

**FORMAÇÃO DE PADRÕES E CO-EVOLUÇÃO
NUM MODELO ESTOCÁSTICO PARA
POPULAÇÕES INTERAGENTES**

MONICA FABIANA BENTO MOREIRA

2005

59458

050632

MONICA FABLANA BENTO MOREIRA

**FORMAÇÃO DE PADRÕES E CO-EVOLUÇÃO NUM MODELO
ESTOCÁSTICO PARA POPULAÇÕES INTERAGENTES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Mestrado em Agronomia, área de concentração Estatística e Experimentação Agropecuária, para obtenção do título de Mestre.

Orientador

Prof. Antonio Tavares da Costa Jr.

**LAVRAS
MINAS GERAIS-BRASIL
2005**

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca Central da UFLA**

Moreira, Monica Fabiana Bento

Formação de padrões e co-evolução num modelo estocástico para populações interagentes / Monica Fabiana Bento Moreira. – Lavras : UFLA, 2005.

27 p. : il.

Orientador: Antonio Tavares da Costa Junior

Dissertação (Mestrado) - UFLA.

Bibliografia.

1. Modelo estocástico. 2. Formação de padrões. 3. População interagente. 4. Difusão. 5. Co-evolução. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-574.5248

-575.15

MONICA FABIANA BENTO MOREIRA

**FORMAÇÃO DE PADRÕES E CO-EVOLUÇÃO NUM MODELO
ESTOCÁSTICO PARA POPULAÇÕES INTERAGENTES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Mestrado em Agronomia, área de concentração Estatística e Experimentação Agropecuária, para obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 20 de maio de 2005

Prof. Thadeu Josino Pereira Penna

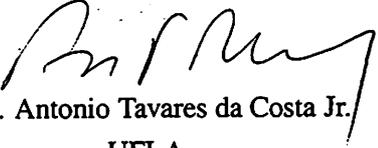
UFF

Prof. Maria do Carmo Pacheco de Toledo Costa

UFLA

Prof. Júlio Neil Cassa Louzada

UFLA


Prof. Antonio Tavares da Costa Jr.
UFLA

**LAVRAS
MINAS GERAIS-BRASIL**

DEDICO

Aos meus pais, em especial à minha mãe Neide,
pela lição de vida, dedicação e amor a seus filhos.

Ao Cláudio, meu marido, e aos meus irmãos Sidney e Rodrigo (*in memoriam*), pelo que representam para mim.

OFEREÇO

Há duas formas para viver sua vida:

Uma é acreditar que não existe milagre.

A outra é acreditar que todas as coisas são um milagre.

Albert Einstein

AGRADECIMENTOS

A DEUS por tudo;

A Capes, pelo apoio financeiro;

À Universidade Federal de Lavras e ao Departamento de Ciências Exatas pela oportunidade de realização de minha graduação e pós-graduação;

Ao Professor Antonio Tavares da Costa Jr. pela orientação, apoio, ensinamentos e pelos esforços despendidos durante a realização deste trabalho, que certamente marcará minha formação como pesquisadora e como ser humano;

A Professora Iraziet Charret pela imensa amizade, apoio e ensinamentos durante toda minha graduação e pós-graduação;

Aos professores Sérgio, Maria do Carmo, Telma e Roberto Braga por todo o tempo concedido em ensinar e ajudar;

Ao Márcio Paixão pela imensa ajuda na realização deste trabalho;

A todos os professores do Departamento de Ciências Exatas;

A todos os colegas de pós-graduação, pela oportunidade de convivência e amizade;

Ao professor José Roberto pelo apoio e incentivo;

Aos amigos Marcus Vinicius, Fábio Lúcio, Renata Athayde, Juliano César, Gláucia e Maria Zélia pela amizade e apoio;

A toda minha família, em especial a mãe e a minha vó Ormezinda;

A todos que, de alguma maneira, contribuíram para a realização deste trabalho.

E a você Cláudio Thiersch, meu marido e companheiro,

MUITO OBRIGADA POR ESTAR SEMPRE AO MEU LADO!!!!

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	iii
LISTA DE FIGURAS	x
RESUMO	xi
ABSTRACT	xii
1 INTRODUÇÃO	1
2 DINÂMICA DE POPULAÇÕES	5
2.1 Estrutura Populacional	5
2.2 Modelo de Malthus (Modelo exponencial)	7
2.3 Populações interagentes	9
2.3.1 Estabilidade	13
2.4 Versão baseada em indivíduos do modelo de Lotka-Volterra	16
3 POPULAÇÕES ESPACIALMENTE ESTRUTURADAS	23
3.1 A Difusão	23
3.1.1 Sistemas de reação-difusão	26
3.2 Dinâmica de Lotka-Volterra com Distribuição Espacial	27

3.3	Versão baseada em indivíduos do modelo de Lotka-Volterra numa rede unidimensional	28
3.3.1	Condições de Contorno	33
3.3.2	Invasões	37
3.4	Formação de Padrões	42
3.5	Modelagem de um mecanismo evolutivo	48
4	CONCLUSÕES	75
5	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	79

LISTA DE TABELAS

2.1	Principais tipos de interações bióticas entre as espécies	11
2.2	Tipos de regimes assintóticos e suas características de estabilidade	16
3.1	Parâmetros iniciais utilizados na simulação do MBI	29

LISTA DE FIGURAS

2.1	Diagrama de distribuições espaciais de indivíduos em populações agrupadas, aleatórias e homogêneas.	6
2.2	Solução típica da equação do Modelo de Malthus	8
2.3	Solução típica da equação do Modelo de Verhulst	10
2.4	Trajetória aberta do diagrama de fase para uma dada condição inicial	13
2.5	Trajetórias fechadas do diagrama de fase para duas condições iniciais diferentes	17
2.6	Série temporal do número de indivíduos <i>versus</i> tempo. Parâmetros iniciais: $\gamma = 2.0$, $\alpha = 0.4$, $\mu = 0.2$ e $\beta = 0.35$	20
2.7	Série temporal do número de indivíduos <i>versus</i> tempo. Parâmetros iniciais: $\gamma = 3.7$, $\alpha = 0.4$, $\mu = 0.15$ e $\beta = 0.35$	20
2.8	Regimes assintóticos previstos pela versão baseada em indivíduos do modelo Lotka-Volterra com variação de γ e μ	21
3.1	Séries temporais das médias dos tamanhos populacionais na rede unidimensional com $N = 5$ sítios. Utilizamos o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. Os três gráficos ilustram condições de contorno diferentes (ver texto).	30

3.2	Séries temporais das médias dos tamanhos populacionais na rede unidimensional com $N = 50$ sítios. Utilizamos o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. Os três gráficos ilustram condições de contorno diferentes (ver texto).	31
3.3	Séries temporais das médias dos tamanhos populacionais na rede unidimensional com $N = 500$ sítios. Utilizamos o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. Os três gráficos ilustram condições de contorno diferentes (ver texto).	32
3.4	Espectros de frequências das séries temporais da dinâmica na rede de 5 sítios, Figura 3.1	34
3.5	Espectros de frequências das séries temporais da dinâmica na rede de 50 sítios, Figura 3.2	35
3.6	Espectros de frequências das séries temporais da dinâmica na rede de 500 sítios, Figura 3.3	36
3.7	Distribuição espacial da população de predadores para diferentes tempos depois da invasão. O tempo cresce de baixo para cima. A invasão ocorre no sítio $N = 250$. Foi utilizado o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. NP = Número de predadores.	38
3.8	Distribuição espacial da população de presas para diferentes tempos depois da invasão. O tempo cresce de baixo para cima. A invasão ocorre no sítio $N = 250$. Foi utilizado o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. NH = Número de presas.	39

3.9	Distribuição espacial da população de predadores para diferentes tempos depois da invasão. O tempo cresce de baixo para cima. A invasão ocorre nos sítios $N = 100$ e $N = 300$. Foi utilizado o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. NP = Número de predadores.	40
3.10	Distribuição espacial da população de presas para diferentes tempos depois da invasão. O tempo cresce de baixo para cima. A invasão ocorre nos sítios $N = 100$ e $N = 300$. Foi utilizado o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. NH = Número de presas.	41
3.11	Distribuição espacial das populações na rede de 500 sítios para o conjunto de parâmetros 1 da Tabela 3.1 e condições de contorno periódicas.	44
3.12	Correlação espacial na população de presas calculada a partir da Figura 3.11. As linhas vermelhas em $T = 2 \times 10^5, 2.5 \times 10^5$ e 3×10^5 correspondem a ajustes exponenciais.	45
3.13	Comportamento dos indivíduos nos sítios para ccp; parâmetros iniciais retirados da Tabela 3.1; $NSítios = 50$	46
3.14	Comportamento dos indivíduos nos sítios para ccp; parâmetros iniciais retirados da Tabela 3.1; $NSítios = 10$	47
3.15	Evolução temporal da média da mobilidade dos predadores e das presas; parâmetros do conjunto 1 da Tabela 3.1.	52
3.16	Histograma da distribuição do número de presas <i>versus</i> mobilidade; parâmetros do conjunto 1 da Tabela 3.1.	53
3.17	Histograma da distribuição do número de predadores <i>versus</i> mobilidade; parâmetros do conjunto 1 da Tabela 3.1.	54

3.18	Histograma da distribuição do número de presas <i>versus</i> mobilidade; parâmetros do conjunto 2 da Tabela 3.1.	56
3.19	Histograma da distribuição do número de predadores <i>versus</i> mobilidade; parâmetros do conjunto 2 da Tabela 3.1.	57
3.20	Evolução temporal da média da mobilidade dos predadores e das presas; parâmetros do conjunto 2 da Tabela 3.1.	58
3.21	As colunas (a) e (b) representam, respectivamente, a evolução temporal da média da mobilidade e a distribuição espacial dos predadores no tempo $T = 600000$. Os números 1 e 2 referem-se aos conjuntos de parâmetros utilizados, encontrados na Tabela 3.1. . .	59
3.22	As colunas (a) e (b) representam, respectivamente, a evolução temporal da média da mobilidade e a distribuição espacial das presas no tempo $T = 600000$. Os números 1 e 2 referem-se aos conjuntos de parâmetros utilizados, encontrados na Tabela 3.1.	60
3.23	Evolução temporal da média da mobilidade dos predadores, com variação de γ ; os outros parâmetros foram retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1.	61
3.24	Evolução temporal da média da mobilidade das presas, com variação de γ ; os outros parâmetros foram retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1.	62
3.25	Evolução temporal da média da mobilidade dos predadores, com variação de μ ; os outros parâmetros foram retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1	63
3.26	Evolução temporal da média da mobilidade das presas, com variação de μ ; os outros parâmetros foram retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1	64

3.27	Distribuição espacial das populações para o conjunto de parâmetros 2 da Tabela 3.1. <i>NI</i> =Número de indivíduos. O gráfico (a) não possui mecanismo evolutivo, enquanto o gráfico (b) é com evolução.	66
3.28	Histograma da distribuição do número de presas <i>versus</i> mobilidade; parâmetros retirados do conjunto 1 da Tabela 3.1. A mobilidade inicial foi distribuída uniformemente sobre a população no intervalo de 0 a 1.	68
3.29	Histograma da distribuição do número de predadores <i>versus</i> mobilidade; parâmetros retirados do conjunto 1 da Tabela 3.1. A mobilidade inicial foi distribuída aleatoriamente a cada indivíduo no intervalo de 0 a 1.	69
3.30	Evolução temporal da média da mobilidade dos predadores e das presas; parâmetros retirados do conjunto 1 da Tabela 3.1. A mobilidade inicial foi distribuída aleatoriamente a cada indivíduo no intervalo de 0 a 1.	70
3.31	Histograma da distribuição do número de presas <i>versus</i> mobilidade; parâmetros retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1. A mobilidade inicial foi distribuída aleatoriamente a cada indivíduo no intervalo de 0 a 1.	71
3.32	Histograma da distribuição do número de predadores <i>versus</i> mobilidade; parâmetros retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1. A mobilidade inicial foi distribuída aleatoriamente a cada indivíduo no intervalo de 0 a 1.	72

3.33 Evolução temporal da média da mobilidade dos predadores e das presas; parâmetros retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1. A mobilidade inicial foi distribuída aleatoriamente a cada indivíduo no intervalo de 0 a 1. 73

RESUMO

MOREIRA, Monica Fabiana Bento. Formação de padrões e co-evolução num modelo estocástico para populações interagentes. 2005. Dissertação (Mestrado em Estatística e Experimentação Agropecuária) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.*

Investigamos um modelo estocástico, baseado em indivíduos, para duas populações interagentes espacialmente distribuídas, dando especial atenção à formação de padrões e à co-evolução. Consideramos uma interação do tipo presa-predador e partimos do modelo clássico de Lotka-Volterra para a dinâmica local. A dispersão espacial das populações no ambiente foi modelada através de processos difusivos. Supusemos um ambiente homogêneo, ou seja, a dinâmica local é a mesma em todos os pontos do ambiente. Nossos resultados mostram que a dinâmica de Lotka-Volterra combinada com a difusão pode dar origem a distribuições populacionais heterogêneas mesmo num ambiente homogêneo. Subsequentemente, introduzimos um mecanismo evolutivo no modelo, relacionado à habilidade de movimentação dos indivíduos em seu território. Observamos o surgimento *espontâneo* de uma pressão seletiva no sentido de mobilidades altas. Em termos biológicos podemos dizer que a dinâmica presa-predador combinada com a difusão e com o mecanismo evolutivo induz o desenvolvimento de uma estratégia evolutivamente estável.

*Orientador: Antonio Tavares da Costa Jr. - UFLA

ABSTRACT

MOREIRA, Monica Fabiana Bento. Pattern formation and co-evolution in a stochastic model for interacting populations. 2005. Dissertation (Master in Statistics and Agricultural Experimentation) - Federal University of Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brazil. *

We investigate a stochastic, individual-based model for two interacting populations in a spatially extended environment. We focused on the issues of pattern formation and co-evolution. We considered a predator-prey interaction described by well-known Lotka-Volterra local dynamic rules. Dispersion was modelled as a diffusive process. We assumed a homogeneous environment, i.e., the local dynamics is the same throughout the environment. Our results indicate that Lotka-Volterra dynamics combined with diffusion may generate spatially heterogeneous population distributions, even in an otherwise homogeneous environment. As a further step we introduced an evolutive mechanism into the model, in which the hereditary trait is the individual's mobility. We observed the *spontaneous* appearance of a selective pressure towards high mobility values. In biological terms, we may state that Lotka-Volterra dynamics with diffusion and an evolutive mechanism induces the development of a evolutionarily stable strategy.

*Advisor: Antonio Tavares da Costa Jr. - UFLA

1 INTRODUÇÃO

Todo fenômeno natural, seja ele físico, químico ou biológico, tem aspectos dinâmicos. Há algum tempo vem-se percebendo que vários sistemas completamente distintos e, aparentemente, não correlacionados, apresentam comportamentos dinâmicos muito semelhantes uns aos outros. Esta constatação tem levado cada vez mais pesquisadores a estudar problemas que situam-se fora das suas áreas originais de pesquisa, com considerável sucesso. As ferramentas da teoria de sistemas dinâmicos, inicialmente uma área da física matemática, e da mecânica estatística, uma área tradicional da física, têm se mostrado de enorme valor na investigação de temas tão diversos como fisiologia, ecologia de populações, envelhecimento biológico, e mercados financeiros. Em particular, a popularização da computação de alto desempenho elevou a simulação computacional ao status de ferramenta essencial no estudo destes sistemas complexos.

Uma das áreas em que a aplicação das ferramentas e conceitos da matemática e da física tem sido mais bem-sucedida é a ecologia de populações. Ecossistemas são sistemas dinâmicos por excelência. Populações biológicas mudam constantemente no tempo e no espaço, devido a processos como nascimentos, mortes e migrações. Esses processos envolvem, em geral, interações entre várias populações distintas. Mesmo que o comportamento de um único indivíduo de cada população seja relativamente simples, as interações e a existência de vários indivíduos podem dar origem a comportamentos coletivos bastante complicados.

A modelagem em ecologia é uma ferramenta de grande utilidade, principalmente se lembrarmos que o estudo experimental está, muitas vezes, limitado por dificuldades de ordem prática (difícil acesso, difícil observação, dados insuficientes, etc.) ou de princípio (escalas de tempo muito maiores que as escalas humanas,

etc.). Dessa maneira, o estudo de modelos que capturem os aspectos essenciais do comportamento de tais sistemas pode trazer contribuições relevantes para sua compreensão. Trazem ainda benefícios adicionais, como por exemplo o de permitirem isolar causas e efeitos que encontram-se inextricavelmente misturados na natureza, ou de testar várias hipóteses alternativas antes de montar um experimento.

A modelagem tradicional da dinâmica populacional envolve a determinação, análise e solução de sistemas de equações diferenciais no tempo e no espaço. As funções incógnitas são, em geral, densidades populacionais que dependem do tempo e da posição espacial. Este tipo de modelagem sofre de duas limitações importantes: a primeira é que trata-se as populações como funções contínuas, ignorando-se seu caráter intrinsecamente discreto. Isto é uma boa aproximação no limite de grandes populações, mas se estivermos interessados em populações pequenas, como as que ocorrem em ambientes fragmentados, por exemplo, o caráter discreto das populações pode ter um papel importante na sua dinâmica. A segunda limitação está ligada à primeira: é muito difícil incluir numa descrição global, como a fornecida pelas equações diferenciais, características particulares de cada um dos indivíduos da população.

Uma alternativa a este tipo de modelagem é o que costuma-se chamar de “modelo baseado em indivíduos”. Neste tipo de modelo as equações diferenciais são substituídas por regras dinâmicas que se aplicam a cada indivíduo da população. Assim, leva-se em conta o caráter discreto das populações e pode-se incluir a influência das características individuais sobre a dinâmica populacional. Estes modelos são muito semelhantes aos chamados autômatos celulares, usados no estudo de sistemas complexos (Wolfram, 2002). Uma possibilidade fascinante proporcionada por este tipo de modelo é a de estudarmos sistemas que imitam processos evolutivos. Pode-se dotar os indivíduos de características que serão herdadas pela

sua prole no processo reprodutivo, com possibilidade de “mutação”. Esse tipo de modelagem permite o estudo de um dos maiores desafios para a biologia evolutiva: o de entender como as interações interespecíficas influenciam as taxas de evolução e os padrões de radiação adaptativa e como a evolução afeta as interações interespecíficas e, assim, a estrutura de comunidades ecológicas.

Essas comunidades têm sua dinâmica influenciada também pela forma como ocupam seu território. As características da área disponível para o desenvolvimento das populações podem significar, muitas vezes, a diferença entre permanência e extinção de uma população num dado habitat. A importância da distribuição torna-se bastante evidente quando observa-se na natureza a ocorrência de fragmentação ambiental. O surgimento de distribuições espaciais não homogêneas num dado território pode mudar completamente o comportamento dinâmico das populações que o ocupam. Sendo assim, é muito importante que sejamos capazes de estudar modelos para a dinâmica populacional que levem em conta a estrutura espacial das populações em questão.

2 DINÂMICA DE POPULAÇÕES

Uma população é definida como um grupo de organismos de uma espécie, geralmente isolado de outros grupos da mesma espécie, por barreiras geográficas, ou por algum limite escolhido pelo pesquisador.

Na Física, dinâmica é o estudo do comportamento temporal de sistemas sob a ação de forças internas (interações entre as componentes do sistema) e/ou externas. Por analogia, o termo dinâmica de populações se aplica ao estudo das variações no número de indivíduos da população e dos fatores que influenciam essas variações; igualmente inclui a investigação das taxas em que se verificam as perdas (mortes e/ ou emigrações) e reposições de indivíduos (nascimentos e/ ou imigrações) e de qualquer processo regulador que tenda a manter o tamanho da população em equilíbrio, ou que, pelo menos, evite uma variação excessiva.

O estudo da dinâmica populacional deslanchou no século XX com o interesse de diversos cientistas dentre os quais destacaram-se o químico Lotka (Lotka, 1925) e o matemático Volterra (Volterra, 1926) que construíram um modelo dinâmico para duas populações interagentes que hoje é chamado de Lotka-Volterra.

2.1 Estrutura Populacional

Um indivíduo em um determinado momento no tempo ocupa apenas um local. Dessa maneira, os membros de uma população estão distribuídos no espaço num dado tempo e diferem entre si por diversas características como posição, sexo, idade, tamanho, dentre outras. Essas características estão entre os componentes da estrutura populacional. Geneticistas e evolucionistas estudam a estrutura das populações com o interesse principal na distribuição de genótipos e seu grau de isolamento de outros genótipos, porque esse componente da estrutura populacional

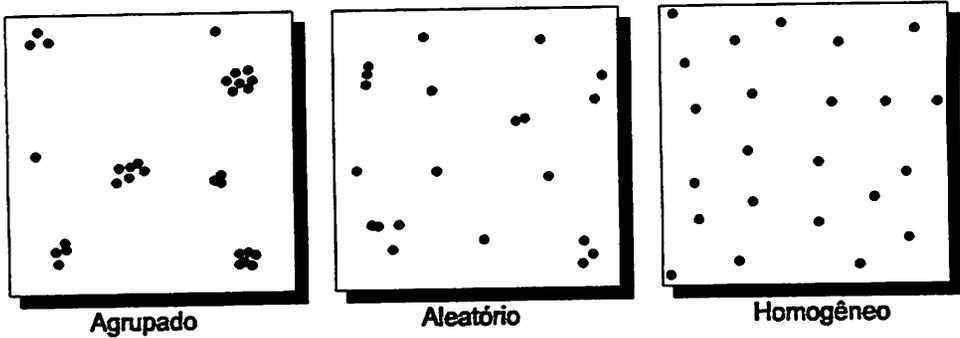


Figura 2.1: Diagrama de distribuições espaciais de indivíduos em populações agrupadas, aleatórias e homogêneas.

influencia como as populações evoluem (Purves, 2002).

Os ecólogos estudam a estrutura populacional em diferentes escalas espaciais, variando de subpopulações locais a espécies inteiras. Eles estudam o número e a distribuição espacial dos indivíduos porque essas características influenciam a estabilidade das populações e afetam as interações entre espécies.

Na distribuição de uma população, o espaçamento dos indivíduos forma padrões que refletem as interações entre os indivíduos. Estes por sua vez podem estar extremamente agrupados, homogeneamente espaçados ou distribuídos aleatoriamente dependendo da escala em que se observa, conforme Figura 2.1 (Ricklefs, 1996). As distribuições podem tornar-se agregadas ao acaso, quando indivíduos jovens permanecem próximos aos locais de nascimento ou quando os recursos estão em blocos conjuntos por exemplo. O espaçamento relativamente homogêneo de muitas plantas é o resultado da competição por luz, água e nutrientes do

solo. Entre os animais, a defesa do espaço é a causa mais comum das distribuições homogêneas. Distribuições aleatórias podem ocorrer quando muitos fatores interagem para influenciar onde os indivíduos se estabelecem e sobrevivem.

Nascimentos, óbitos e movimentos de indivíduos direcionam a dinâmica populacional. São ditos eventos demográficos, ou seja, eles determinam o número de indivíduos em uma população (Purves, 2002).

O número de indivíduos em uma população é igual ao número existente em algum tempo no passado, mais os nascimentos entre esse tempo e o presente, menos os óbitos, mais os imigrantes e menos os emigrantes. Isto é, o número de indivíduos de uma população em determinado tempo é calculado pela equação

$$N_1 = N_0 + B - D + I - E \quad (2.1)$$

onde N_0 e N_1 são os números de indivíduos no tempo 0 e 1 respectivamente, B , D , I e E são o número de nascimentos, óbitos, imigração e emigração entre os tempos 0 e 1, respectivamente. Se forem medidas essas taxas ao longo de vários intervalos de tempo, será possível determinar como a densidade populacional varia.

2.2 Modelo de Malthus (Modelo exponencial)

Pode-se dizer que o estudo quantitativo da dinâmica de populações foi iniciado pela publicação do artigo "An Essay on the Principle of Population as it Affects the Future Improvement of Society", do economista e demógrafo Thomas Robert Malthus, em 1798 (Malthus, 1798). Neste trabalho Malthus supôs que uma dada população possui uma taxa de crescimento per capita constante, independente da densidade populacional. Assim, a taxa de variação temporal da densidade populacional $\rho(t)$ no instante t é simplesmente proporcional à própria densidade,

$$\frac{d\rho(t)}{dt} = r\rho(t), \quad (2.2)$$

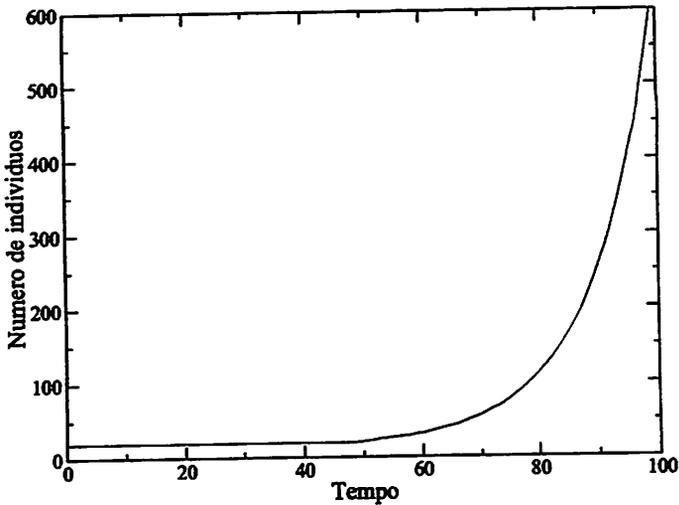


Figura 2.2: Solução típica da equação do Modelo de Malthus

onde r é a taxa de crescimento per capita. A solução geral da equação (2.2) é

$$\rho(t) = \rho_0 e^{rt} \quad (2.3)$$

onde ρ_0 é a densidade populacional no instante $t = 0$. Na Figura 2.2 vemos um exemplo do crescimento exponencial ilimitado previsto pelo modelo de Malthus. Esse modelo ignora o fato de que a taxa de crescimento de uma população pode ser fortemente afetada pela própria densidade populacional no instante t . Ele só pode ser aplicado, portanto, a situações em que a densidade populacional é baixa o suficiente para não afetar a taxa de crescimento per capita. Exemplos típicos são as populações de pequenos organismos, como bactérias, na presença de alimento abundante. Outro fator ignorado pelo modelo é a interação da população em questão com outras populações que dividem o mesmo ambiente. Voltaremos a este assunto mais tarde.

Uma generalização natural do modelo de Malthus é a introdução de um fator dependente da densidade populacional que regule a taxa de crescimento, devido

a fatores como escassez de alimentos e/ou espaço físico. Esta generalização foi introduzida pelo matemático belga Pierre Verhulst na forma de uma redução da taxa de crescimento per capita proporcional à densidade populacional (Verhulst, 1938). A idéia de Verhulst é que os indivíduos de uma população competem entre si (competição intra-específica) quando compartilham um ambiente com recursos escassos (por exemplo, espaço restrito ou quantidade de alimento limitado), e esta competição tem uma tendência de diminuir a taxa de crescimento médio da população. A equação do modelo de Verhulst é

$$\frac{d\rho(t)}{dt} = r\rho(t) \left(1 - \frac{\rho(t)}{K}\right) \quad (2.4)$$

A constante K é a capacidade de suporte do meio, cujo valor está associado à quantidade de recursos disponíveis. O crescimento será positivo se $\rho(t) < K$, e negativo se $\rho(t) > K$. A equação (2.4) admite como solução geral a família de funções

$$\rho(t) = \frac{\rho_0 K}{\rho_0 + (K - \rho_0)e^{-rt}} \quad (2.5)$$

A situação em que $\rho^* = K$ é um ponto de equilíbrio estável do modelo.

Na literatura pode-se encontrar diversos exemplos de situações em que o modelo de Verhulst pode ser aplicado, como crescimento de aguapés (Kawai & Grieco, 1983), crescimento de células de levedura durante a fermentação (Edelstein-Keshet, 1988). Uma solução típica da equação (2.4) é mostrada na Figura 2.3.

2.3 Populações interagentes

Os dois modelos de crescimento populacional ilustrados na seção anterior ignoram um fator essencial para a compreensão da dinâmica da maioria das populações

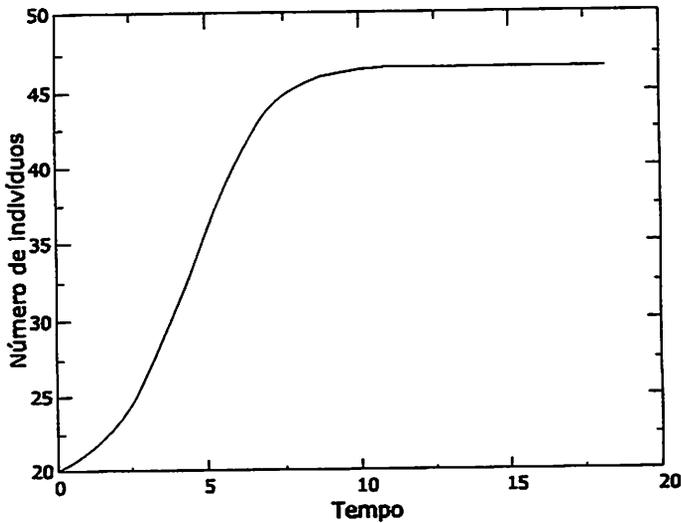


Figura 2.3: Solução típica da equação do Modelo de Verhulst

naturais: a dinâmica de cada população é influenciada por outras populações que compartilham o mesmo espaço físico. É, em geral, possível classificar a interação entre duas populações dadas de acordo com o esquema apresentado na Tabela 2.1.

Dois tipos de interação muito comuns e importantes são a competição e a predação. A competição pode ser subdividida em intraespecífica (entre os membros da mesma espécie como no modelo de Verhulst), e interespecífica (entre organismos pertencentes a espécies diferentes).

Interações do tipo presa-predador ou parasita-hospedeiro implicam em que uma das espécies utiliza a outra como fonte de alimento. Um dos primeiros modelos matemáticos a descrever este tipo de interação foi desenvolvido independentemente, em contextos diferentes, pelo biofísico Alfred Lotka e pelo matemático Vito Volterra, por volta de 1925. O modelo presa-predador clássico de Lotka-Volterra pressupõe que tanto as presas como os predadores estão distribuídos uniformemente num mesmo habitat, ou seja, todos os predadores têm a mesma chance

Tabela 2.1: Principais tipos de interações bióticas entre as espécies

Tipo de interação	A	B	Natureza da interação
Competição	-	-	Inibição mútua
Neutralismo	0	0	Sem efeitos
Mutualismo	+	+	É obrigatória
Protocooperação	+	+	Facultativa
Predação	+	-	B é destruído por A
Parasitismo	+	-	B é explorado por A
Comensalismo	+	0	Hospedeiro não é afetado
Amensalismo	-	0	A população A é inibida; a população B não é afetada

0: ausência de benefício ou prejuízo para a espécie em questão;

+: associação traz benefício para a espécie considerada;

-: associação provoca prejuízos para a espécie considerada.

de encontrar e comer cada presa. O modelo prevê ainda que as presas crescem exponencialmente na ausência dos predadores e que a taxa de mortalidade per-capita dos predadores é constante. Pressupõe também que a população de predadores é favorecida pela abundância de presas, enquanto a de presas é desfavorecida pelo aumento de predadores. Estas hipóteses são descritas pelo conjunto de equações diferenciais ordinárias (EDO's) acopladas

$$\begin{aligned}\frac{dh(t)}{dt} &= \alpha h(t) - \gamma h(t)p(t), \\ \frac{dp(t)}{dt} &= \beta h(t)p(t) - \mu p(t),\end{aligned}\tag{2.6}$$

onde $p(t)$ e $h(t)$ são, respectivamente, a densidade populacional de predadores e de presas em cada instante t . α é a taxa de crescimento per-capita das presas por unidade de tempo, γ é a taxa de predação que mede a susceptibilidade da espécie h às ações predatórias, μ é a mortalidade dos predadores e β é a “taxa de conversão” de presas em predadores, ou seja, que fração das presas consumidas contribui para o nascimento de novos predadores.

O modelo 2.6 pode ser escrito de uma maneira mais realista incluindo o mecanismo de competição intra-específica proposto por Verhulst e a capacidade de suporte do ambiente (K) da seguinte maneira:

$$\begin{aligned}\frac{dH(t)}{dt} &= \alpha H(t) \left(1 - \frac{H(t)}{K}\right) - \frac{\gamma P(t)H(t)}{K} \\ \frac{dP(t)}{dt} &= \frac{\beta \gamma H(t)P(t)}{K} - \mu P(t)\end{aligned}\tag{2.7}$$

com K , $H(t)$, $P(t)$, α , μ , β , γ , citados anteriormente.

Um exemplo do plano de fase do modelo (2.7) pode ser visto na Figura 2.4. Nesse caso a trajetória não é fechada, mas se aproxima do ponto crítico quando $t \rightarrow \infty$.

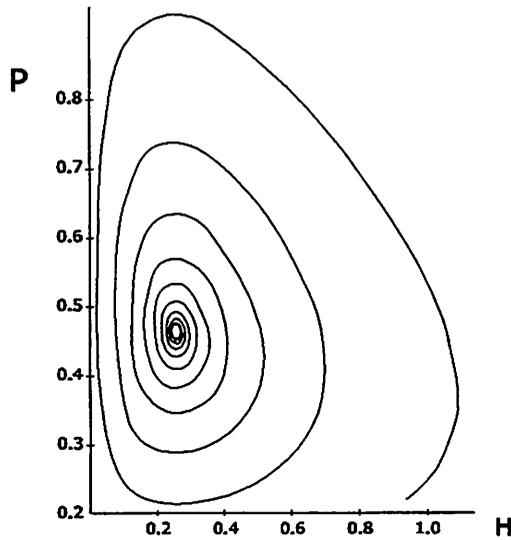


Figura 2.4: Trajetória aberta do diagrama de fase para uma dada condição inicial

2.3.1 Estabilidade

Em física, estabilidade refere-se ao comportamento de um sistema dinâmico em torno de seus pontos de equilíbrio. Se o sistema, inicialmente no ponto de equilíbrio, sofrer uma perturbação, ele pode tender a retomar à sua posição inicial. Neste caso dizemos que o equilíbrio é estável. De maneira análoga, na teoria de ecossistemas, estabilidade “é a capacidade de um sistema ecológico retornar a um estado de equilíbrio após um distúrbio temporário. Quanto mais rapidamente e com menor flutuação ele retorna, mais estável é” (Holling, 1973).

Na natureza as populações tendem a permanecer em equilíbrio dinâmico, aumentando de tamanho, de forma a não atingir limites que dificultem a sua sobrevivência. As populações naturais permanecem estáveis com um número de indivíduos mais ou menos constante; isto é muito importante para que seja mantida a estabilidade do ecossistema em que vivem.

Essa estabilidade depende basicamente de dois fatores: potencial biótico e resistência ambiental. Consideramos potencial biótico como a capacidade que uma população tem para crescer em condições favoráveis. Ao conjunto de fatores capazes de limitar o crescimento populacional, denominamos resistência ambiental.

Entre os fatores determinantes da resistência ambiental, podemos citar os efeitos do clima e da limitação de espaço, a competição entre os indivíduos de uma população e entre os indivíduos de populações diferentes, e as numerosas causas de morte como velhice, doenças, acidentes, falta de alimento, predação, parasitismo e falta de refúgios.

O conhecimento de como a estabilidade dos ecossistemas pode ser afetada e de quando isso pode ocorrer é fundamental, sobretudo para evitar que ocorram perdas de espécies irreversíveis no ecossistema.

Diante disso, quando considera-se um sistema de EDO's como o representado pelas Equações 2.6 como um modelo para duas populações interagentes, nosso principal interesse está no comportamento deste sistema em torno de seus pontos de equilíbrio. É possível obter informações sobre o comportamento das EDO's em torno de seus pontos de equilíbrio através de um método analítico conhecido como análise linear de estabilidade (Boyce, 1990, May, 1974 e Murray, 1993). Este método é importante porque muitas vezes é difícil, se não impossível, encontrar uma solução para um dado sistema de equações diferenciais numa forma explícita, especialmente se este for não-linear. A análise linear da estabilidade nos dá uma resposta qualitativa sobre o comportamento das soluções do sistema diante de pequenas perturbações a partir dos seus pontos de equilíbrio. A questão relevante é saber se pequenas alterações nas condições iniciais levam a pequenas alterações (estabilidade) ou a grandes alterações (instabilidade) na solução (Boyce, 1990).

O primeiro passo da análise linear da estabilidade de um sistema dinâmico é a

determinação dos seus pontos de equilíbrio, ou pontos críticos (May, 1974). Estes são definidos como os pontos (h^*, p^*) no espaço de fases nos quais as populações são constantes. Ou seja,

$$\begin{aligned} \frac{dh}{dt} \Big|_{(h^*, p^*)} &= 0 \\ \frac{dp}{dt} \Big|_{(h^*, p^*)} &= 0 \end{aligned}$$

Genericamente, mostraremos como a análise de estabilidade pode ser feita com as equações

$$\begin{aligned} \frac{dx(t)}{dt} &= ax(t) + by(t) = F(x, y) \\ \frac{dy(t)}{dt} &= cx(t) + dy(t) = G(x, y) \end{aligned} \quad (2.8)$$

Neste caso, o ponto crítico encontrado é $x^* = 0$ e $y^* = 0$. Os autovalores de 2.8 são encontrados à partir do polinômio característico $Q(\lambda)$, obtido através da matriz jacobiana

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial F}{\partial x} & \frac{\partial F}{\partial y} \\ \frac{\partial G}{\partial x} & \frac{\partial G}{\partial y} \end{pmatrix} \Rightarrow \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix},$$

$$Q(\lambda) = \det \begin{pmatrix} \lambda - a & -b \\ -c & \lambda - d \end{pmatrix} = 0 \iff \lambda^2 - (a + d)\lambda + (ad - bc) = 0.$$

onde $ad - bc \neq 0$.

As raízes λ_1 e λ_2 determinam o tipo de ponto crítico e suas características de estabilidade que podem ser encontrados na Tabela 2.2.

No caso do modelo de Lotka-Volterra 2.6, temos:

- $h^* = 0$ e $p^* = 0$: solução instável;
- $h^* = \mu/\beta$ e $p^* = \alpha/\beta$: solução estável.

Tabela 2.2: Tipos de regimes assintóticos e suas características de estabilidade

Raízes da equação característica	Tipo de ponto crítico	Estabilidade
$\lambda_1 > \lambda_2 > 0$	Nódulo impróprio	Instável
$\lambda_1 < \lambda_2 < 0$		Assintoticamente estável
$\lambda_2 < 0 < \lambda_1$	Ponto em sela	Instável
$\lambda_1 = \lambda_2 > 0$	Nódulo próprio ou impróprio	Instável
$\lambda_1 = \lambda_2 < 0$	Nódulo próprio ou impróprio	Assintoticamente estável
$\lambda_1, \lambda_2 = k \pm i\mu$	Ponto espiral	
$k > 0$		Instável
$k < 0$		Assintoticamente estável
$\lambda_1 = i\mu, \lambda_2 = -i\mu$	Centro	Estável

Na Figura 2.5, podemos observar o plano de fase do modelo (2.6) cuja amplitude é determinada pelas condições iniciais. As trajetórias do sistema são curvas fechadas correspondentes a soluções que são periódicas no tempo. Elas nem se afastam nem se aproximam do ponto crítico quando sofrem ligeiras perturbações.

2.4 Versão baseada em indivíduos do modelo de Lotka-Volterra

Os modelos contínuos para populações descrevem-nas a partir de quantidades médias, como a densidade populacional, constantes de difusão, taxas médias de reprodução per-capita, e outras. Este tipo de descrição é muito conveniente porque as quantidades dinâmicas são determinadas por equações diferenciais, cujas soluções podem ser determinadas com o auxílio de um grande arsenal de métodos analíticos e numéricos hoje disponíveis. Este não é, entretanto, o tipo de descrição mais conveniente para investigar o comportamento de características individuais

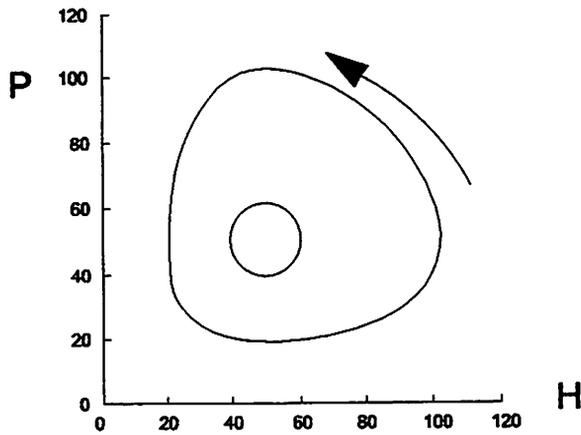


Figura 2.5: Trajetórias fechadas do diagrama de fase para duas condições iniciais diferentes

dos componentes das populações. No estudo dos aspectos evolutivos de populações interagentes, por exemplo, deseja-se saber como uma certa característica hereditária individual é afetada pela dinâmica e, ao mesmo tempo, a influencia. Os modelos baseados em indivíduos (MBI), muito semelhantes aos autômatos celulares (Wolfram, 2002), fornecem uma alternativa muito atraente para a formulação deste tipo de problema. Existem vários exemplos na literatura da aplicação dos MBI a problemas de evolução e co-evolução biológica (Barbosa, 2003; Martins et al., 2001 e Penna, 1995).

Vamos ilustrar a construção de um modelo baseado em indivíduos a partir do modelo de Lotka-Volterra com o fator de Verhulst, dado pelas equações 2.7. Para isto, é conveniente que antes discretizemos as equações 2.7 e as transformemos em equações envolvendo o tamanho populacional (número total de indivíduos) ao invés da densidade populacional. O tempo será substituído por um índice discreto, que indica o número de intervalos de tempo decorridos desde o início da evolução

temporal do sistema. Assim, temos um sistema formado por duas regras de recorrência, que especificam como as populações no passo $t + 1$ são determinadas pelas populações no passo t ,

$$\begin{aligned} H_{t+1} &= H_t + \alpha \left(1 - \frac{H_t}{K}\right) H_t - \gamma \frac{P_t}{K} H_t \\ P_{t+1} &= P_t + \beta \gamma \frac{H_t}{K} P_t - \mu P_t, \end{aligned} \quad (2.9)$$

onde H_t e P_t são as populações de presas e predadores, respectivamente, no passo t .

Note que no limite em que o intervalo de tempo entre dois passos sucessivos tende a zero, as equações 2.9 são idênticas às equações contínuas 2.7. Chamaremos o intervalo de tempo entre dois passos sucessivos de τ . Nesse contexto, podemos mostrar a relação entre os parâmetros do modelo discreto 2.9 e do modelo contínuo 2.7, onde, $\alpha_{discreto} = \alpha_{contínuo}\tau$, $\gamma_{discreto} = \gamma_{contínuo}\tau$, $\mu_{discreto} = \mu_{contínuo}\tau$ e $\beta_{discreto} = \beta_{contínuo}$. O β é igual nos dois casos, por se tratar de uma razão entre a taxa de predação e a taxa de reprodução dos predadores.

O passo final na construção da versão baseada em indivíduos do modelo 2.7 é o estabelecimento das regras dinâmicas obedecidas por cada indivíduo da população que sejam equivalentes às equações 2.9. O seguinte conjunto de regras tem esta propriedade.

No passo t ,

1. Cada presa pode se reproduzir com probabilidade $\alpha \left(1 - \frac{H_t}{K}\right)$.
2. Cada predador pode matar uma presa com probabilidade $\gamma \frac{P_t}{K}$.
3. Cada predador pode se reproduzir com probabilidade $\beta \gamma \frac{H_t}{K}$.
4. Cada predador pode morrer com probabilidade μ .

Este conjunto de regras probabilísticas reproduz, na média, a dinâmica prescrita pelas equações 2.9. Entretanto, para populações finitas, as flutuações estatísticas podem gerar diferenças entre os resultados das duas abordagens.

Para ilustrar o tipo de resultado obtido a partir de um MBI, vamos apresentar os resultados de algumas simulações do conjunto de regras que acabamos de apresentar. Os gráficos de população *versus* tempo apresentados na Figura 2.6 mostram uma situação típica de coexistência entre presas e predadores. Esta situação corresponde, na análise de estabilidade do modelo contínuo, a um foco estável. Há, entretanto, uma diferença interessante com relação ao modelo contínuo: naquele caso ambas as populações atingem valores assintóticos constantes, enquanto aqui vemos claramente a presença de oscilações no regime assintótico. Estas oscilações são reminiscentes das características oscilatórias do modelo contínuo, do qual extraímos a versão baseada em indivíduos. Entretanto, sem as flutuações provenientes do caráter estocástico das regras do MBI essas oscilações não existiriam.

Outra situação pode ser observada na Figura 2.7. Com esse conjunto de parâmetros, os predadores são extintos para tempos longos.

É interessante também estudar a estabilidade do MBI em torno dos pontos críticos do modelo contínuo. Para isso, escolhemos algumas trajetórias no espaço dos parâmetros e analisamos o comportamento assintótico das populações. Por exemplo, fixando os parâmetros α e β e variando a taxa de mortalidade dos predadores (μ) e a taxa de predação (γ) vemos que o sistema passa por regimes de coexistência entre presas e predadores, com populações praticamente constantes, coexistência com oscilações bem definidas, extinção de presas e predadores e extinção apenas dos predadores. Os resultados são mostrados na Figura 2.8.

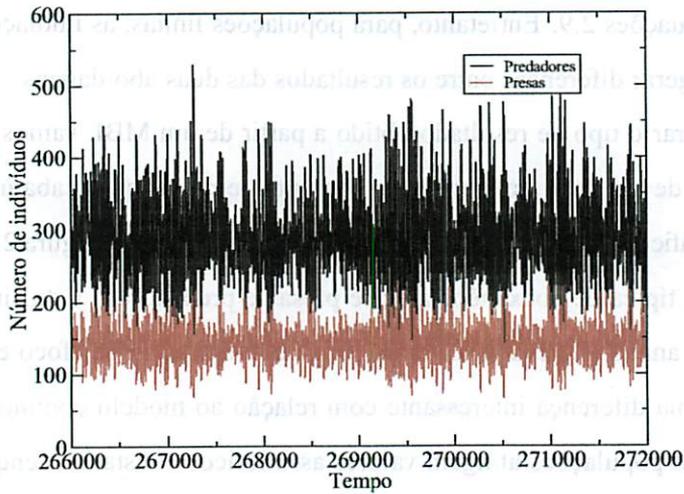


Figura 2.6: Série temporal do número de indivíduos *versus* tempo. Parâmetros iniciais: $\gamma = 2.0$, $\alpha = 0.4$, $\mu = 0.2$ e $\beta = 0.35$.

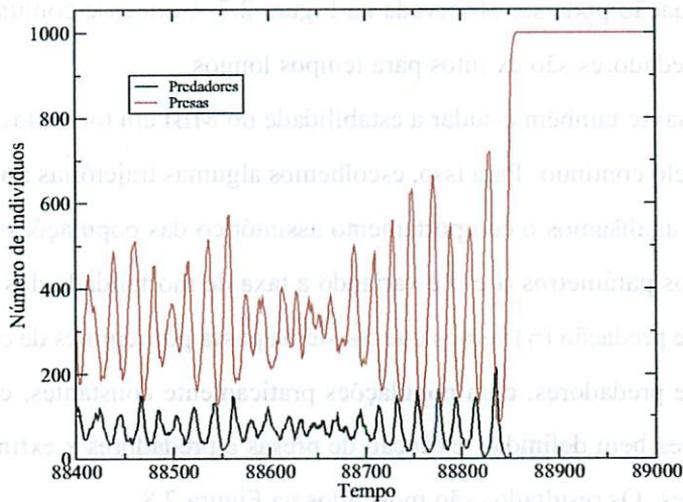


Figura 2.7: Série temporal do número de indivíduos *versus* tempo. Parâmetros iniciais: $\gamma = 3.7$, $\alpha = 0.4$, $\mu = 0.15$ e $\beta = 0.35$.

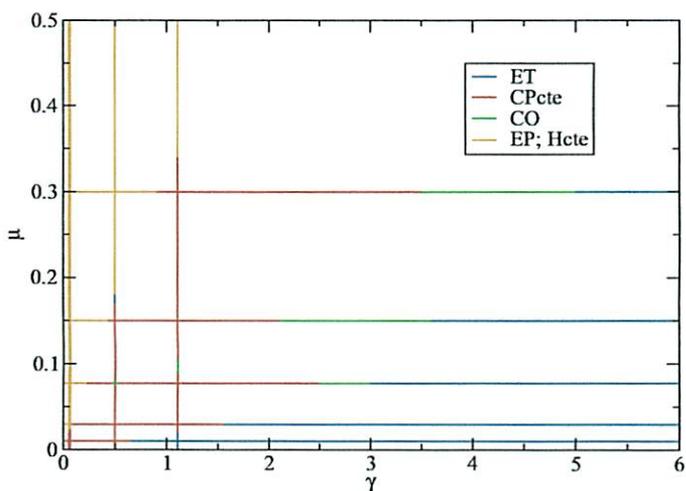


Figura 2.8: Regimes assintóticos previstos pela versão baseada em indivíduos do modelo Lotka-Volterra com variação de γ e μ . ET = Extinção Total; CPcte = Coexistência, populações constantes; CO = Coexistência, oscilações; EP = Extinção dos predadores; Hcte = População de presas constante.



Figura 2.8: Regimes assintóticos previstos pelo modelo de Lotka-Volterra com variação de γ e α . ET - Equação (1); CP - Equação (2); ET + CP - Equação (3); ET + CP + C - Equação (4). O eixo horizontal representa o tempo t e o eixo vertical a densidade populacional N . Os pontos representam as condições iniciais e as linhas representam as trajetórias da população.

3 POPULAÇÕES ESPACIALMENTE ESTRUTURADAS

O modelo Lotka-Volterra e os modelos dele derivados descrevem a dinâmica de duas populações interagentes sem se preocupar com a distribuição espacial destas populações. As densidades populacionais são funções exclusivamente do tempo. Esta suposição, embora se adapte bem a algumas situações especiais, despreza um fato importante: os sistemas reais apresentam, de modo geral, inhomogeneidades, que têm influência fundamental sobre a dinâmica do sistema. Em alguns casos esta inhomogeneidade é intrínseca ao ambiente (climas diferentes, tipos de solo variados, etc...). Em outros, as inhomogeneidades surgem dinamicamente, como consequência das próprias regras de evolução do sistema, em conjunto ou não com alguma característica ambiental/geográfica (isolamento geográfico de populações em dois ambientes separados espacialmente mas similares podem produzir resultados evolutivos bastante diferentes).

3.1 A Difusão

O movimento de indivíduos de uma população é denominado dispersão (emigração e imigração) (Pinto-Coelho, 2002). A dispersão pode ser descrita através de inúmeros índices matemáticos, cada um dos quais refletindo diferentes hipóteses sobre a estrutura da população. O modelo mais simples para a dispersão a trata como um movimento aleatório através de um meio homogêneo, análogo ao movimento browniano da física.

O movimento browniano foi observado pela primeira vez em 1827, pelo botânico inglês Robert Brown que observou com um microscópio o movimento de pequenas partículas num meio aquoso. Esse movimento mostrou-se extremamente irregular e ininterrupto. Inicialmente, ele pensou que esse movimento estaria as-

sociado à vitalidade dos grãos de pólen, mas observações posteriores com partículas inorgânicas em suspensão revelaram que elas também exibiam este comportamento, desde que as suas dimensões fossem suficientemente pequenas. Uma teoria para descrever o movimento browniano foi proposta por Einstein em 1905 (Weiss, 1996).

O movimento browniano de uma partícula em suspensão resulta do fato de que ela está continuamente sendo bombardeada pelas moléculas que compõem o meio, as quais estão em constante agitação térmica. Como o movimento das moléculas do fluido é aleatório, as forças sofridas pela partícula browniana devidas às colisões com as moléculas do meio também têm caráter aleatório. Sendo assim, o movimento errático da partícula browniana deve ser descrito em termos probabilísticos. O modelo probabilístico mais simples que tem como consequência as leis macroscópicas da difusão é o passeio aleatório. Um passeio aleatório num espaço de dimensão d é um processo no qual uma partícula dá um passo de tamanho $\pm\Delta x_i$ na direção i com probabilidade p_i^\pm , $i = 1, 2, \dots, d$. O passeio aleatório mais simples possível é o unidimensional ($d = 1$) isotrópico ($p^+ = p^- = 1/2$). Podemos supor, sem perda de generalidade, que ela parte da origem em $t = 0$ e, a cada τ segundos, dá um passo de tamanho Δx para a direita com probabilidade $1/2$ ou um passo para a esquerda com probabilidade $1/2$; ou seja, $p^+ = p^- = 1/2$. A partir desta regra simples é possível obter uma equação diferencial para a probabilidade $\rho(x, t)$ de encontrarmos a partícula no ponto x da reta depois de N passos, ou seja, no instante $t = N\tau$ (Weiss, 1996). Se imaginarmos um sistema composto por muitas partículas que executam passeios aleatórios independentes esta probabilidade pode ser interpretada como a densidade (ou concentração) de partículas no ponto x no instante $t = N\tau$. Neste contexto, o processo que acabamos de descrever é conhecido como difusão de Fick, e é caracterizado por duas leis macroscópicas

obedecidas pela densidade $\rho(x, t)$. A primeira lei de Fick diz que o fluxo $\Phi(x, t)$ de partículas no ponto x no instante t é proporcional ao gradiente da concentração $\rho(x, t)$,

$$\Phi = -D \frac{\partial \rho(x, t)}{\partial x}, \quad (3.1)$$

onde D é uma constante, chamada de coeficiente de difusão.

A segunda lei de Fick está relacionada ao princípio da conservação da matéria, que estabeleceu que a variação temporal da concentração de partículas num volume infinitesimal é igual a variação espacial do fluxo das partículas em torno deste ponto,

$$\frac{\partial \rho(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial \Phi(x, t)}{\partial x} = \frac{\partial}{\partial x} \left[D \frac{\partial \rho(x, t)}{\partial x} \right]. \quad (3.2)$$

Caso D tenha o mesmo valor em todos os pontos do espaço, podemos simplificar a expressão 3.2 para:

$$\frac{\partial \rho(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 \rho(x, t)}{\partial x^2}. \quad (3.3)$$

Esta é a equação de difusão unidimensional. Supondo uma solução separável na forma $\rho(x, t) = X(x)T(t)$, temos como solução geral:

$$\rho(x, t) = [Ae^{iDx} + Be^{-iDx}]e^{-c^2t} \quad (3.4)$$

onde, A, B, c , e D são constantes, sendo $D = c/\sqrt{D}$.

As soluções para cada problema dependem das condições iniciais. Em particular, a solução estacionária ($t \rightarrow \infty$) é sempre uniforme espacialmente, ou seja, a difusão de Fick não permite explicar a formação de padrões espaciais heterogêneos.

3.1.1 Sistemas de reação-difusão

O surgimento de estrutura espacial em um sistema controlado por regras dinâmicas a princípio homogêneas é um fenômeno conhecido como *formação de padrões*. Um dos primeiros a formular mais precisa e sistematicamente este problema foi o matemático inglês Alan Turing. Turing propôs (Turing, 1952) que, sob condições bem específicas, produtos químicos podem reagir de tal forma a produzir estados estacionários espacialmente não homogêneos. A equação geral de Turing é dada por

$$\frac{\partial \vec{c}}{\partial t} = f(\vec{c}) + D\nabla^2 \vec{c} \quad (3.5)$$

onde \vec{c} é um vetor de n concentrações, f representa as reações químicas e D é uma matriz diagonal de coeficientes de difusão positivos (Murray, 1993).

Para o caso de apenas duas espécies químicas $A(\vec{r}, t)$ e $B(\vec{r}, t)$, as equações de movimento se escrevem:

$$\begin{aligned} \frac{\partial A}{\partial t} &= F(A, B) + D_A \nabla^2 A \\ \frac{\partial B}{\partial t} &= G(A, B) + D_B \nabla^2 B \end{aligned} \quad (3.6)$$

onde F e G representam as cinéticas de reação, as quais são não lineares. Note que estas são essencialmente equações de difusão com termos locais que correspondem à reação química entre as substâncias envolvidas. Por isto as equações que formam este tipo de sistema são conhecidas como *equações de reação-difusão*.

A idéia de Turing fundamenta-se na consideração de que, em ausência de processos difusivos $D_A = D_B = 0$, as funções A e B possuem um estado estacionário uniforme, linearmente estável. Em certas condições, para valores finitos da difusão, desenvolve-se um determinado padrão não homogêneo, que pode estar associado à instabilidade caso $D_A \neq D_B$ (Murray, 1993).

Por definição, um sistema de reação-difusão exibe uma estabilidade de Turing, se o estado estacionário homogêneo for estável na ausência de difusão. Caso seja instável a pequenas perturbações espaciais, em presença da difusão, então o sistema apresenta uma instabilidade de Turing (Gomes & Varriale, 2001).

3.2 Dinâmica de Lotka-Volterra com Distribuição Espacial

Se combinarmos um modelo para a dinâmica de duas populações interagentes com um modelo para a movimentação destas populações em seu ambiente obtemos um sistema de equações do tipo que acabamos de escrever, conhecido como reação-difusão (Murray, 1993). As densidades populacionais são funções do tempo e da posição, e as equações diferenciais para estas densidades são de primeira ordem no tempo e segunda ordem no espaço. Vamos supor que duas populações dadas interajam localmente, ou seja, em cada ponto \vec{r} de seu *habitat*, de acordo com a dinâmica de Lotka-Volterra. Adicionalmente, vamos supor que as duas populações executem passeios aleatórios neste *habitat*, de modo que suas densidades populacionais obedeçam às leis da difusão de Fick. A combinação destes dois processos resulta no sistema de equações

$$\begin{aligned} \frac{\partial h(\vec{r}, t)}{\partial t} &= D_h \nabla^2 h(\vec{r}, t) + \alpha h(\vec{r}, t) \left(1 - \frac{h(\vec{r}, t)}{K} \right) - \frac{\gamma p(\vec{r}, t) h(\vec{r}, t)}{K} \\ \frac{\partial p(\vec{r}, t)}{\partial t} &= D_p \nabla^2 p(\vec{r}, t) + \frac{\beta \gamma h(\vec{r}, t) p(\vec{r}, t)}{K} - \mu p(\vec{r}, t) \end{aligned} \quad (3.7)$$

onde D_h e D_p são as constantes de difusão das populações de presas e predadores, respectivamente.

Como foi mostrado por Turing, a existência de estrutura espacial combinada a processos locais não-lineares abre a possibilidade de formação de padrões complexos (Petrovskii & Malchow, 1999 e 2002) e do aparecimento de transições entre fases ordenadas e desordenadas. No entanto, o surgimento desse padrão, não é

necessariamente devido a instabilidade de Turing, podendo ser decorrer da própria dinâmica do sistema.

3.3 Versão baseada em indivíduos do modelo de Lotka-Volterra numa rede unidimensional

Uma questão muito importante no estudo de dinâmica populacional, é a dispersão das populações. Esta variável não é considerada pelo modelo tradicional de Lotka-Volterra. Desse modo, para que esse estudo pudesse ser realizado, foi incorporado ao MBI uma estrutura espacial. Essa estrutura baseia-se numa rede de N sítios dispostos horizontalmente.

A simulação do modelo (3.7) unidimensional foi implementada utilizando o conjunto de regras estabelecidas para o MBI no item (2.4) e,

No passo t ,

5. Cada presa pode mover-se com probabilidade $Mob_h/2$ para esquerda e $Mob_h/2$ para direita.
6. Cada predador pode mover-se com probabilidade $Mob_p/2$ para esquerda e $Mob_p/2$ para direita.

A mobilidade inicial para predadores (Mob_p) e presas (Mob_h) foi de 0.5. Os parâmetros iniciais utilizados na simulação podem ser vistos na Tabela 3.1.

Com a introdução da estrutura espacial a relação entre os valores dos parâmetros e o tipo de regime assintótico foi, em alguns casos, alterada. Por exemplo, para o conjunto de parâmetros 1 as populações de presas e predadores eram extintas no modelo com dimensão zero; agora atingem um regime assintótico de coexistência, com ambas as populações oscilando no tempo, como pode ser visto nas Figuras 3.1, 3.2, e 3.3. Observa-se que o aumento do tamanho do domínio espacial em

Tabela 3.1: Parâmetros iniciais utilizados na simulação do MBI

	Parâmetros iniciais	
	Conjunto 1	Conjunto 2
γ	3.7	0.4
α	0.4	0.02
μ	0.25	0.01
β	0.35	0.35
K	1000	1000
<i>presa0</i>	193	72
<i>pred0</i>	87	46

onde, *presa0* e *pred0*, são as populações iniciais de presas e predadores respectivamente; K é a capacidade de suporte do ambiente, γ a taxa de predação, α é a taxa de crescimento per-capita das presas por unidade de tempo, μ a mortalidade dos predadores e β é a "taxa de conversão" de presas em predadores.

questão (aqui representado pelo número de sítios N) tem um efeito importante sobre as flutuações de tamanho populacional: a amplitude das oscilações diminui apreciavelmente com N . Pode-se dizer, então, que o aumento do domínio espacial tem um efeito estabilizador sobre os tamanhos populacionais. Este comportamento é compatível com as evidências experimentais de que as taxas de extinção são maiores em áreas pequenas, que suportam populações menores, do que em grandes áreas (Diamond, 1984). Isso demonstra que a persistência das populações depende, dentre outros fatores, da estrutura espacial.

Um exemplo de ocorrência de pequenas áreas devido à ação humana é a fragmentação de habitats. Esse processo ocorre em todo o mundo através da retirada da vegetação nativa, seja por exploração de madeira ou para uso da terra. As consequências imediatas da fragmentação são a redução da área de habitat disponível e a subdivisão do mesmo. Estes processos levam a uma drástica redução na diversidade biótica local, seja imediatamente, através da perda da área, ou a longo prazo, através dos efeitos do isolamento. Os pequenos tamanhos populacionais das

Tabela 3.1: Valores iniciais utilizados na simulação do VEM

Parâmetros iniciais	
Conjunto 1	Conjunto 2
3.7	0.4
0.4	0.02
0.25	0.05
0.25	0.35
0.00	0.00

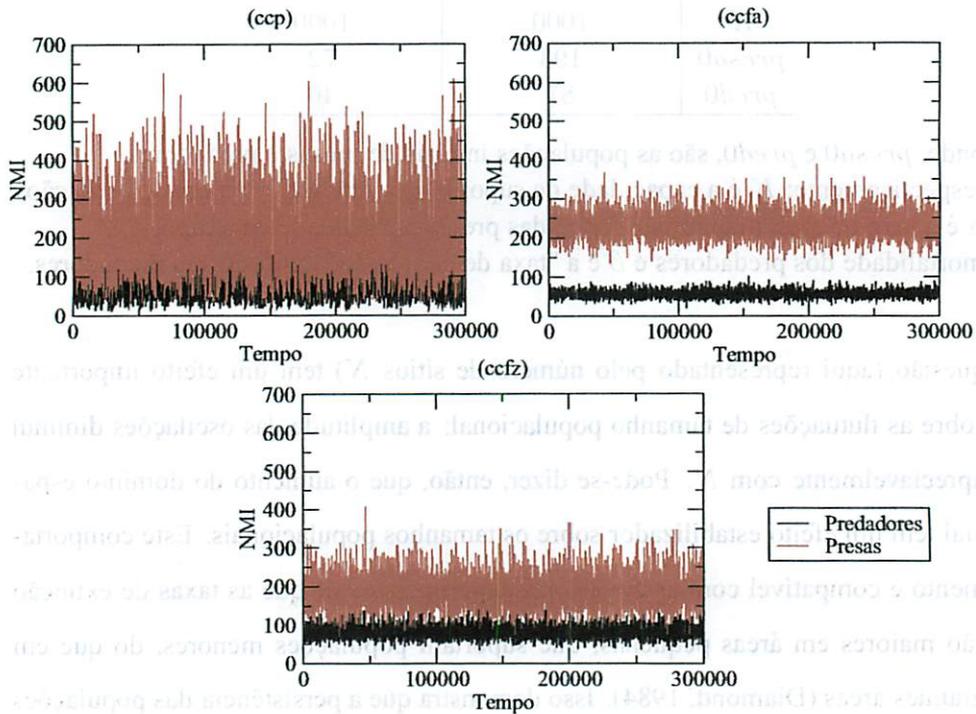


Figura 3.1: Séries temporais das médias dos tamanhos populacionais na rede unidimensional com $N = 5$ sítios. Utilizamos o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. Os três gráficos ilustram condições de contorno diferentes (ver texto).

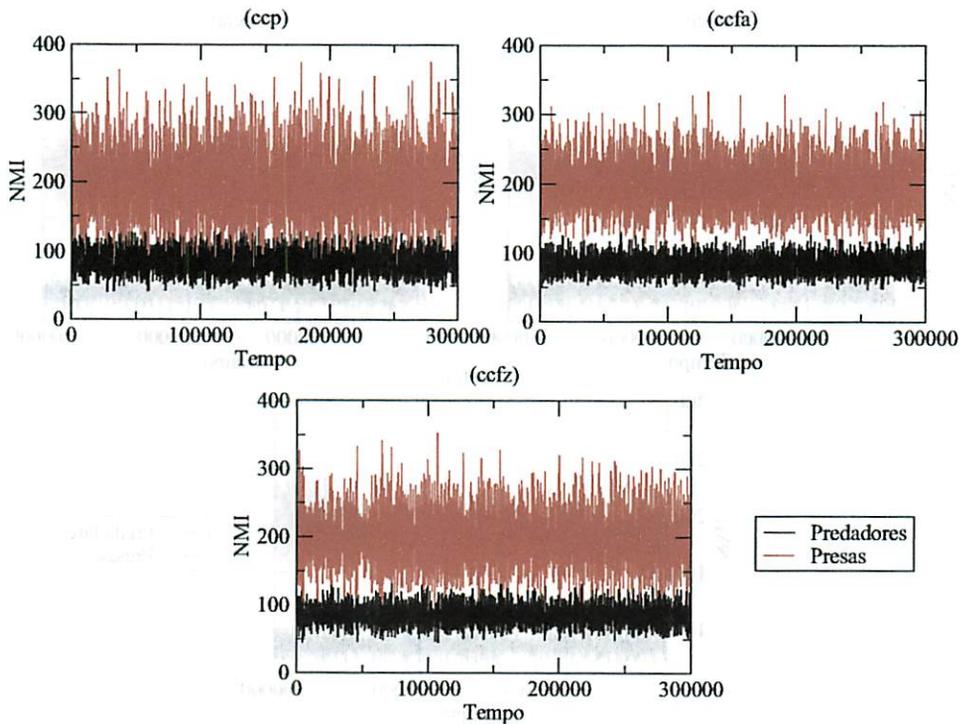


Figura 3.2: Séries temporais das médias dos tamanhos populacionais na rede unidimensional com $N = 50$ sítios. Utilizamos o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. Os três gráficos ilustram condições de contorno diferentes (ver texto).

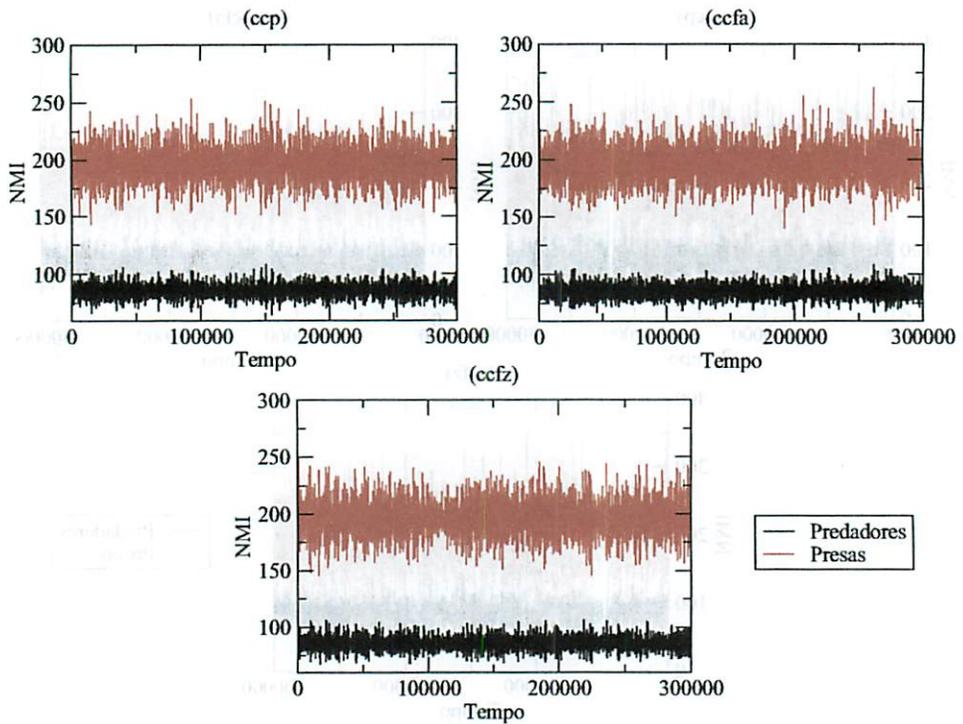


Figura 3.3: Séries temporais das médias dos tamanhos populacionais na rede unidimensional com $N = 500$ sítios. Utilizamos o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. Os três gráficos ilustram condições de contorno diferentes (ver texto).

espécies remanescentes se tornam vulneráveis à extinção através de processos ambientais que ocorrem ao acaso ou, como mostramos acima, devido a instabilidades intrínsecas à dinâmica populacional.

3.3.1 Condições de Contorno

As condições de contorno são aspectos importantes no estudo da dinâmica espaço-temporal. Ela descreve o comportamento de um indivíduo nas bordas do habitat (Barbosa, 2003 e Farlow, 1993). Existem basicamente três tipos de condições de contorno, as periódicas ou circulares, as de fluxo zero e as fronteiras abertas. Nas condições de contorno periódicas (ccp) as extremidades do habitat são ligadas, formando um anel no caso unidimensional ou um toro no caso bidimensional. Dessa forma os efeitos de tamanho finito do domínio espacial são minimizados (todos os indivíduos possuirão o mesmo número de vizinhos, como acontece num domínio infinito).

No caso das condições de contorno de fluxo zero (ccfz), os indivíduos que estão na borda só podem migrar para o sítio anterior, se estes estiverem no final da rede, ou no sítio posterior se estiverem no início da rede. Já nas condições de contorno de fronteira aberta (ccfa) os indivíduos podem dar um passo para fora do ambiente, sendo removido do sistema, diminuindo a população total.

Espera-se que, para domínios espaciais muito extensos, o que acontece nas bordas do domínio não influencie significativamente a dinâmica do sistema como um todo. Portanto, se desejamos minimizar os efeitos de borda precisamos considerar redes com muitos sítios. Entretanto, isto pode não ser conveniente do ponto de vista computacional. Uma outra forma de minimizar os efeitos do tamanho finito do domínio é considerar condições de contorno periódicas, já que, neste caso, todos os sítios da rede são equivalentes.

Para testar os efeitos de diferentes condições de contorno no caso específico do

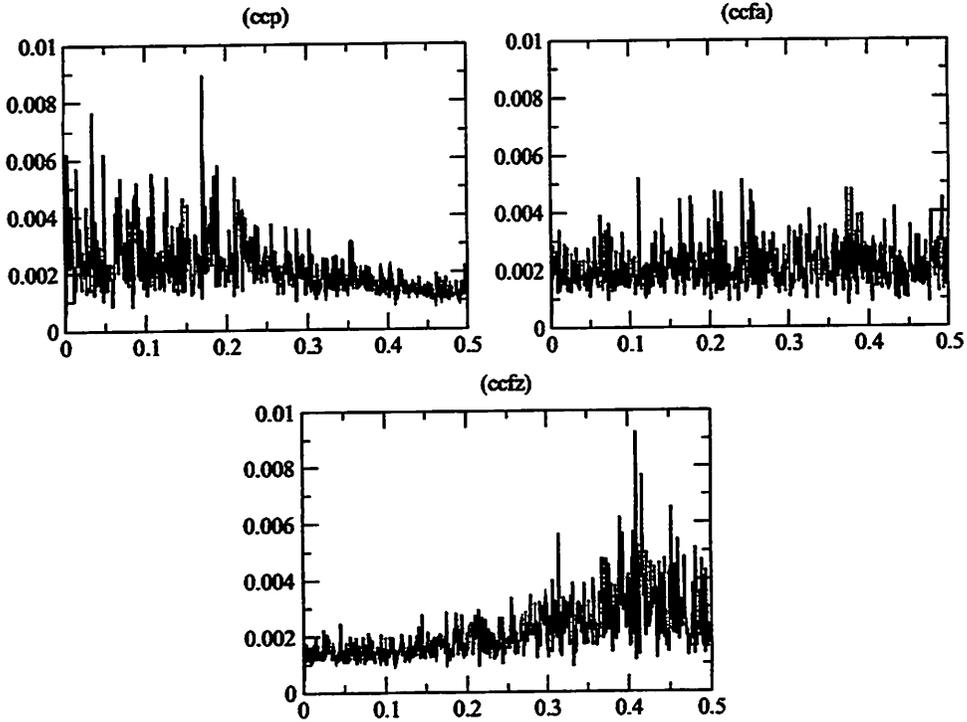


Figura 3.4: Espectros de frequências das séries temporais da dinâmica na rede de 5 sítios, Figura 3.1

modelo que estamos estudando, utilizamos o conjunto 1 de parâmetros da Tabelas 3.1 com as três condições de contorno mencionadas.

Como era de se esperar, nas redes com muitos sítios ($N = 50$ e $N = 500$), a dinâmica populacional não é afetada significativamente pela mudança nas condições de contorno, como pode ser observado comparando os três gráficos nas Figuras 3.2 e 3.3. Uma análise visual dos espectros de frequências das várias séries temporais (Figuras 3.5 e 3.6 confirma a semelhança entre as dinâmicas. Já a dinâmica da rede de 5 sítios é fortemente afetada pelas condições de contorno, como evidenciado pelas séries temporais, Figura 3.1, e pelos seus espectros de frequência, Figura 3.4.

Observa-se na Figura 3.6 que, embora o espectro de frequências tenha uma

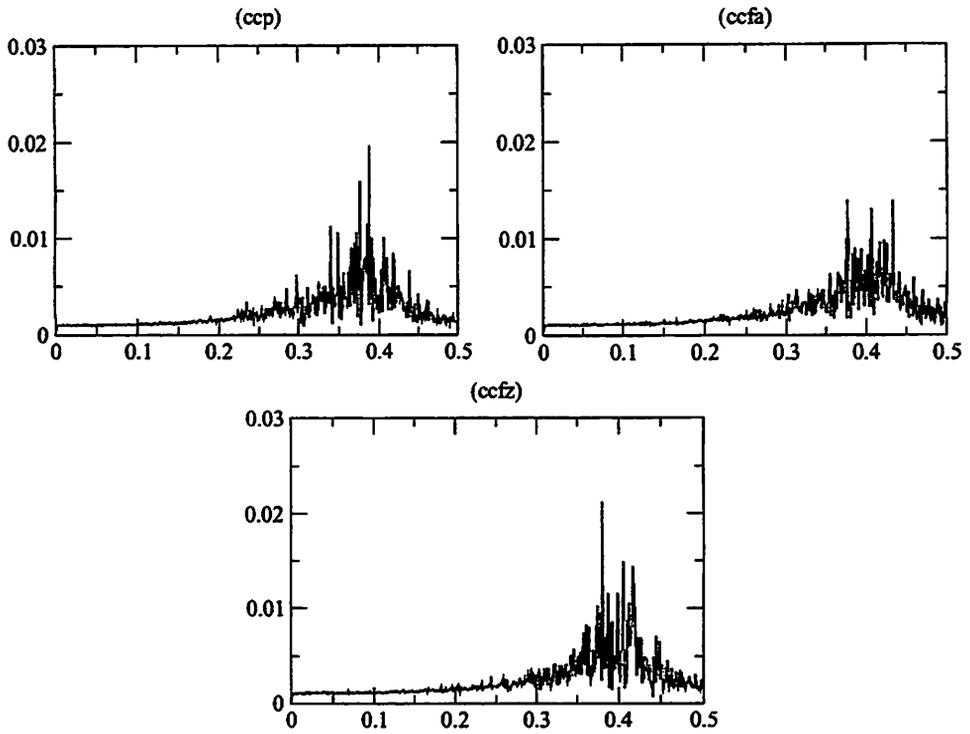


Figura 3.5: Espectros de frequências das séries temporais da dinâmica na rede de 50 sítios, Figura 3.2

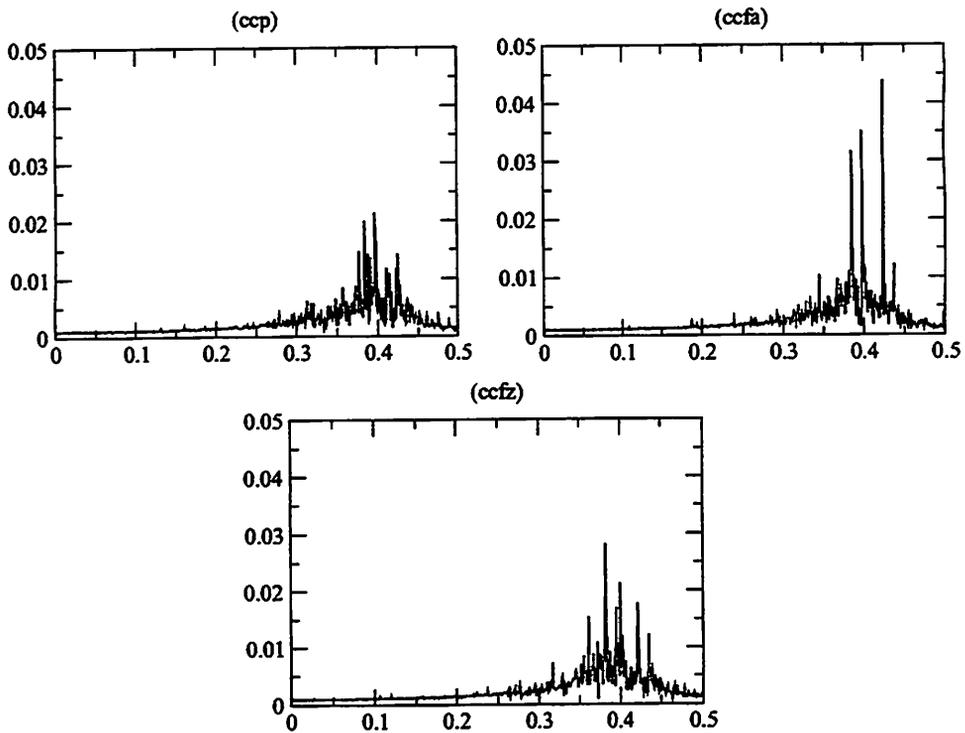


Figura 3.6: Espectros de frequências das séries temporais da dinâmica na rede de 500 sítios, Figura 3.3

largura finita, e, portanto, a dinâmica não seja periódica, é possível perceber contribuições importantes de alguns períodos bem definidos. A largura do espectro de frequências fica cada vez maior a medida que o número de sítios diminui, conforme mostrado na Figura 3.4, acentuando assim o caráter não-periódico da dinâmica.

Como acabamos de observar, as condições de contorno não afetam significativamente o comportamento dinâmico do modelo quando o domínio espacial é grande (ou seja, o número N de sítios é muito maior do que um). Sendo assim, a partir deste momento adotaremos condições de contorno periódicas e $N = 500$ em todas as nossas simulações.

3.3.2 Invasões

Uma situação interessante que ocorre frequentemente na natureza, é a entrada de uma população invasora num ecossistema ao qual ela não pertencia. Exemplos, temos vários: infestações de pragas em monoculturas, introdução de espécies exóticas no ambiente pelo homem, dentre outros. Qual será o comportamento dessa população no novo ambiente, e qual será a reação do ecossistema ao qual ela foi inserida, nunca se sabe ao certo. Em se tratando de agricultura, se for percebido a infestação de uma determinada praga em tempo hábil, e se for conhecida a dinâmica de infestação, pode-se evitar que danos maiores ocorram. No modelo de Lotka-Volterra com distribuição espacial que estamos investigando é fácil considerar uma situação de invasão: basta escolhermos condições iniciais apropriadas. Mais especificamente, se tomarmos a distribuição espacial inicial de presas homogênea, por exemplo, e as populações de predadores concentradas em um ou mais sítios da rede, estaremos emulando uma situação típica de invasão.

A difusão dos predadores no ambiente pode ser vista na Figura 3.7. Neste caso, os predadores invadiram a rede em um único ponto, no sítio 250 e, ao longo do tempo conseguiram se estabelecer. No princípio da simulação ocorreram osci-

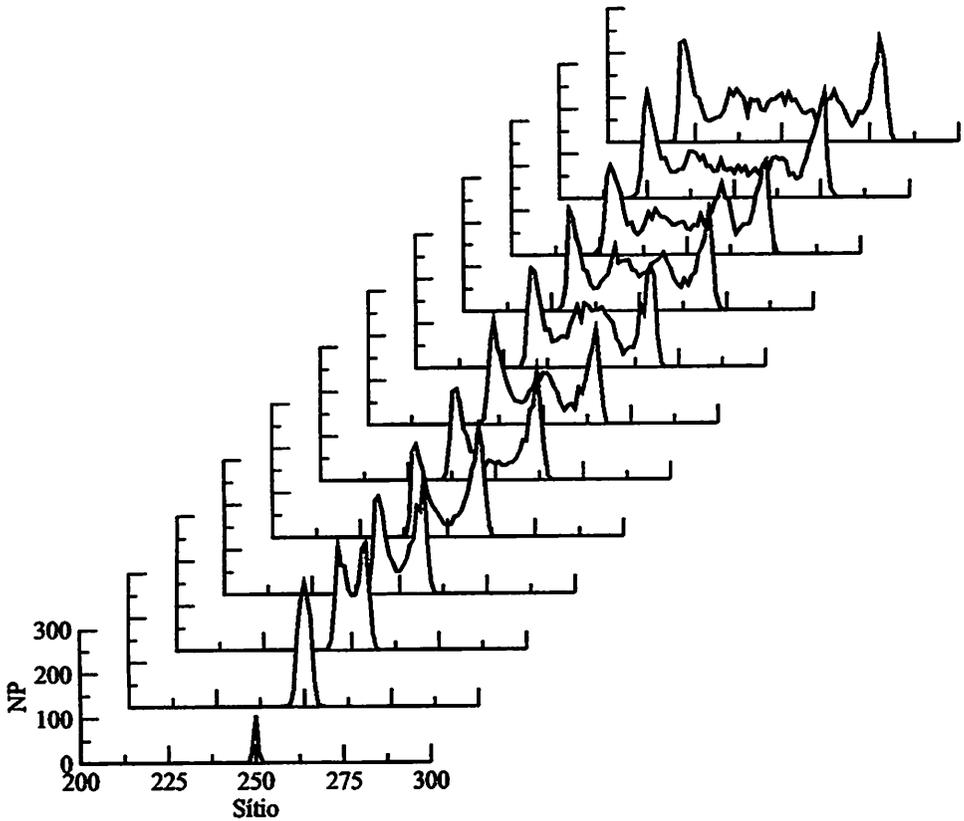


Figura 3.7: Distribuição espacial da população de predadores para diferentes tempos depois da invasão. O tempo cresce de baixo para cima. A invasão ocorre no sítio $N = 250$. Foi utilizado o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. NP = Número de predadores.

lações grandes nos sítios que estavam sendo "atacados"(Figuras 3.7 e 3.8). Estas por sua vez foram diminuindo ao longo do tempo até atingir uma situação de equilíbrio. É importante ressaltar que esse equilíbrio só foi possível porque o ambiente foi capaz de suportar ambas as populações. Caso tivesse sido colocado um número muito maior de predadores que a capacidade de suporte, fatalmente estes teriam levado as presas a extinção e a eles logo em seguida por falta de alimento.

Nas Figuras 3.9 e 3.10 os predadores começaram e invasão em dois pontos, no

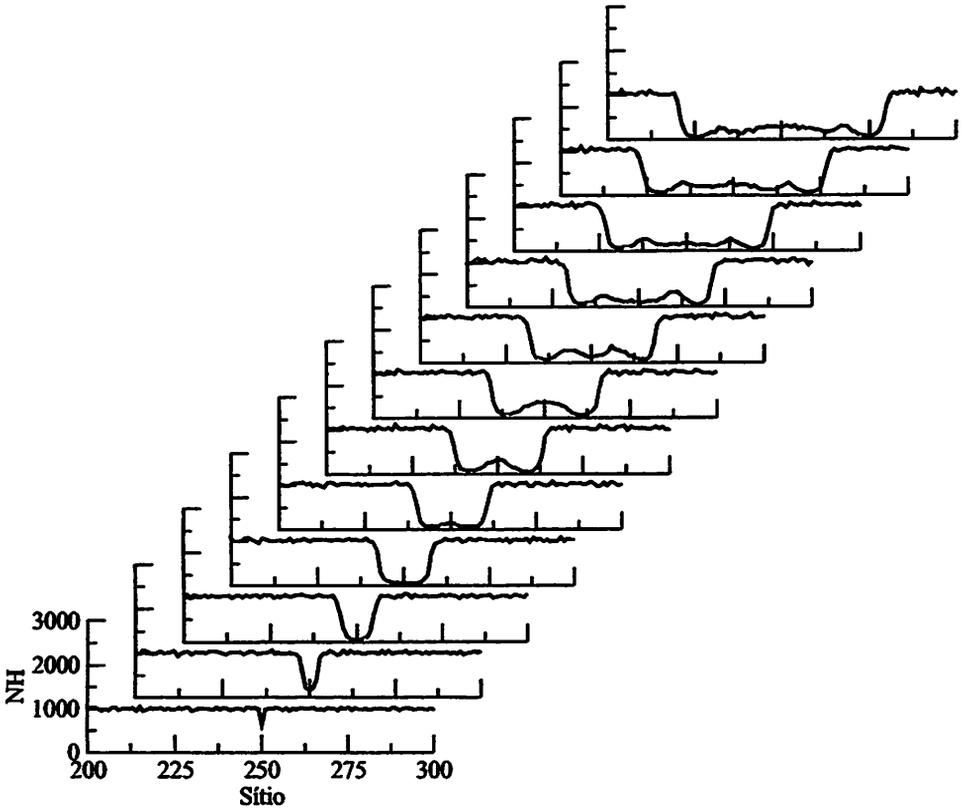


Figura 3.8: Distribuição espacial da população de presas para diferentes tempos depois da invasão. O tempo cresce de baixo para cima. A invasão ocorre no sítio $N = 250$. Foi utilizado o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. NH = Número de presas.

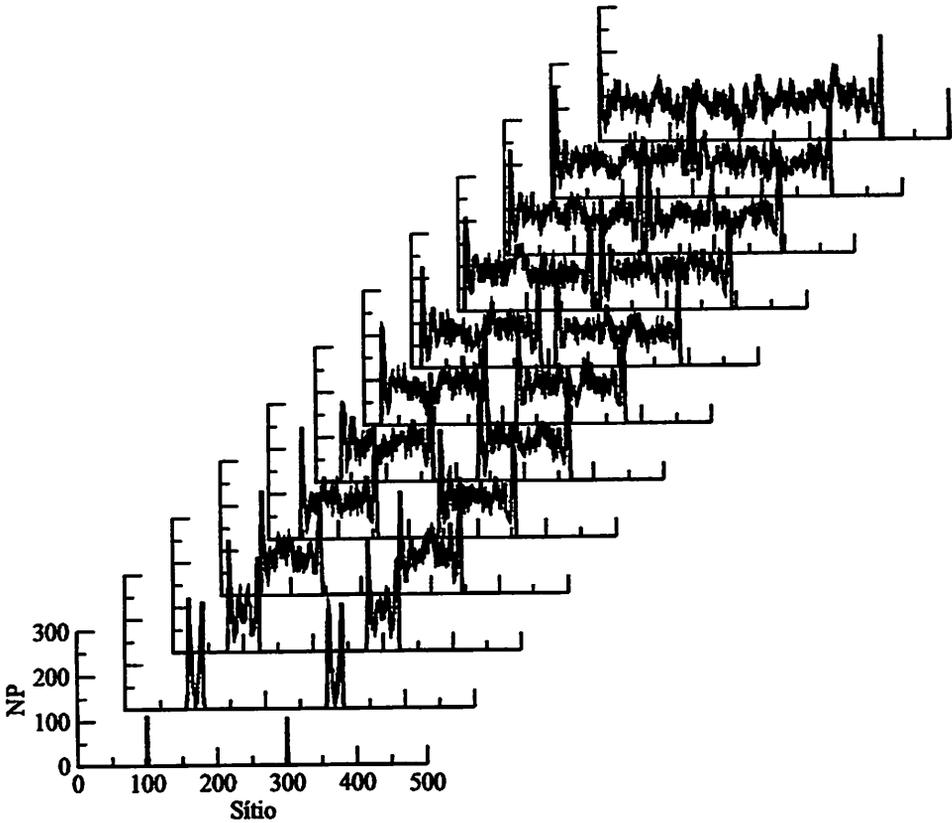


Figura 3.9: Distribuição espacial da população de predadores para diferentes tempos depois da invasão. O tempo cresce de baixo para cima. A invasão ocorre nos sítios $N = 100$ e $N = 300$. Foi utilizado o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. NP = Número de predadores.

sítio $N = 100$ e $N = 300$. Como no caso anterior, eles conseguiram se estabelecer no ecossistema. Com a presença dos predadores no ambiente, as presas que antes tinham seu tamanho populacional regulado somente pela sua densidade populacional, e por esse motivo a população permanecia estável na capacidade de suporte, agora têm um outro regulador, os predadores, que as “forçam” a permanecer com uma população muito menor do que antes.

É interessante notar que a dinâmica espaço-temporal das populações de presas

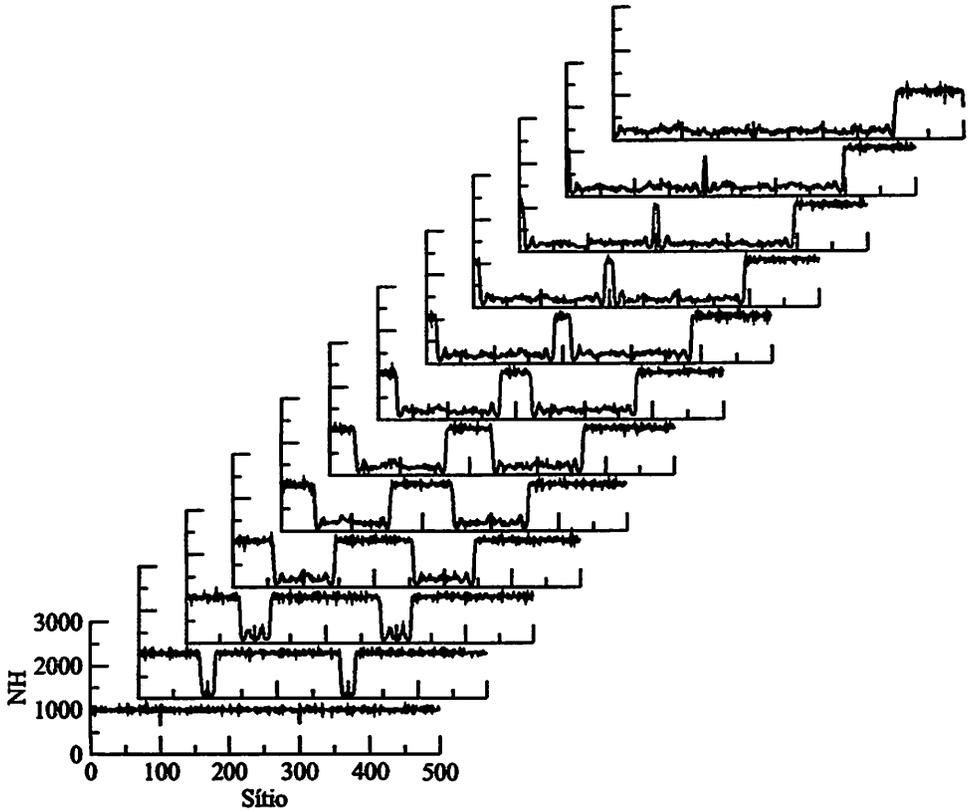


Figura 3.10: Distribuição espacial da população de presas para diferentes tempos depois da invasão. O tempo cresce de baixo para cima. A invasão ocorre nos sítios $N = 100$ e $N = 300$. Foi utilizado o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1. NH = Número de presas.

e predadores lembra muito a propagação de frentes de onda. Este tipo de comportamento é comum em modelos do tipo reação-difusão, e costuma ser denominado “ondas de invasão” (Murray, 1993). Estas são ondas não-lineares que, portanto, não obedecem ao princípio da superposição, como pode ser facilmente verificado pela inspeção visual dos casos de invasão em mais de um sítio, Figuras 3.9 e 3.10.

3.4 Formação de Padrões

Um aspecto importante de modelos de reação-difusão, como o que estamos estudando, é a possibilidade de surgimento de distribuições espaciais heterogêneas das populações, mesmo que as regras dinâmicas sejam idênticas para todos os pontos do domínio. Este fenômeno, denominado formação de padrões, é muito comum na natureza. As estampas das peles de vários animais, como zebras, leopardos, onças, girafas, etc. são consequência de dinâmicas tipo reação-difusão (Murray, 1993).

Nossos resultados indicam que a dinâmica de Lotka-Volterra acoplada à difusão gera padrões espaciais não-uniformes. Na Figura 3.11 vemos a evolução da distribuição espacial numa rede de 500 sítios com condições de contorno periódicas. Tomamos distribuições iniciais uniformes. Ao longo do tempo, as pequenas flutuações locais devidas ao caráter estocástico da dinâmica são amplificadas pela dinâmica local não-linear, levando assintoticamente à formação de um padrão espacial irregular. Note que a origem deste padrão não é a instabilidade de Turing: as difusividades de ambas as populações são idênticas. Pode-se entender o surgimento destes padrões através de uma analogia com um sistema mecânico. Imagine uma cadeia de osciladores não-lineares acoplados. Se todos forem postos a oscilar sob as mesmas condições iniciais deverão continuar a oscilar em fase. Entretanto, se introduzirmos uma perturbação aleatória em cada um dos osciladores, o caráter não-linear de sua dinâmica poderá amplificar o efeito deste ruído, e em poucos

ciclos os osciladores estarão fora de fase. Devido ao acoplamento, há uma tendência de correlação entre os osciladores vizinhos, mas que deve diminuir com a distância.

É interessante notar que, apesar da irregularidade aparente, os padrões assintóticos observados na Figura 3.11 apresentam correlação espacial não-nula, como mostrado na Figura 3.12. Este comportamento está plenamente de acordo com a analogia mecânica que acabamos de apresentar. No início da evolução temporal as flutuações populacionais são essencialmente aleatórias, como pode-se notar pela variação abrupta da função de correlação em $T = 1$. Conforme o sistema evolui a função de correlação vai adquirindo caráter de decaimento exponencial, $\xi(\Delta x) \propto \exp(-\lambda\Delta x)$, o que indica a ausência de ordem de longo alcance ($\Delta x \rightarrow \infty$). O inverso da taxa de decaimento, $\Delta x_0 = \lambda^{-1}$, dá uma idéia da distância Δx_0 para a qual ainda existe correlação apreciável. Para tempos $T = 2 \times 10^5, 2.5 \times 10^5$ e 3×10^5 , Δx_0 vale, respectivamente, 22, 11 e 18 sítios.

Ao diminuir a rede de 500 (Figura 3.11) para 50 (Figura 3.13) e finalmente para 10 sítios (Figura 3.14), percebe-se que ocorre uma "sincronização" das populações nos vários sítios à medida que a rede diminui, saindo de uma distribuição espacial irregular na rede de 500 sítios a uma distribuição bastante uniforme para a rede de 10 sítios. Isto é perfeitamente compreensível se notarmos que as correlações espaciais calculadas acima estendem-se para além de dez sítios.

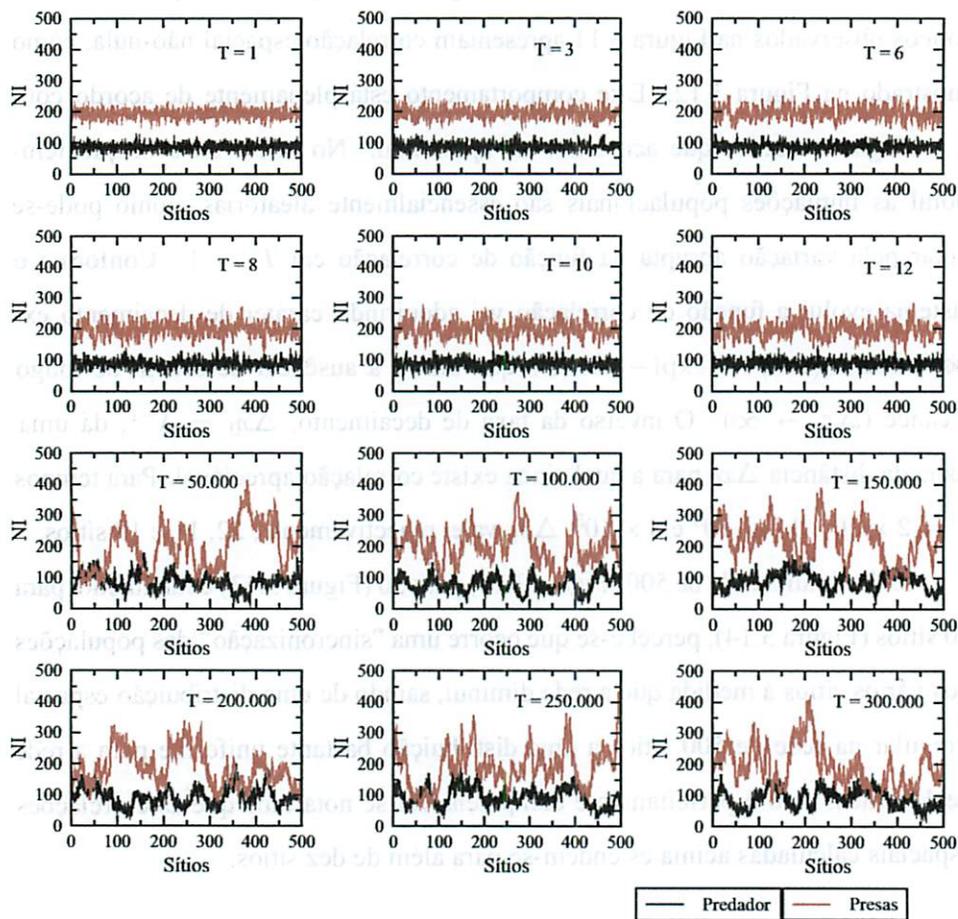


Figura 3.11: Distribuição espacial das populações na rede de 500 sítios para o conjunto de parâmetros 1 da Tabela 3.1 e condições de contorno periódicas.

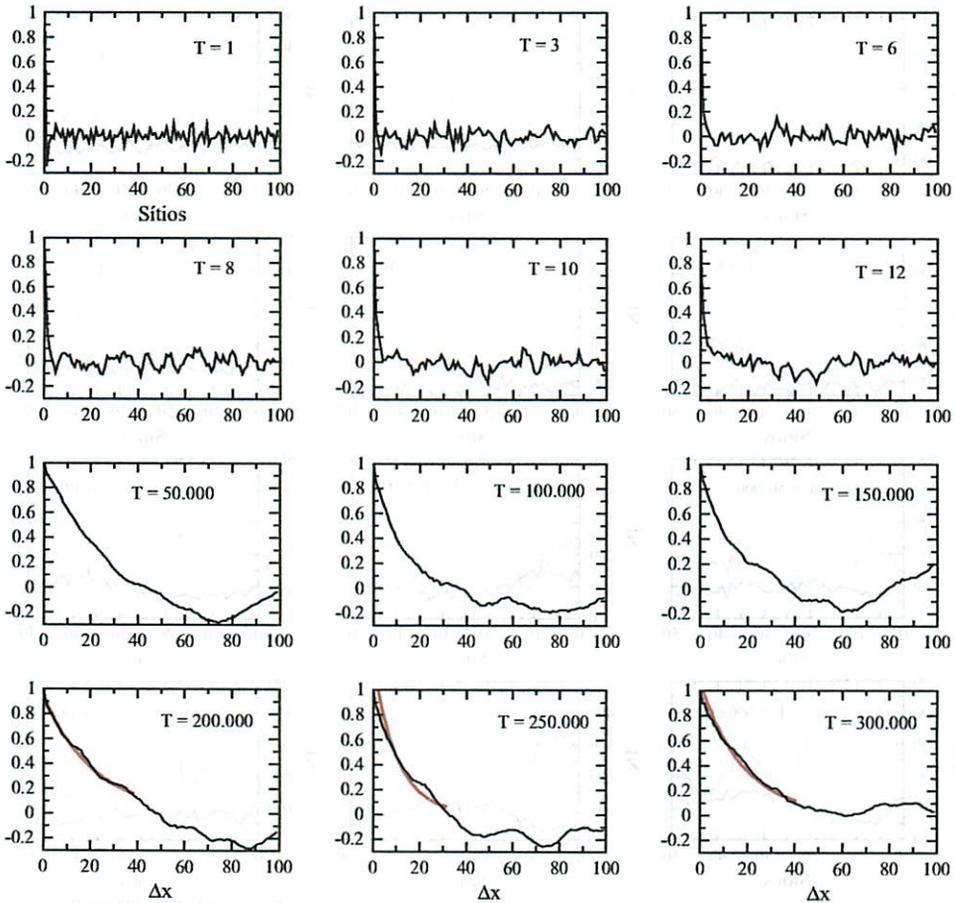


Figura 3.12: Correlação espacial na população de presas calculada a partir da Figura 3.11. As linhas vermelhas em $T = 2 \times 10^5$, 2.5×10^5 e 3×10^5 correspondem a ajustes exponenciais.

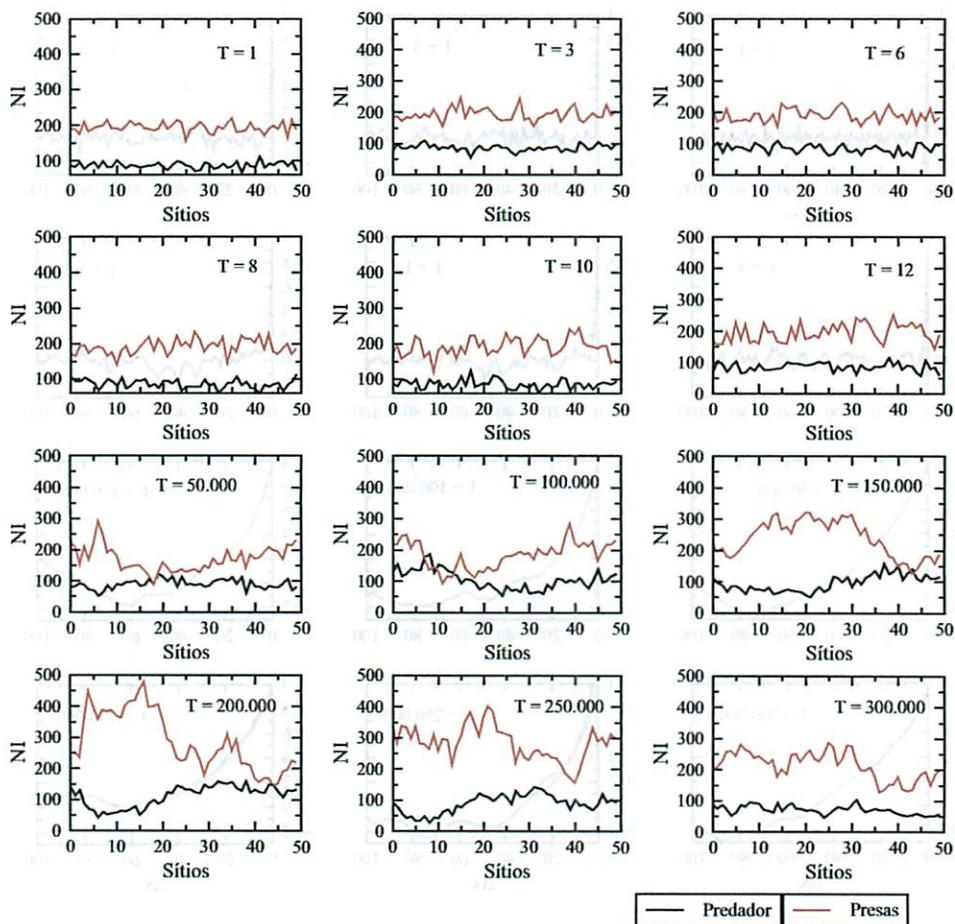


Figura 3.13: Comportamento dos indivíduos nos sítios para ccp. Utilizamos o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1; NSítios = 50.

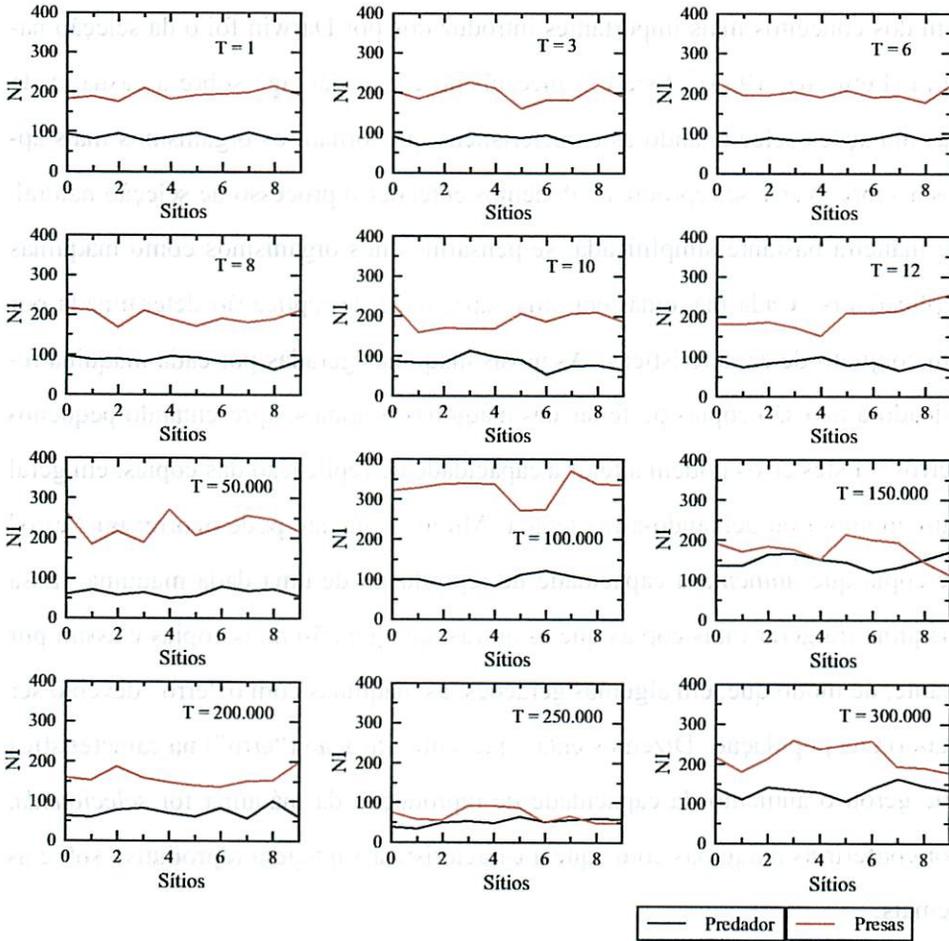


Figura 3.14: Comportamento dos indivíduos nos sítios para ccp. Utilizamos o conjunto 1 de parâmetros da Tabela 3.1; NSítios = 10.

3.5 Modelagem de um mecanismo evolutivo

Darwin, por volta de 1859, lançou as bases da moderna teoria científica da evolução com seu livro "On the Origin of Species by means of Natural Selection". Um dos conceitos mais importantes introduzidos por Darwin foi o da seleção natural (Futuyma, 1993). Este é o mecanismo chave que age sobre a casualidade das mutações selecionando as características que tornam os organismos mais aptos a sobreviver e se reproduzir. Podemos entender o processo de seleção natural, de maneira bastante simplificada, se pensarmos nos organismos como máquinas replicadoras. Cada máquina tem uma capacidade de replicação determinada por um conjunto de características. As novas máquinas geradas por cada máquina replicadora não são cópias perfeitas das máquinas originais, apresentando pequenos "erros". Estes erros podem alterar a capacidade de replicação das cópias, em geral diminuindo-a ou deixando-a inalterada. Muito raramente pode ocorrer um "erro" de cópia que *umenta* a capacidade de reprodução de uma dada máquina. Essa máquina irá gerar mais cópias que as outras, que gerarão mais cópias e assim por diante, de modo que, em algumas gerações, as máquinas com o "erro" deverão ser maioria na população. Dizemos então que a modificação ("erro") na característica que gerou o aumento da capacidade de reprodução da máquina foi *selecionada*, por conferir às máquinas com aquela característica vantagem reprodutiva sobre as demais.

Os fatores que determinam se uma dada característica confere ou não vantagem adaptativa a um organismo têm origens variadas. Podem estar relacionados a características físicas (geográficas, climáticas, geológicas, etc.) do habitat ou à interação entre o organismo em questão e outros organismos que convivem no mesmo habitat. Nosso interesse principal aqui é no último caso: como a interação entre populações influencia no processo evolutivo e como o processo evolu-

tivo determina características da dinâmica de populações interagentes. O processo evolutivo que ocorre concomitantemente envolvendo duas ou mais espécies que interagem, e que é afetado (e afeta) esta interação é denominado *co-evolução*.

Uma das grandes dificuldades em se estudar processos evolutivos reside na enorme diferença entre a escala de tempo em que ocorre a evolução e a duração da vida humana. Por isso a modelagem matemática tornou-se uma ferramenta muito importante no estudo destes processos.

Uma questão particularmente interessante que diz respeito a processos co-evolutivos está relacionada ao surgimento de estratégias, ou comportamentos, que conferem aos organismos vantagens adaptativas. Um exemplo típico, e muito interessante, é o surgimento de estratégias relacionadas à *mobilidade* das espécies interagentes em seu habitat. Uma pergunta especialmente relevante é se a própria dinâmica populacional intrínseca à interação entre duas espécies pode conferir vantagem adaptativa a algum comportamento específico ligado à mobilidade.

Para tentar responder a esta pergunta, no contexto de populações com interação tipo presa-predador, modificamos nosso modelo original, descrito na seção 3.3, para incluir um mecanismo evolutivo ligado à mobilidade. A idéia foi fazer da mobilidade de cada indivíduo, anteriormente considerada igual para toda a população e fixa, uma característica herdável no processo reprodutivo, com a possibilidade de uma pequena variação aleatória na herança. Com isto esperamos estar imitando o processo de mutações aleatórias que opera na reprodução biológica.

Como nossa intenção é verificar se a própria dinâmica gera algum tipo de “preferência” por alguma faixa de valores de mobilidade, não introduzimos nenhum mecanismo explícito de seleção para a mobilidade, ou seja, todos os valores de mobilidade são equivalentes no que diz respeito à taxa de reprodução do indivíduo. Qualquer tipo de preferência que venha a ocorrer é advindo da dinâmica do

sistema.

O modelo com mobilidade herdada consiste, então, no mesmo modelo baseado em indivíduos descrito na seção 3.3 sendo que a mobilidade agora é uma característica particular de cada indivíduo. Na reprodução cada recém-nascida recebe da mãe um “cópia” do seu valor de mobilidade com um pequeno “erro” aleatório, ou seja

$$Mob_{filha} = Mob_{mae} \pm \delta,$$

onde δ é uma variável aleatória sorteada com probabilidade uniforme sobre o intervalo $[-\Delta_{max}, \Delta_{max}]$. O tamanho do intervalo $2\Delta_{max}$ desempenha o papel de “taxa de mutação”.

Para a escolha do Δ_{max} , foram testados diferentes valores mantendo os parâmetros do conjunto 1 da Tabela 3.1 fixos. Percebeu-se que sua variação, na grande maioria dos casos não modificava qualitativamente o resultado das simulações, apenas a escala de tempo em que ocorriam. Buscamos então um valor que permitisse a visualização da evolução, quando ocorresse, mas ao mesmo tempo, que não fosse tão pequeno que tornasse proibitivo o tempo de processamento necessário para observarmos o processo evolutivo. O valor escolhido foi $\Delta_{max} = 0.001$.

Para que fosse possível realizar comparações entre os resultados obtidos com os dois conjuntos de parâmetros, mantivemos o mesmo valor de Δ_{max} escolhido para o conjunto 1 também para o conjunto 2.

Utilizamos para simular a dinâmica na presença do mecanismo evolutivo os mesmos conjuntos de parâmetros utilizados nas simulações do modelo sem hereditariedade, que podem ser encontrados na Tabela 3.1. Nossos resultados mostram que a dinâmica de Lotka-Volterra numa rede unidimensional de fato confere a certos valores de mobilidade vantagem adaptativa. Um exemplo claro disto pode ser observado na Figura 3.15, onde vemos as médias das mobilidades das duas popu-

lações em função do tempo. É fácil notar um aumento acentuado da mobilidade média nas duas populações. Analisando as distribuições de mobilidades entre os indivíduos das duas populações, Figuras 3.16 e 3.17 observa-se que elas são bastante concentradas em torno dos valores médio, indicando que praticamente não há indivíduos com mobilidades muito diferentes da média. Esta situação é típica de uma população que está sob forte pressão seletiva.

A mobilidade inicial de todos os indivíduos foi fixada em 0.5. Dessa maneira não foi atribuída nenhuma vantagem a nenhum indivíduo com respeito a mobilidade. Mesmo não sendo atribuída vantagem adaptativa as presas (vide $T = 1$, Figura 3.16), após $T = 5000$, a distribuição que outrora era concentrada em $Mob = 0.5$, agora tem uma largura pequena, havendo indivíduos com mobilidades na faixa $0.4 < Mob < 0.6$, devido às mutações que ocorreram. De alguma maneira, os indivíduos com maior mobilidade tiveram, com o passar do tempo, vantagem adaptativa, com isso predaram mais e tiveram maior número de descendentes, o que pode ser visto pelo deslocamento da distribuição para valores maiores de mobilidade, $0.5 < Mob < 0.85$, em $T = 50000$. Isso reforça a idéia de que os indivíduos que estavam na borda inferior ($Mob \sim 0.4$) em $T = 5000$ foram mais bem-sucedidos do que aqueles que estavam na borda superior ($Mob \sim 0.6$). Por esse motivo, para tempos muito grandes ($T = 600000$), através da seleção natural, as presas com maior mobilidade compõem a maioria da população.

O comportamento do modelo quando utilizamos o segundo conjunto de parâmetros da Tabela 3.1 é muito diferente do que observamos para o conjunto 1, cujos resultados acabamos de analisar. Uma inspeção visual das Figuras 3.15 - 3.17 e 3.18 - 3.20 mostra que a pressão seletiva é muito menor para este conjunto de parâmetros. Esta observação nos leva imediatamente a perguntar que características da parte temporal da dinâmica influenciam a intensidade da seleção natural,

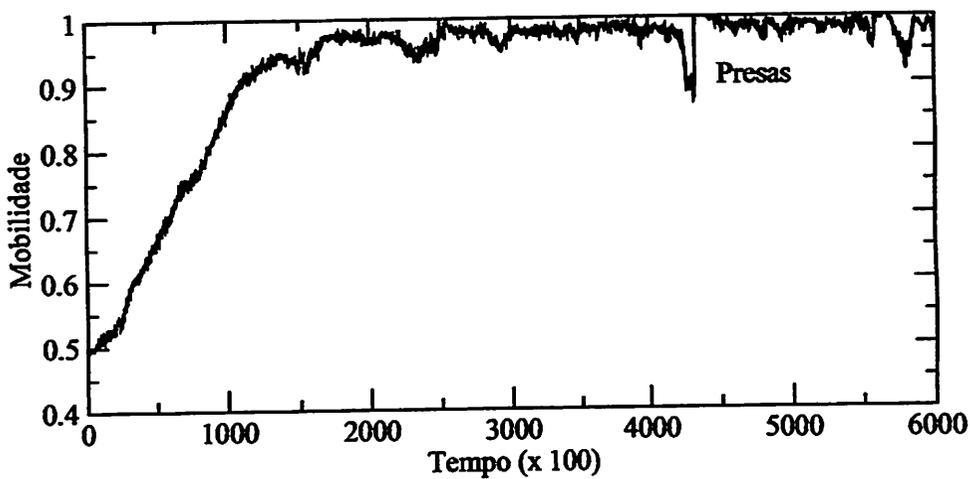
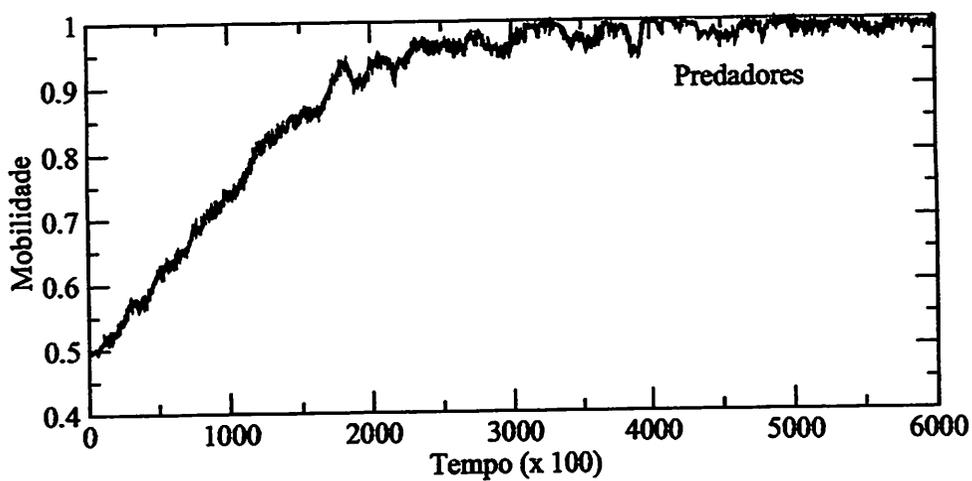


Figura 3.15: Evolução temporal da média da mobilidade dos predadores e das presas; parâmetros do conjunto 1 da Tabela 3.1.

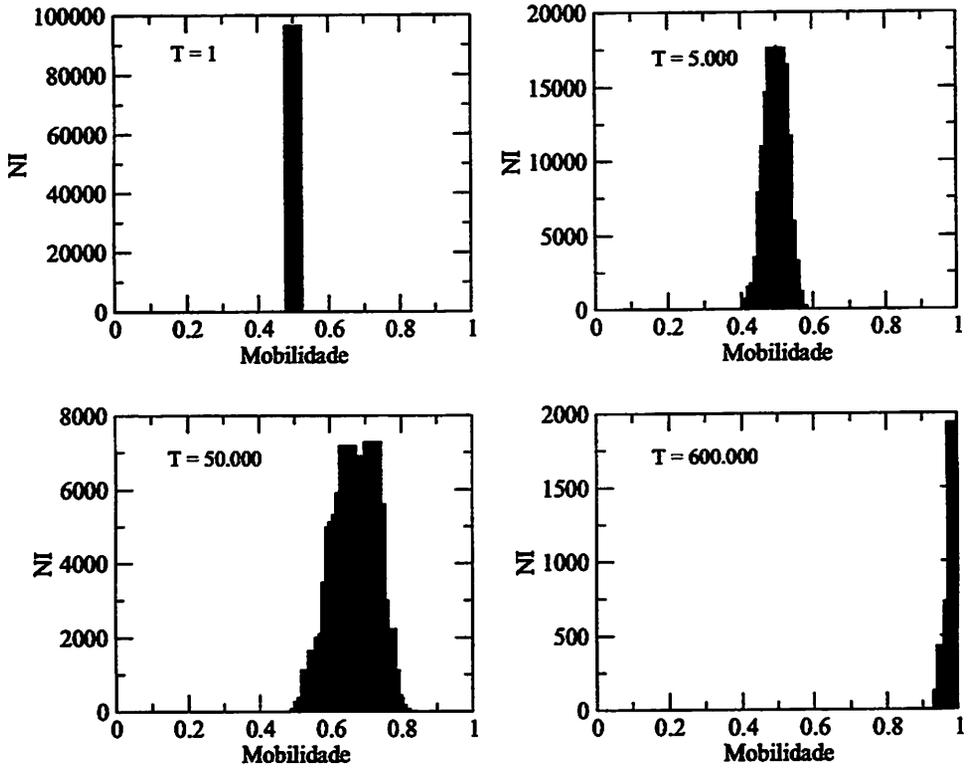


Figura 3.16: Histograma da distribuição do número de presas *versus* mobilidade; parâmetros do conjunto 1 da Tabela 3.1.

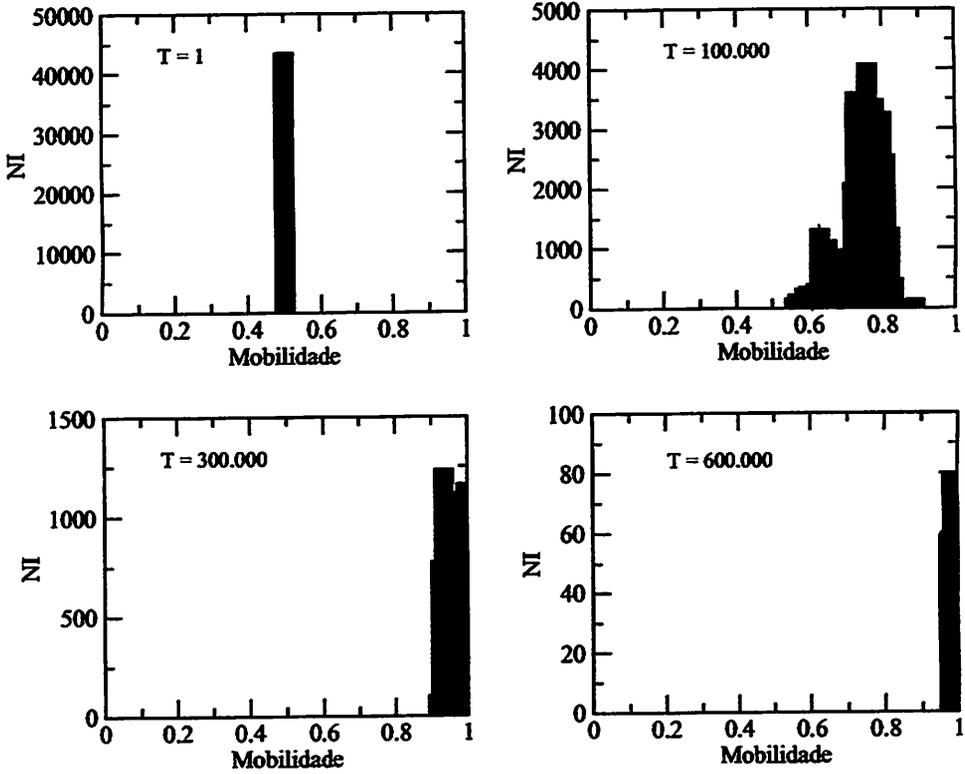


Figura 3.17: Histograma da distribuição do número de predadores *versus* mobilidade; parâmetros do conjunto 1 da Tabela 3.1.

e como. Uma diferença notável entre as duas situações que acabamos de comparar, além da grande variação na intensidade da seleção, pode ser observada no grau de heterogeneidade da distribuição espacial de presas e predadores, Figuras 3.21 e 3.22. É fácil perceber que no caso em que a pressão seletiva é intensa a distribuição espacial das populações é bem mais heterogênea do que no caso em que a seleção é fraca. Este mesmo comportamento é claramente observado em um outro modelo para dinâmica populacional com evolução estudado pelo nosso grupo (Dantas, 2005 e Petrovskii, 1999). Além disso, um tipo de estratégia ligada a altas mobilidades frequentemente observada na natureza, conhecida como “espécie fugitiva”, ocorre sabidamente em ambientes heterogêneos (Armstrong, 1976). Estes fatos sugerem a existência de uma correlação entre pressão seletiva e heterogeneidade espacial.

Os parâmetros que alteram mais significativamente a dinâmica temporal do modelo de Lotka-Volterra são a taxa de predação γ e a mortalidade dos predadores μ . Assim, avaliamos a resposta do modelo à variação destes parâmetros no que diz respeito à pressão seletiva.

O primeiro parâmetro a ser variado foi a taxa de predação. Percebe-se nas Figuras 3.23 e 3.24 para predadores e presas respectivamente, que o aumento de γ provoca um pequeno aumento da pressão seletiva sobre os indivíduos em direção a populações mais móveis. No entanto, o aumento da pressão é muito pequeno se comparada ao aumento que ocorre quando se aumenta a mortalidade dos predadores μ (veja Figuras 3.25 e 3.26).

Quando se aumenta o μ , se está aumentando a exigência do ambiente sobre os predadores. Como eles morrem numa taxa maior, começa a ficar mais acentuada a diferença entre os que se reproduzem mais e os que se reproduzem menos. Num ambiente heterogêneo, é razoável supor que os predadores mais móveis terão, em

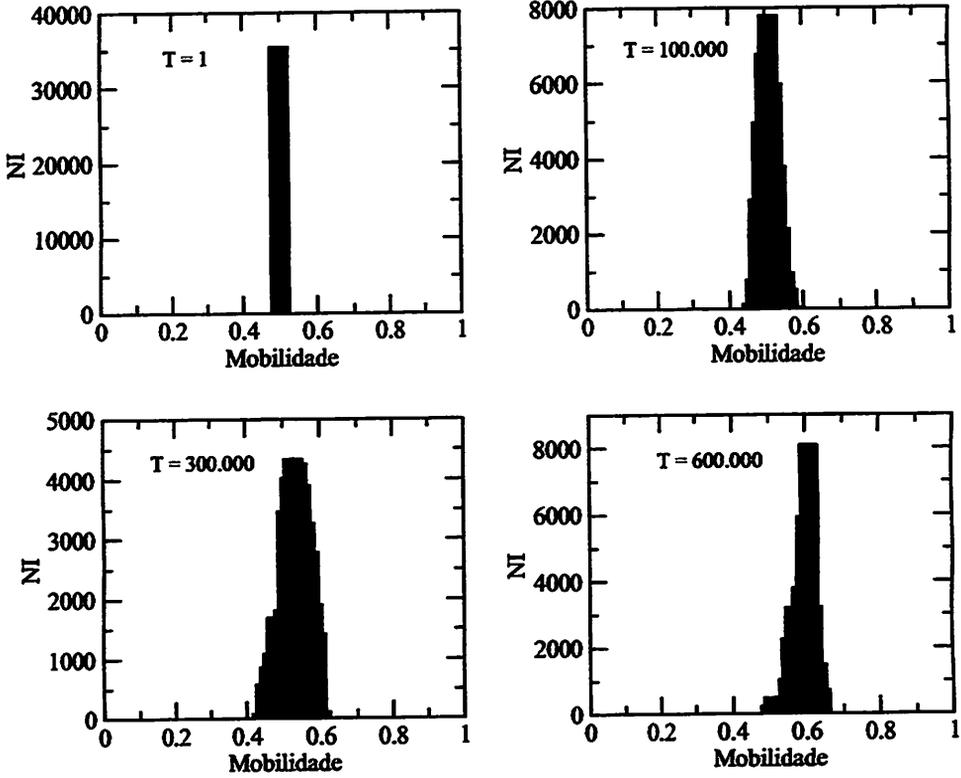


Figura 3.18: Histograma da distribuição do número de presas *versus* mobilidade; parâmetros do conjunto 2 da Tabela 3.1.

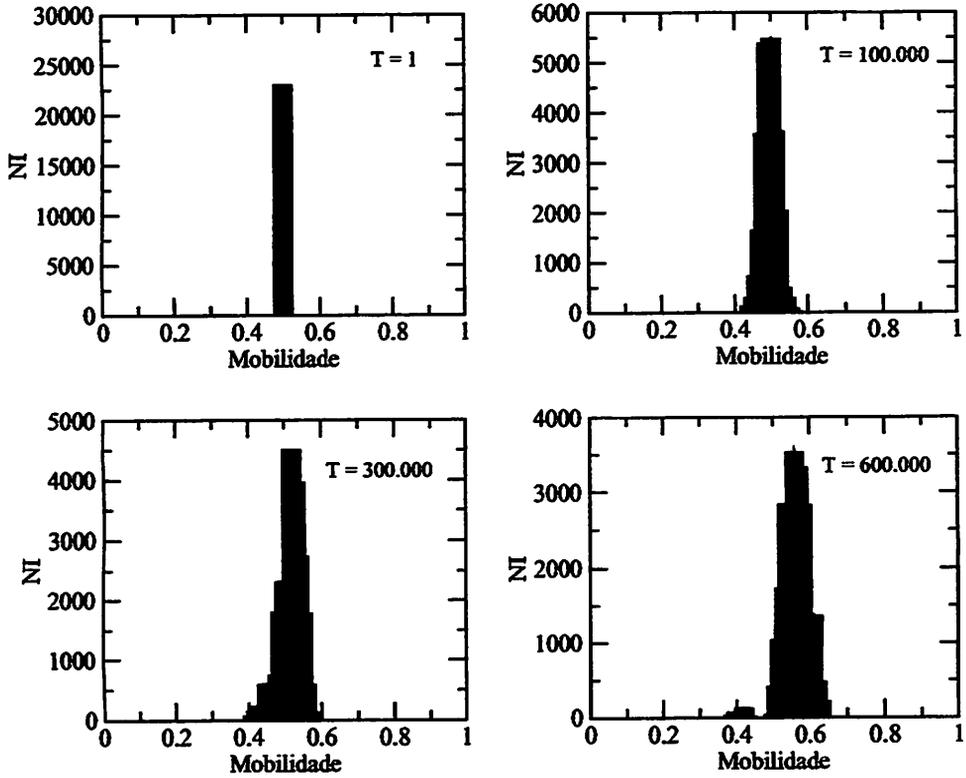


Figura 3.19: Histograma da distribuição do número de predadores *versus* mobilidade; parâmetros do conjunto 2 da Tabela 3.1.

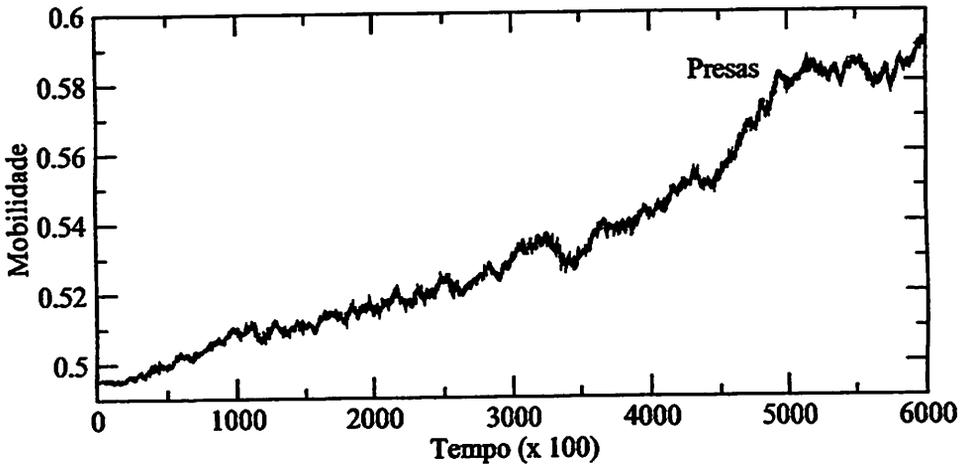
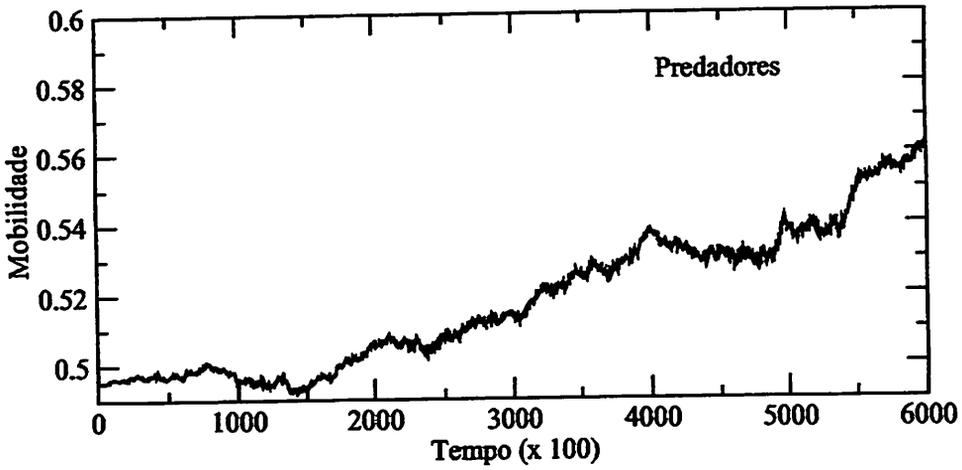


Figura 3.20: Evolução temporal da média da mobilidade dos predadores e das presas; parâmetros do conjunto 2 da Tabela 3.1.

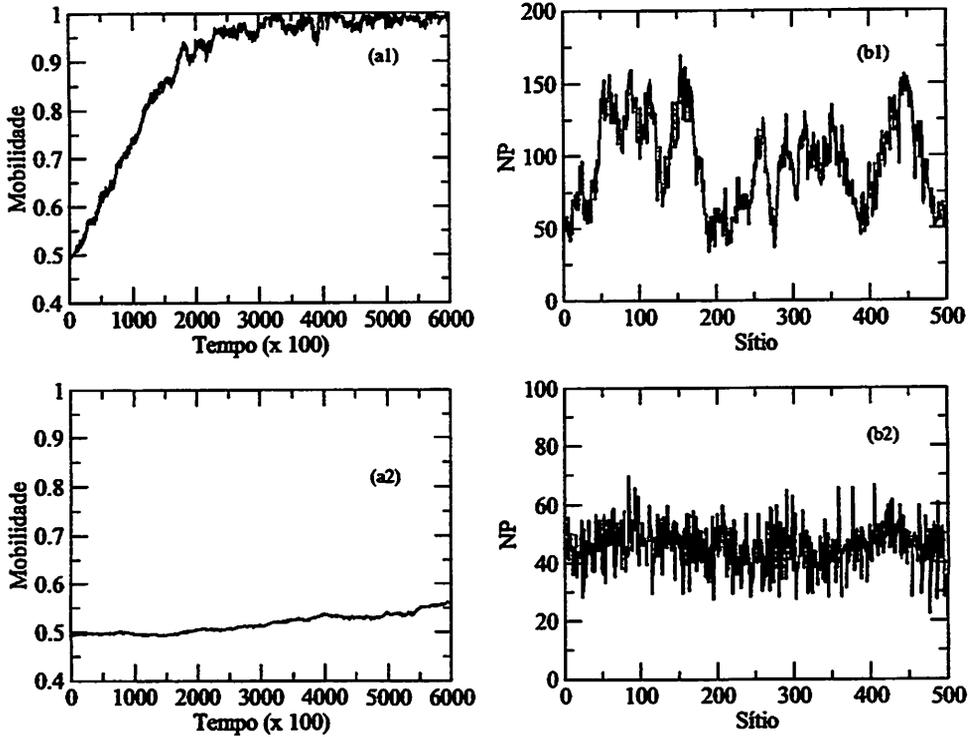


Figura 3.21: As colunas (a) e (b) representam, respectivamente, a evolução temporal da média da mobilidade e a distribuição espacial dos predadores no tempo $T = 600000$. Os números 1 e 2 referem-se aos conjuntos de parâmetros utilizados, encontrados na Tabela 3.1.

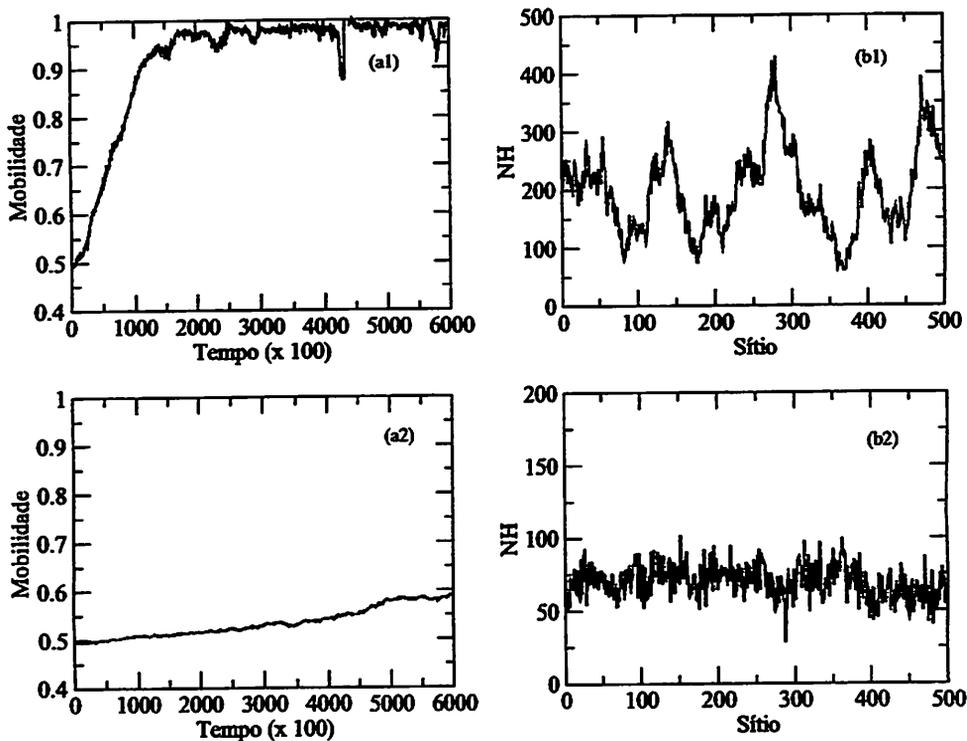


Figura 3.22: As colunas (a) e (b) representam, respectivamente, a evolução temporal da média da mobilidade e a distribuição espacial das presas no tempo $T = 600000$. Os números 1 e 2 referem-se aos conjuntos de parâmetros utilizados, encontrados na Tabela 3.1.

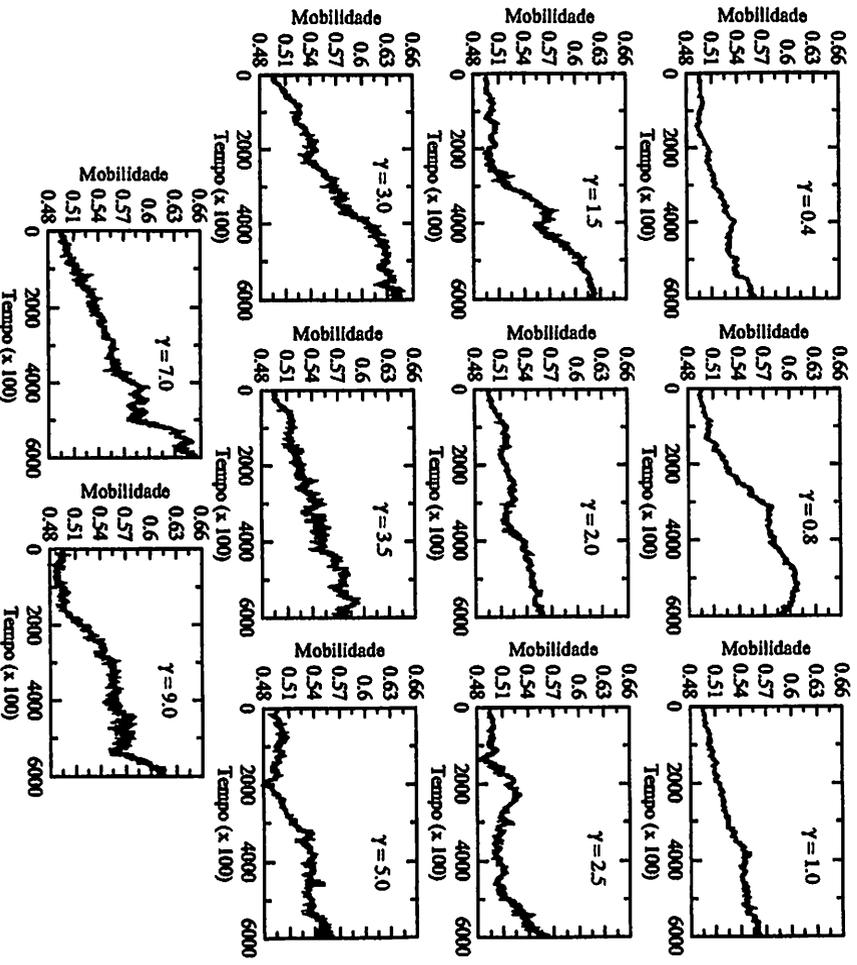


Figura 3.23: Evolução temporal da média da mobilidade dos predadores, com variação de γ ; os outros parâmetros foram retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1.

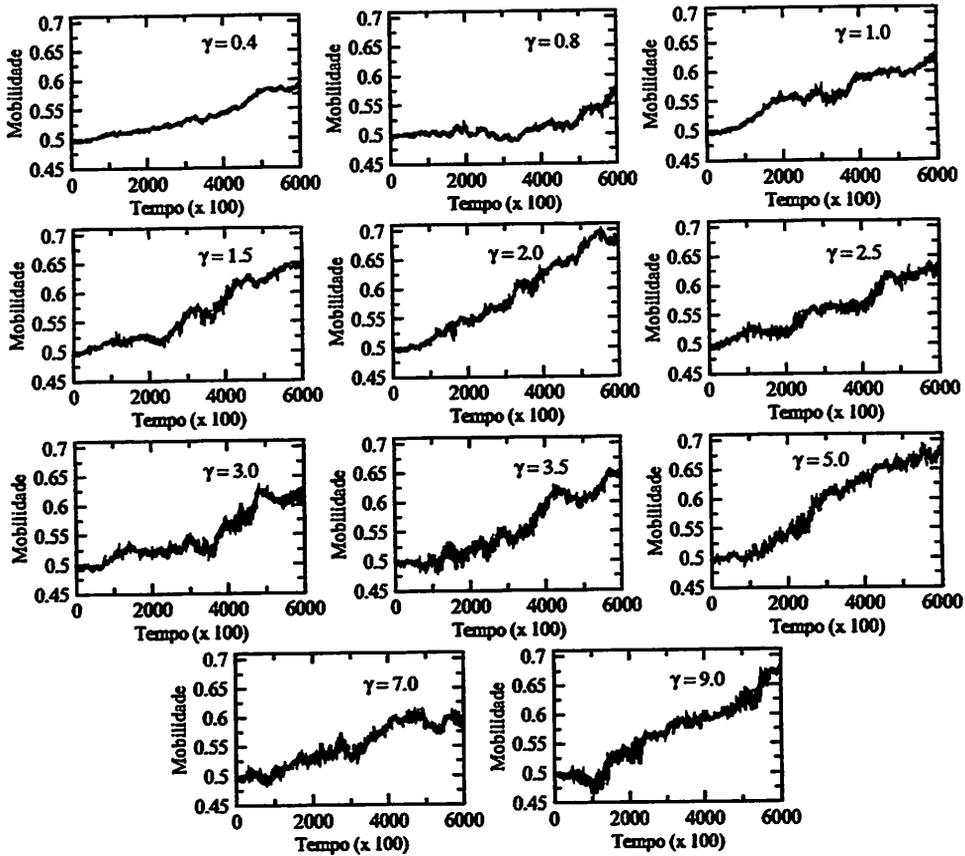


Figura 3.24: Evolução temporal da média da mobilidade das presas, com variação de γ ; os outros parâmetros foram retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1.

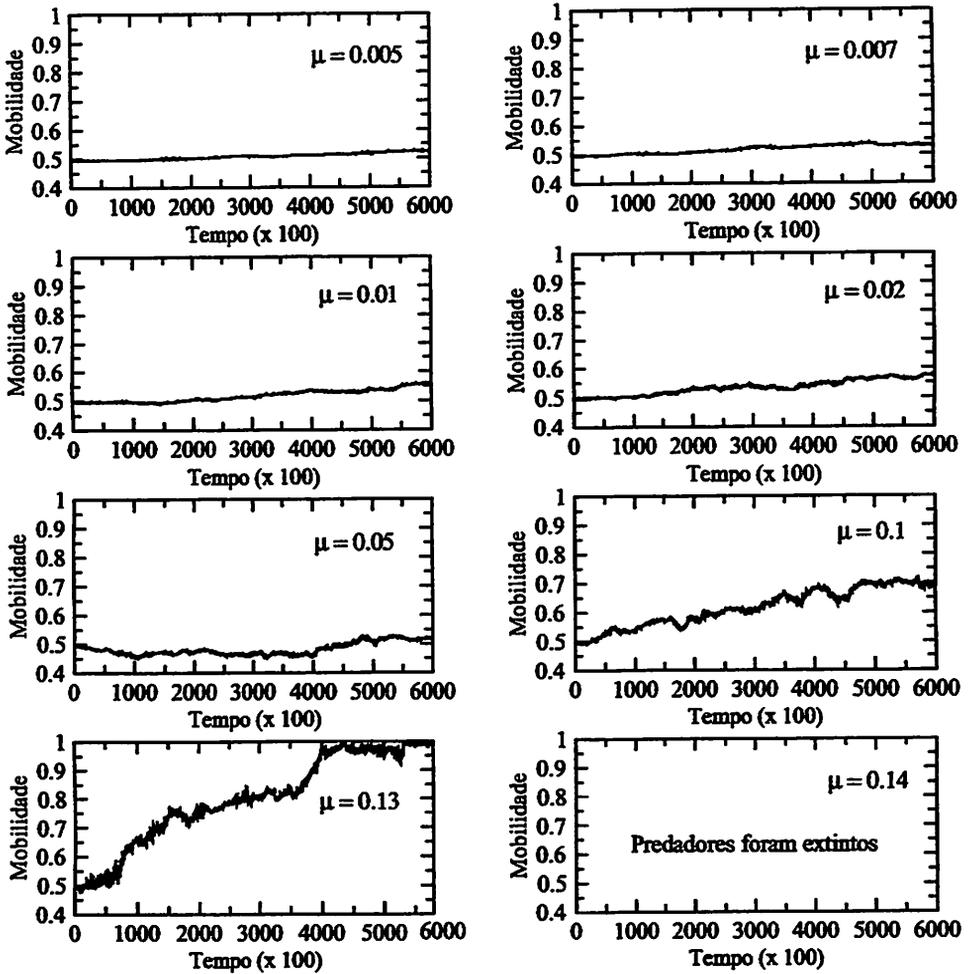


Figura 3.25: Evolução temporal da média da mobilidade dos predadores, com variação de μ ; os outros parâmetros foram retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1

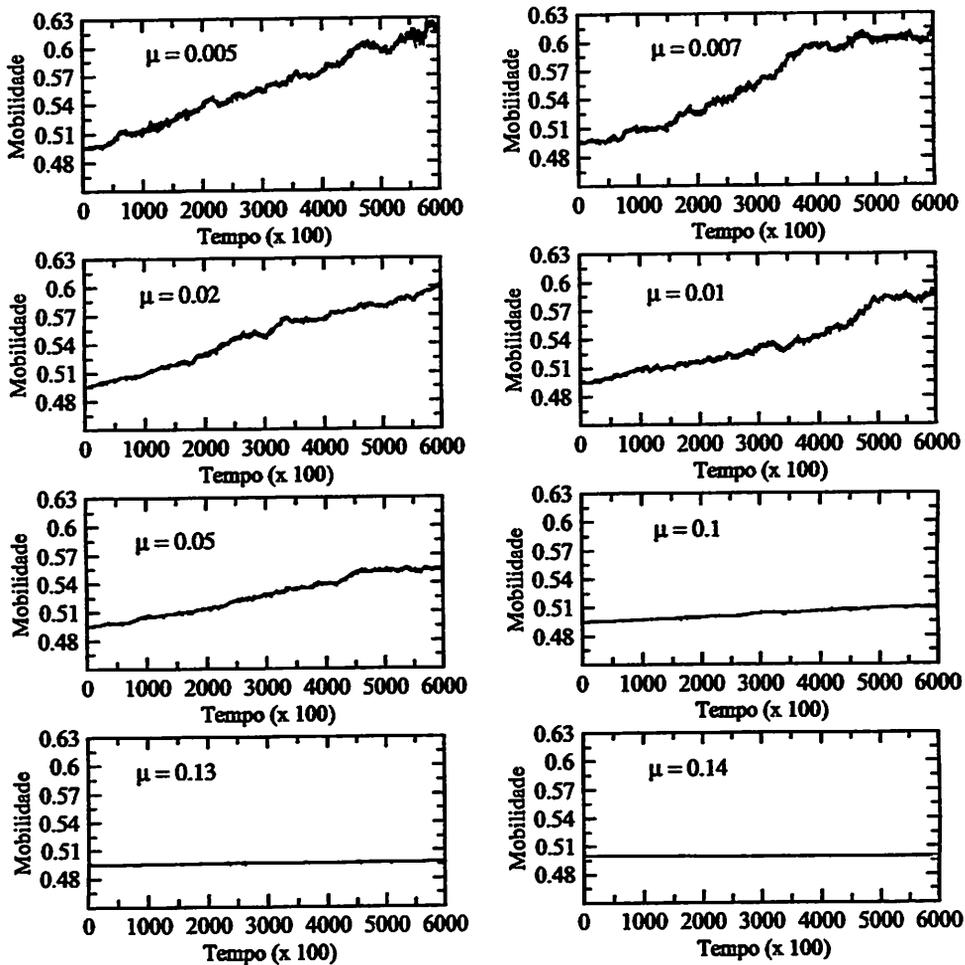


Figura 3.26: Evolução temporal da média da mobilidade das presas, com variação de μ ; os outros parâmetros foram retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1

média, mais sucesso na captura de presas. Como a taxa de reprodução depende de quanto o predador consumiu de presas, os mais móveis reproduzem mais porque predam mais. Dessa maneira, para os valores de μ maiores, há um aumento mais acentuado da média da mobilidade ao longo do tempo, Figuras 3.25 e 3.26.

Se a correlação entre pressão seletiva e heterogeneidade espacial for real, como parece ser, é importante determinar que parâmetros da dinâmica de Lotka-Volterra controlam a heterogeneidade espacial das distribuições populacionais. Esta não é uma tarefa fácil, pois exige a exploração de um espaço de parâmetros vasto mesmo no caso sem hereditariedade. Além disso, a introdução do mecanismo evolutivo parece afetar também esta característica da dinâmica. Na Figura 3.27 observamos que, para um mesmo conjunto de parâmetros, as distribuições espaciais, que no casos sem mecanismo evolutivo eram bastante heterogêneas, passam a ser consideravelmente homogêneas na presença da evolução. Isto torna a determinação precisa da região no espaço dos parâmetros onde ocorre seleção forte bastante difícil. De qualquer modo, conseguimos identificar pelo menos duas vizinhanças que apresentam pressões seletivas bastante distintas. Elas podem servir como pontos de partida para investigações subsequentes da correlação em questão.

Um processo evolutivo guiado pela seleção natural implica na ocorrência de uma distribuição da característica selecionada fortemente concentrada em torno da média populacional. É, portanto, razoável perguntar se o fato de termos escolhido uma distribuição inicial de mobilidades absolutamente concentrada, ou seja, todos os indivíduos com a mesma mobilidade, não estaria de alguma forma condicionando a distribuição para tempos longos a ser também concentrada. Em outras palavras, se o processo que estamos observando for realmente resultado de seleção natural, uma distribuição inicial de mobilidades não-concentrada deve também resultar, para tempos longos, numa distribuição fortemente concentrada em torno da

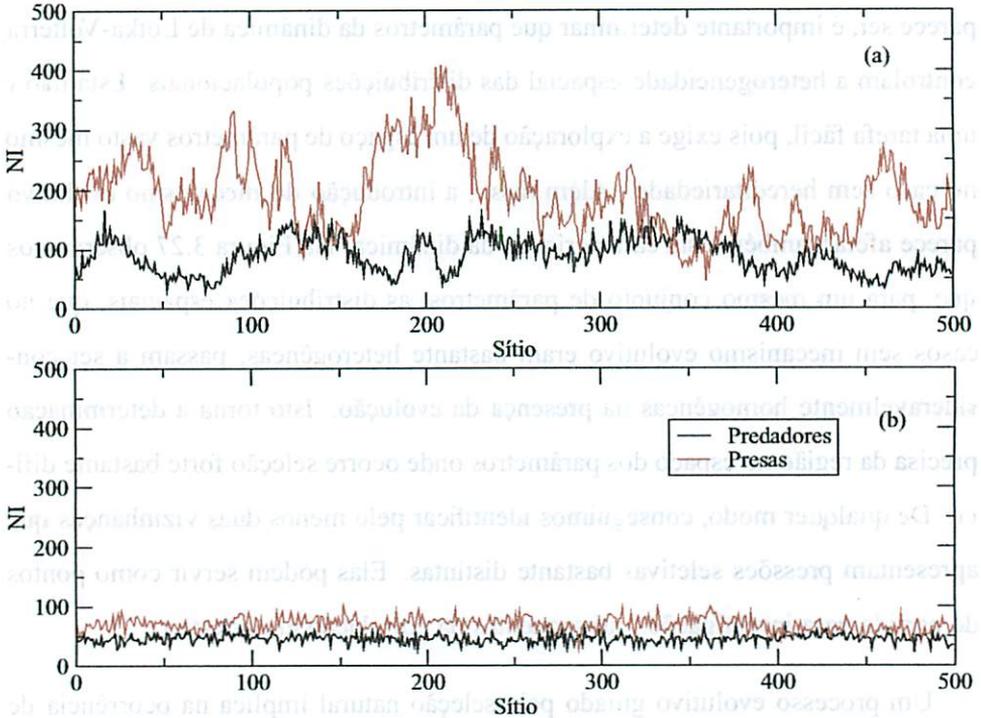


Figura 3.27: Distribuição espacial das populações para o conjunto de parâmetros 2 da Tabela 3.1. NI =Número de indivíduos. O gráfico (a) não possui mecanismo evolutivo, enquanto o gráfico (b) é com evolução.

mobilidade média.

Assim, refizemos as simulações utilizando os mesmos parâmetros, Tabela 3.1, só que como condição inicial, distribuimos as mobilidades uniformemente entre todos os indivíduos. Os resultados podem ser vistos nas Figuras 3.28 - 3.33. Para o conjunto de parâmetros 1 (caso em que havíamos observado pressão seletiva muito intensa) é evidente que a distribuição final é fortemente concentrada em torno da mobilidade média (Figuras 3.28 e 3.29). A única diferença notável entre este caso e o caso da distribuição inicial concentrada é que o tempo necessário para a população atingir o estado evolutivo estacionário é agora muito menor, como pode ser visto na Figura 3.30. Não é difícil compreender este fato, se pensarmos que no caso concentrado a evolução devia-se a indivíduos na cauda da distribuição de mobilidades, enquanto que na distribuição inicial uniforme já existe uma fração considerável dos indivíduos com mobilidades muito próximas da ótima.

Para o conjunto de parâmetros 2 (a intensidade da seleção é mais fraca do que no caso anterior), há algumas diferenças qualitativas nas distribuições de mobilidade para tempos longos, como pode ser visto nas Figuras 3.31 e 3.32. Observamos que agora a distribuição de mobilidades não é mais tão concentrada em torno da média, indicando que a vantagem adaptativa dos indivíduos de maior mobilidade não é tão acentuada quanto no caso do conjunto 1 de parâmetros. Entretanto, uma análise mais cuidadosa mostra que esta distribuição está dividida em três aglomerados principais, o que sugere que estas três faixas de mobilidades (em torno de 1, 0.8 e 0.6) são adaptativamente vantajosas com relação às demais. Em outras palavras, a paisagem adaptativa do modelo para esse conjunto de parâmetros apresenta máximos locais. Isto explica, por exemplo, porque a média da mobilidade da população de predadores não aumenta além de 0.6, como vê-se na Figura 3.20 a população encontrou um máximo local e se estabeleceu ali.

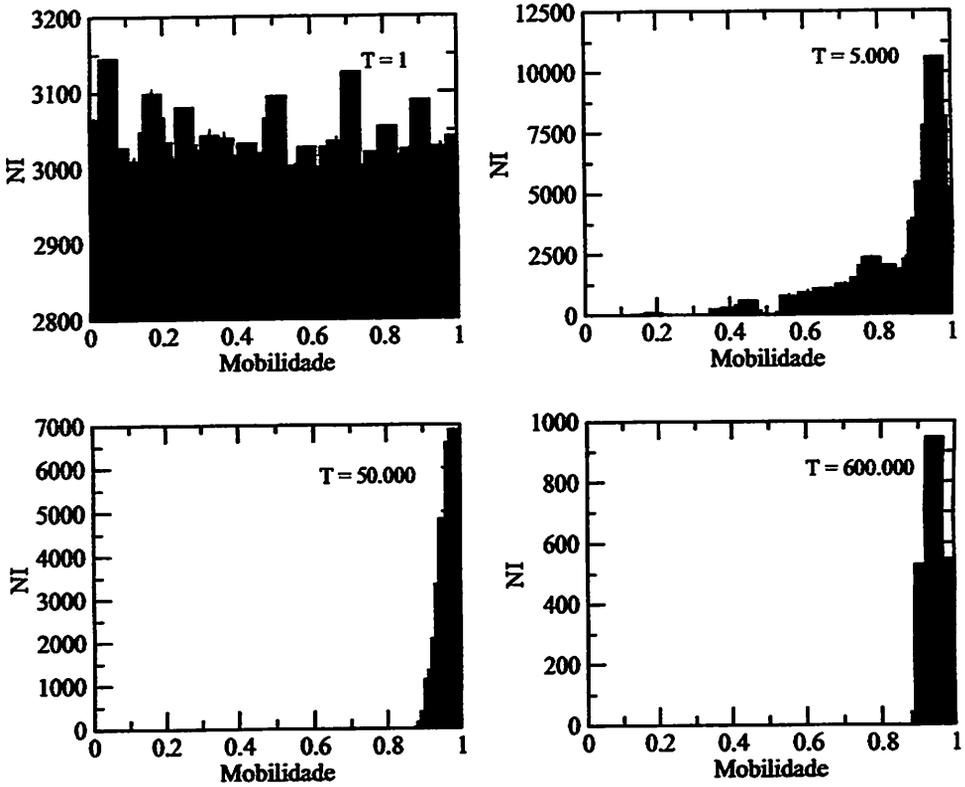


Figura 3.28: Histograma da distribuição do número de presas *versus* mobilidade; parâmetros retirados do conjunto 1 da Tabela 3.1. A mobilidade inicial foi distribuída uniformemente sobre a população no intervalo de 0 a 1.

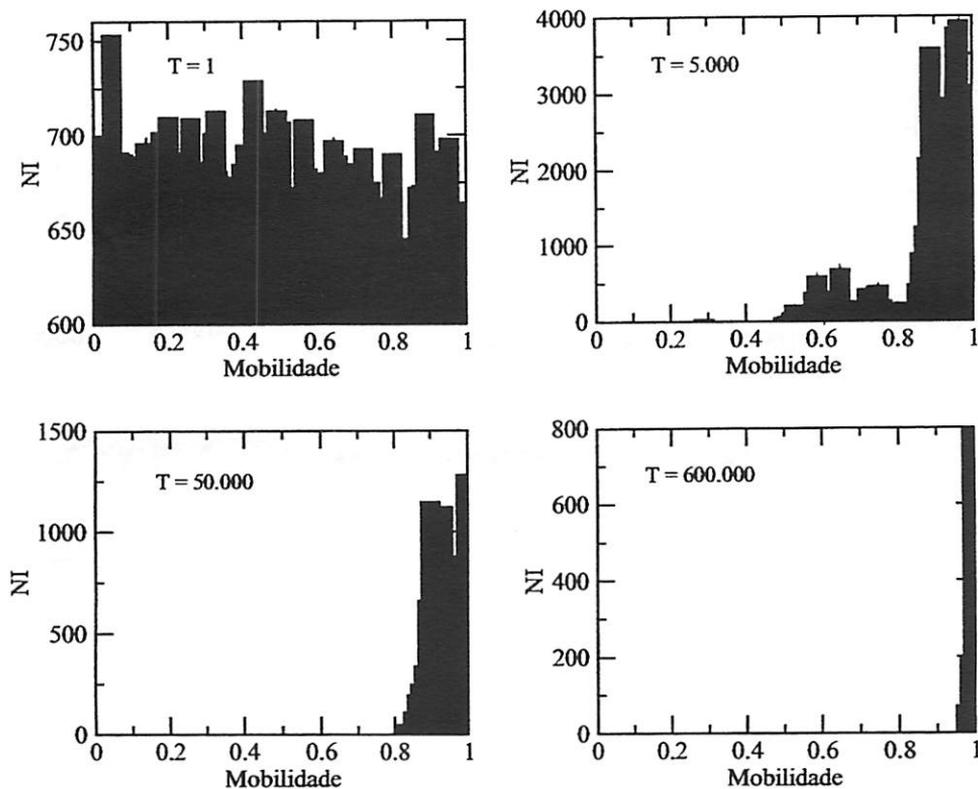


Figura 3.29: Histograma da distribuição do número de predadores *versus* mobilidade; parâmetros retirados do conjunto 1 da Tabela 3.1. A mobilidade inicial foi distribuída aleatoriamente a cada indivíduo no intervalo de 0 a 1.

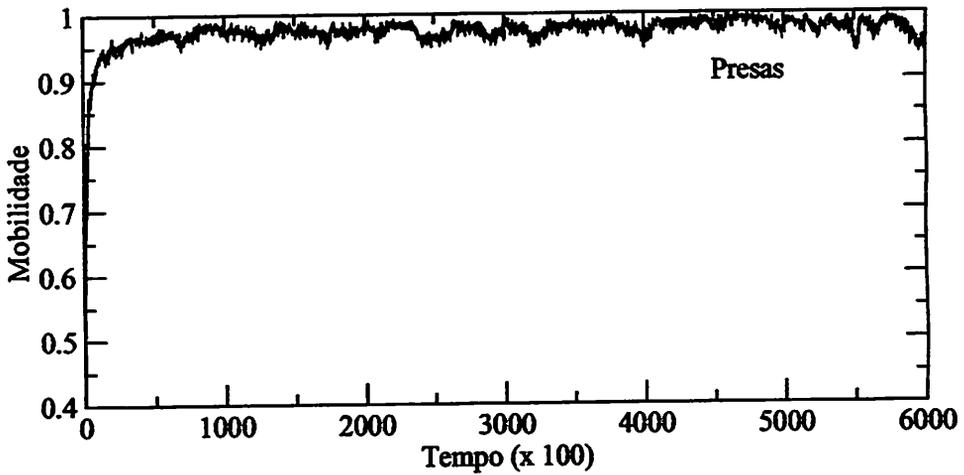
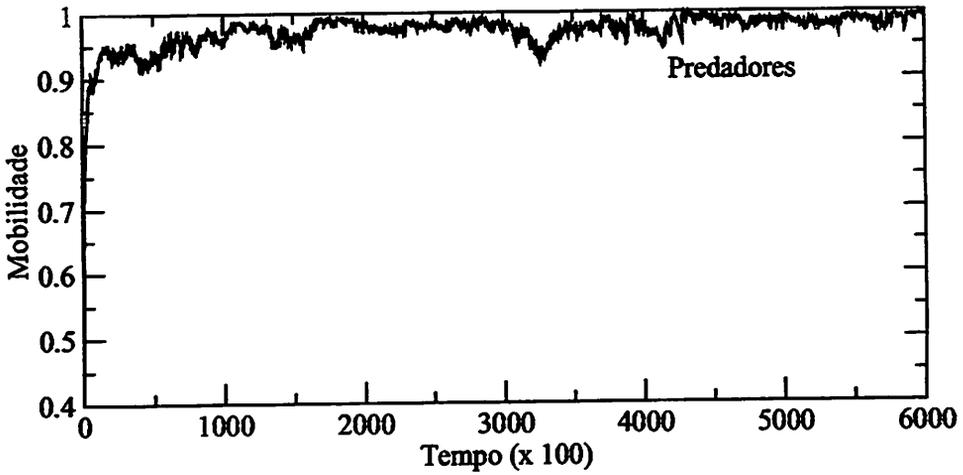


Figura 3.30: Evolução temporal da média da mobilidade dos predadores e das presas; parâmetros retirados do conjunto 1 da Tabela 3.1. A mobilidade inicial foi distribuída aleatoriamente a cada indivíduo no intervalo de 0 a 1.

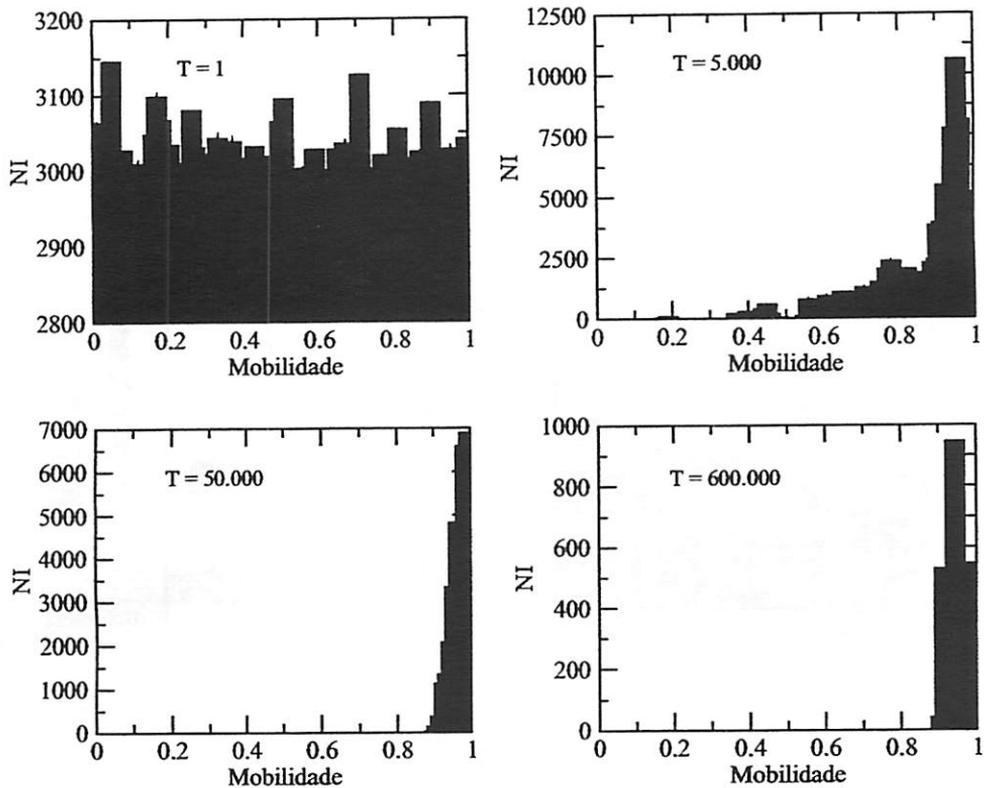


Figura 3.31: Histograma da distribuição do número de presas *versus* mobilidade; parâmetros retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1. A mobilidade inicial foi distribuída aleatoriamente a cada indivíduo no intervalo de 0 a 1.

Analisando o comportamento da mobilidade média em função do tempo neste caso, Figura 3.33, percebemos que ela atinge valores bem maiores do que no caso da distribuição inicial concentrada, pelos motivos que discutimos acima: a distribuição inicial uniforme colocou indivíduos em toda a paisagem evolutiva, permitindo que outros máximos locais além do que ocorre em $Mob = 0.6$ fossem ocupados; isto era impossível no caso da distribuição inicial concentrada já que a população teria que atravessar um “vale” na paisagem adaptativa.

Um ponto importante que deve ser chamado atenção é com relação ao Δ_{max} . Foi dito no início dessa seção que a variação deste valor não alterava na grande

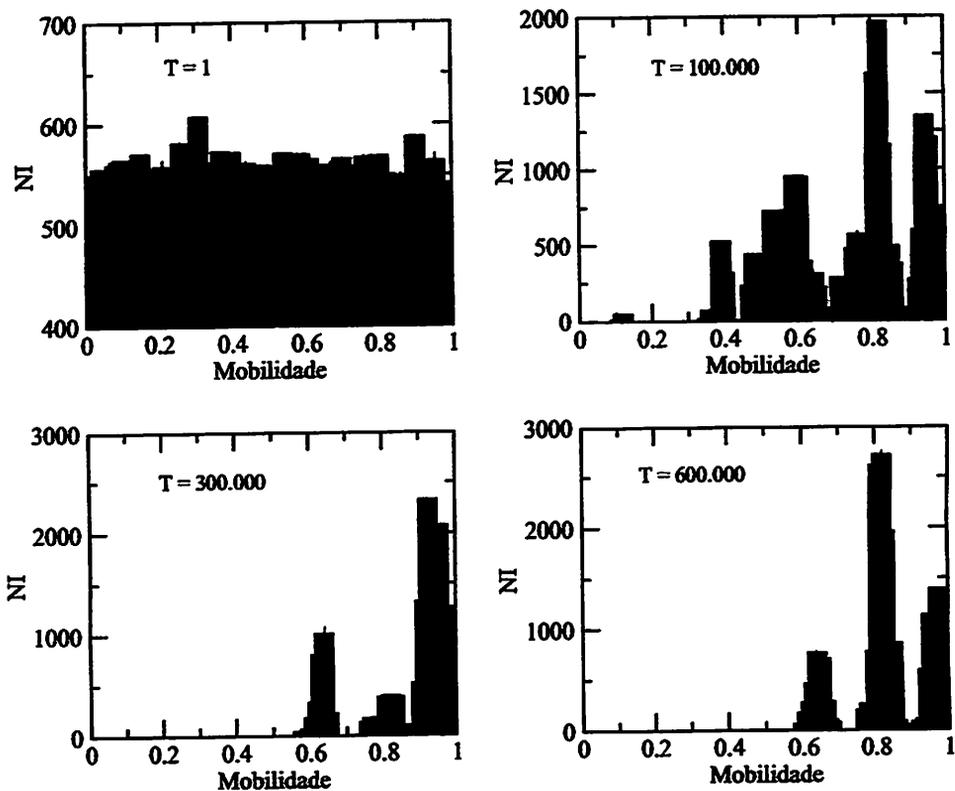


Figura 3.32: Histograma da distribuição do número de predadores *versus* mobilidade; parâmetros retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1. A mobilidade inicial foi distribuída aleatoriamente a cada indivíduo no intervalo de 0 a 1.

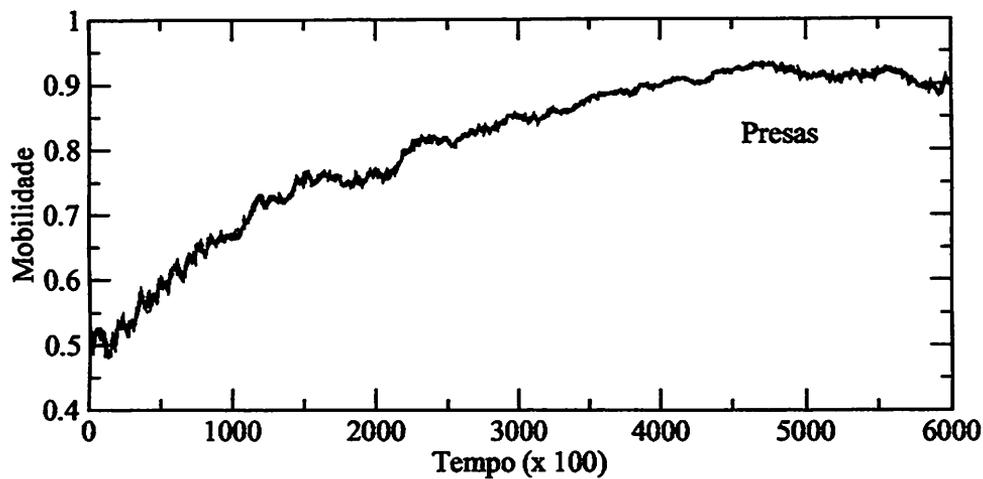
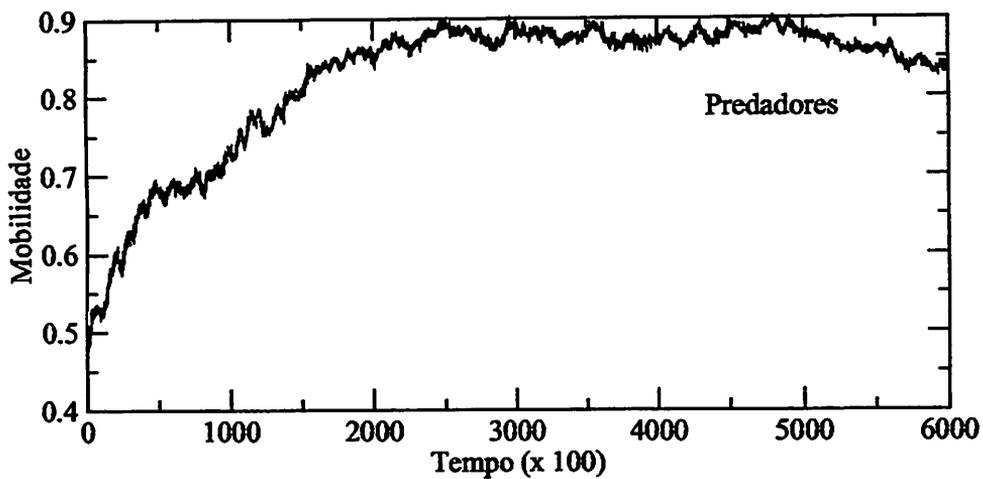


Figura 3.33: Evolução temporal da média da mobilidade dos predadores e das presas; parâmetros retirados do conjunto 2 da Tabela 3.1. A mobilidade inicial foi distribuída aleatoriamente a cada indivíduo no intervalo de 0 a 1.

maioria dos casos, qualitativamente o resultado das simulações. Isso só é verdade para o caso em que existe apenas um máximo na paisagem adaptativa. No caso onde existe mais de um máximo, a variação do Δ_{max} pode alterar o resultado.

Estas observações sugerem que a estrutura do modelo que consideramos, no que diz respeito ao mecanismo evolutivo, é bastante rica, e merece uma investigação mais detalhada.

4 CONCLUSÕES

Nesta dissertação investigamos o comportamento de um modelo estocástico, baseado em indivíduos, para a dinâmica de duas populações interagentes espacialmente distribuídas. A interação que escolhemos investigar foi do tipo presa-predador. Escolhemos para dinâmica local das populações respostas funcionais do tipo Lotka-Volterra com fator de Verhulst (competição intra-específica) para a população de presas. A dispersão espacial das populações foi modelada através de processos difusivos. Verificamos que a dinâmica de Lotka-Volterra acoplada à difusão pode dar origem a populações com distribuições espaciais heterogêneas, ou seja, o modelo apresenta formação de padrões. Investigamos ainda a dinâmica espaço-temporal do modelo sob condições iniciais que emulam a invasão de um ambiente por uma espécie predadora, e vimos que, neste caso, surgem comportamentos que lembram a propagação de frentes de onda. Estes comportamentos são comuns em modelos tipo reação-difusão.

Numa segunda etapa, introduzimos um mecanismo evolutivo ao considerar a mobilidade dos indivíduos como uma característica hereditária, sujeita a pequenas mutações aleatórias. Mostramos que, apesar de não haver vantagem explícita associada a nenhum valor ou faixa de valores de mobilidade no modelo, surge espontaneamente uma pressão seletiva na direção de maiores valores de mobilidade. Mostramos que a intensidade da pressão seletiva depende fortemente dos parâmetros que regem a dinâmica local do modelo. Apresentamos ainda evidências de que a pressão seletiva é tão mais forte quanto mais heterogêneas forem as distribuições populacionais. Procuramos relações quantitativas entre alguns dos parâmetros da dinâmica local e a pressão seletiva, com sucesso limitado. As maiores dificuldades foram a vastidão do espaço dos parâmetros e o fato de que as características

espaço-temporais da dinâmica podem ser fortemente afetadas pela introdução do mecanismo evolutivo.

Mostramos também que, para alguns conjuntos de parâmetros, a paisagem adaptativa do modelo pode apresentar uma estrutura complexa de máximos locais. É, no mínimo, curioso que um modelo baseado em regras tão simples exiba comportamentos tão complexos. Esperamos que as breves indicações que apresentamos aqui da riqueza deste modelo estimulem investigações mais sistemáticas do seu comportamento, e de sua relevância para a ecologia e a genética de populações.

Como acabamos de mencionar, o modelo que investigamos nesta dissertação é bastante rico em comportamentos variados, e há ainda muitas questões a serem respondidas. Uma delas diz respeito ao comportamento do modelo para diferentes níveis populacionais. A formação de padrões ainda ocorre se os tamanhos populacionais médios forem grandes? Nossas simulações foram limitadas a populações totais relativamente baixas devido ao custo computacional muito alto de considerar-se populações maiores. Seria interessante tornar os códigos computacionais mais eficientes de modo a podermos considerar populações maiores.

Seria também interessante explorar de forma mais sistemática o espaço dos parâmetros, e tentar confirmar a correlação entre intensidade da pressão seletiva e heterogeneidade espacial. Além disso, uma questão relevante que não exploramos é se existe variação espacial da distribuição de mobilidades.

Nossos resultados limitaram-se a redes unidimensionais, o que, em termos biológicos, é bem pouco realista, ou é uma situação muito específica, restrita a ambientes de baixa conectividade. Seria extremamente interessante verificar se os efeitos que observamos no caso unidimensional sobrevivem ao aumento da dimensionalidade do sistema. Estas investigações estão em curso, e nossos resultados preliminares mostram que a heterogeneidade das distribuições espaciais das popu-

lações é bem maior no caso bidimensional do que no caso unidimensional. Se isto se confirmar poderemos ter mais evidências da correlação entre heterogeneidade e pressão seletiva.

O mecanismo evolutivo que investigamos é extremamente simplificado. Em particular, evitamos o problema do mapeamento genótipo–fenótipo, considerando que a característica fenotípica era herdada diretamente. Seria interessante investigar a influência do mapeamento genótipo–fenótipo, já que sabe-se que modelos que levam em conta este mapeamento podem apresentar características dinâmicas diferentes dos que o ignoram (Martins et al., 2001).

Por fim, seria também interessante considerar o mesmo tipo de modelo com outros tipos de interação, como a competição, por exemplo, muito relevante biologicamente.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARMSTRONG, R. A. Fugitive species: experiments with fungi and some theoretical considerations. *Ecology*, Washington, v. 57, p. 983-963, 1976.
- BARBOSA, L. A. **Oscilações 1/f em populações de mariposas guiadas por feromônio**. 2003. 48p. Dissertação (Mestrado em Física Aplicada) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- BOYCE, W. E.; DIPRIMA, R. C. **Equações diferenciais**. 3 ed. Rio de Janeiro: Guanabara, 1990.
- DANTAS, M. P. **Formação de padrões em sistemas presa-predador com difusão**. Lavras: UFLA, 2005. Monografia em conclusão.
- DEANGELIS, D. L. Stability and connectance in food web models. *Ecology*, Whashington, v. 56, n. 1, p. 238-243, 1975.
- DIAMOND, J. Historic extinctions: a Rosetta stone for understanding prehistoric extinctions. In: MARTIN, P. S.; KLEIN, R. G. (Ed.). **Quaternary extinctions: a prehistoric revolution**. Tucson, Arizona: University of Arizona Press, 1984. p. 824-862.
- EDELSTEIN-KESHET, L. **Mathematical Models in Biology**. New York: Random House, 1988.
- ELTON, C. S. **The ecology of invasion by animal and plants**. Methuen, London, 1958.
- FARLOW, S. J. **Partial Differential Equations for Scientists and Engineers**. New York: Dover Publications, 1993, 414p.
- FUTUYMA, D. J. **Biologia Evolutiva**. SBG/CNPQ, 1993. 931p.
- GOMES, A. G.; VARRIALE, M. C. **Modelagem de Ecossistemas: Uma Introdução**. Santa Maria: Editora UFSM, 2001. 504p.
- HOLLING, G. S. Resilience and stability of ecological system. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Palo Alto, n. 4, p. 1-23, 1973.
- KAWAI, H.; GRIECO, V. M. Utilização do aguapé para tratamento de esgoto doméstico; Estabelecimento de critérios de dimensionamento de lagoa de aguapés e abordagem de alguns problemas operacionais. *Revista de Administração de Empresa*, Rio de Janeiro, v.44, n. 135,p. 79-80, 1983.
- LAWLOR, L. R. A comment on randomly constructed ecosystem models. *American Naturalist*, Chicago, v. 112, n. 984, p. 445-447, 1978.

- LOTKA, A. J. **"Elements of physical biology"**. Baltimore: William and Wilkins, 1925.
- MALTHUS, T. R. **An Essay on the Principle of Population, as it Affects the Future Improvement of Society with Remarks on the Speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and other Writers**. London: JI Johnson, in ST. Paul's Church-Yard, 1798.
- MAY, R. M. Will a large complex system be stable? *Nature*, London, v. 238, n. 5364, p. 413-414, 1972.
- MAY, R. M. **Stability and Complexity in Model Ecosystems**, 2 ed., Princeton University Press, 1974, 263p.
- MCARTHUR, R. H. Flutuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, Wahshington, v. 36, p. 533-536, 1955.
- MURRAY, J. D. **Mathematical Biology**, 2. ed. 1993. 745p. (Springer Series in Biomathematics, vol. 19).
- PENNA, T. J. P. A bit-string model for biological aging. *Journal of Statistical Physics*, New York, v. 78, n. 5/6, p. 1629-1633, 1995.
- PEREIRA DE SÁ, C. B. **Calibração de modelos ecológicos baseados em equações diferenciais ordinárias utilizando algoritmo genético**. 2003. 261p. Tese(Doutorado em Engenharia Civil) - Universidade Federal do Rio de Janeiro - Rio de Janeiro.
- PETROVSKII, S.V.; MALCHOW, H. A Minimal Model of Pattern Formation in a Prey-Predator System. *Mathematical and Computer Modelling*, Oxford, v. 29, n. 8, p. 49-63, Apr. 1999.
- PETROVSKII, S.V.; MALCHOW, H. Wave of Chaos: New Mechanism of Pattern Formation in Spatio-temporal Population Dynamics. *Theoretical Population Biology*, San Diego, v. 59, n. 2, p. 257-274, Mar. 2001.
- PIMM, S. L. Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis. *Oikos*, Copenhagen, v. 33, p. 351-357., 1979.
- PURVES, W. K. **Vida: a ciencia da biologia**. 6 ed. Porto Alegre: Artmed, 2002. 1126 p. Tradução de: *Life: the science of biology*.
- RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza**, 3 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1996. 470p.
- MARTINS, S. G. F.; COSTA, A. T.; BUENO, J. S. S.; PENNA, T. J. P. Complex behavior of a predator-prey model with discrete genotype, *International Journal of Modern Physics C - Physics and Computers*, Singapore, v. 12, p. 807, 2001.

PINTO-COELHO, R. M. **Fundamentos em Ecologia**. Porto Alegre - RS: Artmed, 2002. 252p.

TIMOTHY H. K. Stability and complexity on a lattice: coexistence of species in a individual-based food web model. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 102, p. 243-258, 1997.

TURING, A. M. On the chemical basis of morphogenesis. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Serie B - Biologica Sciences**, London, v. 237, n. 641, p. 37-72, 1952.

VERHULST, P. F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement, **Correspondances Mathematiques et Physiques**, Paris, v. 10, p. 113-121, 1838.

VOLTERRA, V. Flutuactions in the abundance of a species considered mathematically, **Nature**, London, v. 118, p. 558-560, 1826.

WEISS, T. F. **Cellular Biophysics**. MIT Press, v.1 Transport, 1996. 600p.

WOLFRAM, S. **A New Kind of Science**, Wolfram Media, 2002. 1197p.