROMÁN-PALACIOS, C.; WIENS, J. J. Speciation across the Tree of Life. **Biological Reviews**, v. 96, n. 4, p. 1205–1242, ago. 2021. ISSN 1464-7931, 1469-185X. DOI: 10.1111/brv.12698. Acesso em: 7 ago. 2023.
- HUTCHINSON, G. E. Concluding Remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 22, n. 0, p. 415–427, jan. 1957. ISSN 0091-7451, 1943-4456. DOI: 10.1101/SQB.1957.022.01.039. Acesso em: 26 jun. 2023.

- IVEY, C. T. et al. Weak Reproductive Isolation and Extensive Gene Flow between *Mimulus glaucescens* and *M. guttatus* in Northern California. **Evolution**, v. 77, n. 5, p. 1245–1261, mar. 2023. ISSN 0014-3820. DOI: 10.1093/evolut/qpap044. eprint: <https://academic.oup.com/evolut/article-pdf/77/5/1245/50114179/qpap044.pdf>.
- JANZEN, D. H. Why Mountain Passes Are Higher in the Tropics. **The American Naturalist**, v. 101, n. 919, p. 233–249, 1967.
- JOST, L. The Relation between Evenness and Diversity. **Diversity**, v. 2, n. 2, p. 207–232, fev. 2010. ISSN 1424-2818. DOI: 10.3390/d2020207. Acesso em: 2 nov. 2023.
- KOLOMIYTSEV, N.; PODDUBNAYA, N. Temporal and Spatial Variability of Environments Drive the Patterns of Species Richness along Latitudinal, Elevational, and Depth Gradients. **Biological Communications**, v. 63, n. 3, p. 189–201, 2018. ISSN 25422154, 25875779. DOI: 10.21638/spbu03.2018.305. Acesso em: 20 nov. 2023.
- KORDAS, R. L.; HARLEY, C. D.; O'CONNOR, M. I. Community Ecology in a Warming World: The Influence of Temperature on Interspecific Interactions in Marine Systems. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 400, n. 1-2, p. 218–226, abr. 2011. ISSN 00220981. Acesso em: 7 ago. 2023.
- KOTLER, B. P.; BROWN, J. S. Environmental Heterogeneity and the Coexistence of Desert Rodents. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 19, p. 281–307, 1988. JSTOR: 2097156..
- MAMMOLA, S.; CARMONA, C. P.; GUILLERME, T.; CARDOSO, P. Concepts and Applications in Functional Diversity. **Functional Ecology**, v. 35, n. 9, p. 1869–1885, set. 2021. ISSN 0269-8463, 1365-2435. DOI: 10.1111/1365-2435.13882. Acesso em: 13 nov. 2023.
- MARQUITTI, F. M. D.; FERNANDES, L. D.; DE AGUIAR, M. A. M. Allopatry Increases the Balance of Phylogenetic Trees during Radiation under Neutral Speciation. **Ecography**, v. 43, n. 10, p. 1487–1498, out. 2020. ISSN 0906-7590, 1600-0587. DOI: 10.1111/ecog.04937.
- MARTINS, A. B.; DE AGUIAR, M. A. M.; BAR-YAM, Y. Evolution and Stability of Ring Species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 13, p. 5080–5084, mar. 2013. ISSN 0027-8424, 1091-6490. DOI: 10.1073/pnas.1217034110.
- MCCAIN, C. M. Vertebrate Range Sizes Indicate That Mountains May Be 'Higher' in the Tropics. **Ecology Letters**, v. 12, n. 6, p. 550–560, jun. 2009. ISSN 1461023X, 14610248. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01308.x. Acesso em: 1 set. 2023.
- MESEGUER, A. S. et al. Diversification Dynamics in the Neotropics through Time, Clades, and Biogeographic Regions. **eLife**, v. 11, e74503, out. 2022. ISSN 2050-084X. DOI: 10.7554/eLife.74503. Acesso em: 4 set. 2023.
- MEYER, J. R.; SCHOUSTRA, S. E.; LACHAPPELLE, J.; KASSEN, R. Overshooting Dynamics in a Model Adaptive Radiation. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1704, p. 392–398, fev. 2011. ISSN 0962-8452, 1471-2954. DOI: 10.1098/rspb.2010.0640. Acesso em: 11 abr. 2023.
- MOEN, D.; MORLON, H. Why Does Diversification Slow Down? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 29, n. 4, p. 190–197, abr. 2014. ISSN 01695347. DOI: 10.1016/j.tree.2014.01.010.

MONTAÑO-CENTELLAS, F.; LOISELLE, B. A.; MCCAIN, C. Multiple Dimensions of Bird Beta Diversity Support That Mountains Are Higher in the Tropics. **Journal of Biogeography**, v. 48, n. 10, p. 2455–2468, out. 2021. ISSN 0305-0270, 1365-2699. DOI: 10.1111/jbi.14212. Acesso em: 1 set. 2023.

ODUM, E. P. **Fundamentals of Ecology**. 1. ed. Filadélfia: Saunders, 1953.

ODUM, E. P. **Fundamentals of Ecology**. 2. ed. Filadélfia: Saunders, 1959.

POLATO, N. R. et al. Narrow Thermal Tolerance and Low Dispersal Drive Higher Speciation in Tropical Mountains. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 49, p. 12471–12476, dez. 2018. ISSN 0027-8424, 1091-6490. DOI: 10.1073/pnas.1809326115. Acesso em: 1 set. 2023.

PONTARP, M.; BUNNEFELD, L. et al. The Latitudinal Diversity Gradient: Novel Understanding through Mechanistic Eco-evolutionary Models. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 34, n. 3, p. 211–223, mar. 2019. ISSN 01695347. DOI: 10.1016/j.tree.2018.11.009.

PONTARP, M.; WIENS, J. J. The Origin of Species Richness Patterns along Environmental Gradients: Uniting Explanations Based on Time, Diversification Rate and Carrying Capacity. **Journal of Biogeography**, v. 44, n. 4, p. 722–735, abr. 2017. ISSN 03050270. DOI: 10.1111/jbi.12896.

PRINCEPE, D.; DE AGUIAR, M. A. M. Modeling Mito-nuclear Compatibility and Its Role in Species Identification. Edição: Jacob Esselstyn. **Systematic Biology**, v. 70, n. 1, p. 133–144, jan. 2021. ISSN 1063-5157, 1076-836X. DOI: 10.1093/sysbio/syaa044.

ROSWELL, M.; DUSHOFF, J.; WINFREE, R. A Conceptual Guide to Measuring Species Diversity. **Oikos**, v. 130, n. 3, p. 321–338, mar. 2021. ISSN 0030-1299, 1600-0706. DOI: 10.1111/oik.07202. Acesso em: 13 nov. 2023.

ROUGHGARDEN, J. Niche Width: Biogeographic Patterns Among Anolis Lizard Populations. **The American Naturalist**, v. 108, n. 962, p. 429–442, jul. 1974. ISSN 0003-0147, 1537-5323. DOI: 10.1086/282924. Acesso em: 26 jun. 2023.

SALLES, L. F. P. P. F. **A influência de interações interespecíficas na dinâmica evolutiva da cooperação: The influence of interspecific interactions in the evolutionary dynamics of cooperation**. Nov. 2021. Doutorado – Universidade Estadual de Campinas, Campinas - SP. Acesso em: 26 set. 2023.

SCHLUTER, D. Evidence for Ecological Speciation and Its Alternative. **Science**, v. 323, n. 5915, p. 737–741, fev. 2009. ISSN 0036-8075, 1095-9203. DOI: 10.1126/science.1160006.

SCHOENER, T. W. The Newest Synthesis: Understanding the Interplay of Evolutionary and Ecological Dynamics. **Science**, v. 331, n. 6016, p. 426–429, jan. 2011. ISSN 0036-8075, 1095-9203. DOI: 10.1126/science.1193954. Acesso em: 2 nov. 2023.

SEEHAUSEN, O. et al. Genomics and the Origin of Species. **Nature Reviews Genetics**, v. 15, n. 3, p. 176–192, mar. 2014. ISSN 1471-0056, 1471-0064. DOI: 10.1038/nrg3644. Acesso em: 2 nov. 2021.

STUART, Y. E.; LOSOS, J. B. Ecological Character Displacement: Glass Half Full or Half Empty? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 7, p. 402–408, jul. 2013. ISSN 01695347. DOI: 10.1016/j.tree.2013.02.014. Acesso em: 1 nov. 2023.

SUGIHARA, G. Minimal Community Structure: An Explanation of Species Abundance Patterns. **The American Naturalist**, v. 116, n. 6, p. 770–787, dez. 1980. ISSN 0003-0147, 1537-5323. DOI: 10.1086/283669. Acesso em: 4 mai. 2023.

TURKINGTON, R. The Growth, Distribution and Neighbour Relationships of *Trifolium Repens* in a Permanent Pasture. V. The Coevolution of Competitors. **The Journal of Ecology**, v. 77, n. 3, p. 717, set. 1989. ISSN 00220477. DOI: 10.2307/2260981. JSTOR: 2260981. Acesso em: 2 nov. 2023.

VÉRON, S. et al. The Use of Phylogenetic Diversity in Conservation Biology and Community Ecology: A Common Base but Different Approaches. **The Quarterly Review of Biology**, v. 94, n. 2, p. 123–148, jun. 2019. ISSN 0033-5770, 1539-7718. DOI: 10.1086/703580. Acesso em: 13 nov. 2023.

WEIR, J. T. Environmental Harshness, Latitude and Incipient Speciation. **Molecular Ecology**, v. 23, n. 2, p. 251–253, fev. 2014. ISSN 09621083. DOI: 10.1111/mec.12606.

ZUPPINGER-DINGLEY, D. et al. Selection for Niche Differentiation in Plant Communities Increases Biodiversity Effects. **Nature**, v. 515, n. 7525, p. 108–111, nov. 2014. ISSN 0028-0836, 1476-4687. DOI: 10.1038/nature13869. Acesso em: 2 nov. 2023.

Declaração de Direitos Autorais

Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada **Competição, seleção e os efeitos de gradientes ambientais na diversidade biológica**, não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 31/07/2024

Assinatura : 
Nome do(a) autor(a): **Inês Motta Comarella**
RG n.º 3251901

Assinatura : 
Nome do(a) orientador(a): **Marcus Aloizio Martinez de Aguiar**
RG n.º 8.956.753

Declaração de Bioética e Biossegurança



COORDENADORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
Universidade Estadual de Campinas
Caixa Postal 6109. 13083-970, Campinas, SP, Brasil
Fone (19) 3521-6378. email: cpgib@unicamp.br



DECLARAÇÃO

Em observância ao **§5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15**, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Dissertação de Mestrado, intitulada “ **Competição, seleção e os efeitos de gradientes ambientais na diversidade biológica** ”, desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Assinatura: Inês Motta Comarella
Nome do(a) aluno(a): Inês Motta Comarella

Assinatura: [Signature]
Nome do(a) orientador(a): Marcus Aloizio Martinez de Aguiar

Data: 31/07/2024