

Instituto de Física  
Universidade Federal Fluminense

*Modelos Computacionais para estudar  
processos de Especiação simpátrica*

**Karen Luz Burgoa Rosso**

Orientadora: Profa. Dra. Suzana Moss de Oliveira

Tese apresentada como requisito  
para a obtenção do  
título de Doutora em Física

\*\*\*\*\*

Niterói  
Março de 2005

\*\*\*\*\*

*Dedicada à minha grande família:  
Rene, Miriam, Herald, Luxem, Nena, Billy,  
Nelsy, Lesly, Dina, Jaime, Carlita, Hitaty e José.*

# Agradecimentos

À professora Suzana Moss de Oliveira pela orientação, incentivo, carinho e sobretudo, paciência para comigo. Ela fez com que este período de doutorado fosse maravilhoso: muito obrigada, Suzana.

À professora Rosane Freira (PUC) pela ajuda na cadeira de Econofísica. Ao professor Thadeu Penna pela esplêndida rede de computadores da UFF sem a qual eu não poderia ter feito minhas simulações. Aos seguintes professores, que sempre estiveram dispostos a tirar minhas dúvidas, Paulo Murilo, Thadeu Penna, Jorge de Sá Martins, Jürgen Stilck, Constantino Tsallis (CBPF), Mucio Continentino e Anna Chame.

Aos meus amigos e companheiros de Doutorado, Luciana Rios, Eliel Eleutério, André Schwartz, Cinthya Chianca, Mônica Barcellos, Luís Fernando, Lisa Cordeiro, Adriana Soares, Luiz Alberto L. Wanderley, Sohyoung Skime, Tony Dell, Toshinori Okuyama, Klauko Motta, Claudia Gomes, Wellington Gomes, Scheilla M. Ramos, Aquino Lauri Espnola, Marcus Moldes, Marcos Sérgio, Suzana Planas, Beatriz Maria Boechat, Luciano Fonseca, Felipe Dimer de Oliveira, Èrica Renata, Daniel Grimm, Bruno de Siqueira, Armando Bustillos, Antônio Delfino Claudette Elisea, Adriana Racco e Evandro de Mello.

Ao pessoal da Biblioteca de física da UFF, Ana Maria de Andrade, Rita de Cássia, Lúcia Regina da Silva e Kátia Maria da Silva Domas, pela ajuda que me prestaram ao conseguir o material que eu precisei e também pela organização das festas de confraternização, que para mim, foram muito importantes.

Agradeço também ao pessoal administrativo do Instituto da Física da UFF, ao pessoal de limpeza e aos guardas. Muitas outras pessoas colaboraram de inúmeras formas para que este trabalho se realizasse: a elas, o meu muito obrigada.

# Resumo

Foram feitas simulações baseadas no modelo Penna para envelhecimento biológico, mas com o objetivo de estudar a especiação simpátrica, isto é, a divisão de uma espécie em duas ou mais populações, isoladas reprodutivamente, mas sem que nenhuma barreira física as separe. Para tal, introduzimos um novo tipo de competição entre os indivíduos, através de um fator de Verhulst modificado. Esta nova competição depende de certas características fenotípicas de cada indivíduo, que são representadas por pares de tiras de bits. Estas tiras de bits são lidas em paralelo e não têm estrutura de idade. Desta forma, o genoma de cada indivíduo tem duas partes: uma estruturada por idade e relacionada ao aparecimento de doenças hereditárias e outra, sem estrutura, ligada à competição por alimento. Também foi introduzida uma seleção sexual no modelo, representada por um par de tiras de bits não estruturadas independente.

Nesta tese apresentamos três modelos diferentes; dois deles se utilizam, além da competição entre os indivíduos, de uma ecologia que muda abruptamente, para obter a especiação. Foram inspirados na especiação dos tentilhões de Darwin, uma família de pássaros que habitam as Ilhas Galápagos e nos ciclídeos, uma família de peixes que vivem nos Lagos da Nicarágua e no Lago Vitória, na África. O terceiro modelo não utiliza nenhuma mudança ecológica: a especiação é obtida dependendo apenas do grau de competição entre grupos de indivíduos com características fenotípicas semelhantes.

No modelo para descrever o processo de especiação dos tentilhões utilizamos apenas um par de tiras de bits para descrever uma única característica fenotípica, que está ligada tanto à seleção ecológica como à seleção sexual. Esta característica equivale à morfologia dos bicos. Estudamos então a mudança na distribuição destas morfologias em função das regras de acasalamento, dos valores dos parâmetros do modelo e da posição da espécie na cadeia ali-

mentar. Neste caso encontramos comportamentos qualitativos equivalentes aos que vêm sendo estudados nestes pássaros.

Para simular os ciclídeos, utilizamos dois pares de tiras de bits independentes; um deles representa o tipo de maxilar do peixe e está diretamente ligado à competição por alimento. O outro par representa a cor, que é o traço ligado à seleção sexual. O objetivo principal foi o de analisar a estabilidade das distribuições tanto dos maxilares como das cores destes peixes. Obtivemos a especiação simpátrica com este modelo, embora não exatamente aquela observada nos ciclídeos. Verificamos ainda que se estabelece uma forte correlação entre os dois traços, sempre que a especiação ocorre.

Com o modelo que estuda a especiação simpátrica em função do grau de competição numa ecologia fixa, encontramos uma transição de fase que possibilitará o estudo da reversibilidade ou não deste processo de especiação.

# Abstract

We perform simulations based on the Penna model for biological ageing, now with the purpose of studying sympatric speciation, that is, the division of a single species into two or more populations, reproductively isolated, but without any physical barrier separating them. For that we introduce a new kind of competition among the individuals, using a modified Verhulst factor. The new competition depends on some specific phenotypic characteristic of each individual, which is represented by a pair of bitstrings. These strings are read in parallel and have no age structure. In this way, each individual genome consists of two parts. The first one has an age-structure and is related to the appearance of inherited diseases; the second part is not structured and takes into account the competition for the available resources. We also introduce sexual selection into the model, making use of another non-structured and independent pair of bitstrings.

In this thesis we present three different models; two of them use, besides the competition, a sudden change in the ecology to obtain speciation. They were motivated by the speciation process observed in the Darwin finches, a family of birds that inhabits the Galapagos Islands, and also by that observed in the cichlids, a family of fish that lives in the Nicaragua Lakes and in the Vitoria Lake, in Africa. The third model does not use any ecological change: sympatric speciation is obtained depending only on the strength of competition among individuals with similar phenotypic characteristics.

In the model to describe the speciation process of the finches we use a single pair of non age-structured bitstrings to describe one phenotypic characteristic which is related to both competition and mating preference. This characteristic corresponds to the beak morphology. We study the changes in the distribution of the beaks according to the mating rules, to the

values of the parameters and to the position of the species in a food-chain. In this case we obtain qualitative results that are in agreement with field observations of these birds. To simulate the cichlids, we use two pairs of non-structured and independent bitstrings. One pair represents the fish type of jaw and is directly related to competition for food. The other pair represents the colour, which is the trait related to sexual selection. Our main purpose has been to analyze the stability of the distributions of both jaws and colours. In this case we obtain sympatric speciation, although not exactly the one experimentally observed in the cichlids.

Using the model without ecological changes, we study the probability of speciation as a function of the competition strength and find a phase transition, which may allow the study of the reversibility or not of the speciation process.



# Índice

<b>Agradecimentos</b>	<b>1</b>
<b>Resumo</b>	<b>2</b>
<b>Abstract</b>	<b>4</b>
<b>Introdução</b>	<b>9</b>
Evolução das espécies . . . . .	9
Especiação . . . . .	11
Exemplos de Especiação . . . . .	12
<b>1 Modelos</b>	<b>16</b>
1.1 O modelo Penna . . . . .	17
1.2 Modelos com fenótipo. . . . .	19
1.2.1 O traço ecológico . . . . .	20
1.2.2 O traço sexual . . . . .	22
<b>2 Modelos com um traço fenotípico</b>	<b>24</b>
2.1 Motivação biológica . . . . .	24
2.2 Especiação para herbívoros . . . . .	25
2.2.1 Competição sem seleção sexual . . . . .	25
2.2.2 Resultados . . . . .	26
2.2.3 Seleção sexual e Especiação . . . . .	31
2.3 Especiação para predadores . . . . .	32

2.3.1	Resultados . . . . .	33
2.4	Perspectivas . . . . .	35
<b>3</b>	<b>Modelo com dois traços fenotípicos</b>	<b>37</b>
3.1	Motivação Biológica . . . . .	37
3.2	Distribuição do traço sexual numa ecologia fixa . . . . .	39
3.3	Especiação . . . . .	41
3.3.1	Resultados similares aos de Kondrashov [26] . . . . .	42
3.3.2	Resultados mais adequados aos ciclídeos . . . . .	45
3.4	Perspectivas . . . . .	47
<b>4</b>	<b>Transição de fase na especiação simpátrica</b>	<b>50</b>
4.1	Motivação Biológica . . . . .	50
4.2	Especiação independente da ecologia . . . . .	51
4.2.1	Resultados . . . . .	52
4.3	Transição de fase . . . . .	54
4.4	Perspectivas . . . . .	59
<b>5</b>	<b>Conclusões</b>	<b>60</b>
	<b>Bibliografia</b>	<b>63</b>

# Introdução

O processo de especiação simpátrica, cuja definição será vista mais adiante, está baseado na teoria da evolução de Darwin. Esta teoria tem uma matemática pouco formalizada, não só por tratar de sistemas adaptativos mas também devido ao tipo de interação local entre os indivíduos, que inclui o cruzamento e a recombinação de seus genomas. Erwin Schrödinger, no seu livro *What is life?* [1], foi um dos primeiros cientistas a tentar interpretar e conjecturar a vida em termos dos conhecimentos da química e da física.

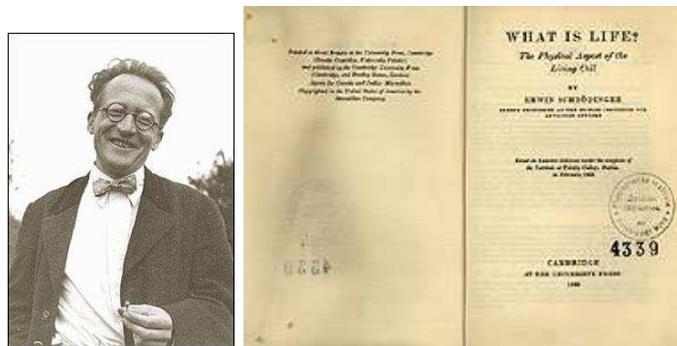


Figura 1: *Erwin Schrödinger* escreveu, em 1948, o primeiro livro dedicado a problemas de *Biologia* sob o ponto de vista físico.

Numa palestra a respeito de diferentes aspectos das células vivas, Schrödinger explica à uma platéia de leigos que o assunto era difícil, embora a dedução matemática pouco fosse utilizada: “A razão disto não é que o assunto seja simples o bastante para poder ser explicado sem matemática, mas sim porque é complexo demais para ser completamente acessível à matemática.” Atualmente um grande número de físicos têm investido no assunto, principalmente utilizando computadores, os quais funcionam como um grande laboratório no qual os passos da evolução podem ser recriados e medidas estatísticas podem ser feitas.

# Evolução das espécies

O interesse pela evolução orgânica teve suas origens entre os Gregos e Romanos. As idéias de Empédocles (cerca de 490-435 a.C.) [2], por exemplo, já demonstravam sérios intentos de compreender as mudanças biológicas. No entanto, até meados do século XIX muitos obstáculos se interpuseram no caminho de uma apreciação científica racional da evolução. Um dos mais importantes obstáculos foi a crença, amplamente aceita, da “imutabilidade das espécies”, que considerava todo tipo de formas de vida como entidades estáticas, sem mudanças no passado e sem possibilidades de mudança no futuro. A obtenção sistemática de provas e a construção de uma teoria de evolução das espécies por seleção natural foi conseguida por Charles Darwin, como resultado de 20 anos de trabalho árduo. Ela foi apresentada em 1857, ao mesmo tempo em que Alfred Russel Wallace também o fazia, já que chegara às mesmas conclusões de Darwin. Ambos

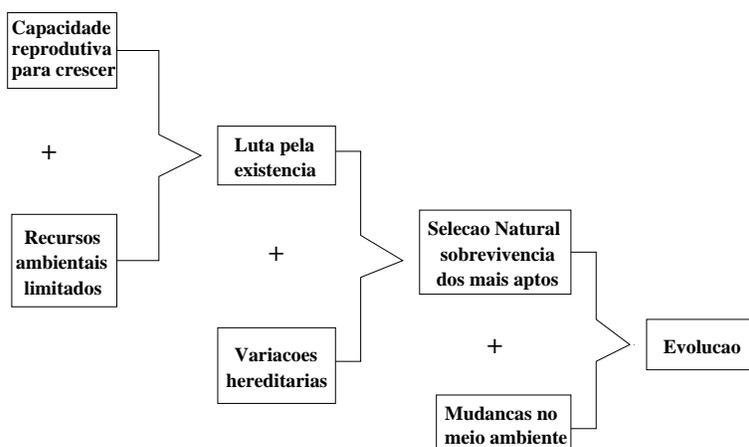


Figura 2: *Representação esquemática dos principais argumentos em favor da evolução por seleção natural defendidos por Charles Darwin e Alfred Russell Wallace; tabela de Wallace.*

argumentaram que mesmo que existissem espécies com morfologias fixas, estas haviam aparecido por seleção natural entre os membros variáveis de espécies anteriores. Um interessante esquema dos conceitos por eles desenvolvidos pode ser visto na figura 2. Nessa época não se sabia explicar como as variações podiam ser transmitidas aos descendentes, pois os estudos desenvolvidos por Gregorio Mendel (1866) não tinham tido repercusão. Somente em 1900, 34 anos depois, três botânicos redescobriram as mesmas leis básicas da hereditariedade apontadas por Mendel

[3]. A adapatação e a seleção natural, embora de fácil compreensão intuitiva, são na verdade bastante complexas. Estudá-las significa compreender não apenas relacionamentos ecológicos intrincados, como também a matemática avançada envolvida na genética das populações [4, 5].

Atualmente entendemos que a evolução tem como base a mudança na constituição genética da população. É sobre estas diferenças genéticas, originadas por mutações e recombinação, que atua a seleção natural [2]. Os genes, tal como são entendidos hoje em dia, são seções de cadeias de DNA responsáveis pelo funcionamento e aparência dos organismos. A distinção entre os efeitos dos genes num organismo e os genes propriamente ditos é considerada através dos termos *fenótipo* e *genótipo*, respectivamente (Futuyma 1979) [6]. O genótipo contém as informações genéticas, que ao serem “compiladas”, dão origem aos fenótipos.

## Especiação

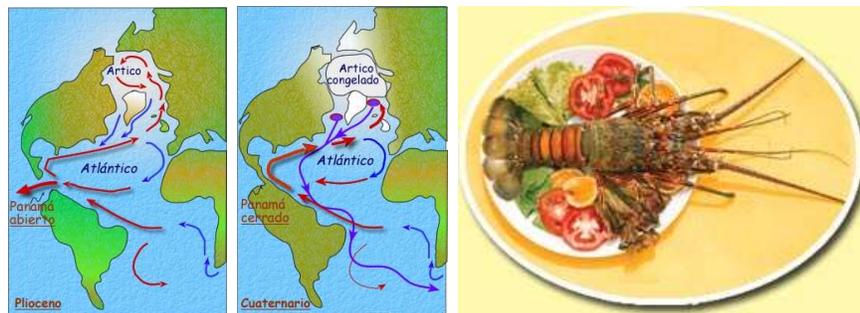


Figura 3: O Istmo do Panamá isolou uma espécie do gênero de lagostas *Alpheus*, há três milhões de anos atrás, sendo um dos exemplos mais documentado de especiação alopátrica.

Especiação é um processo pelo qual uma população original se divide em duas ou mais, sem que haja um fluxo de genes entre elas (sexualmente isoladas). Os dois tipos mais importantes de especiação são a alopátrica e a simpátrica. A especiação alopátrica basicamente consiste na separação geográfica da população em duas ou mais partes. Esta separação pode ser devida à migração de uma das partes ou ao aparecimento de um obstáculo físico que impeça a troca de genes entre elas. A diferenciação destas novas espécies é bem conhecida, e deve-se a fatores estocásticos (deriva genética) e a processos seletivos de adaptação. O melhor exemplo documentado deste tipo de especiação foi aquele produzido na formação do Istmo do Panamá, há

três milhões de anos atrás. O aparecimento desta barreira geográfica separou as populações de organismos aquáticos entre as águas dos oceanos Pacífico e Atlântico. Dentro do gênero *Alpheus* de lagostas, por exemplo, deu origem a 7 espécies distintas, com representantes de cada lado do Istmo. Estas espécies são consideradas gêmeas, pois elas diferem apenas ligeiramente na morfologia, mas estão isoladas geneticamente.

O segundo tipo de especiação é a chamada especiação simpátrica, que corresponde à divisão da população dentro de um mesmo espaço geográfico. Esta divisão é produzida pela seleção natural, que atua através da competição pelas fontes de alimento em conjunto com a seleção sexual. A busca pelo entendimento deste tipo de especiação tem gerado muitos modelos teóricos e computacionais; no nosso caso, estes últimos correspondem à ferramenta que temos utilizado para estudar este fascinante processo.

Os modelos computacionais usados nos capítulos dois, três e quatro, têm uma origem comum, que está descrita no primeiro capítulo. Com o tipo de competição que utilizamos observamos que existe um grau de competição crítico a partir do qual ocorre ou não a especiação. Como será visto no capítulo 4, para graus menores que o crítico não é possível achar especiação simpátrica e para valores maiores, sempre é possível encontrá-la. Nos capítulos 2 e 3 trabalhamos exatamente com este grau crítico de competição, onde a especiação pode ou não ocorrer, devido às flutuações nas densidades populacionais. Afinal, é possível encontrar especiação simpátrica na natureza, mas não o tempo todo. As simulações feitas foram inspiradas nos exemplos dados a seguir, observados experimentalmente. Maiores detalhes sobre estes processos de especiação serão vistos nos capítulos correspondentes.

## **Exemplos de especiação**

Um dos mais famosos exemplos de especiação são os clássicos tentilhões (finches) de Darwin, das ilhas Galápagos, que constituem um grupo de 14 espécies com formas e tamanhos de bicos diferentes. O casal Peter Grant e Rosemary Grant, da Universidade de Princeton, EUA, começou em 1973 a estudar a população de duas espécies de uma pequena ilha, a Daphne Maior [7, 8]. Eles contaram as populações e mediram certos traços do tentilhão terrestre de bico médio (*Geospiza fortis*) e do tentilhão dos cactos (*Geospiza scandens*). Os traços básicos

eram o tamanho do corpo e o tamanho e a forma do bico. Eles notaram uma forte correlação dessas medidas com eventos naturais pelos quais a ilha passou. Ao fazer o estudo de longo prazo, foi possível medir o impacto nos tentilhões dos momentos de seca intensa ou de chuvas torrenciais - como a provocada pelo fenômeno climático El Niño, em 1983. No caso do *G. fortis*, por exemplo, notaram que o tamanho médio do bico aumentava nos anos de seca, ver figura 4, quando apenas sementes maiores e duras estavam disponíveis. Em tempos mais úmidos, bicos menores eram mais comuns. Eles também descobriram que estes pássaros acasalam através do tipo de canto que os machos emitem para atrair as fêmeas [9].

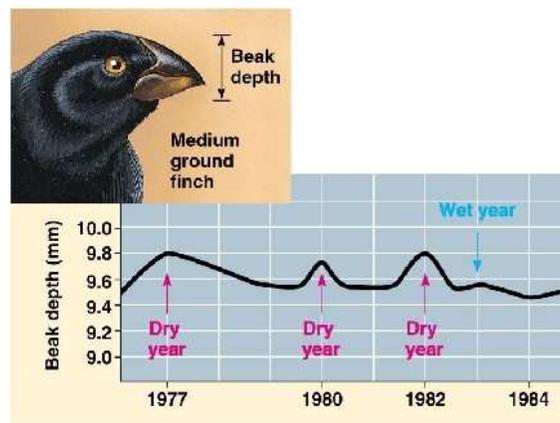


Figura 4: *Notável mudança no tamanho dos bicos da espécie Geospiza em função das mudanças climáticas.*

Como todo bom exemplo clássico, os tentilhões têm ajudado a entender os efeitos da seleção ecológica, devida à competição por comida, e da seleção sexual, durante um processo de especiação. As simulações inspiradas nestes pássaros podem ser vistas no capítulo 2.

O capítulo 3 corresponde à especiação da família de peixes chamados ciclídeos, figura 5. Existe uma forte evidência, que o tipo de processo de especiação destes peixes é simpátrico [10]. Contudo, como será visto no capítulo 3, as origens deste processo nos ciclídeos têm dividido em dois grupos aqueles que estudam especiação simpátrica. O primeiro grupo acha que a especiação simpátrica é guiada pela divergência causada pela seleção natural devida à competição pelas fontes de alimento. O outro grupo defende que este tipo de especiação é guiado pela divergência causada por seleção sexual.

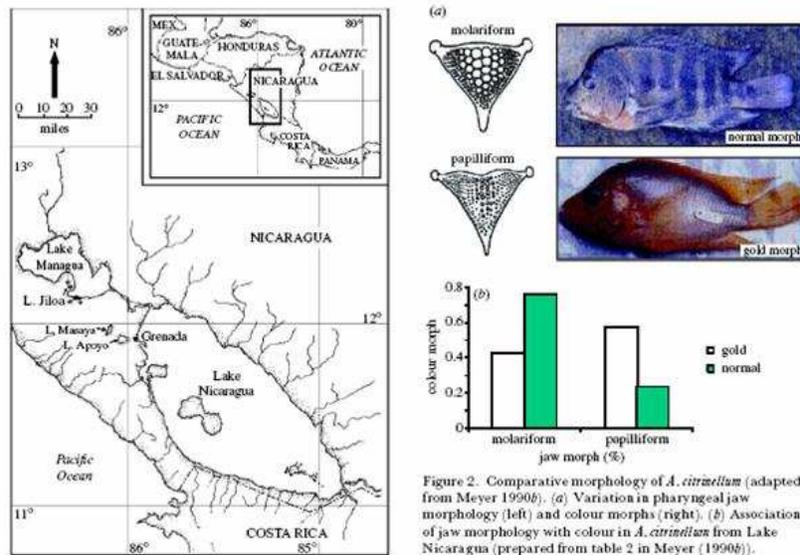


Figure 2. Comparative morphology of *A. citrinellum* (adapted from Meyer 1990b). (a) Variation in pharyngeal jaw morphology (left) and colour morphs (right). (b) Association of jaw morphology with colour in *A. citrinellum* from Lake Nicaragua (prepared from table 2 in Meyer (1990b)).

Figura 5: Dados encontrados no trabalho de Wilson [11]. Lado esquerdo: Mapa da Nicarágua que mostra o lugar dos lagos onde foram colhidas as amostras da família de peixes chamados ciclídeos. Lado direito: A variação da morfologia de cores e maxilares destes peixes, encontrados nos lagos da Nicarágua.



Figura 6: A larva da mosca da maçã é um outro exemplo recente de processo de especiação simpátrica em curso. Lado esquerdo: A mosca da fruta *Rhagoletis pomonella* adulta. Lado direito: A larva da mosca da maçã; dependendo da raça da mosca, a larva pode ser deixada na superfície ou no centro da maçã.

Finalmente o capítulo 5 refere-se ao estudo da obtenção da especiação simpátrica numa ecologia fixa, variando-se apenas o grau de competição entre os indivíduos. Encontramos uma transição de fase cuja ordem, ainda não identificada, pode ser bastante relevante no que diz respeito à reversibilidade ou não do processo de especiação. Neste capítulo a motivação biológica veio da mosca da maçã - ver figura 6. O processo de especiação simpátrica em curso destas moscas parece ser reversível, mas a bibliografia a respeito do mesmo ainda está sendo acumulada, pois sua observação é bastante recente.

A tese é concluída com observações gerais dos resultados das simulações apresentadas nos capítulos 2,3 e 4.

# Capítulo 1

## Modelos

Conforme mencionado na introdução, os ingredientes principais para se obter a especiação simpátrica são a disputa por alimento e a seleção sexual. Ambos os ingredientes estão relacionados a características fenotípicas externas do indivíduo, tais como tamanho e cor. Nossas simulações sobre especiação simpátrica baseam-se na introdução de uma nova parte ao “genoma cronológico” que representa o indivíduo no modelo Penna [12], a fim de atribuir ao mesmo um “fenótipo”.

O modelo Penna é baseado na teoria da seleção natural de Darwin para a evolução das espécies e na teoria do acúmulo de mutações para explicar o envelhecimento biológico. Desde sua publicação em 1995, vem sendo utilizado com sucesso na compreensão de muitos fenômenos evolucionários observados na natureza, tais como a senescência catastrófica do salmão, a auto-organização da menopausa, as vantagens da reprodução sexuada, etc... Para uma revisão das diversas aplicações teóricas do modelo Penna veja [13, 14] ; para possíveis aplicações práticas veja [15] e para soluções analíticas veja [16, 17].

Embora o estado final do modelo Penna, calculado analiticamente [16], seja a morte da população toda, o tempo que este estado final leva para ser atingido cresce exponencialmente com o tamanho da população. Assim, os indivíduos vivem num estado quase-estacionário de duração quase infinita, onde a população apresenta uma distribuição de indivíduos por idade que se mantém constante durante todas as simulações, por mais longas que estas sejam (bilhões de passos). Esta propriedade do modelo certamente facilita o estudo da dinâmica de populações em processo de especiação.

## 1.1 O modelo Penna

Na versão sexuada do modelo Penna o genoma de cada indivíduo é representado por duas tiras de 32 bits cada, que são lidas em paralelo. Elas contêm a informação de quando os sintomas de uma dada doença hereditária vão aparecer, sendo por isto chamadas de “genoma cronológico”. Cada uma das tiras contém a herança genética de um dos pais, sendo as doenças representadas por bits 1. Se um dado indivíduo possui dois bits iguais a 1, por exemplo na terceira posição de ambas as tiras (homozigoto), isto indica que aquele indivíduo vai começar a sofrer dos sintomas de uma doença no terceiro período de sua vida. Assim, cada indivíduo pode viver no máximo por 32 períodos. Se o indivíduo for heterozigoto numa dada posição (bit 1 numa tira e zero na outra), êle só ficará doente se naquela posição o bit 1 for dominante. No início da simulação define-se quantas posições serão dominantes e sorteia-se aleatoriamente quais serão elas. Estas posições são as mesmas para todos os genomas e são mantidas fixas durante todo o processo de evolução da população. Um passo computacional significa ler mais um bit do genoma de todos os indivíduos. Se em qualquer passo, o número de doenças acumuladas num dado genoma atinge o limite  $L$ , aquele indivíduo morre.

A fêmea que sobrevive até a idade mínima de reprodução  $R$  passa a acasalar aleatoriamente e a cada passo, com um macho de idade também  $\geq R$ , gerando  $NF$  filhos a cada vez. O genoma do filho é construído através do cruzamento e da recombinação das tiras dos pais, conforme esquematizado na figura 1.1. Primeiro corta-se o genoma da mãe numa posição aleatória e une-se dois pedaços complementares para formar o gameta feminino (uma única tira de bits). A seguir, introduz-se aleatoriamente  $M$  mutações nocivas,<sup>1</sup> cujas posições estão indicadas por setas na figura 1.1. Neste caso, se o bit escolhido para mutar no gameta feminino vale 0, êle se torna 1 no genoma do filho, mas se o bit escolhido já for 1, êle permanece inalterado no filho (não ocorre mutação). O mesmo processo de cruzamento e recombinação com taxa de mutação  $M$  ocorre no genoma do pai, gerando o gameta masculino. O genoma do filho é o resultado da união dos dois gametas e o sexo é aleatoriamente escolhido, com 50% de chance para cada um.

---

<sup>1</sup>As mutações normalmente ocorrem durante a duplicação do DNA e devem-se à perda ou adição de uma base, ou à substituição de uma base por outra. A maioria das mutações são neutras, mas as mutações ruins são 100 vezes mais prováveis que as boas (corretoras) [18], sendo que estas últimas em geral dão origem a uma nova espécie.

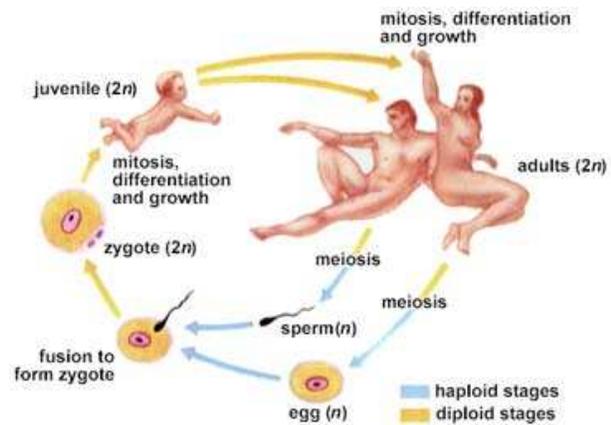
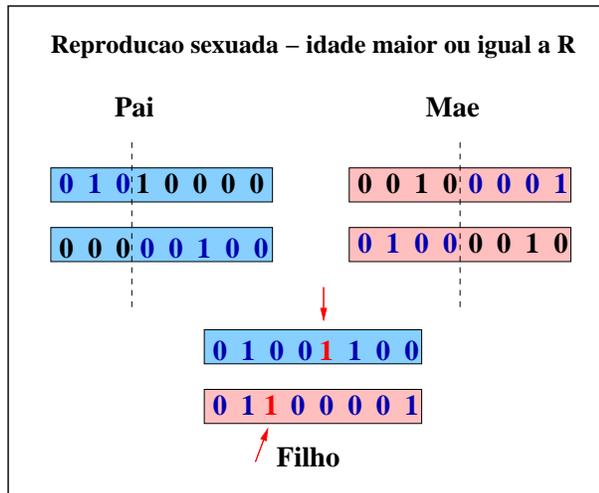


Figura 1.1: Formação dos gametas feminino e masculino que dão origem ao genoma do filho. O processo de cruzamento e recombinação (lado esquerdo) é feito da mesma forma tanto no genoma do pai quanto no da mãe. As setas indicam onde mutações nocivas aleatórias ocorreram. O desenho (lado direito) mostra que uns dos elementos principais para a continuidade da vida é o processo de divisão celular chamado de meiose, que ocorre nas células germinativas e é o único onde acontece um cruzamento entre dois cromossomos homólogos.

Mesmo permitindo apenas mutações ruins, a população que se obtém com a dinâmica até aqui descrita cresce exponencialmente. Para evitar tal comportamento explosivo, a versão original do modelo Penna adota o chamado fator logístico de Verhulst, dado por  $V(t) = P(t)/MAX$ , onde  $P(t)$  é a população total no tempo  $t$  e  $MAX$  é a capacidade de sustentação do ambiente. Assim, em cada passo e para cada indivíduo gera-se um número aleatório entre 0 e 1, cujo valor é comparado com o valor de  $V$ . Se o número gerado for menor que  $V$ , o indivíduo morre, independente da idade ou do genoma. Este termo também representa uma competição aleatória por espaço e comida, que depende do número máximo,  $MAX$ , de indivíduos que o ambiente pode sustentar. Exatamente por ser um termo totalmente aleatório, o fator de Verhulst vem sendo criticado na literatura [19]. A introdução de um fenótipo no modelo Penna evita a utilização de tal termo, como veremos a seguir.

## 1.2 Modelos com fenótipo.

Para simular uma característica fenotípica do indivíduo adotamos o mesmo procedimento introduzido por Medeiros, Sá Martins, S. Moss de Oliveira e Medeiros [20], isto é, acrescentamos mais um par de tiras de bits ao genoma cronológico do modelo Penna. Este novo par não apresenta estrutura de idade, mas suas tiras também são lidas em paralelo. No momento da reprodução este par sofre o mesmo processo de cruzamento e recombinação indicado na figura 1.1 e existem também posições dominantes e recessivas para os bits 1. Este número de posições dominantes é dominado  $D$ , para parte com estrutura e  $DF$  para parte sem estrutura. A única diferença está nas mutações, pois para este novo par elas podem se dar nas duas direções ( $0 \leftrightarrow 1$ ), com uma taxa  $MF$  por bit (dos 32 bits escolhe-se só 1 bit). O número total  $k$  ( $\in [0, 32]$ ) de bits iguais a 1 é contado nestas duas tiras, levando-se em conta as posições dominantes. Este número é então relacionado a algum tipo de característica fenotípica do indivíduo, conhecida na biologia como *traço*. Supondo que tal característica seja, por exemplo, o tamanho do animal ou o tamanho da cauda de um pássaro, mutações para um lado ou para o outro apenas aumentam ou diminuem tal tamanho nas próximas gerações, o que em princípio não pode ser considerado bom nem ruim. O caráter seletivo destas mutações só será definido quando for estabelecida a ecologia à qual a população estará sujeita e/ou a preferência sexual por determinado fenótipo na hora do acasalamento. A figura 1.2 ilustra as duas partes do genoma de cada indivíduo e como é feita a leitura de cada parte.

Ao nos referirmos apenas à parte não estruturada do modelo como fenótipo, estamos cometendo um abuso de linguagem. Como mencionado na introdução, qualquer tradução ou compilação do genótipo corresponde a um fenótipo. Assim, a leitura da parte estruturada por idade do modelo Penna e representada por uma tira de bits na figura 1.2, lado esquerdo, também corresponde a um fenótipo. Contudo, para distinguir com facilidade a parte estruturada da não estruturada, chamaremos de fenótipo apenas a tradução da parte não estruturada do genoma.

Na natureza existe uma enorme variedade de mecanismos relacionados à capacidade do indivíduo com um dado fenótipo de produzir uma descendência apta a sobreviver. Um destes mecanismos é o da seleção natural na competição por diferentes fontes de alimento, que atua no

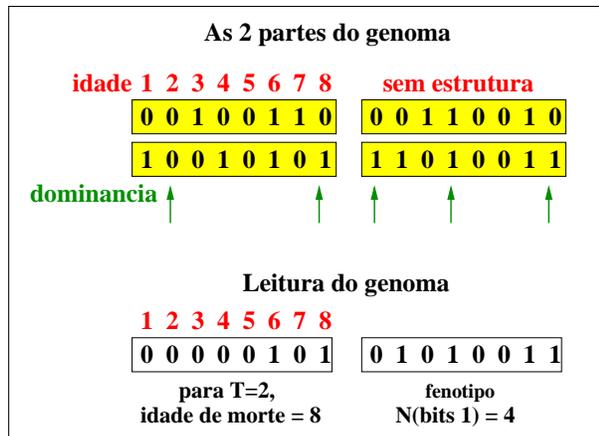


Figura 1.2: *Representação das partes cronológica e sem estrutura de idade dos genomas. As setas indicam as posições onde os bits 1 são dominantes e a leitura do genoma é feita de acordo com tais posições. Para a parte estruturada por idade, tanto o número de bits 1 quanto suas respectivas posições são relevantes; já para a parte não estruturada, apenas o número efetivo de bits 1 importa. O desenho do lado direito mostra uma caricatura do pai da Genética Moderna, Gregor Mendel, que introduziu os conceitos hoje conhecidos como dominância e recessividade nos estudos estatísticos que realizou com ervilhas em 1865.*

indivíduo de acordo com seu traço ecológico, isto é, com sua característica fenotípica relevante para a obtenção de alimentos. Outro mecanismo é o da seleção sexual, que atua no indivíduo de acordo com alguma característica fenotípica relativa à preferência sexual no momento do acasalamento - o traço sexual. A seleção sexual é um ingrediente fundamental para se obter o isolamento reprodutivo na especiação simpátrica. Para as espécies cujo traço ecológico é o mesmo que o sexual, nós faremos uso de apenas um par de tiras de bits não estruturadas por idade. No caso em que a seleção natural devido à ecologia atua num traço que é diferente daquele utilizado para definir a preferência sexual, serão usados dois pares independentes de tiras de bits não estruturadas.

### 1.2.1 O traço ecológico

A característica fenotípica de cada indivíduo ligada à competição pelo alimento disponível fica então definida pelo número  $k$  de bits 1 efetivos no segundo par de tiras de bits de seu genoma ( $0 \leq k \leq 32$ ). Em nossas simulações dividimos a população em três grupos, de acordo com

os valores de  $k$ . O grupo  $P_1$  consiste dos indivíduos com  $0 \leq k < n_1$ ; o grupo do meio,  $P_m$ , corresponde aos fenótipos intermediários onde  $n_1 \leq k \leq n_2$  e o terceiro grupo,  $P_2$ , corresponde aos fenótipos com  $n_2 < k \leq 32$ . Se supusermos que o valor de  $k$  está ligado ao tamanho dos indivíduos, os grupos  $P_1$  e  $P_2$  correspondem aos tamanhos extremos, sendo os indivíduos do grupo  $P_1$  bem pequenos (com poucos bits 1 efetivos) e os do grupo  $P_2$  bem grandes (ricos em bits 1).

O caráter seletivo deste traço é dado pelo seguinte fator de Verhulst modificado:

$$V_{grupo}(k, t) = \frac{\text{Número de indivíduos com fenótipos que competem pela mesma fonte de comida}}{\text{Capacidade de sustentação da fonte de alimento disponível } F(k, t)}.$$

A seguinte competição intra-específica é mantida fixa em todas as simulações, mas a capacidade de sustentação da fonte de alimento disponível,  $F(k, t)$ , pode ou não variar no tempo. Com êste novo fator de Verhulst as mortes por disputa de comida deixam de ser totalmente aleatórias e passam a depender dos fenótipos e da fonte de alimento disponível.

A forma explícita da competição inter-específica, entre os indivíduos de cada grupo é dada por [21]:

$$V(k, t) = \begin{cases} V_1(k, t) & \text{se } 0 \leq k < n_1, \\ V_m(k, t) & \text{se } n_1 \leq k \leq n_2, \\ V_2(k, t) & \text{se } n_2 < k \leq 32. \end{cases} \quad (1.1)$$

com a competição intra-específica igual a:

$$\begin{aligned} V_1(k, t) &= \frac{P_1(k, t) + P_m(k, t)}{F(k, t)}, \\ V_m(k, t) &= \frac{P_m(k, t) + X * [P_1(k, t) + P_2(k, t)]}{F(k, t)}, \\ V_2(k, t) &= \frac{P_2(k, t) + P_m(k, t)}{F(k, t)}. \end{aligned} \quad (1.2)$$

onde  $P_1(k, t)$  é a população com fenótipos em um dos extremos,  $P_m(k, t)$  é a população do meio e  $P_2(k, t)$  é a população com os fenótipos no outro extremo. O parâmetro  $X$  regula com que fração das populações dos extremos os indivíduos de fenótipos intermediários irão competir. Já os indivíduos do grupo  $P_1$  competem entre si e com todos aqueles de fenótipos intermediários, mas não competem com os fenótipos do outro extremo; o mesmo ocorre com os indivíduos do grupo  $P_2$ , que também não competem com os do grupo  $P_1$ . Em cada passo e para cada

indivíduo com fenótipo  $k$  gera-se um número aleatório entre 0 e 1, cujo valor é comparado com o valor de  $V(k, t)$ . Se o número gerado for menor que  $V(k, t)$ , o indivíduo morre.

Este tipo de competição já é bastante adotado na literatura biológica da especiação simpátrica [2], porque produz um aumento na diferenciação genética entre grupos com fenótipos extremos, abrindo o caminho para o isolamento reprodutivo nestes grupos quando a seleção sexual é introduzida.

### 1.2.2 O traço sexual

A seleção sexual é definida através do acasalamento não aleatório. Adicionamos ao genoma de cada fêmea mais um gene, representado por um único bit, que determina se a fêmea é seletiva ou não no momento da reprodução. Se este bit for igual a 1, ela escolhe o parceiro de acordo com alguma preferência relacionada ao traço sexual; caso contrário, ela escolhe aleatoriamente um macho para acasalar. Este gene é herdado da mãe pela filha com uma probabilidade de mutação (em ambas as direções) igual a  $MS$ . Isto significa que as filhas de fêmeas seletivas podem ou não ser seletivas e vice-versa. As três regras de seleção sexual que utilizaremos para obter o isolamento reprodutivo são:

- *Regra com forte direção* : As fêmeas seletivas com fenótipos extremos escolhem entre um número  $NM$  de machos, aquele com o fenótipo mais extremo do mesmo grupo que o dela. Supondo que o traço sexual seja também o tamanho do animal, por exemplo, uma fêmea grande tenta acasalar com o maior dos machos do conjunto  $NM$ , ao passo que uma fêmea pequena escolhe o menor dos machos do conjunto. As fêmeas seletivas com fenótipos intermediários atuam como as fêmeas seletivas de um dos dois conjuntos de fenótipos extremos, com 50% de probabilidade para cada conjunto.
- *Regra com direção*: Fêmeas seletivas com fenótipos extremos acasalam com o primeiro macho sorteado aleatoriamente que pertença ao mesmo grupo fenotípico que ela. As fêmeas seletivas com fenótipos intermediários se comportam como aquelas seletivas de um dos conjuntos extremos, definido a priori.

- *Regra da diferença* : A fêmea seletiva com fenótipo  $k_F$  escolhe, dentre um número  $NM$  de machos, aquele cujo fenótipo  $k_M$  apresenta a menor diferença para o seu próprio  $k_F$ , isto é,

$$\text{mínimo } \{|k_F - k_{M_1}|, |k_F - k_{M_2}|, \dots, |k_F - k_{M_{NM}}|\}$$

Se o traço sexual for diferente do ecológico, acrescentamos mais um par de tiras de bits não estruturadas por idade ao genoma do indivíduo, cujo processo de cruzamento, recombinação e mutação é o mesmo do traço ecológico.

A nomenclatura utilizada até aqui para descrever os modelos será mantida nos capítulos seguintes.

Em todas as simulações a *população inicial*, de 3000 fêmeas e 3000 machos, tem a parte cronológica do genoma constituída apenas de zeros, isto é, todos os indivíduos são bebês livres de doenças hereditárias. A parte sem estrutura de idade, que define as características externas dos indivíduos ligadas à ecologia e à preferência sexual é constituída de zeros e uns, aleatoriamente distribuídos. Para garantir que nossas medidas fossem tomadas em populações já equilibradas geneticamente, acompanhávamos sempre a distribuição de idades dos indivíduos e só computávamos os dados muitos passos depois da mesma ter se tornado constante.

# Capítulo 2

## Modelos com um traço fenotípico

Com o tipo de dinâmica descrita no capítulo anterior e inspirados num processo de especiação observado nos tentilhões das ilhas Galápagos, nós estudamos os possíveis mecanismos de especiação simpátrica em cadeias alimentares, utilizando populações com um único traço fenotípico e vivendo numa ecologia onde a fonte de alimento muda com o tempo.

Primeiro analisamos detalhadamente o processo de especiação simpátrica de uma população isolada de herbívoros, que são diretamente afetados pelas mudanças morfológicas que ocorrem na fonte de alimento, causadas, por exemplo, por oscilações sazonais no regime de chuvas. Tentando ficar o mais perto possível da realidade e levando em conta que na natureza existem predadores que comem herbívoros, os quais por sua vez comem plantas, nós comparamos os processos de especiação simpátrica em cadeias alimentares de duas e de três espécies.

### 2.1 Motivação biológica

Existem atualmente vários trabalhos experimentais e teóricos sendo desenvolvidos acerca da evolução dos tentilhões, também conhecidos como pássaros de Darwin. A significativa bibliografia das observações feitas nas ilhas Galápagos conta com estatísticas do tamanho do corpo, morfologia do bico e séries temporais dos sons destes pássaros (ver figura 4). As medidas mostram que a diversificação na morfologia dos bicos tem formado padrões de evolução vocal que indicam uma correlação entre o tamanho do bico e o tipo de canto [22, 23]. Nesses trabalhos também é mencionado que a restrição física que a morfologia do bico causa na emissão do tipo de som dos tentilhões pode ter levado a população original a um isolamento reprodutivo e

consequentemente, à uma rápida especiação [24].

Nas simulações a seguir modelamos a especiação simpátrica em populações onde existe uma relação direta entre “o tamanho do bico” e “o som emitido” pelos “pássaros”. Isto é, populações cujo traço ecológico é o mesmo que o sexual (tamanho do bico) e portanto necessitamos apenas de um par de tiras de bits não estruturadas por idade.

## 2.2 Especiação para herbívoros

Inicialmente estudaremos uma população de pássaros herbívoros que se alimentam de plantas ou sementes cuja morfologia varia no tempo. Primeiro analisaremos a competição intra-específica pelas fontes de alimento. A seguir introduziremos a seleção sexual que, em conjunto com a disputa por alimento, levará a população a especiar. Isto é, a população inicial de fenótipo intermediário se dividirá em duas populações com fenótipos extremos diferentes e sexualmente isoladas.

### 2.2.1 Competição sem seleção sexual

Utilizaremos uma ecologia na qual a fonte de alimento muda de uma fonte que é abundante para todos os fenótipos para outra na qual os fenótipos intermediários são desfavorecidos em relação aos extremos. A capacidade de sustentação desta fonte varia no tempo da seguinte forma:

$$F(k, t) = 2 \times 10^5 \times \begin{cases} 1 & \forall 0 \leq t \leq 4 \times 10^3, \\ 0.1 + \frac{|16-k|}{20} & \forall 4 \times 10^3 \leq t \leq 3 \times 10^4, \end{cases} \quad (2.1)$$

onde  $k$  é o fenótipo da população de herbívoros e  $t$  é o passo da simulação.

Os fatores de Verhulst aos quais os indivíduos estão sujeitos são dados pela equação 1.2. Para  $t \leq 4 \times 10^3$  a capacidade de sustentação do ambiente independe dos fenótipos. Corresponde, por exemplo, a uma época de chuvas onde existe uma grande variedade de tamanhos de plantas ou sementes. A partir do passo  $4 \times 10^3$  a capacidade de sustentação passa a depender dos fenótipos, ou melhor, cada pássaro passa a ter maior ou menor facilidade de arrumar comida, dependendo de seu valor de  $k$ . Este período corresponderia às épocas de seca, que ocorrem devido a fenômenos climáticos como el Niño, quando a variabilidade de alimento diminui sensivelmente.

## 2.2.2 Resultados

As tabelas 2.1 e 2.2 mostram os valores dos parâmetros do modelo utilizados nas simulações.

Descrição das grandezas para (macho e fêmea)	Nome	Valor
Mutação (na tira de bits)	M	1 (bit de 32 bits)*
Dominância	D	1
Limite de doenças	L	1
Número de filhos	NF	10
Idade mínima de reprodução	$R$	9

Tabela 2.1: *Parâmetros relativos à parte estruturada por idade.*

Grandezas (para machos e fêmeas)	Nome	Valor
Dominância	DF	16*
Mutação do fenótipo num bit	MF	0.8
Grau de competição	X	0.5*
Fenótipos intermediários	$k$	16*
Fenótipos extremos	$k$	< 16 e > 16*

Tabela 2.2: *Parâmetros relativos à parte não estruturada por idade. São considerados fenótipos intermediários apenas aqueles com  $k = 16$ . \*Grandezas que não mudam neste capítulo.*

A distribuição de fenótipos da população no primeiro período de tempo corresponde a uma gaussiana centrada em  $k = 16$  (ver figura 2.1, quadrados). Este comportamento unimodal é estático e deve-se ao número de posições dominantes do fenótipo ( $DF = 16$ ) e ao grau de competição ( $X = 0.5$ ). Neste intervalo de tempo não existe uma seleção do fenótipo em função da fonte de alimento.

A distribuição de fenótipos gerada no segundo período de tempo pode apresentar-se de duas formas diferentes, para um mesmo conjunto de parâmetros (tabela 2.2), dependendo apenas da semente aleatória inicial:

i) Ela pode permanecer em um estado estacionário oscilatório entre duas *distribuições bimodais*, representadas, respectivamente, pelos círculos e triângulos da figura 2.1. Esta variabilidade genética é chamada de *polimorfismo*, termo que foi introduzido por E.B. Ford [2] em 1940 e está associado à variabilidade genética mediante seleção. Indica que a população de pássaros como

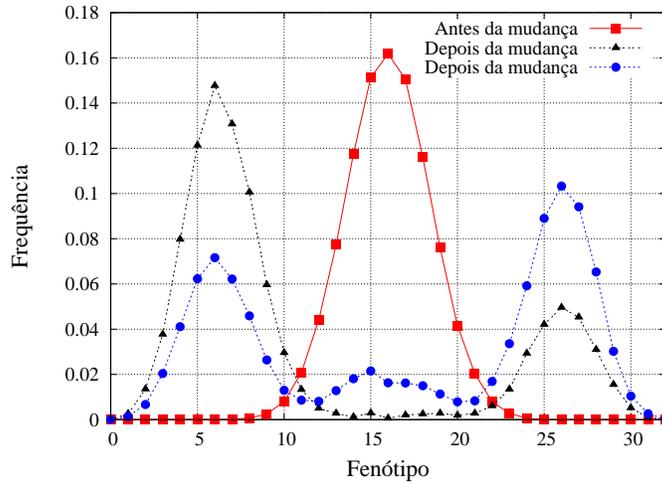


Figura 2.1: *Distribuição de fenótipos da população. No primeiro período de tempo, antes da ecologia mudar, a distribuição é unimodal (quadrados); no segundo período de tempo ( $t > 40 \times 10^3$ ) aparece um estado estacionário no qual a distribuição oscila entre aquela representada pelos círculos e aquela representada pelos triângulos. As médias dos fenótipos extremos permanecem centradas em 6 e 26, respectivamente.*

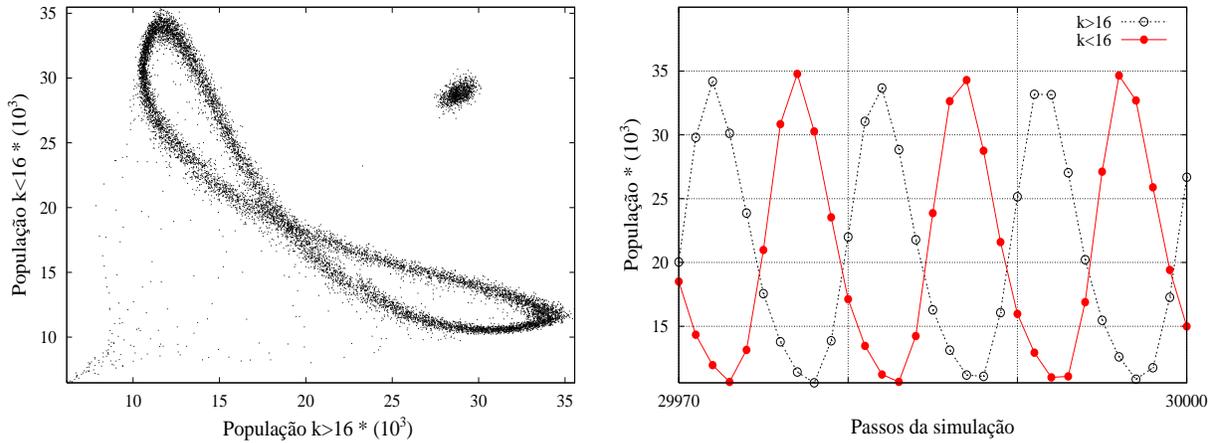


Figura 2.2: *Dinâmica da população de herbívoros no caso do estado estacionário oscilatório da figura anterior. Lado esquerdo: pode-se observar o comportamento dos tamanhos das populações com fenótipos extremos, “pequenos” versus “grandes”, durante toda a simulação. O atrator semelhante a um borrão nesta figura corresponde aos tamanhos das populações dos extremos antes da ecologia mudar. Lado direito: pode-se observar como o tamanho de cada população dos extremos varia com o tempo, depois da mudança na ecologia.*

um todo carrega tanto os genes para tamanhos de bicos grandes quanto para pequenos. No caso da capacidade de alimento variar novamente, voltando à distribuição inicial, o mesmo ocorrerá com a distribuição de bicos (voltará a ser unimodal), já que nada impede o acasalamento entre bicos extremos oposto, gerando filhotes de bico médio. Observe que a existência de um polimorfismo é uma condição necessária para que uma especiação venha a ocorrer, caso alguma seleção sexual seja introduzida para provocar o isolamento reprodutivo entre fenótipos extremos opostos.

Em ambas as distribuições bimodais da figura 2.1 as populações com fenótipos extremos são maiores do que a população de fenótipo intermediário ( $k = 16$ ). Contudo, ora a população de bicos grandes é maior que a de bicos pequenos, ora é o contrário. Este comportamento oscilatório entre as populações dos extremos tem período igual a 10 passos de simulação e pode ser visto na figura (2.2). Observe que este período corresponde também ao número de intervalos de tempo (passos) desde o nascimento (idade zero) até a idade mínima de reprodução da população,  $R = 9$ .

ii) O polimorfismo pode também desaparecer: a distribuição de fenótipos evolui para um estado estacionário sem variabilidade, onde a distribuição é também unimodal mas de largura menor que a inicial (ver figura 2.3). Neste caso a população dos extremos permanece constante e pequena, e a população do meio domina, apesar da escassez da fonte de alimento para estes fenótipos.

As distribuições finais em (i) ou (ii), *antes de serem atingidas*, passam por um estado oscilatório *instável* no qual a população de fenótipo intermediário chega a ter um tamanho comparável aos das populações com fenótipos extremos (ver escala da figura 2.4, triângulos). O tempo que a distribuição passa neste estado instável pode, com uma pequena probabilidade, ser bastante longo, permitindo que se observe as mesmas oscilações nos tamanhos das populações dos extremos presentes no caso (i), mas cujas amplitudes variam no tempo, como mostra o lado direito da figura 2.5.

Nas simulações pode-se favorecer o aparecimento do polimorfismo oscilatório estável mudando-

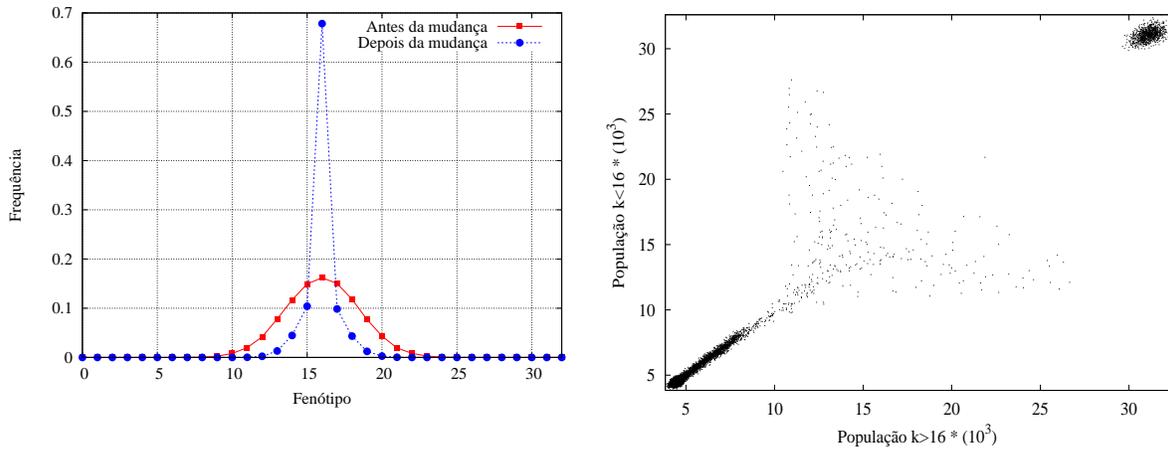


Figura 2.3: *Distribuição de fenótipos no caso estacionário sem variabilidade. Lado esquerdo: distribuições antes e depois da ecologia mudar. Lado direito: tamanhos das populações com fenótipos extremos durante toda a simulação.*

se o valor da taxa de mutação fenotípica  $MF$  (veja tabela 2.3). Para valores pequenos desta mutação, por exemplo para  $MF = 0.01$ , de 10 simulações feitas com sementes aleatórias diferentes obtivemos 10 estados estacionários deste tipo. Nestes casos a população final é grande, já que as médias dos fenótipos se concentram em valores próximos de 0 e 32, para os quais a fonte de comida é máxima.

$MF$	Média dos fenótipos extremos	Estabilidade
1.0	7 e 25	7 oscilatórios e 3 unimodais
0.8	6 e 26	2 oscilatórios, 7 unimodais e 1 instável
0.1	1 e 31	10 oscilatórios
0.01	0 e 32	10 oscilatórios

Tabela 2.3: *Resultados de 10 simulações para diferentes taxas de mutação do fenótipo.*

Uma outra forma de se favorecer o aparecimento de um polimorfismo estável é aumentar o grau de competição para o fenótipo do meio, por exemplo trocando  $X = 0.5$  por  $X = 1.0$ . Neste caso os fenótipos intermediários ficam de tal forma prejudicados que impedem que a distribuição unimodal sem variabilidade (fig. 2.3) seja atingida.

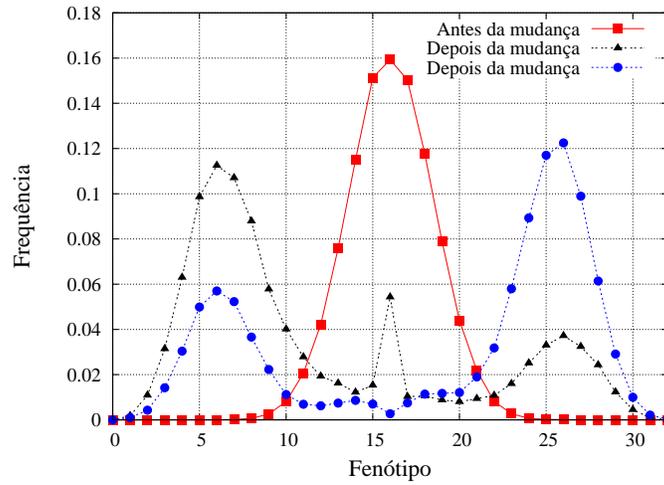


Figura 2.4: Polimorfismo instável no qual a distribuição de fenótipos oscila entre a curva preta (triângulos) e a curva azul (círculos), para finalmente se tornar unimodal e estável como na figura 2.3

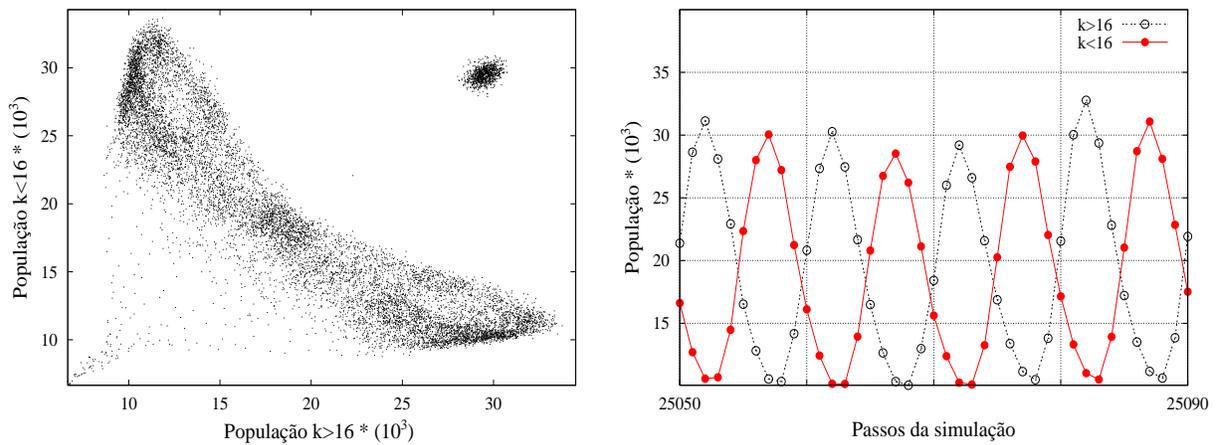


Figura 2.5: Lado direito: Tamanhos das populações de fenótipos extremos no estado em que o polimorfismo é meta-estável, medidos durante inúmeros passos após a ecologia mudar. Lado esquerdo: oscilações nos tamanhos das populações dos extremos, cujas amplitudes variam no tempo.

### 2.2.3 Seleção sexual e Especiação

Como mencionado no capítulo anterior, a seleção sexual é definida pela fêmea, pois é ela que escolhe o macho. As fêmeas com “gene seletivo” igual a 1 decidem, dentre  $NM$  machos, o melhor parceiro para acasalar; as fêmeas com “gene seletivo” igual a 0 acasalam aleatoriamente. É importante lembrar que as fêmeas herdam este gene da mãe com uma taxa de mutação reversível,  $MS$ .

Iniciamos as simulações com todas as fêmeas não seletivas (bit de seletividade igual a zero para todas). Para qualquer valor de  $MF$ ,  $MS = 0.001$ ,  $NM = 6$  e com grau de competição  $X = 0.5$ , obtém-se uma distribuição estável, com as duas populações de fenótipos extremos isoladas reprodutivamente: pode-se observar na figura 2.6 que a população de fenótipo intermediário desaparece completamente (lado esquerdo), já que 95% da população de fêmeas se torna seletiva (lado direito). Esta estabilidade é obtida tanto com a regra com direção como com a regra da diferença para o acasalamento, descritas no final do capítulo anterior. Note que o número de fêmeas seletivas aumenta rapidamente (entre 20 e 60 gerações), como pode ser visto pelo detalhe da figura 2.6, lado direito.

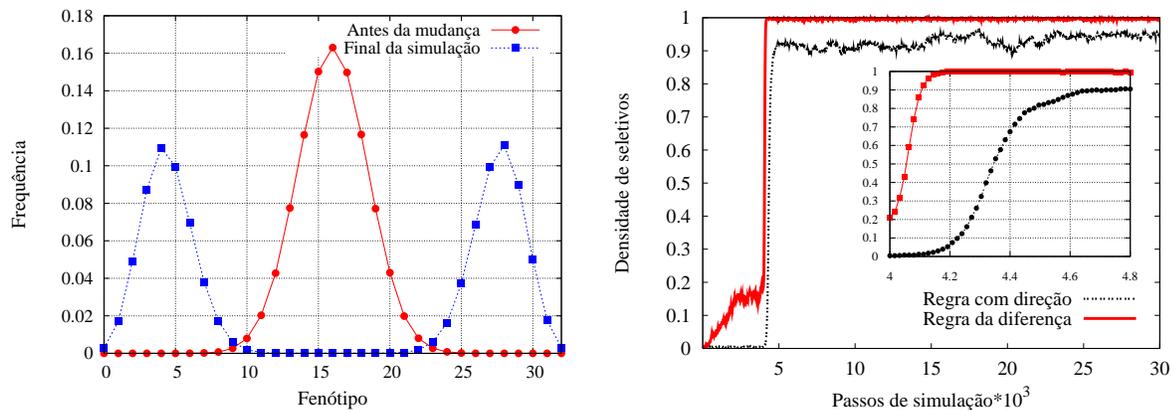


Figura 2.6: Lado esquerdo: Distribuição de fenótipos da população com seleção ecológica e sexual. Lado direito: densidade de fêmeas seletivas para duas regras diferentes de acasalamento. O detalhe (“inset”) mostra a diferença de velocidades na obtenção do isolamento reprodutivo, dependendo da regra.

Comparando-se as figuras 2.1 e 2.6 pode-se concluir que a população de fenótipo intermediário da figura 2.1 era formada apenas por bebês resultantes do acasalamento entre fenótipos

extremos diferentes. Voltaremos a este ponto na última seção. Aumentando-se o valor da taxa de mutação  $MS$ , a densidade de seletivos diminui, mas os valores médios da distribuição não mudam e nem tampouco sua estabilidade.

Ressaltamos ainda que também realizamos simulações onde os fenótipos intermediários correspondiam a uma faixa de valores, e não apenas a  $k = 16$ . Desde que estes fenótipos estivessem dentro do intervalo  $n_1 = 10 \leq k \leq n_2 = 22$ , os resultados obtidos foram qualitativamente os mesmos. Contudo, para  $n_1 < 10$  e  $n_2 > 22$  a probabilidade de se obter a especiação diminui, tão mais quanto mais próximos os valores de  $n_1$  e  $n_2$  estiverem dos extremos.

## 2.3 Especiação para predadores

No processo de especiação anterior a espécie herbívora sofre o efeito direto da mudança na ecologia, isto é, da mudança na distribuição de plantas. Na natureza existem também espécies que sofrem o efeito indireto de uma seleção ecológica, como por exemplo, as espécies predadoras que se alimentam do herbívoro que se alimenta destas plantas. Nesta seção nós estudaremos o processo de especiação simpátrica neste tipo de cadeia alimentar, onde por exemplo, pássaros (predadores) se alimentam de insetos (herbívoros), os quais se alimentam de plantas.

Os insetos são representados por seus códigos genéticos mas não sofrem seleção sexual; alimentam-se das plantas cuja capacidade de sustentação,  $F(k, t)$ , é dada pela equação (2.1). A dinâmica desta população já foi analisada na seção anterior e as possíveis distribuições de fenótipos destes herbívoros,  $\rho_h(k, t)$ , são as mesmas apresentadas nas figuras 2.1, 2.3 e 2.4. A tabela 2.4 mostra os parâmetros do modelo utilizados nas simulações desta seção. Observe que os parâmetros relativos aos herbívoros nesta tabela são os mesmos utilizados na seção anterior (tabela 2.2).

A capacidade de sustentação da fonte de alimento dos predadores, que também são representados por seus códigos genéticos mas que sofrem seleção sexual, é dada por:

$$F_p(k, t) = 2 \times 10^6 \times \rho_h(k, t), \quad (2.2)$$

onde  $k$  é o fenótipo dos herbívoros e  $t$ , o número de passos da simulação. Esta equação liga diretamente o comportamento da população de predadores ao da população de herbívoros. Desta

forma, tanto a competição por alimento entre os herbívoros como aquela entre os predadores é dada pela equação 1.2, mudando apenas a capacidade de sustentação da fonte de alimento de cada espécie.

### 2.3.1 Resultados

Grandeza	Predador	Herbívoro
$M$	1	1
$D$	10	1
$L$	10	1
$R$	10	9
$NF$	2	10
$DF$	16	16
$MF$	0.5	0.8
$MS$	0.001	0.0
$X$	0.5	0.5

Tabela 2.4: *Parâmetros do modelo para as duas espécies, relativos tanto aos genomas cronológicos (parte superior da tabela) quanto aos genomas sem estrutura de idade (parte inferior da tabela). Os fenótipos intermediários correspondem àqueles com  $k = 16$ , tanto para herbívoros como para predadores.*

A distribuição de fenótipos da população de predadores pode ser vista na figura 2.7, antes e depois da distribuição de plantas mudar. Note que apesar da taxa de mutação dos fenótipos dos predadores ( $MF = 0.5$ ) ser diferente daquela dos herbívoros ( $MF = 0.8$ ), as distribuições dos fenótipos extremos dos predadores estão centradas em 6 e 26, isto é, nas mesmas posições que as populações extremas de herbívoros (veja lado esquerdo da figura 2.1).

A especiação simpátrica dos predadores só ocorre quando o o polimorfismo oscilatório dos herbívoros é atingido, mas a recíproca não é verdadeira, isto é, nem sempre o plimorfismo dos herbívoros leva à especiação dos predadores. Quando esta especiação ocorre, a população de predadores com fenótipos extremos apresenta oscilações com período igual ao das oscilações da população de herbívoros também com fenótipos extremos <sup>1</sup>, independentemente de qual seja a idade mínima de reprodução dos predadores (ver tabela 2.4).

---

<sup>1</sup>Lembre-se que o período das oscilações da população de herbívoros depende da idade mínima de reprodução dos mesmos - ver figura 2.2.

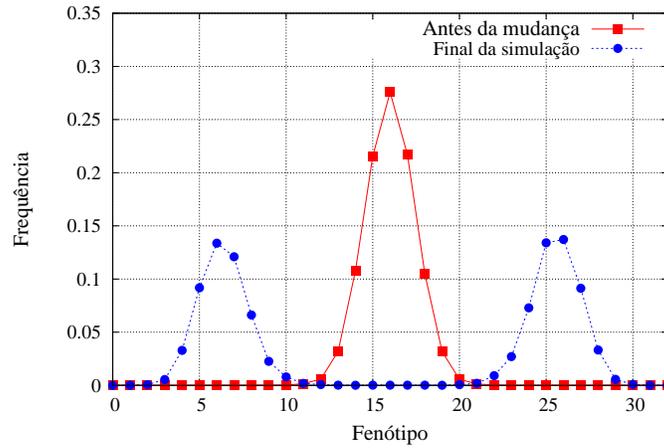


Figura 2.7: Distribuição de fenótipos da população de predadores, que está sendo afetada pela mudança súbita na fonte de alimentação dos herbívoros.

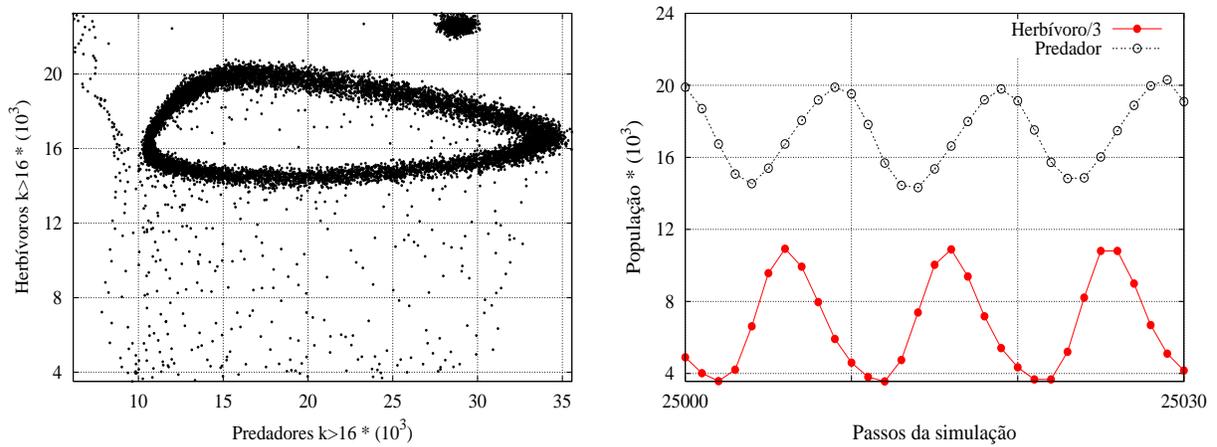


Figura 2.8: Lado esquerdo: População de herbívoros com fenótipos extremos grandes em função da população de predadores também com fenótipos extremos grandes, durante toda uma simulação onde ocorreu a especiação dos predadores. Lado direito: oscilações nas populações de fenótipos extremos, tanto de herbívoros quanto de predadores.

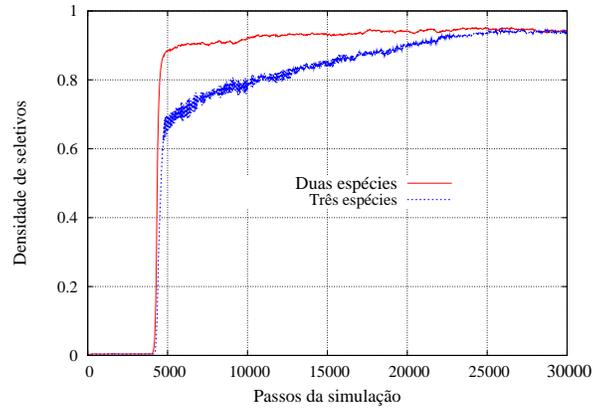


Figura 2.9: “Velocidades” de especiação em cadeias alimentares de duas (curva superior, vermelha) e de três espécies (curva inferior, azul).

Como pode-se ver no lado direito da figura 2.8, existe uma defasagem de 3 passos entre as oscilações da população de herbívoros com fenótipos extremos e aquelas da população de predadores com fenótipos extremos, defasagem esta que não muda com nenhum dos parâmetros da tabela 2.4.

No caso em que a mutação no fenótipo dos herbívoros vale  $MF = 1.0$  e a mutação no fenótipo dos predadores vale  $MF = 0.01$ , obtém-se casos onde a população de herbívoros apresenta um estado estacionário com polimorfismo oscilatório, mas a população de predadores não especia, isto é, apresenta só uma característica fenotípica, que tanto pode ser a de um dos extremos ( $k < 16$ ) como a do outro ( $k > 16$ ).

A figura 2.9 mostra que numa cadeia alimentar de três espécies (plantas, herbívoros e predadores) a especiação é mais lenta do que numa cadeia alimentar de duas espécies (plantas e herbívoros), como era de se esperar.

## 2.4 Perspectivas

O polimorfismo oscilatório instável (figuras 2.4 e 2.5), difícil de ser observado, apresenta características de um estado meta-estável (tempo de relaxação grande). Além disso, mantém os três tipos de fenótipos (dois extremos e um intermediário) com populações de tamanhos comparáveis, pois neste caso a população intermediária não é composta apenas por bebês:

apresenta a mesma curva de mortalidade das populações com fenótipos extremos. A figura 2.10 compara as distribuições por idade das populações *intermediárias*, nos dois casos em que o polimorfismo aparece, o estável e o instável. Esta distribuição tem a mesma forma daquela usualmente obtida com o modelo Penna e mostra que no caso estável, de fato a quase totalidade dos híbridos são bebês resultantes do acasalamento entre fenótipos extremos, bebês estes que não chegarão vivos até a idade mínima de reprodução,  $R = 9$ . Já no caso instável, os híbridos conseguem sobreviver o suficiente para reproduzir durante alguns períodos.

Seria interessante compreender que parâmetros interferem no tempo de vida deste estado meta-estável e verificar se existe alguma faixa de parâmetros para a qual este polimorfismo se torna estável.

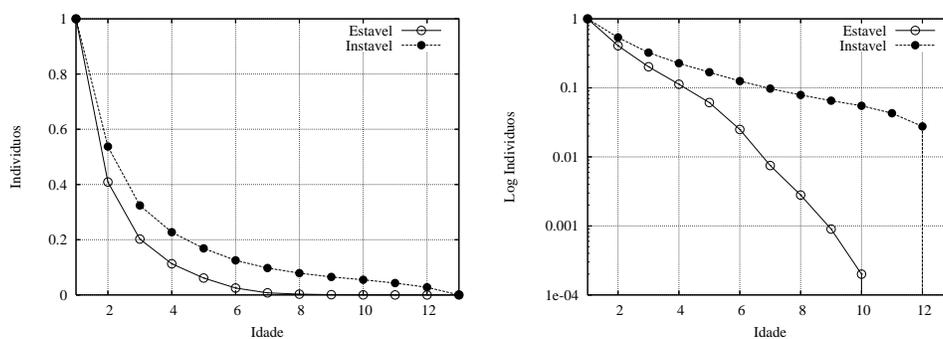


Figura 2.10: *Lado esquerdo: Distribuições médias por idade das populações de fenótipo intermediário, medidas nos últimos 250 passos e normalizadas (divididas pelos seus respectivos valores máximos). Pode-se observar que a longevidade dos híbridos é bem maior no caso instável do que no estável, em  $R = 9$ . Lado direito: as mesmas distribuições em escala semi-logarítmica mostram mais claramente a diferença entre os dois casos.*

Os fato de que as oscilações na população de predadores (cadeia alimentar de três espécies) tenham período igual ao das oscilações na população de herbívoros, parece ser devido à relação direta entre estas duas espécies, dada pela equação (2.2). Contudo, não conseguimos identificar o(s) parâmetro(s) responsável(eis) pela diferença de fase de 3 passos entre estas oscilações. Para entender melhor este comportamento gostaríamos de trabalhar numa cadeia alimentar de 3 espécies, na qual os predadores se alimentarão tanto dos herbívoros quanto das plantas cuja distribuição muda repentinamente, estando, desta forma, submetidos a uma seleção ecológica direta e a outra, indireta.

# Capítulo 3

## Modelo com dois traços fenotípicos

Apresentaremos agora um modelo no qual os indivíduos têm um traço relacionado à seleção ecológica e um outro traço, independente, relativo à seleção sexual. A inspiração biológica surgiu a partir das famílias de ciclídeos encontradas na Nicarágua e na África e que vêm atraindo grande interesse, em função dos dados estatísticos coletados acerca destas famílias.

Através de simulações primeiro estudamos a distribuição dos fenótipos ligados à seleção sexual, numa ecologia onde a capacidade de sustentação do ambiente independe do traço ecológico. O objetivo é o de compreender melhor as consequências da seleção sexual, independentemente da ecologia. A seguir, introduzimos a ecologia dependente do traço ecológico a fim de estudar o processo de especiação simpátrica nestes peixes. Analisamos os resultados do processo para diferentes valores das taxas de mutação, com o objetivo de comparar qualitativamente os resultados do modelo com aqueles encontrados experimentalmente nos ciclídeos da Nicarágua.

### 3.1 Motivação Biológica

Os ciclídeos parecem especiar rapidamente, pois análises das 300 espécies encontradas no lago Vitória, no leste da África, indicam a existência de um mesmo ancestral comum, que teria vivido há apenas 12.400 anos atrás [25]. Os estudos genéticos da espécie *Amphilophus citrinellum* da Nicarágua [11] revelaram que estes peixes apresentam distintos tipos de maxilares, que são a chave da sua adaptação nas diversas ecologias existentes. Um tipo de maxilar é adequado à uma dieta de caracóis (molariform) e um outro tipo é adequado à ingestão de presas moles (papilliform).

Esperava-se que a especiação simpátrica dos ciclídeos envolvesse grande divergência no traço ecológico e que houvesse uma forte correlação entre este traço e a cor dos peixes, que é o traço ligado ao acasalamento. Contudo, não é assim. As estatísticas mostram que existe uma forte diferenciação na cor (entre os tipos “gold” - dourado e “normal” - listrado de preto e branco), mas que não existe grande diferenciação na morfologia dos maxilares, isto é, dentre os peixes de uma dada cor os dois tipos de maxilares são encontrados, ao invés de apenas um tipo de maxilar para cada cor. De fato, a correlação entre os dois traços mostrou-se pequena ( $R = 0.48$ ). Voltaremos a estas observações no final deste capítulo.

Dois importantes modelos teóricos (do estilo “campo médio”) foram desenvolvidos concomitantemente [26, 27], para explicar a especiação nos ciclídeos. Ambos obtêm a especiação envolvendo dois traços independentes, agregada a uma forte correlação entre estes dois traços [26]. Isto é, no caso dos ciclídeos, os modelos prevêm que a quase totalidade dos peixes dourados se alimentaria de caracóis e os listrados, de presas moles (ou vice-versa). No trabalho [26] os autores admitem uma mudança brusca tanto na ecologia *como na competição*, para obter a especiação simpátrica. A competição só se torna intra-específica quando a ecologia muda: antes disto, todos disputam igualmente com todos pela fonte de alimento. Esta mesma estratégia foi utilizada com sucesso nas simulações apresentadas em [20] e também nas nossas apresentadas em [28, 29], na obtenção da especiação. Contudo, no modelo adotado em [27] e considerado mais realista [30], não existem tais mudanças: tanto a ecologia quanto a competição por alimento são mantidas fixas e, ainda assim, a especiação é obtida.

Como visto nos capítulos anteriores, nos modelos que apresentamos nesta tese a competição é a mesma desde o início da simulação e dada pela equação 1.2, com  $X = 0,5$ . Contudo, a ecologia muda, de uma onde a abundância de alimento é a mesma para qualquer fenótipo para outra que desfavorece fortemente os fenótipos intermediários. Com o objetivo de suavizar tal desfavorecimento, adotaremos para o segundo intervalo de tempo a nova capacidade de sustentação do ambiente, ilustrada na figura 3.1 e dada pela seguinte equação:

$$F(k, t) = 5 \times 10^5 \times \begin{cases} 1 & 0 \leq t \leq 4 \times 10^3, \\ 1.0 - 0.8 \times \exp(-(16 - k)^2/64) & 4 \times 10^3 < t \leq 5 \times 10^4, \end{cases} \quad (3.1)$$

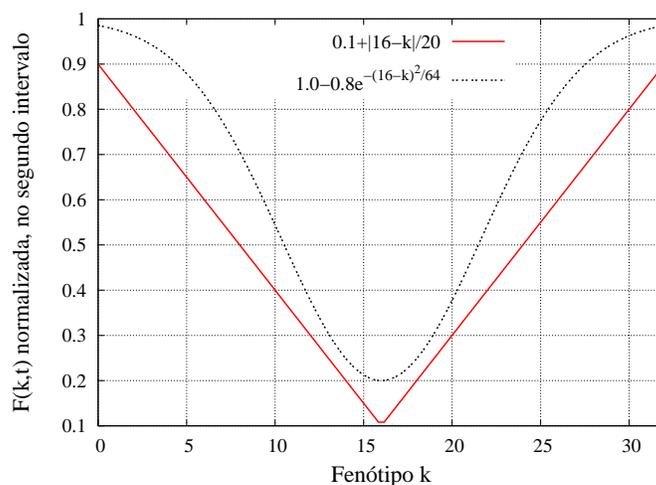


Figura 3.1: Comparação das capacidades de sustentação do ambiente, no segundo intervalo de tempo ( $t > 4 \times 10^3$ ), utilizadas no capítulo anterior (linha sólida) e neste capítulo (linha pontilhada).

Em nossas simulações os “ciclídeos” têm a morfologia do maxilar representada por um par de tiras de bits (fenótipo  $k$ ) e a cor é também representada por um par de tiras, independente do primeiro (fenótipo  $k'$ ).

### 3.2 Distribuição do traço sexual numa ecologia fixa

Como dito no início deste capítulo, estudaremos primeiro o papel da seleção sexual sozinha, sem qualquer mudança na ecologia. A seguir mostramos os resultados das simulações feitas com a mesma capacidade de sustentação fixa anterior ( $t \leq 4 \times 10^3$ ), mas com indivíduos que têm agora mais uma característica fenotípica,  $k'$ , ligada à seleção sexual. Lembramos que as simulações começam com toda a população de fêmeas não seletiva. A tabela 3.1 mostra os parâmetros utilizados, onde  $MS$  é a taxa de mutação no caráter da seletividade.

O comportamento da distribuição dos fenótipos  $k$  não muda em relação aos resultados encontrados no capítulo anterior (ver figura 2.6, lado esquerdo), isto é, a distribuição novamente é uma gaussiana centrada em 16 e independente de  $MF$ . Já a distribuição dos fenótipos  $k'$  depende dos valores de  $MFS$ ,  $MS$  e  $NM$ , como veremos a seguir.

Descrição das grandezas para (macho e fêmea)	Nome	Valor
Mutação (na tira de bits)	$M$	1*
Dominância	$D$	3*
Limite de doenças mortais	$L$	3*
Número de filhos	$NF$	2*
Idade mínima de reprodução	$R$	10
Dominância - fenótipo $k$	$DF$	16*
Dominância - fenótipo $k'$	$DFS$	16*
Mutação por bit - fenótipo $k$	$MF$	0.1
Mutação por bit - fenótipo $k'$	$MFS$	0.5
Fenótipos intermediários	$k$ e $k'$	16*
Mutação na seletividade	$MS$	0.001
Número de machos disponíveis	$NM$	6

Tabela 3.1: Valores dos parâmetros usados nas simulações. Os parâmetros relativos à parcela estruturada por idade do genoma estão na parte superior. \*Grandezas que não mudam neste capítulo.

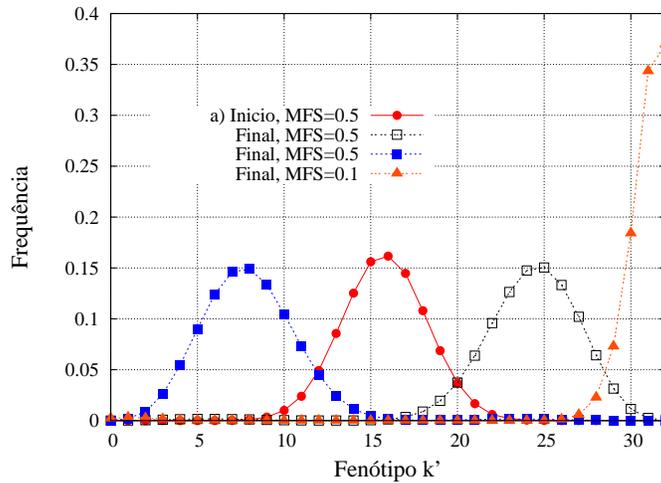


Figura 3.2: Distribuição do fenótipo  $k'$  ligado à seleção sexual. No início das simulações ( $t = 200$  passos) a distribuição fica centrada em 16 (círculos). O valor médio final se desvia de 16 (quadrados), tanto para a direita quanto para a esquerda, dependendo da semente aleatória inicial. Quanto menor o valor de  $MFS$ , mais a distribuição se aproxima de um dos extremos (triângulos).

No início da simulação muitas fêmeas ainda são não seletivas e por esta razão a distribuição fica centrada em 16 - figura 3.2, círculos. À medida que as fêmeas se tornam seletivas, uma das duas características fenotípicas extremas se fixa aleatoriamente - figura 3.2, quadrados cheios ou vazios. Este desvio da distribuição para um fenótipo extremo acontece tanto com a regra da diferença para o acasalamento quanto com a regra com forte direção. Observe que na regra com forte direção a fêmea seletiva escolhe o macho mais ao extremo de sua própria cor, mas mesmo assim a distribuição final não apresenta uma divisão mas sim, um desvio. O valor médio da distribuição final e o tempo que esta leva para ser atingida depende dos valores das taxas de mutação,  $MFS$  e  $MS$ , e do número de escolhas disponíveis na hora do acasalamento,  $NM$ . Em comparação com os valores da tabela 3.1, se o valor de  $MS$  for muito pequeno, o valor médio fica em 16 por um tempo maior; se o número de escolhas  $NM$  for muito grande, o valor médio vai para um dos extremos (0 ou 32).

### 3.3 Especiação

Como acabamos de ver, numa ecologia (ou capacidade de sustentação) fixa e independente do fenótipo  $k$  e com um grau de competição médio ( $X = 0,5$ ), a seleção sexual não é capaz de levar à especiação. Introduziremos então a mudança na ecologia dada pela equação 3.1 e observaremos como este cenário se modifica.

Antes de apresentar os resultados precisamos definir o que chamaremos de especiação, neste caso em que os traços são independentes. Observe-se que esta definição é bastante problemática para os biólogos [25]. Alguns acreditam que para haver especiação é necessária apenas a seleção sexual [31] e neste caso, não têm dúvida quanto à especiação dos ciclídeos, pois estes apresentam uma clara divergência na cor. Outros autores, entretanto, acreditam que a especiação decorre da associação entre uma seleção ecológica disruptiva e uma seleção sexual [26, 32]. Para estes autores, os ciclídeos estão ainda em processo de especiação, que só se concretizará quando os maxilares se dividirem, da mesma forma que a cor. Nós, contudo, temos uma vantagem com relação ao mundo real: podemos medir exatamente a densidade de seletivos na população e saber quando uma parcela da mesma se torna reprodutivamente isolada, isto é, uma nova

espécie. Assim, sempre que a densidade de seletivos final for próxima de 1 e constante no tempo (sem grandes flutuações), diremos que houve especiação.

Além das distribuições dos fenótipos  $k$  e  $k'$ , mostraremos também a correlação,  $R(t)$ , entre estes dois traços. Ela é dada por:

$$R(t) = \frac{\langle kk' \rangle - \langle k \rangle \langle k' \rangle}{\sigma_k \sigma_{k'}}$$

onde  $\langle k' \rangle = \sum_{i=1}^{Pop(t)} k'_i / Pop(t)$  é o valor médio da distribuição de cores da população total no tempo  $t$ ,  $Pop(t)$ , e  $\sigma_{k'}$  é o desvio padrão deste valor médio. O mesmo tipo de cálculo é feito para a morfologia  $k$  do maxilar e para o produto  $kk'$ .

### 3.3.1 Resultados similares aos de Kondrashov [26]

Na tabela 3.2 mostramos os resultados obtidos em 10 simulações distintas, usando os valores das taxas de mutação  $MF$  e  $MFS$  também mostrados na tabela. Em todos os casos a taxa de mutação do gene da seletividade vale  $MS = 0.001$ . Os números entre parênteses correspondem à média, nas 10 simulações, dos valores médios finais da correlação  $R$  e da densidade de fêmeas seletivas  $\rho_s$  obtidos em cada simulação. Os resultados aqui apresentados foram obtidos utilizando-se a regra com forte direção para o acasalamento, mas adotando-se a regra da diferença os resultados são os mesmos.

Os casos que chamamos de especiação correspondem àqueles em que as distribuições finais dos dois fenótipos se tornam bimodais estáveis e que, como dito anteriormente, apresentam uma *densidade de fêmeas seletivas próxima de 1 e estável*. Os casos *1Maxilar/1Cor* correspondem àqueles em que ambas as distribuições se mantiveram unimodais depois da mudança na ecologia. Nos casos assinalados como *2Maxilares/1Cor* apenas a distribuição do fenótipo  $k$  se dividiu, tendo a distribuição de  $k'$  se mantido unimodal.

Foi escolhido um caso da tabela 3.2 onde ocorreu especiação, para mostrar as ditribuições estacionárias dos traços ecológico e sexual, a evolução temporal das populações de cada fenótipo e os comportamentos da densidade de seletivos e da correlação durante o processo de especiação - figura 3.3, (a)  $\rightarrow$  (e). Nos outros casos da tabela o comportamento das correspondentes grandezas são os mesmos. No caso (f) da figura 3.3 a especiação não ocorreu e pode-se comparar

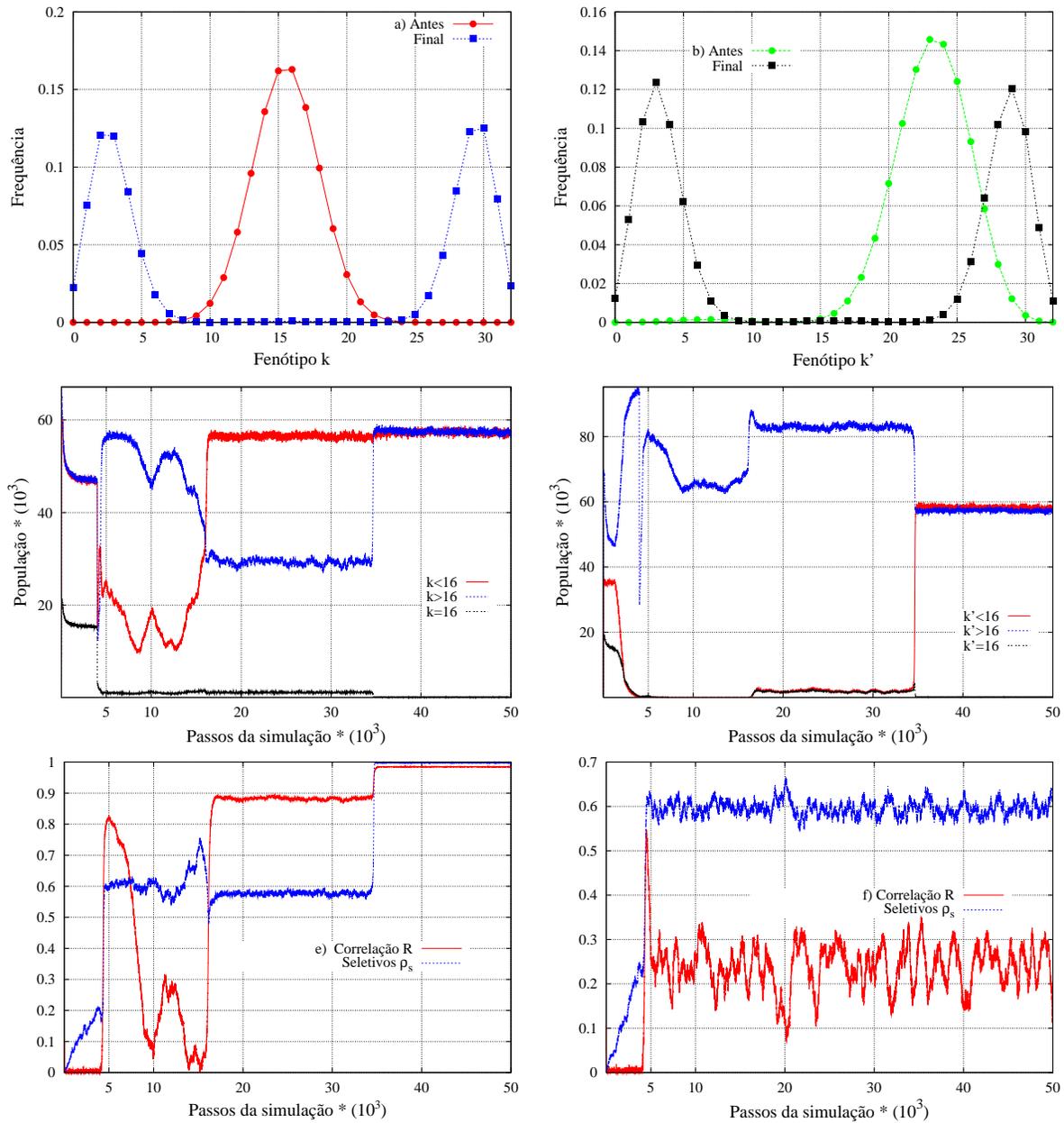


Figura 3.3: *Especiação com  $MS = 0.001$ ,  $MF = 0.1$  e  $MFS = 0.5$ ; a mudança na ecologia se dá no passo  $t = 4 \times 10^3$ . (a) Distribuição do traço ecológico  $k$ . (b) Distribuição do traço sexual  $k'$ . Os círculos correspondem ao intervalo de tempo inicial ( $t \leq 4 \times 10^3$ ) e os quadrados ao final da simulação. (c) Evolução temporal das populações com fenótipos  $k$  e (d) evolução das populações com fenótipos  $k'$ , durante o processo de especiação. (e) Variação temporal do valor absoluto da correlação  $R$  (linha sólida) e da densidade de seletivos  $\rho_s$  (linha pontilhada). (f) Variação temporal da correlação e da densidade de seletivos num caso onde não houve especiação (2Maxilares/1Cor).*

$MF$	$MFS$	Especiação $R = 0.985, \rho_s = 0.997$	1Maxilar/1Cor ( $R, \rho_s$ )	2Maxilares/1Cor ( $R, \rho_s$ )
0.1	1.0	9	0	1 (0.85, 0.6)
0.1	0.5	2	1 (0, 0.6)	7 (0.85, 0.6)
0.1	0.1	0	0	10 (0.8, 0.6)
0.5	0.5	0	1 (0, 0.6)	9 (0.85, 0.6)
0.5	0.1	0	0	10 (0.5, 0.5)
1.0	0.1	0	0	10 (0, 0.5)

Tabela 3.2: Resultados, no final das simulações, para  $MS = 0.001$ . Em todos os casos de especiação as distribuições finais do traços  $k$  e  $k'$  são bimodais e podem ser vistas na figura 3.3 (a) e (b). O estado 1Maxilar/1Cor indica que no final da simulação foram encontradas distribuições unimodais tanto para  $k$  como para  $k'$ , centradas nos extremos. 2Maxilares/1Cor é o caso em que a distribuição de  $k'$  é unimodal e centrada num extremo e a distribuição de  $k$  é bimodal. Os números entre parênteses são a média dos valores médios finais de  $R$  e  $\rho_s$  obtidos nas 10 simulações.

as flutuações, tanto em  $R$  como em  $\rho_s$ , com aquelas mostradas em (e), onde houve especiação.

Observando a tabela 3.2, nota-se que a probabilidade de especiação diminui à medida em que  $MF$  aumenta. A especiação é mais provável quando  $MF$  é pequeno porque a distribuição bimodal dos fenótipos  $k$  apresenta os dois modos mais separados do que para valores maiores de  $MF$  (ver tabela 2.3). Uma maior separação destes dois modos provoca um aumento nas populações dos extremos (que são as seletivas) e uma maior eliminação da população com fenótipo intermediário (que acasala aleatoriamente).

Uma vez fixado um valor de  $MF$ , a probabilidade de especiação diminui à medida em que  $MFS$  diminui. Valores pequenos de  $MFS$  dificultam a especiação porque fazem com que a distribuição de cores (fenótipo  $k'$ ), antes da mudança na ecologia, se desloque do centro para um valor próximo a um dos extremos, como já mencionado anteriormente por ocasião da fig.3.2 e como também pode ser visto na figura 3.3-(b). Observando a fig.3.3-(d) vê-se que de fato uma das cores, no caso  $k' < 16$ , praticamente desaparece da população no momento da mudança na ecologia, para reaparecer cerca de 30 mil passos depois e se igualar à população que havia permanecido. Pela fig.3.3-(c), vemos que o mesmo não ocorre com a distribuição dos maxilares, isto é, assim que se dá a mudança na ecologia a população com um certo tipo de maxilar (no caso  $k < 16$ ) diminui, mas rapidamente volta a crescer e estabelece-se um polimorfismo no que

diz respeito á morfologia dos maxilares. Contudo, o processo de especiação só se concretiza quando a população com  $k' < 16$  reaparece, quando então a correlação entre os dois traços e a densidade de fêmeas seletivas vão para 1. Convém ressaltar que apresentamos tanto na tabela 3.2 quanto na fig.3.3-(e) o valor absoluto da correlação, mas que esta tanto pode ser positiva quanto negativa. Ela é positiva quando os extremos das populações de maxilar e cor coincidem, isto é, quando todos os indivíduos com  $k > 16$  têm também  $k' > 16$  e todos com  $k < 16$  têm  $k' < 16$ . A correlação é negativa quando os extremos são opostos ( $k > 16$  com  $k' < 16$  e  $k < 16$  com  $k' > 16$ ), mas em ambos os casos toda a população com um tipo de maxilar tem uma dada cor e toda a população com o outro tipo de maxilar tem uma mesma cor, diferente da primeira.

Tanto a evolução temporal dos fenótipos  $k$  e  $k'$  durante o processo de especiação como o comportamento da correlação que se estabelece entre eles são bastante semelhantes aos obtidos em [26], apesar dos modelos serem distintos. Contudo, não parecem descrever corretamente o que ocorre com os ciclídeos, já que nestes observa-se uma clara divisão na cor mas não na morfologia dos maxilares e ainda, as correlações entre os dois traços são pequenas se comparadas tanto com as obtidas em [26] como com as nossas.

Os processos de especiação com  $MFS = 1.0$  são mais rápidos do que com  $MFS = 0.5$ , mas todos apresentam as mesmas características dadas pela figura 3.3, (a)  $\rightarrow$  (e).

### 3.3.2 Resultados mais adequados aos ciclídeos

Nesta subseção adotaremos exatamente o mesmo procedimento da subseção anterior, mas agora para uma taxa de mutação do gene da seletividade  $MS = 0.0001$ , isto é, dez vezes menor.

Comparando os resultados desta subseção (ver tabela 3.3 e figura 3.4) com os da subseção anterior, pode-se observar que a diminuição de  $MS$  leva aos seguintes efeitos:

- 1) O número de casos em que ocorre especiação aumenta (comparar tabelas).
- 2) A distribuição de cores permanece centrada no meio ( $k' = 16$ ) até o momento em que se dá a mudança na ecologia (fig.3.4-(b)).

Os itens 1) e 2) corroboram a conclusão de que quanto mais centrada estiver a distribuição de cores antes da ecologia mudar, maior a probabilidade da população especiar.

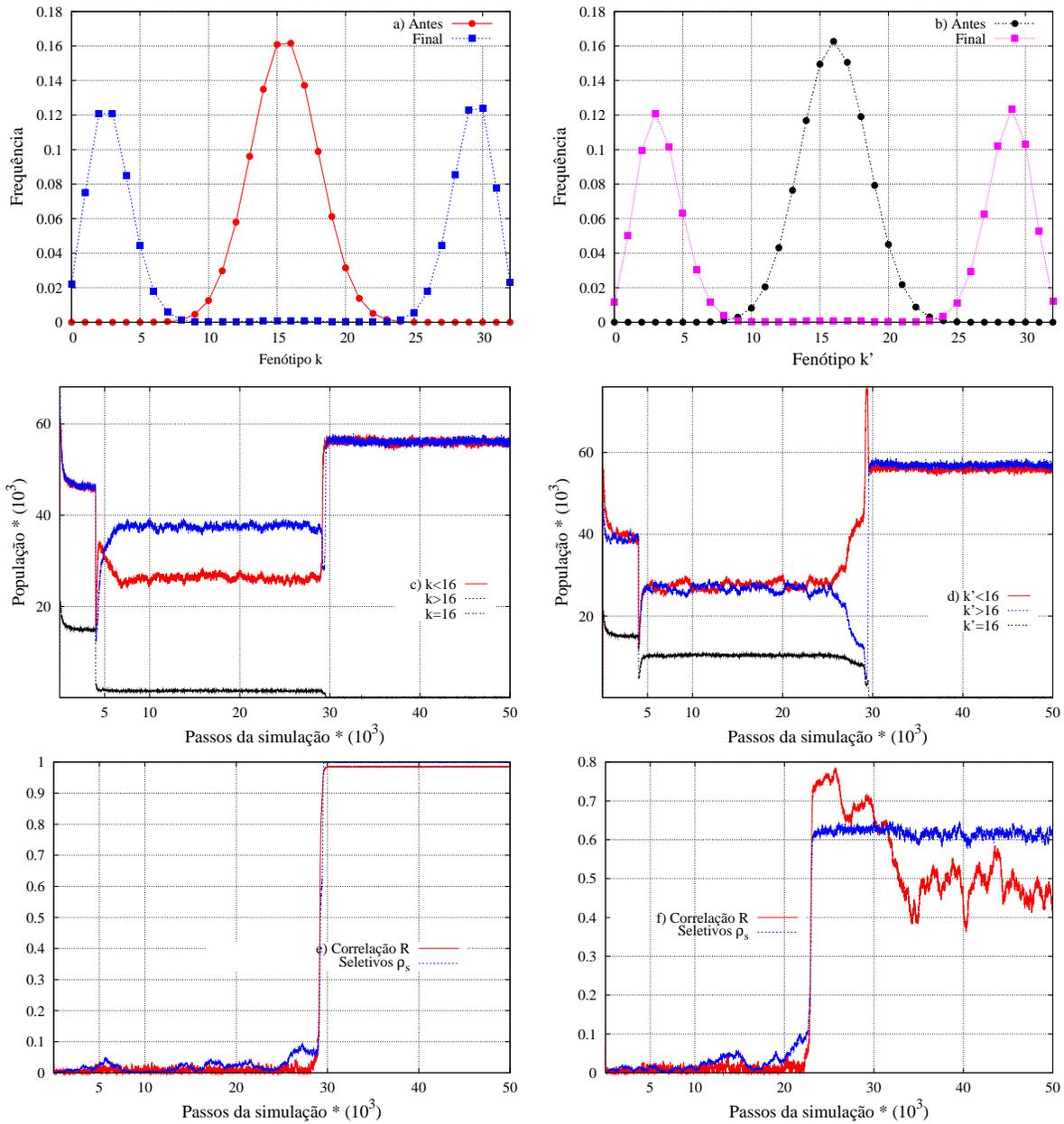


Figura 3.4: *Especiação para  $MS = 0.0001$ ,  $MF = 0.1$  e  $MFS = 0.5$ . (a) Distribuição dos fenótipos  $k$  - traço ecológico. (b) Distribuição dos fenótipos  $k'$  - traço sexual. (c) Comportamento da população com fenótipo  $k$  e (d) com fenótipo  $k'$ , durante o processo de especiação. (e) Variação temporal do valor absoluto da correlação  $R$  (linha sólida) e da densidade de seletivos  $\rho_s$  (linha pontilhada). (f) Variação temporal da correlação e da densidade de seletivos num caso onde não ocorreu especiação (2Maxilares/1Cor).*

$MF$	$MFS$	Especiação $R = 0.974, \rho_s = 1.000$	1Maxilar/1Cor ( $R, \rho_s$ )	2Maxilares/1Cor ( $R, \rho_s$ )
0.1	1.0	8	0	2 (0.9, 0.55)
0.1	0.5	6	3 (0, 0.65)	1 (0.5, 0.62)
0.1	0.1	1	0	9 (0.3, 0.6)
0.5	0.5	3	4 (0, 0.7)	3 (0.4, 0.65)
0.5	0.1	1	0	9 (0, 0.5)
1.0	0.1	0	0	10 (0, 0.5)

Tabela 3.3: Resultados, no final das simulações, para  $MS = 0.0001$ . Nos casos de especiação as distribuições finais dos traços  $k$  e  $k'$  são bimodais e podem ser vistas na figura 3.4-(a) e (b).

- 3) A correlação entre os traços ecológico e sexual diminui ligeiramente (ver tabelas 3.2 e 3.3).  
4) A divisão na distribuição dos maxilares ocorre ao mesmo tempo que a da cor e não antes, como no caso anterior.

Os itens 3) e 4) parecem indicar que valores menores de  $MF$  são mais apropriados para descrever os ciclídeos. Veremos nas conclusões deste capítulo que é possível melhorar um pouco mais estes resultados.

Nas tabelas 3.2 e 3.3 não foi encontrado nenhum caso de especiação para  $MF = 1.0$  e  $MFS = 0.1$ , mas estes podem ser obtidos utilizando-se valores altos do número  $NM$  de machos que a fêmea têm à disposição para escolher na hora do acasalamento. Quanto maior for  $NM$ , mais próximo do momento em que a ecologia se divide se dá o crescimento súbito da densidade de seletivos e conseqüentemente, mais rápida é a especiação, como mostra a figura 3.5.

### 3.4 Perspectivas

Como pode ser notado, neste capítulo não foi dito se os estados 1Maxilar/1cor e 2Maxilares/1cor são estáveis, pois aumentando-se o tempo de simulação para  $160 \times 10^5$  passos as distribuições dos dois traços não mudam, mas a densidade de seletivos flutua entre 0.1 e 1.0, em intervalos variados com e sem sincronia, dependendo da semente aleatória inicial. Gostaríamos de estudar estes estados, analisando as séries temporais da densidade de seletivos e das populações com métodos como o TISEAN (Nonlinear Time Series Analysis) [33]. O objetivo é conhecer o tipo de estabilidade dos casos de especiação das tabelas e o tipo de instabilidade dos estados

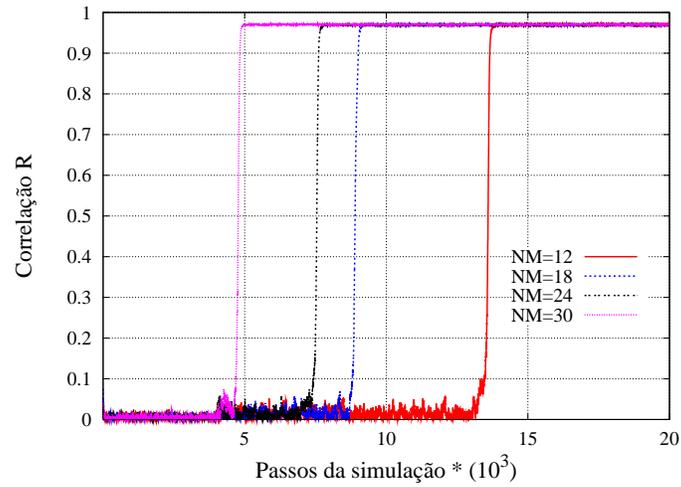


Figura 3.5: *Correlação em função do tempo. O tempo que a densidade de seletivos leva para se aproximar de 1 depende do número de escolhas NM. Quanto mais exigente é a fêmea, mais rápida é a especiação.*

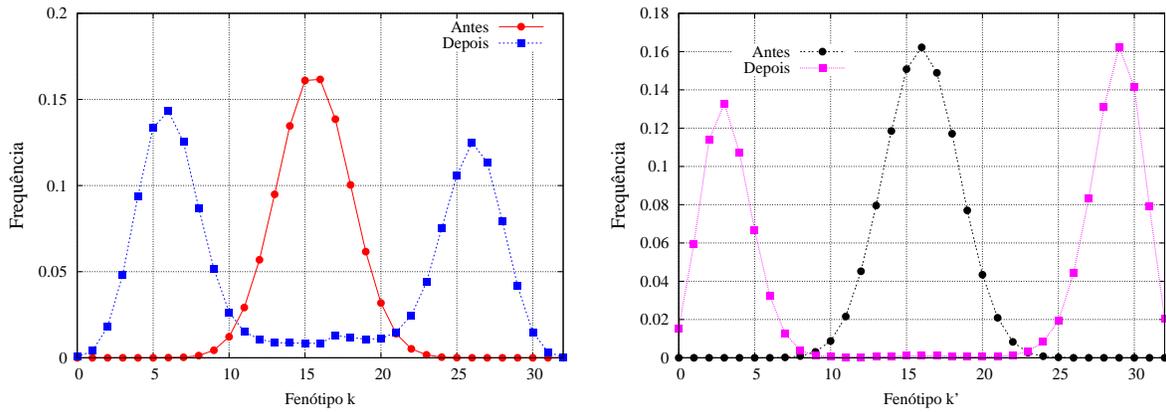


Figura 3.6: *Especiação para  $MS = 0.0001$ ,  $MF = 0.5$  e  $MFS = 0.5$ . Lado esquerdo: distribuição dos fenótipos  $k$  - traço ecológico. Lado direito: distribuição dos fenótipos  $k'$  - traço sexual.*

1Maxilar/1Cor e 2Maxilares/1Cor.

Gostaríamos ainda de continuar procurando, na região de  $MS$  pequeno, uma combinação de parâmetros que resulte numa correlação mais baixa e numa divisão da cor anterior à dos maxilares, como ocorre nos ciclídeos. Na figura 3.6, por exemplo, mudamos apenas o valor de  $MF = 0.1$  para  $MF = 0.5$ ; com isto, já obtivemos uma população de fenótipos intermediários  $k$  (maxilares intermediários) que não desaparece completamente, embora as cores já estejam totalmente separadas. Contudo, a correlação (não mostrada) continua próxima de 1.

# Capítulo 4

## Transição de fase na especiação simpátrica

Neste capítulo utilizaremos um modelo no qual o traço fenotípico relacionado à seleção ecológica é o mesmo utilizado para a seleção sexual e que comanda a competição entre os indivíduos. A motivação biológica deste modelo se relaciona com o aspecto da irreversibilidade do processo de especiação em função do isolamento reprodutivo.

Inicialmente mostraremos o comportamento da distribuição dos fenótipos para diferentes graus de competição  $X$ . Veremos que para valores altos de  $X$ , isto é, quando os fenótipos intermediários estão submetidos a uma forte competição, é possível obter especiação sem qualquer mudança na ecologia. A seguir, estudando o valor médio da densidade de seletivos em função do grau de competição, neste ambiente ecológico que independe do tempo e do fenótipo, observaremos um comportamento característico de uma transição de fase onde a densidade de seletivos corresponde ao parâmetro de ordem e o grau de competição, ao parâmetro de controle.

### 4.1 Motivação Biológica

A larva da mosca da maçã, *Rhagoletis pomonella*, é um dos exemplos de uma possível especiação simpátrica em curso [34]. A *Rhagoletis* acasala preferencialmente perto da fruta que é sua planta hospedeira; diferenças nas preferências por determinado hospedeiro podem resultar num completo isolamento pré-acasalamento entre indivíduos da mesma espécie. A maçã *Crataegus* spp. é o hospedeiro nativo da *Rhagoletis pomonella* na América do Norte, mas nos anos 80,

uma população nova surgiu na maçã doméstica, *Malus pumila*. Os cromossomas desta nova população foram mapeados e comparados aos da primeira espécie. Os dados indicam uma inversão do polimorfismo, ou seja, há uma possibilidade das duas populações estarem voltando a fundir-se numa única [35]. Este comportamento nas larvas da mosca levam a uma questão muito interessante a respeito da reversibilidade ou irreversibilidade do processo de especiação. Este tipo de questão se enquadra perfeitamente em fenômenos do tipo transição de fase.

## 4.2 Especiação independente da ecologia

Descrição das grandezas (macho e fêmea)	Variável	Valor
Mutação (por tira de bits)	$M$	1*
Dominância	$D$	3*
Limite de doenças	$L$	3*
Idade mínima de reprodução	$R$	10*
Número de filhos	$NF$	2*
Dominância	$DF$	16
Mutação do fenótipo por bit	$MF$	0.01*
Mutação na seletividade	$MS$	0.001*
Fenótipos extremos	$n_1$	13
Fenótipos extremos	$n_2$	19
Número de machos disponíveis	$NM$	50

Tabela 4.1: Parâmetros do modelo, relativos tanto aos genomas cronológicos (parte superior da tabela) quanto aos genomas sem estrutura de idade (parte inferior da tabela). Tempo de simulação de  $4 \times 10^4$  passos. \*Grandezas que não mudam neste capítulo.

Nesta seção serão mostradas as distribuições dos fenótipos  $k$  da população para diferentes graus de competição  $X$ , num ambiente ecológico onde a capacidade de sustentação *não muda no tempo nem depende do valor de  $k$* , isto é,  $F(k, t) \equiv F = 2 \times 10^5$ . Observe que neste caso os ingredientes de nosso modelo são os mesmos do modelo de campo médio de Dieckmann e Dobeli [27], que como mencionado no capítulo anterior (seção motivação biológica), é considerado mais realista que o modelo também do tipo campo médio de Kondrashov e Kondrashov [26]. Desde o início da simulação os indivíduos estão sujeitos às competições por alimento e acasalamento, em função de suas características fenotípicas,  $k$ . A simulação começa com todos os indivíduos não seletivos, mas a população de fêmeas pode se tornar seletiva e neste caso acasalar de acordo com

a regra com forte direção. É importante lembrar que em nossas simulações dividimos a população em três grupos, de acordo com os valores de  $k$ . O grupo  $P_1$  consiste dos indivíduos com  $0 \leq k < n_1$ ; o grupo do meio,  $P_m$ , corresponde aos fenótipos intermediários onde  $n_1 \leq k \leq n_2$  e o terceiro grupo,  $P_2$ , corresponde aos fenótipos com  $n_2 < k \leq 32$ . O tipo de competição entre os indivíduos de cada grupo é dado pela equação 1.2. Os valores utilizados para  $n_1$ ,  $n_2$  e demais parâmetros podem ser vistos na tabela 4.1. Observe que agora os fenótipos intermediários correspondem a uma faixa de valores, ao invés de apenas a  $k = 16$ .

### 4.2.1 Resultados

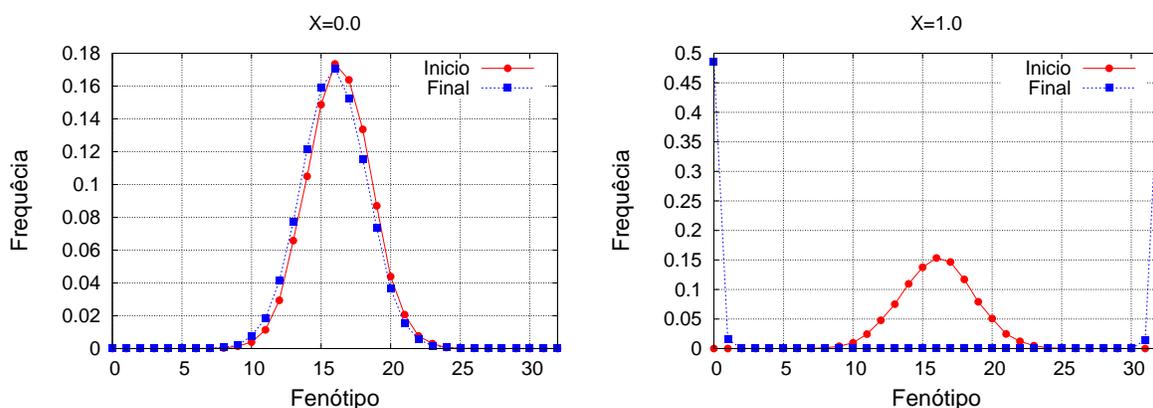


Figura 4.1: *Distribuição dos fenótipos nos primeiros 200 passos de simulação e distribuição estável no final da simulação, após  $4 \times 10^4$  passos. Lado esquerdo: Competição favorável para a população com fenótipo intermediário ( $X = 0.0$ ). Lado direito: Competição altamente desfavorável para a população com fenótipo intermediário ( $X = 1.0$ ).*

Quando o parâmetro de competição  $X = 0.0$ , os indivíduos com fenótipos intermediários são favorecidos pois não competem com os grupos fenotípicos extremos (equação 1.2). Neste caso a distribuição de fenótipos corresponde a uma gaussiana estável e independente da semente aleatória inicial e que pode ser vista na figura 4.1, lado esquerdo. O comportamento da densidade de seletivos em função do tempo mostra que a população atinge um estado estacionário onde não existem fêmeas que reproduzam seletivamente, ou seja, a população não especia - ver figura 4.2, lado direito, curva inferior (azul).

Contrariamente, quando introduzimos um forte grau de competição  $X = 1.0$  a população

com fenótipo intermediário é severamente desfavorecida, pois compete com as duas populações inteiras de fenótipos extremos. Novamente os resultados independem da semente aleatória inicial e a distribuição final dos fenótipos da população é estável. Esta distribuição estável mostra que a maioria da população tem fenótipo  $k = 0$  ou  $k = 32$ , ou seja, os fenótipos intermediários desaparecem como pode ser visto na figura 4.1, lado direito. O comportamento da densidade de seletivos em função do tempo mostra que a população atinge novamente um estado estacionário, mas que neste caso consiste apenas de fêmeas seletivas - ver figura 4.2, lado direito, curva superior (vermelha). Vemos portanto que com  $X = 1.0$  a população especia sem necessidade de uma mudança ecológica, devido ao forte grau de competição.

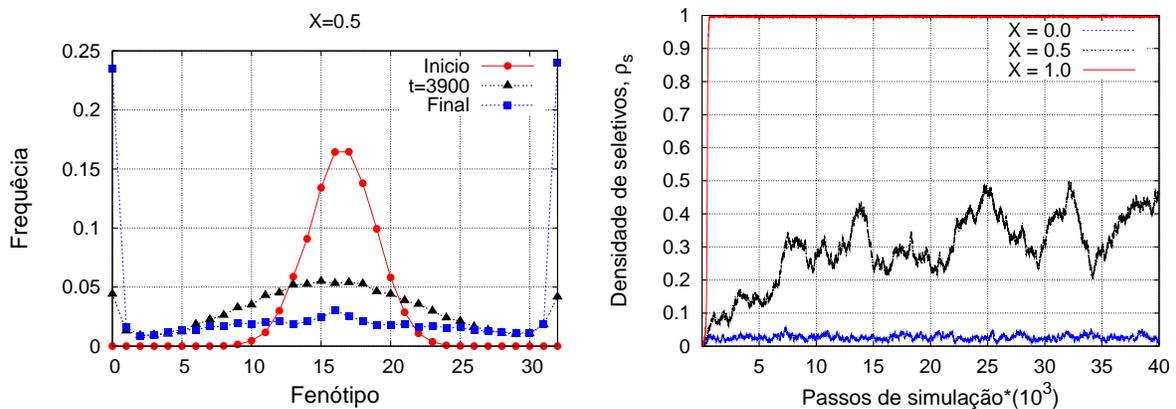


Figura 4.2: Lado esquerdo: Distribuição dos fenótipos da população em três diferentes instantes: após 200 passos (círculos vermelhos), após 3900 passos (triângulos pretos) e no final da simulação, após  $4 \times 10^4$  passos (quadrados azuis). Nos três casos  $X = 0.5$ . Lado direito: Comparação da densidade de seletivos em função do número de passos de simulação, para diferentes graus de competição  $X$ .

As distribuições dos fenótipos para um grau de competição intermediário  $X = 0.5$  podem ser vistas na figura 4.2, lado esquerdo, em três diferentes instantes. A correspondente densidade de seletivos em função do tempo apresenta grandes flutuações, como mostra a figura 4.2, lado direito, curva do meio (preta).

### 4.3 Transição de fase

Como acabamos de ver, para  $X = 0.0$  a população não esportiva, isto é, a densidade de seletivos é estável e próxima de zero. Para um grau de competição alto,  $X = 1.0$ , a população esportiva com uma densidade de seletivos estável e próxima de 1. Contudo, para  $X = 0.5$  a densidade de seletivos flutua muito, o que sugere a existência de uma transição de fase entre um estado onde toda a população permanece não seletiva e outro onde todas as fêmeas se tornam seletivas e ocorre a especiação. Nesta seção estudaremos mais detalhadamente como se comporta a densidade de seletivos em função  $X$ , a fim de verificar se de fato é possível afirmar a existência e caracterizar esta transição de fase.

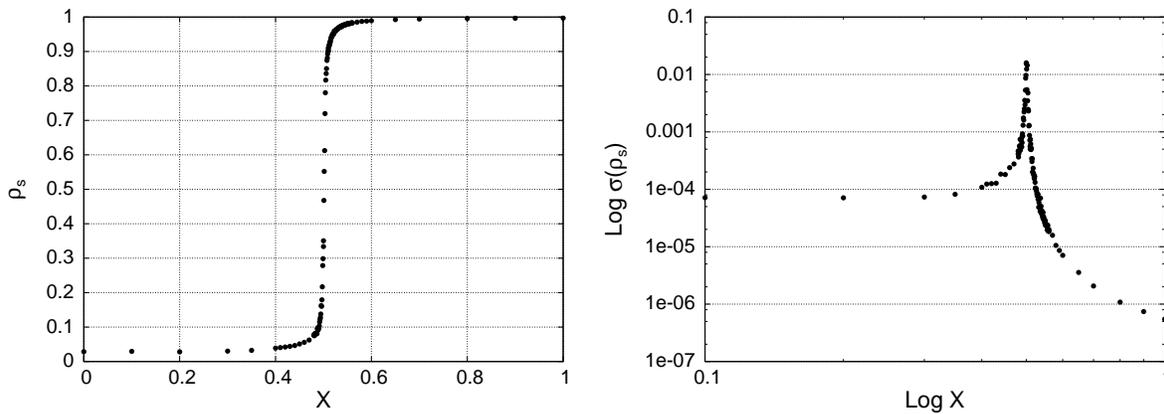


Figura 4.3: *Lado esquerdo: Comportamento da densidade média de seletivos, obtida com 10 simulações distintas, em função do grau de competição  $X$ . Lado direito: Comportamento do desvio padrão da densidade média de seletivos.*

Para cada valor de competição  $X$  foram feitas 10 simulações mudando-se apenas a semente aleatória; em cada simulação foi calculado o valor médio da densidade de seletivos,  $\rho_s$ , nos últimos  $10^4$  passos. Calculamos então a média destes 10 valores médios, cujo comportamento em função do grau de competição pode ser visto na figura 4.3, lado esquerdo. No lado direito da figura pode-se observar o comportamento do desvio padrão desta média em função de  $X$ .

Em todas as simulações anteriores a característica fenotípica de cada indivíduo era dada por um par de tiras de 32 bits cada. Reduzindo o tamanho das tiras de 32 para 16 bits, a dominância fenotípica de  $DF = 16$  para  $DF = 8$  e a definição dos fenótipos  $k$  intermediários

de  $n_1 = 13$  e  $n_2 = 19$  para  $n_1 = 7$  e  $n_2 = 9$ , observamos que os comportamentos de  $\rho_s$  e  $\sigma(\rho_s)$  variam ligeiramente no lado  $X < 0.5$ , como mostra a figura 4.4.

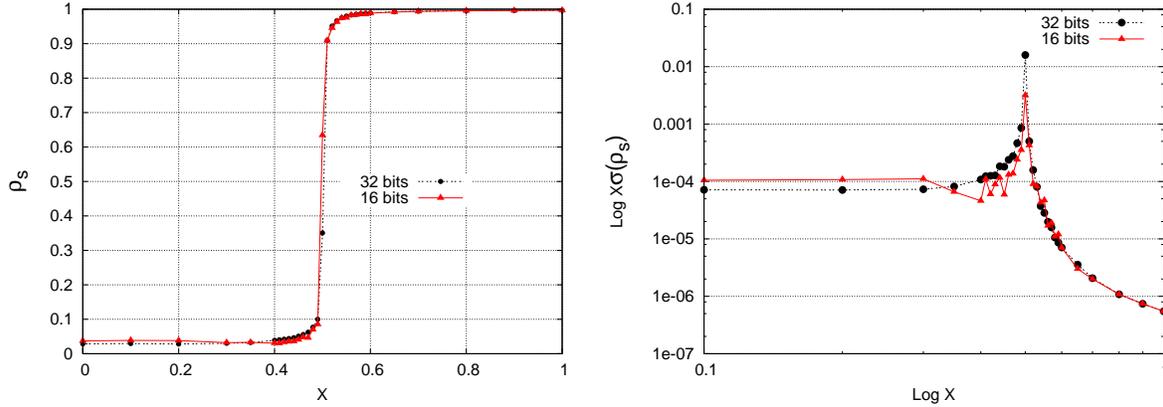


Figura 4.4: Comparando, para diferentes tamanhos de tiras de bits, os comportamentos da densidade de seletivos média (lado esquerdo) e de seu desvio padrão (lado direito), em função do grau de competição  $X$ .

Associando a densidade de seletivos ao parâmetro de ordem e o grau de competição  $X$  ao parâmetro de controle, vemos que de fato a figura 4.3 indica a existência de uma transição de fase em torno de  $X_c = 0.5$ , entre um estado onde é livre a troca de genes entre os indivíduos ( $\rho_s = 0$ ) e um outro estado no qual coexistem duas populações que não acasalam entre si ( $\rho_s = 1$ ). Se esta é de fato uma transição de fase, ela se dá fora do equilíbrio [36], uma vez que os indivíduos da população do modelo de Penna original vivem num estado meta-estável.

A densidade de seletivos se comporta como o parâmetro de ordem pois muda de um valor zero para um diferente de zero a partir de  $X = X_c$  e sua derivada, o desvio padrão de seu valor médio, mostra um comportamento singular em  $X_c = 0.5$ . Esta singularidade no desvio padrão aumenta com o tamanho das tiras de bits usadas para caracterizar o fenótipo (ver figura 4.4, lado direito), indicando que o comprimento das tiras de bits faz o papel do tamanho do sistema numa transição de fase usual.

O grau de competição crítico  $X = 0.5$  pode ser determinado analiticamente, como veremos a seguir. Observamos pelas simulações que as populações de fenótipos extremos têm o mesmo tamanho,  $P_1(k, t) \approx P_2(k, t)$ , como era de se esperar, devido à simetria com que foi definida a competição intra-específica dada pela equação 1.2. Assim, colocando  $P_1 = P_2 = P_e$  nesta

equação e chamando  $V_1 = V_2 = V_e$ , obtemos que:

$$\begin{aligned} V_e(k, t) &= (P_e + P_m)/F, \\ V_m(k, t) &= (P_m + X * 2P_e)/F. \end{aligned} \quad (4.1)$$

Pela equação acima vemos que se  $X = 0$ ,  $V_m < V_e$  e portanto a probabilidade de sobrevivência dos fenótipos intermediários é maior que a dos fenótipos extremos. Já para  $X = 1$ , ocorre o oposto.

O valor de  $X$  para o qual a probabilidade de sobrevivência ou, equivalentemente, a competição entre todos os indivíduos é a mesma, pode ser imediatamente obtido impondo-se que  $V_m(k, t) = V_e(k, t)$  na equação 4.1 e vale  $X_c = 0.5$ .

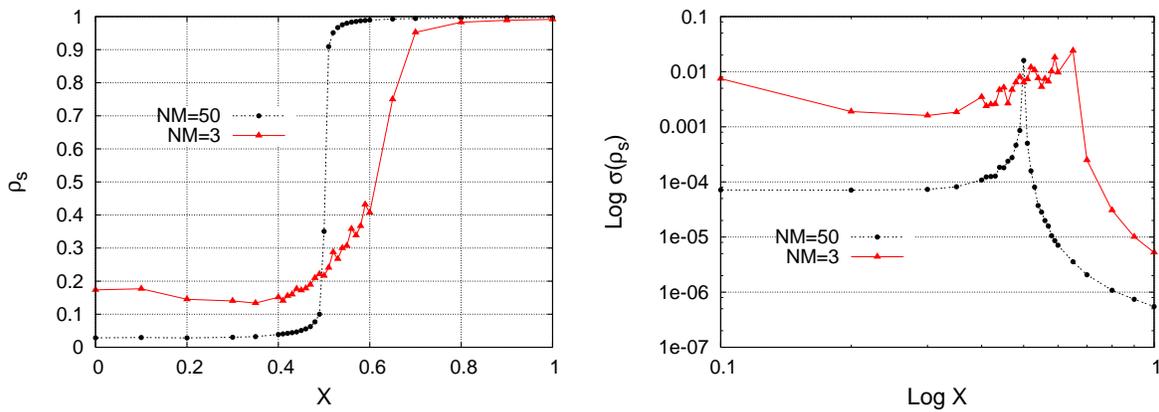


Figura 4.5: *Lado esquerdo: Densidade média de seletivos em função de  $X$  para diferentes números de escolhas no acasalamento,  $NM$ . Lado direito: Desvio padrão da densidade média de seletivos em função de  $X$  para diferentes valores de  $NM$ .*

Diminuindo o número de machos que a fêmea tem para escolher ao acasalar de  $NM = 50$  para  $NM = 3$ , verificamos que o comportamento da densidade média de seletivos e de seu desvio padrão em função de  $X$  variam, conforme mostra a figura 4.5.

Observe que para valores pequenos de  $NM$  a transição de fase é destruída. Desta forma, podemos associar o papel do número de machos disponíveis para o acasalamento ao inverso do campo numa transição de fase usual.

Com o objetivo de caracterizar esta aparente transição de fase medimos, para 100 simulações distintas no intervalo  $X - X_c = X - 0.5 \in [0.001, 0.01]$ , a densidade média de seletivos e seu

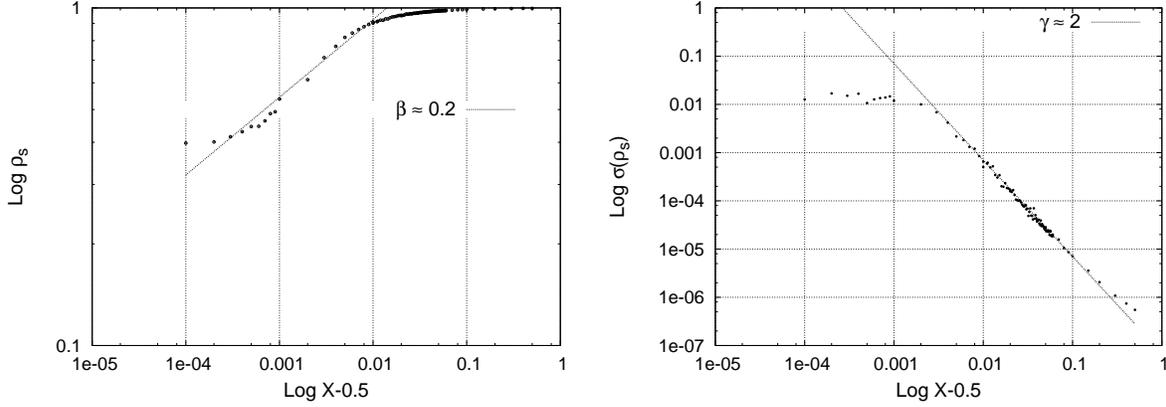


Figura 4.6: A inclinação das retas foram obtidas a partir de 100 simulações distintas, ao invés de 10. Lado esquerdo: Comportamento, perto do ponto crítico, da densidade média de seletivos. Lado direito: Comportamento, perto do ponto crítico, do desvio padrão da densidade média de seletivos.

desvio padrão. As leis de potência encontradas podem ser vistas na figura 4.6. A primeira, do lado esquerdo da figura, relaciona-se ao comportamento do parâmetro de ordem perto do ponto crítico, ou seja,  $\rho_s(X \approx X_c) \sim |X - X_c|^\beta$ . A segunda, do lado direito, está relacionada com o desvio padrão também próximo ao ponto crítico, isto é,  $\sigma_{\rho_s}(X \approx X_c) \sim |X - X_c|^{-\gamma}$ .

Sabemos que os resultados aqui apresentados não são conclusivos no que diz respeito à ordem da transição. Para concluir se esta transição é de primeira ou de segunda ordem é necessário, por exemplo, repetir as simulações que deram origem à figura 4.4 para tamanhos de tiras de bits maiores e verificar o que ocorre com o pico da suscetibilidade (desvio padrão da densidade média de seletivos). Se este pico divergir, a transição é de segunda ordem, se não, é de primeira. Esta perspectiva futura de trabalho nos parece de fundamental importância, pois sinalizará se o processo de especiação pode ou não ser reversível, apesar do isolamento reprodutivo inerente ao mesmo. Contudo, tal perspectiva demandará um tempo razoavelmente grande, visto que exigirá modificações bastante complexas nos programas.

Note que nos dois capítulos anteriores tínhamos  $n_1 = n_2 = 16$  e neste capítulo tomamos  $n_1 = 13$  e  $n_2 = 19$ . A razão de utilizarmos este intervalo foi porque percebemos que com estes valores os pontos das curvas presentes na figura 4.6 apresentavam uma menor dispersão. Observamos ainda que se neste modelo forem usados valores altos de  $MF$  ( $MF \approx 0.1$  ou maior)

a especiação obtida para  $X > 0.5$  é perdida.

Numa transição de fase no equilíbrio [37], próximo ao ponto crítico, acontecem mudanças drásticas no comportamento da maioria das grandezas características do sistema, como na entropia, na entalpia, etc. Aqui também foram encontradas mudanças no comportamento de outras grandezas além da densidade de seletivos, como por exemplo, na população total, na população com fenótipo intermediário, nas populações com fenótipos extremos, etc. Mas existe uma grandeza que se mantém aproximadamente constante durante todas as simulações que é  $P_e + P_m$ , onde  $P_m$  é a população com fenótipos intermediários e  $P_e$  é qualquer uma das populações com fenótipos extremos, como mostra a figura 4.7. Esta constante foi confirmada pela versão preliminar do modelo analítico que vem sendo desenvolvido há bem pouco tempo principalmente pelo estudante de doutorado Veit Schwämmle.

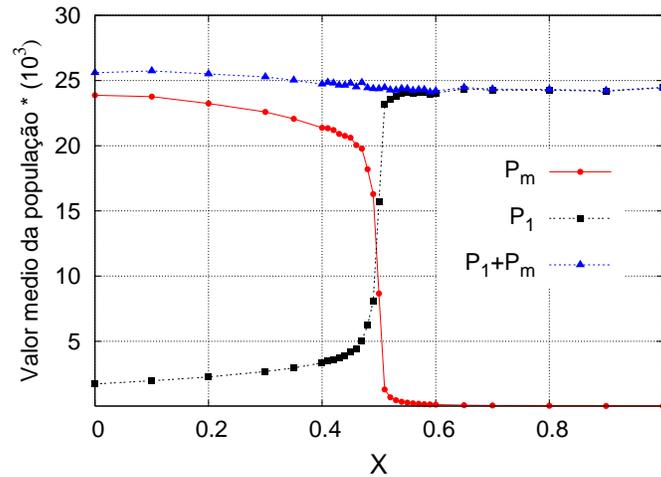


Figura 4.7: Numa transição de fase muitas grandezas sofrem mudanças de comportamento próximas ao ponto crítico, como ocorre por exemplo com a população de fenótipos intermediários (círculos vermelhos) e com qualquer uma das populações de fenótipos extremos (quadrados pretos). Contudo, a soma destas duas populações,  $P_m + P_1$  ou  $P_m + P_2$ , permanece aproximadamente constante (triângulos azuis).

Nesta versão preliminar utilizamos as seguintes equações diferenciais, do tipo presa-predador de Lotka-Volterra:

$$\begin{aligned} \dot{P}_1 &= aP_1 + bP_m - c(P_1 + P_m)P_1 \\ \dot{P}_m &= aP_m + bP_1 - c(2XP_1 + P_m)P_m \end{aligned} \quad (4.2)$$

O primeiro termo destas equações representa o crescimento das populações em função dos nascimentos. Se só houvesse este termo, o crescimento seria exponencial ( $a > 0$ ). O segundo termo representa o resultado das mutações e cruzamentos que fazem com que indivíduos de uma população gerem filhos com fenótipos correspondentes ao da outra população. Os últimos termos destas equações correspondem aos fatores de Verhulst (equação 1.2) das populações de acordo com seus respectivos fenótipos. Este modelo, apesar de muito simples, vem confirmando vários resultados obtidos com as simulações e será um dos temas da tese do Veit.

## 4.4 Perspectivas

Conforme já mencionado, foi demonstrada qualitativamente a existência de uma transição de fase no processo de especiação simpátrica, mas não foi encontrada a ordem desta transição. Pretendemos nos aprofundar nesta questão, não com o intuito de comparar nossos resultados com dados reais, mas com o objetivo de estudar a reversibilidade ou não deste processo. Lembremos que o número de machos disponíveis, ligado ao isolamento reprodutivo, faz o papel do campo na transição de fase encontrada.

No que diz respeito à especiação da mosca da maçã, tal estudo não tem apenas uma importância teórica, mas também econômica. Por exemplo, a fruticultura brasileira tem prejuízos da ordem de R\$ 360 milhões anuais (US\$ 120 milhões) por causa da mosca-da-fruta, que só se reproduz uma vez. O presidente da Biofábrica Moscamed Brasil disse que [38] a partir de setembro do próximo ano o Brasil produzirá moscas estéreis, que serão utilizadas no combate à mosca-da-fruta.

Pretendemos também utilizar este modelo onde a capacidade de sustentação é fixa e independente de  $k$ , para estudar as distribuições dos fenótipos para diferentes graus de competição, mas agora considerando dois traços fenotípicos independentes.

# Capítulo 5

## Conclusões

Comparar os modelos que descrevem o processo de especiação simpátrica no geral é ambíguo, pois como se viu nos capítulos 2 e 3, o modelo depende da espécie que está em processo de especiação e quais são as condições ecológicas pelas quais passa a dita espécie. Por exemplo, dizer que o modelo com dois traços fenotípicos é mais realista que o modelo com apenas um traço é verdade para o caso dos ciclídeos, pois eles apresentam duas características fenotípicas claramente distintas. Contudo, isto já não é verdade para os tentilhões, pois a característica fenotípica ligada à competição é a mesma ligada à seleção sexual, uma vez que o som, através do qual a fêmea escolhe o parceiro, está diretamente relacionado à morfologia do bico.

Uma das perguntas mais típicas em ciência é se o modelo utilizado descreveu ou não alguma característica especial real do fenômeno que foi estudado. No caso da especiação dos tentilhões, a bibliografia descreve com riqueza diversas características qualitativas destes pássaros, mas ainda não existem dados quantitativos suficientes. A seguir ressaltaremos os resultados qualitativos das simulações que coincidem com aqueles observados nos tentilhões. O resultado qualitativo que mais chama a atenção é a rápida adaptação da morfologia do bico a uma mudança climática abrupta (ver figura 2.6 “inset”) e a existência de um comportamento oscilatório no aparecimento das populações com bicos extremos (ver figuras 2.1 e 2.2, lado direito). Note que na figura 4 da introdução, as oscilações no tamanho dos bicos dos tentilhões estão diretamente relacionadas às oscilações climáticas. Por outro lado, nossos resultados sugerem que só uma mudança abrupta da ecologia produz oscilações com períodos de uma geração. Por esta razão pretendemos continuar procurando na bibliografia dos tentilhões dados sobre estas

oscilações, com o objetivo de introduzir no modelo oscilações periódicas da ecologia e verificar se as oscilações das populações extremas seguem as da ecologia, ou se o período de uma geração encontrado aqui se mantém.

No caso dos ciclídeos existem dados genéticos e uma descrição detalhada da forma de acasalamento e alimentação destes peixes, como foi visto na introdução e no capítulo 3. A princípio foi difícil entender o processo de especiação dos ciclídeos, primeiro porque na bibliografia o número de palavras técnicas é muito grande e segundo porque as simulações com o modelo de dois traços demandam muito trabalho, no sentido de que existem vários parâmetros para “sintonizar” a fim de se obter a especiação. Como foi visto nas tabelas, 3.2 e 3.3, a obtenção da especiação não só depende dos parâmetros mas também da semente aleatória com que é iniciada a simulação. Finalmente este tema ficou claro, pois agora percebemos que para reproduzir a especiação dos ciclídeos é preciso obter primeiro uma separação na morfologia da cor e posteriormente, uma separação na morfologia dos maxilares. Nós obtivemos dois resultados diferentes: num deles a separação dos maxilares acontece primeiro, da mesma forma que em [26], e no outro os maxilares e as cores se separaram ao mesmo tempo. Pretendemos continuar procurando os efeitos “microscópicos” que produzam a separação nas cores antes da dos maxilares. Para isto pretendemos estudar a estabilidade das distribuições dos fenótipos, cor e maxilar, como foi exposto nas perspectivas do capítulo 3 e suavizar a mudança brusca na ecologia, já que as mudanças climáticas detectadas nos lagos onde foram estudados estes peixes não parecem ser muito relevantes.

O resultado encontrado no capítulo 4, acerca do comportamento da densidade de seletivos em função da competição, é bastante interessante do ponto de vista da compreensão dos modelos para especiação simpátrica em geral. Por exemplo, existe uma grande diferença entre os modelos [26] e [27], já que o modelo [26] precisa de uma mudança ecológica radical enquanto o modelo [27] não utiliza mudança alguma e os dois obtêm especiação simpátrica. Agora que conhecemos o comportamento tipo transição de fase na especiação, compreendemos que o modelo [26] precisa da mudança na ecologia devido à fraca competição à qual os fenótipos intermediários estão sujeitos, o que equivale à região  $X < 0.5$  na figura 4.3, lado esquerdo. Já o modelo [27], que utiliza uma forte competição, equivale à região  $X > 0.5$  da mesma figura, não precisando de

qualquer mudança radical na ecologia.

O comportamento do tipo transição de fase na especiação simpátrica também nos fez perceber o tipo de estudo que pode ser realizado na mosca da maçã, como foi explicado no capítulo 4. Além do ponto de vista econômico, o tema da irreversibilidade na especiação simpátrica é também interessante do ponto de vista teórico, pois a identificação da irreversibilidade ou reversibilidade do processo dá a oportunidade de se saber se o sistema está dissipando energia e que grandeza está fazendo o papel da energia neste modelo.

# Bibliografia

- [1] Erwin Schrödinger (1977), *O que é vida?*, Unesp.
- [2] Monroe W. Strickberger (1988), *Genética*, terceira edição Omega Barcelona, 738.
- [3] Sérgio Linhares e Fernando Gewandsznajder (1998), *Biologia Hoje*, vol. 3, editora ática.
- [4] Richard E. Leakey (1982), Autor do texto introdutório de *A origem das espécies de Darwin*, publicado pela editora Universidade de Brasília/Melhoramentos, SP.
- [5] Jonathan Roughgarden, *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology, an introduction*, Prentice Hall 1996.
- [6] Robert Foley (1993), *Apenas mais uma espécie única*, Edusp.
- [7] Peter T. Boag, Peter R. Grant (1981), Intense natural selection in a population of Darwin's Finches (Geospizinae) in the Galapagos, *Science*, **214**, 82-84.
- [8] Schluter D., Price T. D. and Grant P. R.(1985), Ecological character displacement in Darwin's Finches, *Science*, **227**, 1056-1059.
- [9] B. Rosemary Grant and Peter R. Grant (1996), Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches, *Evolution*, **50(6)**, 2471-2487.
- [10] Tom Tregenza and Roger K. Butlin (1999), Speciation without isolation, *Nature*, **400**, 311-312.
- [11] Anthony B. Wilson, Katharina Noack-Kunnmann and Axel Meyer (2000), Incipient speciation in sympatric Nicaraguan crater lake cichlid fishes: sexual selection versus ecological diversification, *Proc. R. Soc. Lond. B*, **267**, 2133-2141.

- [12] T.J.P. Penna (1995), A Bit-String model for Biological Aging, *J. Stat. Phys.* **78**, 1629.
- [13] S. Moss de Oliveira (1998), A small review of the Penna model for biological ageing, *Physica A*, **257**, 465-469.
- [14] S. Moss de Oliveira, P.M.C. de Oliveira and D. Stauffer (1999), *Evolution, Money, War and Computers*, Teubner, Leipzig and Stuttgart, ISBN 3-519-00279-5.
- [15] Adriana Racco (1999), Modelo de tira de bits: Lei unitária de mortalidade, estratégias de reprodução e regulamentação de pesca, Tese de Mestrado UFF.
- [16] R.M.C. de Almeida, S. Moss de Oliveira, T.J.P. Penna (1998), Theoretical approach to biological aging, *Physica A*, **253**, 366-378.
- [17] J. B. Coe, Y.Mao and M. E. Cates (2002), Solvable senescence model showing a mortality plateau, *Physical Review Letters* **89**, 28, 288103.
- [18] P. Pamilo, M. Nei and W.H. Li (1987), *Genet. Res. Camb.* 49, 135.
- [19] J.S. Sa Martins, S. Cebrat (2000), Random Deaths in a Computational model for age-structured populations, *Theory in Biosciences* **119**, 156-165.
- [20] J.S. Sá Martins, S. Moss de Oliveira and G.A. de Medeiros (2001), Simulated ecology-driven sympatric speciation, *Phys. Rev. E* **64**, 021906.
- [21] K. Luz-Burgoa, Tony Dell and Toshinori Okuyama (2004), Student papers Complex System Summer School Santa Fe, New Mexico USA, June 6-July 2, artigo para revista científica de circulação internacional em preparação.
- [22] Podos J. (2001), Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches, *Nature*, **409** 185-188.
- [23] Podos J. and Nowicki S. (2004), Beaks, adaptation and vocal evolution in Darwin's finches, *Bioscience* **54** (6) 501-510.

- [24] Podos J., Southall J. A., Rossi-Santos M. R. (2004), Vocal mechanics in Darwin's finches: correlation of beak gape and song frequency, *Journal of experimental biology* **207** (4): 607-619.
- [25] Mark Kirkpatrick (2000), Fish found in flagrante delicto, *Nature*, **408**, 298.
- [26] Alexey S. Kondrashov and Fyodor A. Kondrashov (1999), Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation, *Nature*, **400**, 351-354.
- [27] Ulf Dieckmann and Michael Doebeli (1999), On the origin of species by sympatric speciation, *Nature*, **400**, 354-357.
- [28] K. Luz-Burgoa, S. Moss de Oliveira, J. S. Sá Martins, D. Stauffer and A.O. Souza (2003), Computer simulation of sympatric speciation with Penna Ageing Model, *Brazilian Journal Physics*, **33** 3, 623-627.
- [29] S. Moss de Oliveira, J.S. Sá Martins, P.M.C. de Oliveira, K. Luz-Burgoa, A. Ticona and T.J.P. Penna (2004), The Penna model for biological aging and speciation, *Computing in Science and Engineering*, IEEE CS and the AIP.
- [30] Michael Turelli, Nicholas H. Barton and Jerry A. Coyne (2001), Theory and speciation, *TRENDS in Ecology & Evolution*, **16** No.7, 330-343.
- [31] M. Higashi, G. Takimoto & N. Yamamura (1999) Sympatric Speciation by sexual selection, *Nature*, **402**, 523-526.
- [32] Matthew E. Arnegard and Alexey S. Kondrashov (2004), Sympatric Speciation by sexual selection alone is unlikely, *Evolution*, **58** 2, 222-237.
- [33] <http://ls11-www.cs.uni-dortmund.de/people/hermes/NLDdocs/docs/>
- [34] Kenneth E. Filchak, Joseph B. Roethele and Jeffrey L. Feder (2000), Natural selection and sympatric divergence in the apple maggot *Rhagoletis pomonella*, *Nature*, **407**, 739-742.

- [35] Jeffrey L. Feder, Joseph B. Roethele, Kenneth Filchak, Julie Niedbalski and Jeanne Romero-Severson (2003), Evidence for inversion Polymorphism Related to Sympatric Host Race Formation in the apple Maggot Fly, *Rhagoletis pomonella*, *Genetics*, **163**, 939-953.
- [36] Joaquín Marro and Ronald Dickman (1999), *Nonequilibrium Phase Transitions in Lattice Models*, Cambridge University press.
- [37] L. E. Reichl (1998), *A modern course in Statistical Physics*, 2nd Edition John Wiley & Sons, INC.
- [38] [http://www.faemg.org.br/fruti\\_noticias.asp](http://www.faemg.org.br/fruti_noticias.asp), Controle biológico para a mosca da fruta.