

Universidade Estadual de Campinas
Instituto de Física “Gleb Wataghin”
Departamento de Física da Matéria Condensada

Tese de Doutorado

**ESPECIAÇÃO SEM BARREIRAS E PADRÕES DE
DIVERSIDADE**

Elizabeth Machado Baptestini Andrade
orientador: Marcus Aloízio Martinez de Aguiar

Campinas, Junho de 2010.

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO IFGW - UNICAMP**

An24e

Andrade, Elizabeth Machado Baptestini
Especiação sem barreiras e padrões de diversidade / Elizabeth
Machado Baptestini Andrade. -- Campinas, SP : [s.n.], 2010.

Orientador: Marcus Aloízio Martinez de Aguiar.
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto
de Física "Gleb Wataghin".

1. Evolução. 2. Teoria neutra de biodiversidade. 3. Padrões de
diversidade. 4. Acasalamento seletivo. 5. Especiação simpátrica.
6. Competição dependente de frequência. 7. Recursos –
Distribuição. 8. Seleção disruptiva. I. Aguiar, Marcus Aloízio
Martinez de. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de
Física "Gleb Wataghin". III. Título.

(vsv/ifgw)

- **Título em inglês:** Speciation without barriers and diversity patterns
- **Palavras-chave em inglês (Keywords):**
 1. Evolution
 2. Neutral theory of biodiversity
 3. Patterns of biodiversity
 4. Assortative mating
 5. Sympatric speciation
 6. Frequency-dependent competition
 7. Resource – Distribution
 8. Disruptive selection
- **Área de Concentração:** Física da Matéria Condensada
- **Titulação:** Doutora em Ciências
- **Banca Examinadora:**

Prof. Marcus Aloízio Martinez de Aguiar
Prof. André Victor Lucci Freitas
Prof. José Fernando Fontanari
Prof. Marcelo Lobato Martins
Prof. Mário Noboru Tamashiro
- **Data da Defesa:** 18-06-2010
- **Programa de Pós-Graduação em:** Física

Universidade Estadual de Campinas
Instituto de Física “Gleb Wataghin”
Departamento de Física da Matéria Condensada

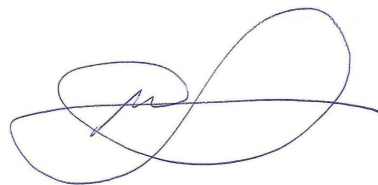
ESPECIAÇÃO SEM BARREIRAS E PADRÕES DE DIVERSIDADE

Tese de Doutorado apresentada ao Instituto de Física
como parte dos requisitos para obtenção do título de
Doutor em Ciências.

Elizabeth Machado Baptestini Andrade

Orientador: Dr. Marcus A.M. de Aguiar

Este exemplar corresponde à redação final da tese de doutorado defendida pela aluna
Elizabeth Machado Baptestini Andrade e aprovada pela comissão julgadora em 18/06/2010.



Campinas, Junho de 2010.



MEMBROS DA COMISSÃO JULGADORA DA TESE DE DOUTORADO DE
ELIZABETH MACHADO BAPTESTINI ANDRADE - RA 057567,
APRESENTADA E APROVADA AO INSTITUTO DE FÍSICA “GLEB
WATAGHIN” DA UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS, EM
18/06/2010.

COMISSÃO JULGADORA:

Prof. Dr. Marcus Aloízio Martinez de Aguiar – DFMC/IFGW/UNICAMP
(Orientador do Candidato)

Prof. Dr. Mário Noboru Tamashiro – DFA/IFGW/UNICAMP

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas – IB/UNICAMP

Prof. Dr. José Fernando Fontanari – IF/USP – São Carlos

Prof. Dr. Marcelo Lobato Martins – IF/UFV

Dedico essa tese ao meu esposo,
Maurício.

No fim tu hás de ver que as coisas mais leves são as únicas
que o vento não conseguiu levar:
um estribilho antigo,
um carinho no momento preciso,
o folhear de um livro de poemas,
o cheiro que tinha um dia o próprio vento...

Mario Quintana.

Agradecimentos

Quatro anos se passaram, de estudos, de pesquisa e de aprendizado. Mas um doutorado não se resume a trabalho, ele se faz também de realização pessoal, de convivência e de amizade. Todas as pessoas que convivi durante esse tempo foram importantes na minha jornada mas, algumas merecem um agradecimento especial, pois foram peças chaves no meu crescimento pessoal e profissional. Por isso quero expressar meu muito obrigada,

- Primeiramente a Deus, que me inspira e me guia. Ele é o responsável pela minha vida e me dá, todos os dias, uma oportunidade de recomeçar;
- Ao meu orientador, Professor Marcus Aguiar, que foi a pessoa que mais me ajudou nesses quatro anos de doutorado. Obrigada pela orientação, amizade, paciência e pela oportunidade de trabalharmos juntos. Além de ótimo pesquisador, sempre se mostrou muito acessível e disposto a ajudar. Certamente eu não teria conseguido sem a sua ajuda;
- Ao meu esposo Maurício, que é meu maior incentivador, que está sempre disposto a me ouvir, me ajudar e sobretudo a apoiar as minhas decisões. Pelo companheirismo, amizade, carinho e paciência. Você é responsável pela minha insistência, obrigado por você estar sempre comigo;
- Aos meus pais, João e Luzia e aos meus irmãos Júlio e Fernanda, pelo apoio, incentivo, orações e por tudo mais que vocês representam na minha vida;
- Aos amigos da sala de estudos: Alexandre, Adriano, Ayana, Cabelo, Carol, David, Eric, Everton, Fábio, Fernando, Frank, João Paulo, Lucas, Marcelo, Mariele, Mateus Michelin, Mateus Veronez, Pedro, Sabrina, Thales, Thiago, Victor, pelas conversas, pelos momentos de silêncio, pelos jogos, pelos cafés, sucos e cervejas, pela companhia no bandex, pelo ombro amigo nos momentos de tristeza, por terem dividido os momentos de felicidade, por me aguentarem, por ouvirem as minhas piadas e comentários sem sentido, por me ensinarem tanta coisa sobre a vida. Obrigada pela convivência dentro e fora da Unicamp;
- À Sabrina e Giovana, pela amizade, companheirismo, sempre dispostas a ajudar no que for preciso. Obrigada por fazerem parte da minha vida;

-
- A todo Grupo de Sistemas Dinâmicos, os atuais e antigos membros, pelas nossas reuniões semanais e seminários;
 - Ao Márcio Araújo, que foi muito importante nessa minha caminhada. Me ensinou um pouco de Biologia, e se tornou um amigo. Foi ótima a experiência de trabalharmos juntos, espero que nossa colaboração continue;
 - Aos amigos da UFV que continuam mantendo contato;
 - Aos funcionários e professores do IFGW.
 - Ao CNPq pelo suporte financeiro.

Resumo

Nesse trabalho, estudamos dois mecanismos de formação de espécies. No primeiro deles, consideramos um modelo espacial de especiação neutra totalmente probabilístico, sem barreiras geográficas ou interações ecológicas. A população evolui devido a influência de reprodução sexuada, mutações e recombinação. O modelo é baseado em acasalamento seletivo dependente de duas distâncias críticas, uma no espaço físico e outra no espaço dos genomas. Os vínculos introduzidos por essas duas distâncias permitem que a população se divida em grupos reprodutivamente isolados. Nossos resultados mostram que essa dinâmica gera padrões de diversidade consistentes com padrões observados na natureza, como distribuição de abundâncias do tipo log-normal, lei de potência para curvas espécie-área, taxas de especiação e extinção constantes e maior número de espécies para baixas dimensões.

No segundo, nós generalizamos um modelo de especiação simpátrica baseado em competição intraespecífica, proposto por Dieckmann e Doebeli. Nesse modelo, uma população assexuada, inicialmente idêntica, evolui por seleção direcional para um fenótipo ótimo, onde a competição intraespecífica induz à seleção disruptiva. Nós mostramos que a forma das funções de competição e distribuição de recursos afetam a probabilidade de dois fenótipos coexistirem. Nós desenvolvemos um modelo analítico e simulações computacionais e comparamos os resultados de ambas abordagens.

Palavras-chaves: evolução, especiação neutra, padrões de diversidade, acasalamento seletivo, especiação simpátrica, competição dependente de frequência, distribuição de recursos, seleção disruptiva.

Abstract

In this work, we have studied two different mechanisms of species formation. In the first one, we considered a probabilistic spatial neutral model of speciation, without physical barriers or any kind of ecological interaction. The population evolves under the combined influences of sexual reproduction, mutation and recombination. The model is based on assortative mating and it depends on two critical distances, one in the genetic space and one in the physical space. The constraints imposed by these two distances allow the population to split in reproductively separated groups. Our results show that this kind of dynamics creates patterns of biodiversity in agreement with observed data, like lognormal distributions of species abundance, power law species-area relationships, steady speciation and extinctions rates and more species in low dimensions.

In the second model, we generalized a sympatric speciation model based on intraspecific competition, proposed by Dieckmann and Doebeli. In that model, an asexual population, initially identical, evolves by directional selection to an optimal phenotype, where intraspecific competition induces disruptive selection. We show that the shape of the competition and carrying capacity kernels affects the likelihood of emergence of two coexisting phenotypes. We developed an analytical and a computational model and we compared the results of both approaches.

Keys-Word: evolution, neutral speciation, patterns of biodiversity, assortative mating, sympatric speciation, frequency-dependent competition, resource distribution, disruptive selection.

Sumário

Resumo	ix
Abstract	x
Lista de Figuras	xiii
1 Introdução	1
2 Espécie e Especiação	4
2.1 Sobre Espécies	4
2.1.1 Conceitos de Espécie	5
2.2 Especiação	7
2.2.1 Especiação Alopátrica	8
2.2.2 Especiação Simpátrica	9
2.2.3 Especiação Parapátrica	12
2.2.4 Especiação Topopátrica	12
3 Padrões de Biodiversidade	14
3.1 Distribuições de Abundâncias	14
3.1.1 Desenvolvimento das Ideias sobre Medidas de Distribuições de Abundâncias	15
3.2 Relação Espécie-Área	19
3.3 Padrões Temporais	21
4 Modelo Neutro de Especiação	23
4.1 O Modelo	24
4.1.1 O Espaço Físico	25
4.1.2 O Espaço Genético	25
4.1.3 Regras para o Acasalamento	26
4.1.4 Esquema resumido do algoritmo	28

4.1.5	Verificação dos Grupos	28
4.2	Resultados	29
4.3	Conclusões	38
5	Especiação Simpátrica com Interações Ecológicas	42
5.1	Seleção Disruptiva	43
5.2	O Modelo	44
5.2.1	Motivação	44
5.2.2	Descrição do Modelo	47
5.2.3	Modelo Numérico	51
5.3	Resultados	52
5.4	Conclusões	54
	Referências Bibliográficas	59

Lista de Figuras

2.1	Os tentilhões de Darwin são um exemplo de especiação alopátrica. O isolamento nas ilhas impede a migração e o fluxo genético entre as espécies.	9
2.2	Variação da morfologia, de cores e maxilares de ciclídeos. Mapa da Nicarágua mostrando a localização do Lago Apoyo e e foto do Lago Victória na África	11
2.3	Blue indigobird, exemplo de especiação simpátrica em curso.	11
2.4	Exemplo de espécie em anel onde as diferenças são progressivas ao longo de uma cadeia contínua de indivíduos. Grupos de indivíduos próximos podem se acasalar, mas grupos mais distantes não se reconhecem como pertencentes à mesma espécie. .	13
3.1	Abundância relativa de espécies de besouros amostrados no Rio Tâmis com distribuição logarítmica de abundância de espécies.	16
3.2	Abundância de espécies de peixes, amostras pescadas durante o período de um mês (barras azuis), dois meses (barras douradas) e um ano (barras amarelas). As medidas de um ano indicam que a abundância relativa de espécies de peixes obedecem a uma distribuição do tipo log-normal.	17
3.3	Diagrama mostrando o rank de espécies de três modelos matemáticos usados para ajustar a distribuição da abundância de espécies. A curva A é a forma específica para distribuições do tipo vara-quebrada (MacArthur). A curva B representa uma distribuição do tipo Série geométrica (Motomura), essa curva produz a linha reta nessa escala, assim como as log-séries (Fisher). A curva C representa a distribuição log-normal (Preston), com sua característica forma de “S”.	18
3.4	SAR para diversidade de pássaros abrangendo escalas espaciais de menos de 1 acre até toda superfície da Terra.	20
3.5	SAR para espécies de pássaros no Caribe.	21
3.6	Diversidade de invertebrados marinhos durante a era paleozoica.	22
3.7	Acúmulo constante de espécies durante todo período paleozoico. Na figura, o número de espécies é acumulado e a taxa de especiação é constante	22

4.1	Esquema representando os indivíduos distribuídos na rede de tamanho $L \times L$. Cada ponto representa um indivíduo. O círculo ao redor de um indivíduo representa seu raio espacial de acasalamento e o vetor representa o seu genoma.	26
4.2	Esquema representando os genomas dos pais com um ponto de crossover e a formação de dois novos genomas.	27
4.3	Cada posição do genoma pode sofrer mutação com probabilidade μ , um estado 0 pode mudar para 1 ou vice-versa.	27
4.4	Evolução temporal de 6000 indivíduos em uma rede de tamanho 256×256 . A distância genética e espacial máxima entre um par de indivíduos são $G = 15$ e $S = 5$ respectivamente. Cada cor representa uma espécie reprodutivamente isolada das demais.	30
4.5	Distribuição espacial de 26 espécies em uma rede 256×256 com $G = 30$ e $S = 5$. Cada cor representa uma espécie e os círculos (preto) representam a posição do centro geográfico de cada espécie.	30
4.6	A densidade espacial média de cada espécie é bem descrita por uma função gaussiana. Os parâmetros são os mesmos da figura 4.5.	31
4.7	Correlação entre a distância genética (d_G) e a distância espacial (d_S) dentro de uma mesma espécie. Os parâmetros são os mesmos da figura 4.5.	31
4.8	Quadros mostrando a influência dos parâmetros S e G na formação de espécies depois de 1000 gerações, para uma rede 128×128 com 1500 indivíduos.	32
4.9	Número de espécies em função da taxa de mutação para 1000 gerações e 1500 indivíduos. Parâmetros: $S = 5$, $G = 20$, $Q = 0,3$ e $L = 128$	33
4.10	Número de espécies em função do tempo para 3000 gerações. O número total de espécies aumenta rapidamente e atinge um estado de equilíbrio. Valores dos parâmetros usados nas simulações: $S = 6$, $G = 20$, $L = 256$ e a) $Q = 0,3$ e b) $Q = 0,0$	33
4.11	Distribuição de abundância de espécies. a) a rede de tamanho 512×512 exibe uma distribuição do tipo Log-normal proposta por Preston; b) a sub-rede de tamanho 256×256 , mantém uma distribuição do tipo log-normal; para sub-redes menores c) (128×128) e d) (64×64) a log-normal vai perdendo a forma. Valores dos demais parâmetros: $S = 5$, $G = 20$, $N = 24000$, $\mu = 0,001$, $Q = 0,3$ e $t = 1500$	35
4.12	Número de indivíduos em função do rank da espécie.	36
4.13	Curva espécies-área para diversos valores de a) G e b) N . Parametros: $S = 5$, $L = 256$, $Q = 0,3$, $\mu = 0,001$ e $D = 0,0$	36

4.14 Número de espécies em função da área, $G = 20$ e $S = 5$, $L = 256$ (círculos cheios) e dados de répteis no Caribe (losangos vazados), a reta fita os pontos experimentais, $z = 0, 33$ 37

4.15 a) Número de espécies em função do comprimento (eixo inferior) ou da largura (eixo superior) da rede para vários valores de G . A rede está mudando de $2D$ para $1D$, mas sua área é mantida constante. b) Fit da curva com $G = 15$ mostra que o número de espécies cresce logaritmicamente ($R^2 = 0, 949$). Para todas as curva foram usados: $S = 5$, $N = 6000$, $Q = 0, 3$, $t = 1000$ 38

4.16 O número de espécies aumenta à medida que a rede passa de bidimensional para unidimensional. Parâmetros usados na simulação: $S = 5$, $G = 15$ $N = 6000$, $Q = 0, 3$, $t = 1000$ 39

5.1 Rede de interação entre peixes Esgana-gata. Os nós representam os indivíduos e as arestas conectam indivíduos que consumiram algo em comum, quanto mais grossa a aresta, mais parecida a dieta. 45

5.2 Comparação entre as funções gaussiana $G(x, \sigma_c)$ (linha cheia) e Tangente Hiperbólica $H(x, \alpha, \beta)$ (linha tracejada) para diversos valores de β 46

5.3 Gráfico de contorno “peso” da função h como função de β_c e β_k . Na linha diagonal, $\beta_c = \beta_k$, ou seja, $h = 1$, a seleção disruptiva ocorre se $\sigma_c < \sigma_k$. Para $h > 1$ (cinza claro e branco) a seleção disruptiva é facilitada, e para $h < 1$ (cinza escuro e preto) a seleção disruptiva torna-se mais difícil em relação ao caso gaussiano. As linhas pontilhadas indicam os valores críticos de β ($\beta^* = 0, 658$) onde a função é uma gaussiana. A linha horizontal representa os valores de β nos quais a função de competição assume a forma gaussiana β_c^* , até uma forma bastante “quadrada” com $\beta_c = 4, 0$ mantendo a função capacidade de suporte gaussiana β_k^* 50

5.4 Simulações numéricas para função capacidade de suporte gaussiana ($\beta_k = \beta^* = 0, 658$) e diferentes formas para a função de competição. À medida que β_c aumenta a função de competição torna-se mais “quadrada”. (a) Função de competição com ($\beta_c = \beta^* = 0, 658$), ou seja, com a forma similar à gaussiana. A seleção disruptiva é facilitada com o aumento de β_c , alcançando seu valor máximo (b) e a partir daí o aumento de β_c diminui a probabilidade de ocorrência da seleção disruptiva (c, d). Círculos cheios indicam os valores de σ_k e σ_c onde ocorre especiação e círculos vazios onde não ocorre especiação (depois de 10^5 gerações). A reta mostra o resultado analítico para cada valor de β_c . Os parâmetros usados nas simulações foram $\mu = 0, 001$, $k_0 = 500$, $r = 5$ e $\sigma_N = 0, 05$ 54

5.5 Simulações numéricas para função capacidade de suporte gaussiana ($\beta_k = \beta^* = 0,658$) e diferentes formas para a função de competição. Os círculos cheios indicam os valores de σ_k e σ_c onde ocorre especiação e círculos vazios onde não ocorre especiação (depois de 10^5 gerações). A reta mostra o resultado analítico para cada valor de β_c . Os parâmetros são os mesmos da figura 5.4 exceto μ . Nesse caso, com $\mu = 0,003$ os resultados numéricos concordam melhor com o analítico que no caso anterior. 55

5.6 Simulações numéricas para $\beta_c = \beta_k = 3,0$. Os círculos cheios indicam dos valores de σ_k e σ_c onde ocorre especiação e círculos vazios onde não ocorre especiação (depois de 10^5 gerações). A reta mostra o resultado analítico para cada valor de β_c . Os parâmetros são os mesmos da figura 5.4. 56

5.7 Separação da população em diferentes fenótipos correspondendo à especiação (a,c) e tamanho da população (b,d) com $k_0 = 500$, $r = 5$, $\mu = 0,001$ e a,b) $\beta = 1,976$, $\sigma_c = 0,7$, $\sigma_k = 0,9$; c,d) $\beta = 1,146$, $\sigma_c = 0,4$, $\sigma_k = 0,5$ 56

Capítulo 1

Introdução

O número estimado de espécies em nosso planeta está entre 10-100 milhões [1]. Dentre elas podemos citar aproximadamente: 750.000 espécies de insetos, 250.000 espécies de plantas multicelulares, 19.000 espécies de peixes, 9.000 espécies de pássaros, 6.300 espécies de répteis, 4.200 espécies de anfíbios, 4.000 espécies de mamíferos [2]. Compreender os mecanismos dessa incrível diversidade e sua distribuição pelos diferentes filos é um dos grandes desafios da biologia evolutiva.

A origem das espécies é um assunto que tem fascinado tanto os pesquisadores quanto o público em geral desde antes da publicação do famoso livro *On the Origin of Species* em 1859 por Charles Darwin [3]. Darwin deu o passo inicial, porém o desconhecimento da genética, por exemplo, foi fator que dificultou um entendimento mais completo sobre a origem das espécies nessa época. A descoberta dos mecanismos de transmissão hereditária de características por Gregor Mendel e os subsequentes desenvolvimentos da teoria genética deram grande impulso a esses estudos. A partir daí, maiores avanços foram obtidos com duas obras de grande importância, *Genetics and the Origin of Species* em 1937 por Dobzhansky [4] e *Systematics and the Origin of Species* em 1942 por Mayr [5]. Novos dados, ideias e teorias vem sendo acumulados desde então. A formação de novas espécies (especiação) tem sido considerada um dos mais fascinantes e intrigantes processos de evolução. Apesar dos significantes avanços tanto nos campos teórico quanto empírico sobre estudos de evolução, entender os mecanismos de especiação é ainda um grande desafio para os cientistas.

As duas principais razões pelas quais os mecanismos de especiação ainda não são bem entendidos são, em primeiro lugar, devido ao fato de que especiação é um processo bastante complexo, que é afetado por fatores genéticos, ecológicos, ambientais, comportamentais, que podem interagir entre si de maneira não trivial. Como consequência, a especiação pode ocorrer de diferentes formas em diferentes organismos. Em segundo lugar, tem-se a dificuldade em acumular dados empíricos devido ao fato da escala de tempo associada ser muito grande. Em geral, as investigações empíricas se concentram em alguma fase do processo de especiação, intensificando os estudos em alguns

fatores julgados importantes e simplificando a influência de outros, o que pode levar a diferentes interpretações e especulações [6]. Tanto a complexidade quanto a dificuldade experimental implicam que modelos matemáticos e computacionais são uma valiosa ferramenta para o estudo do processo de especiação. Esses modelos permitem que se tenha uma visão mais ampla da dinâmica em questão e assim o reconhecimento de componentes que de fato são importantes. Além disso, a modelagem computacional possui a característica de permitir que se acompanhe cada passo da evolução.

O desenvolvimento das técnicas computacionais de modelagem foram de grande importância na compreensão de problemas biológicos de dinâmica de populações. O uso de ideias da teoria de sistemas dinâmicos na análise de sistemas biológicos e ecológicos levou a uma marcante melhoria no nosso entendimento da evolução. Além dos modelos clássicos como do tipo Lotka-Volterra e do mapa logístico, podemos também citar aplicações mais complexas como por exemplo de dinâmica caótica, como atratores estranhos, para modelagem de evolução de espécies. Todas essas ideias tem se mostrado de grande utilidade para o entendimento da evolução, tanto em nível de moléculas como em nível de espécies [7].

Modelos matemáticos de especiação surgiram de forma lenta. Em particular, nenhum dos quatro grandes fundadores da moderna teoria genética de populações (Fisher, Wright, Haldane e Kimura) se interessaram por modelagem matemática para o estudo da especiação, pois eles estavam mais preocupados em entender como as populações mudam para se adaptar ao seu ambiente, e dessa forma determinar como as novas espécies surgem e se separam de seus ancestrais, identificando assim a seleção natural como o principal mecanismo de evolução [2]. Os primeiros trabalhos sobre especiação usando modelagem matemática são de Maynard Smith em 1962 e 1966 [8, 9] e de Bazikin em 1965 e 1969 [10, 11]. Mas foi na década de 1970 que começaram os estudos sistemáticos de especiação usando modelagem matemática. O pioneiro foi um trabalho publicado em 1970 de J.L. Crosby onde ele usou um modelo baseado em indivíduos (individual-based model) para estudar um problema de especiação parapátrica [12]. Depois disso, em 1973, o trabalho de Dickinson e Antonovics, foi o primeiro a usar iterações numéricas de equações dinâmicas para explorar uma ampla gama de parâmetros em modelos de especiação parapátrica e simpátrica [13]. Ainda em 1973, Balkau e Feldman foram os primeiros a encontrar, analiticamente, condições para ocorrência de especiação parapátrica em um modelo específico [14].

De lá para cá diversos trabalhos surgiram com o intuito de entender os processos de especiação. Seguindo a linha de modelos computacionais, nós desenvolvemos dois modelos de dinâmica de populações que levam à especiação e que serão explicados detalhadamente nos próximos capítulos dessa tese. O capítulo 2 versa sobre uma introdução teórica dos conceitos biológicos que são importantes para o entendimento desse trabalho. Nele, explicamos o conceito de espécie, de especiação e descrevemos as principais formas de especiação. A alopátrica, que ocorre devido à separação espa-

cial entre duas populações (essa é a forma mais simples e talvez a mais comum). A simpátrica, que ocorre no mesmo espaço onde as populações coabitam. Por algum tempo, a especiação simpátrica foi considerada uma forma de especiação que só ocorreria teoricamente, não sendo possível acontecer em populações naturais. Porém, nos últimos anos surgiram várias evidências de espécies que teriam surgido por essa forma de especiação. Ainda no capítulo 2 introduzimos uma nova forma de especiação sem barreiras geográficas proposta por Aguiar et al. [15], a especiação “topopátrica” que será explicada com mais detalhes no decorrer da tese. Em todos os casos mostramos possíveis exemplos de espécies que teriam surgido devido a cada uma das formas de especiação descritas acima. O capítulo 3 diz respeito a padrões de diversidade. Nele discutimos sobre o desenvolvimento das ideias e medidas de diversidade, os padrões recorrentes na natureza e mais aceitos pelos biólogos. O capítulo 4 refere-se a um modelo neutro de especiação que estamos propondo. Nele descrevemos como o modelo foi implementado, definimos os parâmetros envolvidos e explicamos sua dinâmica. Ainda nesse capítulo mostramos e discutimos os resultados obtidos, seguido pelas conclusões. No capítulo 5, apresentamos um modelo de especiação simpátrica baseado em competição intraespecífica. Inicialmente discutimos a motivação biológica, em seguida descrevemos os detalhes do modelo, e finalizamos com os resultados e conclusões.

Capítulo 2

Espécie e Especiação

2.1 Sobre Espécies

A ideia de evolução das espécies está intimamente ligada à teoria da seleção natural proposta por Charles Darwin [3], na qual indivíduos com características favoráveis têm mais chances de sobreviver e reproduzir-se do que aqueles com características menos favoráveis. Dessa forma, características hereditárias favoráveis tornam-se mais comuns em gerações sucessivas de uma população, enquanto que as desfavoráveis tornam-se menos comuns. Um exemplo clássico de seleção natural é a evolução das baleias. É curioso imaginar um mamífero que vive na água e que precisa ir à superfície para respirar. Os ancestrais da baleia viviam na terra, e esses animais evoluíram para viverem em um ambiente marinho, provavelmente devido à abundância de alimentos nesse habitat. Para se adaptarem ao novo ambiente esses mamíferos passaram por mudanças notáveis, como por exemplo, seu nariz, que deixou de se localizar na face e foi para a parte superior da cabeça.

A formação de uma nova espécie, a especiação, pode implicar na transformação completa de uma espécie em outra, como no caso das baleias, ou na divisão de uma espécie em outras. Nesse trabalho vamos discutir um tipo particular de especiação onde uma única espécie ancestral se ramifica dando origem a outras espécies. Antes de falar sobre os tipos de especiação e sob quais circunstâncias eles ocorrem, é importante definir o conceito de espécie.

A palavra espécie descreve um tipo ou variedade de ser vivo. Para os biólogos, e mais particularmente para os cientistas que estudam a evolução, é de fundamental importância estabelecer uma fronteira entre uma espécie e outra. Mas como estabelecer os limites entre uma espécie e outra e ainda, como surge uma nova espécie?

Um elefante e uma formiga, por exemplo, são facilmente rotulados como espécies diferentes porque são distintos entre si e pertencem a grupos com fronteiras claramente demarcadas. O reconhecimento dessas fronteiras muitas vezes é fácil e conseguimos classificar como espécies diferentes

diversos tipos de plantas e de animais. Outras vezes, no entanto, os indivíduos de duas espécies possuem tantas características em comum que essa classificação torna-se muito difícil.

2.1.1 Conceitos de Espécie

A definição do que constitui uma espécie pode ser considerada uma dos maiores problemas enfrentados pela biologia. Os principais avanços aconteceram de forma lenta, como foi o caso da substituição do conceito tipológico por conceitos baseados na teoria da evolução. Apesar da teoria da evolução estar hoje consagrada como a lei mais geral da biologia e sua integração com a definição do conceito de espécie ter sido sistematizada a partir dos início dos anos 1940's [5], a segunda metade do século XX testemunhou o início de um amplo debate em torno da uma pergunta até hoje sem uma resposta precisa e unânime entre os especialistas: o que é uma espécie? [16]. À palavra espécie está naturalmente vinculada a definição de unidade básica do mundo natural.

Existem diversos conceitos de espécies, na maioria dos conceitos utilizados atualmente está implícita a ideia de que duas espécies devem ser geneticamente distintas uma da outra e reprodutivamente isoladas, seja por fatores internos como incompatibilidade genética, ou por fatores externos, como ecologia dos organismos ou separação geográfica. Porém, como cada grupo de organismos possui características específicas, o conceito de espécie desenvolvido para um grupo pode não ser viável para outro grupo. No entanto, muitas tentativas tem sido feitas para encontrar um conceito de espécie que possa ser aplicado para todos os reinos [17].

Denomina-se espécie o grupo de indivíduos que, além dos caracteres genéticos, têm em comum outros caracteres pelos quais se assemelham entre si e se distinguem das demais espécies. Como exemplo, podemos citar grupos de indivíduos com profundas semelhanças estruturais e funcionais; grupos com acentuadas similaridades bioquímicas; grupos com capacidade de se reproduzirem entre si, originando novos descendentes férteis e com o mesmo quadro geral de caracteres.

Indivíduos de espécies diferentes não se cruzam por falta de condições anatômicas ou por desinteresse sexual. Quando se cruzam não geram descendentes porque seus cromossomos não formam pares. Ou, em geral, geram descendentes estéreis. Um exemplo clássico provém do cruzamento entre burro (*Equus asinus*) ($2n = 62$ cromossomos) com a égua (*Equus caballus*) ($2n = 64$ cromossomos), resultando na mula (exemplar fêmea) e o mú (exemplar macho), ambos são híbridos estéreis. Não existe a espécie “mula” porque muls e mulas são estéreis e não se reproduzem e por não se reproduzirem não se enquadram na definição de espécie.

O conceito de espécie, desde que foi criado, vem sendo alterado sempre que se melhoram os conhecimentos e surge alguma inconsistência em relação ao conceito anterior. O primeiro conceito dizia que espécie é o conjunto de indivíduos semelhantes. No entanto este conceito caiu, pois verifica-se que existem muitas espécies em que os indivíduos são semelhantes mas não pertencem à mesma espé-

cie, como, por exemplo, gorila e orangotango, burro e cavalo, etc. Foi então acrescentado à definição de espécie que, além de semelhantes, os indivíduos de uma espécie deveriam conseguir cruzarem entre si. Esta definição acabou sendo considerada insuficiente pois verifica-se que indivíduos de algumas espécies diferentes conseguem cruzar e originar descendentes, como no caso da mula, citado acima. Acrescentou-se então que além de ser o conjunto de indivíduos semelhantes que se cruzam entre si, seus descendentes devem ser férteis. Novamente aparecerem algumas exceções a esta definição, pois algumas espécies diferentes, não só se cruzam como dão origem a descendentes férteis. Um exemplo é o cruzamento entre tigre e leão, resultando em ligre (ou tigreão), embora machos sejam estéreis as fêmeas são férteis, o cruzamento entre urso polar e urso pardo também dá origem a descendentes férteis.

Apesar de algumas espécies diferentes poderem cruzar entre si e darem origem a descendentes férteis, elas não vivem naturalmente na mesma região geográfica e por isso nunca se encontrariam em condições naturais, logo esta premissa foi acrescentada à definição de espécie, chegando-se à seguinte definição: Espécie é o grupo de indivíduos semelhantes que cruzam entre si, dando origem a descendentes férteis e vivem na mesma região geográfica. No entanto existem algumas espécies que não respeitam esta última premissa pois são cosmopolitas. Hoje em dia os conceitos de espécies já envolvem critérios bioquímicos e comportamentais. Pode-se então concluir que não existe um único conceito de espécie e que cada conceito varia conforme os organismos considerados.

O conceito biológico de espécie, proposto por Ernst Mayr em 1963 [18], que diz que: *“uma espécie é formada por um conjunto de indivíduos que são fisiologicamente capazes de, real ou potencialmente, cruzarem entre si e produzir descendência fértil, encontrando-se isolados reprodutivamente de outros conjuntos semelhantes”*. Dentro desse contexto, notamos que o comportamento reprodutivo é a característica primária na determinação das fronteiras de uma espécie. O conceito biológico de espécies se consolidou a partir do século XX como o principal conceito de espécie dentro de biologia evolutiva [19]. Um fator que contribuiu para essa consolidação foi a revolução conceitual que o conceito biológico representou em frente ao conceito praticado até então baseado à uma definição puramente tipológica [20]. O conceito biológico foi o primeiro a proposto explicitamente com base na teoria da evolução, constituindo uma peça chave da “Síntese Evolutiva”. O grande avanço do conceito biológico foi incorporar a perspectiva da genética populacional no processo de formação das espécies [20]. Dessa maneira, o isolamento reprodutivo representaria uma caminho sem volta em termos evolutivos selando a independência evolutiva de duas linhagens reciprocamente isoladas do ponto de vista reprodutivo, que ficariam assim impossibilitadas de trocar genes. O predomínio do conceito biológico de espécie passou a ser questionado a partir da década de 1970 pelo desenvolvimento da sistemática filogenética, que passou a oferecer uma visão do processo de especiação baseada na delimitação ou diagnose em grupos monofiléticos ao invés de processos biológicos como o isolamento

reprodutivo [21, 22, 20]. O conceito filogenético de espécie nasceu na década de 1980 do postulado que a taxonomia deve refletir a história evolutiva dos organismos, espécies devem ser delimitadas com base nas filogenias, isto é, nas hipóteses de parentesco e ancestralidade entre as espécies.

Os embates entre os defensores do conceito biológico e do conceito filogenético de espécie e até de outros conceitos de espécie frustraram muitos pesquisadores que entendiam que um debate tão elaborado poderia levar a uma conclusão equivocada de que espécies não são entidades reais, uma vez que nem mesmo os biólogos evolucionistas concordam com uma definição única e objetiva sobre o termo. Queiroz [23] propõe que existe uma distinção terminológica entre "conceito" e "critério" de espécie. Na realidade todos os "conceitos" de espécie propostos são variações de um único conceito, uma vez que todos consideram espécies, explícita ou implicitamente, segmentos de linhagens evolutivas de nível populacional [16].

Para os objetivos práticos que estamos interessados em abordar nesse trabalho, nós adotaremos o conceito biológico de espécie proposto por Mayr.

2.2 Especiação

Por que existem as espécies? De acordo com Coyne et al. [24] esta talvez seja a pergunta mais importante ainda não respondida sobre a teoria da evolução, ou até mesmo sobre especiação. Poder-se-ia esperar que houvesse um contínuo de organismos com criaturas de todos os tipos, mas isso não acontece. Os organismos se agrupam de tal forma que cada grupo corresponde a uma distribuição razoavelmente isolada no espaço genético, com vazios entre as distribuições das diferentes espécies. De alguma maneira, parece que um contínuo genético é instável e os organismos se separam em espécies.

Descobrir quando e como uma nova espécie se desenvolveu é uma tarefa ainda mais difícil que definir uma espécie existente. A formação de uma nova espécie está associada diretamente às modificações do genoma de uma população. Quando existe livre fluxo de genes entre as várias populações de uma espécie, o conjunto genético formado pelos indivíduos mantém-se mais ou menos uniforme. No entanto, se o fluxo genético entre conjuntos de indivíduos for interrompido, essas sub-populações irão lentamente acumulando diferenças genéticas, por mutação, recombinação genética e seleção. As diferenças acumuladas podem levar a uma situação que já não permita o cruzamento entre indivíduos dessas populações. Nesse momento obtêm-se duas espécies diferentes, por isolamento reprodutivo. Uma vez formada a nova espécie, a divergência entre ela e a espécie ancestral torna-se praticamente irreversível e cada vez mais acentuada.

No livro *Fitness Landscapes and Origin of Species* [2] o autor comenta sobre diversas formas de especiação, entre elas poliploidia, especiação competitiva, especiação peripátrica, especiação via

hibridização, entre outras. Em particular, vamos voltar nossa atenção para as formas geográficas de especiação.

A forma como o fluxo genético entre os grupos de indivíduos de uma mesma espécie torna-se restrito é o fator que irá determinar o tipo de especiação que eventualmente ocorrerá [24, 25]. Por exemplo, se o fluxo genético é nulo, temos a especiação alopátrica onde grupos ficam isolados geograficamente impedindo a troca genética pela reprodução sexual. No outro extremo temos a especiação simpátrica, onde o fluxo genético é total e mesmo assim surgem grupos que se tornam diferentes da espécie ancestral, formando assim novas espécies. Na especiação parapátrica ocorre fluxo genético parcial. Vamos falar com mais detalhes sobre as principais diferenças entre as formas de especiação com e sem barreiras físicas.

2.2.1 Especiação Alopátrica

A alopatria é o modo mais conhecido e aceito de especiação [5, 26, 27, 28, 29, 19]. Nesse processo, o fluxo genético entre grupos de uma população é nulo devido à separação geográfica que impede o contato direto entre esses grupos e a reprodução sexuada. A separação geográfica obriga cada subpopulação a passar por processos independentes de evolução, até se tornarem tão diferentes entre si que indivíduos de um grupo são incapazes de cruzar com indivíduos do outro grupo e deixar descendentes férteis. O isolamento de subpopulações pode ocorrer de diversas maneiras, entre elas: isolamento geográfico, isolamento ecológico ou barreira de híbridos.

Acredita-se que diversas espécies tenham surgido por esse mecanismo [5]. Esse ponto de vista é fortemente suportado pela teoria de “lei de distribuição”, que diz o seguinte: “Dada uma espécie qualquer em alguma região, a espécie mais próxima relacionada a ela tem baixa probabilidade de ser encontrada na mesma região ou em regiões muito distantes, mas existe uma alta probabilidade de ser encontrada em alguma região próxima separada da primeira por algum tipo de barreira” [30].

Um exemplo clássico de especiação alopátrica aconteceu com os pássaros conhecidos como Tentilhões de Darwin (figura 2.1), espécie encontrada pelo biólogo em Galápagos, durante a famosa viagem do navio Beagle. São aproximadamente 14 espécies de tentilhões vivendo nas diferentes ilhas do arquipélago de Galápagos. Darwin observou que apesar da forte semelhança entre as várias espécies, cada uma possuía uma forma característica de bico, devido às diferenças de alimentação e habitat ocupado por cada espécie. O isolamento nas ilhas impede a migração e o fluxo de genes entre as espécies, favorecendo a estabilização de características genéticas peculiares.

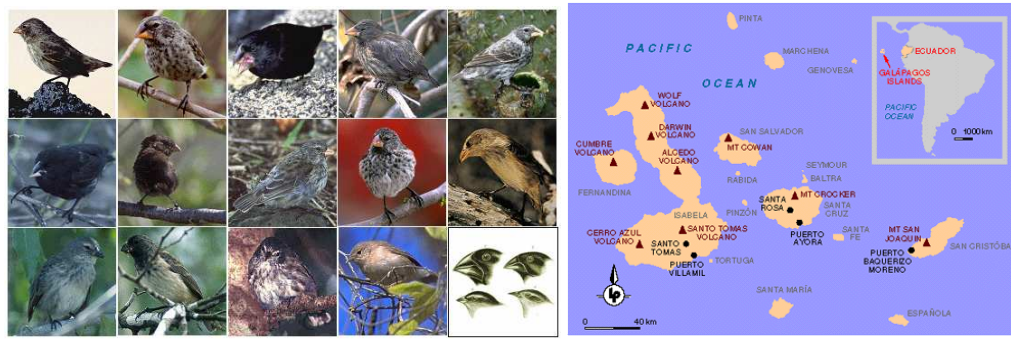


Figura 2.1: Os tentilhões de Darwin são um exemplo de especiação alopátrica. O isolamento nas ilhas impede a migração e o fluxo genético entre as espécies.

Isolamento Geográfico

No caso de especiação alopátrica por isolamento geográfico, a população é dividida por alguma barreira geográfica como um rio, cadeia de montanhas, etc. O isolamento faz com que as mudanças sofridas por cada parte da população não seja compartilhada e as diferenças entre elas vão se tornando cada vez maiores.

Isolamento Ecológico

Na área ocupada por uma dada espécie podem ocorrer alterações ambientais, originando habitats com diferentes condições. Estas alterações podem ser devidas a florestações, formação ou drenagem de pântanos, períodos de seca, etc. Nesta situação, os organismos podem iniciar uma divergência devida à adaptação aos diferentes nichos ecológicos que irão surgir.

Barreira de híbridos

Nesse caso duas populações A e B, geralmente consideradas subespécies, podem cruzar-se com uma baixa taxa de fertilidade na zona de contato entre os habitats que ocupam. Os híbridos C, resultantes do cruzamento entre as espécies A e B, possuem baixa fertilidade e formam uma barreira ao fluxo genético entre as duas populações, ou seja, a presença de C impede o cruzamento direto de A com B. Com o tempo, os híbridos podem desaparecer, talvez devido a uma seleção natural negativa e as populações A e B serão incapazes de se reproduzir, pertencendo a espécies separadas.

2.2.2 Especiação Simpátrica

Na especiação simpátrica diferentes espécies surgem de uma população ancestral no mesmo espaço onde coabitam, através do processo de acasalamento seletivo. Apesar do fluxo genético entre

os indivíduos da população ser total, as interações ecológicas levam a essa forma de especiação. A especiação simpátrica pode ser definida como a emergência de novas espécies a partir de uma população onde o acasalamento é aleatório com respeito à posição geográfica dos indivíduos envolvidos [2]. É importante ressaltar que essa definição não impede que o acasalamento seja não-aleatório em relação ao genótipo, fenótipo ou a qualquer outro tipo de carácter. Embora seja um conceito bem estabelecido, especiação simpátrica tem sido difícil de quantificar empiricamente. Existem evidências dessa forma de especiação em insetos, peixes, aves e outros.

O próprio Charles Darwin reconhecia a alopatria como uma força que conduzia à especiação, porém, ele também acreditava que populações podiam divergir mesmo na ausência de barreiras físicas. A dificuldade de explicar como a simpatria era possível e a escassez de exemplos fez com que essa ideia fosse abandonada. Por volta de 1907 o tema foi banido dos livros textos e 35 anos mais tarde o grande evolucionista Ernst Mayr corroborou a ideia de que especiação simpátrica era apenas um modelo teórico e que era impossível ocorrer em populações naturais [31]. Porém, tem crescido o número de evidências de que esse tipo de especiação pode ocorrer em populações naturais sob certas circunstâncias, o que acarretou um crescente interesse em se descobrir os mecanismos responsáveis por essa forma de especiação. Diversas pesquisas tem sido desenvolvidas dentro desse contexto [32, 33, 34].

Um exemplo clássico de possível especiação simpátrica aconteceu com peixes ciclídeos (figura 2.2). As cerca de 700 espécies conhecidas de ciclídeos se destacam por suas diversas cores, comportamento, formas e tamanhos. Estudos feitos com ciclídeos encontrados no Lago Apoyo na Nicarágua revelam que, no passado, o lago de aproximadamente 23 mil anos era repleto de um tipo de peixe chamado de Midas Ciclídeo (*A. citrinellus*). Quando o DNA mitocondrial e outros genes do Midas foram comparados com de outro tipo de peixe do lago, chamado Arrow Ciclídeo (*A. zalius*), foi descoberto que o Arrow evoluiu do Midas há cerca de 10 mil anos, e era diferente o suficiente para ser classificado como uma outra espécie [35]. Havia outros indícios de que os peixes seguiram caminhos diferentes: um deles se alimenta no fundo do lago, enquanto o outro não, e eles não conseguem cruzar com sucesso [36]. Um outro exemplo, são as cerca de 300 espécies de ciclídeos encontradas no Lago Victória na África que indicam existência de um mesmo ancestral, que teria vivido a aproximadamente 12.400 anos atrás [37]. No caso dos peixes do Lago Victória o processo de especiação, ainda recente, não está totalmente completo. O mecanismo de seleção sexual é baseado no reconhecimento através da coloração dos peixes, que preferem acasalar com parceiros de mesma cor, porém ainda é possível o cruzamento entre peixes de cores distintas. A poluição da água, devido principalmente à ação humana, tem tornado a água do lago turva, comprometendo o mecanismo de reconhecimento dos peixes, que acabam se acasalando aleatoriamente e revertendo o processo de separação das espécies [38].

Um possível exemplo de especiação simpátrica em curso está acontecendo com a espécie de

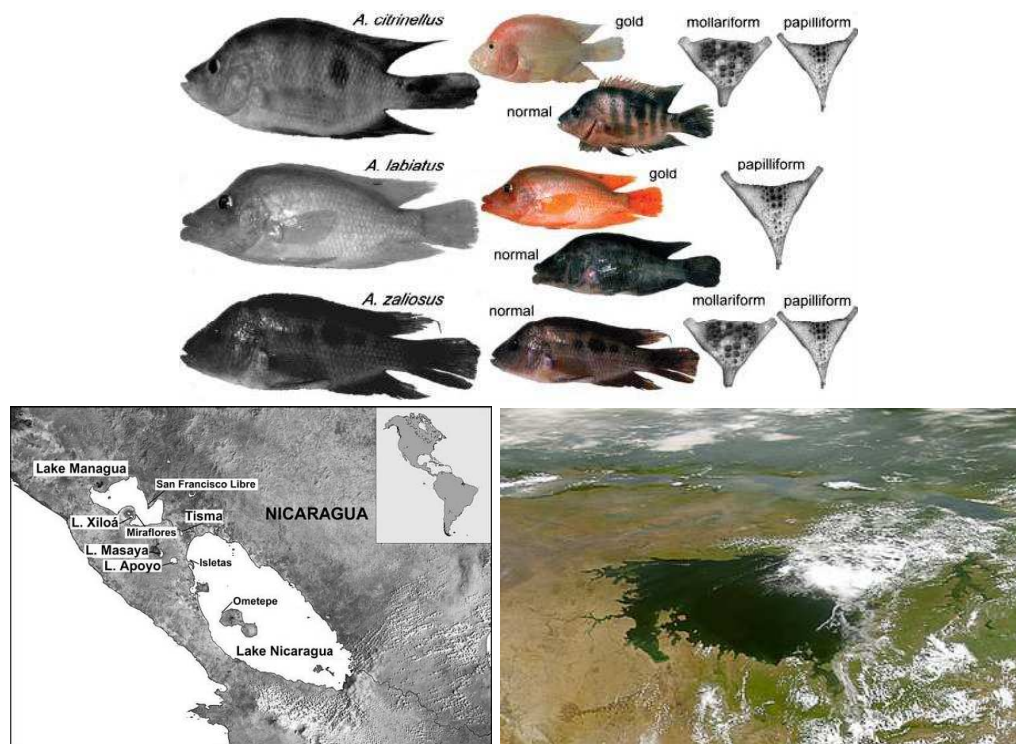


Figura 2.2: Acima: Variação da morfologia, de cores e maxilares de ciclídeos. Abaixo: Mapa da Nicarágua à esquerda mostrando a localização do Lago Apoyo e à direita foto do Lago Vitória na África.



Figura 2.3: Blue indigobird, exemplo de especiação simpátrica em curso.

pássaro “blue indigobird” em Camarões na África [31]. Essa espécie de pássaro coloca seus ovos nos ninhos de outras espécies. Quando os filhotes tornam-se adultos eles incorporam certas características dos seus pais adotivos, como o padrão de canto e outros hábitos. Embora esses novos pássaros ainda possam acasalar entre si, já existem diferentes raças e as fêmeas, ao se acasalarem, têm uma preferência pelos machos que emitem o mesmo padrão de canto que elas emitem (figura 2.3).

2.2.3 Especiação Parapátrica

A especiação parapátrica é um caso intermediário entre as especiações simpátrica e alopátrica. Nesse tipo de especiação o fluxo genético entre as subpopulações é parcial [39, 40, 41], fazendo com que estas divirjam por adaptação a ambientes diferentes dentro de uma área geográfica contínua. Os mecanismos tipicamente envolvidos na especiação parapátrica são similares aos de especiação alopátrica, exceto o isolamento geográfico. No processo de parapatria, as subpopulações se mantêm ligadas periféricamente.

Como exemplo de especiação parapátrica temos o caso da grama *Anthoxanthum*. A contaminação do solo fez com que parte da espécie adquirisse certa resistência a alguns tipos de metais. Esse processo veio acompanhado de um deslocamento no tempo de floração, impossibilitando que as “novas” plantas se cruzem com as originais.

2.2.4 Especiação Topopátrica

A forma de especiação tratada aqui não é encontrada nos livros textos. Esse é apenas um termo para designar a forma de especiação que estamos tratando nesse trabalho. Assim como a palavra simpátrica deriva de *sim* (parecido, similar) e *pátrica* (pátria) significando que, neste caso, as espécies surgem de uma mesma pátria, ou de uma mesma região, nós usamos o termo “especiação topopátrica” para definir um tipo especial de especiação onde o espaço ou a topologia é um fator chave para o surgimento de novas espécies. Esse mecanismo de especiação não possui barreiras geográficas como no caso alopátrico, mas também não pode ser considerado simpátrico, pois o acasalamento não é aleatório no que diz respeito à posição geográfica dos indivíduos. Aqui a seleção sexual está ligada à proximidade espacial entre os indivíduos da população e o mecanismo em ação é conhecido como “isolamento por distância” [42].

Um possível exemplo do mecanismo de especiação topopátrica ocorre com as “espécies em anel”, onde as diferenças genéticas são progressivas ao longo de uma cadeia de indivíduos (figura 2.4). Isso faz com que os indivíduos localizados nos extremos da população sejam diferentes a tal ponto que não possam mais se acasalar, como acontece com populações de *Phylloscopus trochiloides* [43, 44]. Durante a última era glacial, quando a Sibéria se dividiu em pequenos focos de floresta, as populações dessa ave foram confinadas ao sul da área em que viviam anteriormente. Quando a floresta voltou a se expandir, as aves teriam seguido para o norte circundando o planalto tibetano por dois caminhos diferentes, pelo leste e pelo oeste. A partir da localização de um anel contínuo de populações de *Phylloscopus trochiloides* em torno do Planalto Tibetano, os cientistas descobriram variações graduais nos padrões de canto, na morfologia e nos marcadores genéticos de 15 populações da ave. O processo de especiação ainda não está completo. Populações próximas ainda podem se cruzar, ou seja, existe

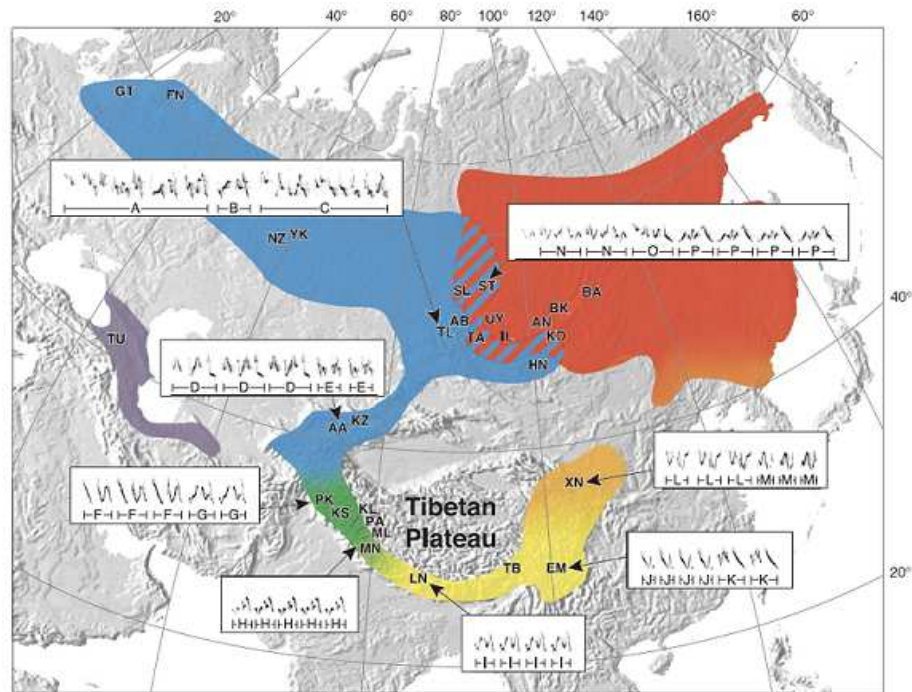


Figura 2.4: Exemplo de espécie em anel onde as diferenças são progressivas ao longo de uma cadeia contínua de indivíduos. Grupos de indivíduos próximos podem se acasalar, mas grupos mais distantes não se reconhecem como pertencentes à mesma espécie.

um contínuo genético entre as populações de *Phylloscopus trochiloides*. Pode ser que futuramente essas populações se separem em espécies, embora os autores do trabalho acreditem que o anel é estável [43].

Capítulo 3

Padrões de Biodiversidade

Padrões na distribuição e na abundância de espécies são de central importância em ecologia, fornecendo informações importantes sobre a riqueza de espécies, a probabilidade de extinção e processos que permitem a coexistência e o particionamento de recursos [45]. Um grande número de funções matemáticas tem sido sugeridas para caracterizar padrões observados na natureza, e talvez os mais amplamente citados são a log-normal para descrever a distribuição de abundância de espécies [46, 47, 48] e a lei de potência para descrever a relação espécie-área [49, 29, 46].

3.1 Distribuições de Abundâncias

Biodiversidade é sinônimo de riqueza de espécies, que é simplesmente o número total de espécies em um espaço definido em um dado tempo, e de abundância relativa de espécies, que se refere ao quão comum ou rara são as espécies [50]. Diversos tipos de medidas de biodiversidade foram propostas: a diversidade pode ser medida pelo número total de espécies, pela descrição da distribuição de sua abundância relativa, ou por uma combinação desses dois componentes [51], ou ainda pelo número de espécies em uma área ou região. A diversidade representa uma medida da variedade de espécies em uma comunidade considerando a abundância relativa de cada espécie [52]. Nesta contribuição é adotado o conceito de diversidade como uma medida empírica, calculada diretamente da observação da abundância relativa das espécies de uma amostra [53]. Contudo, muitos autores usam o número de espécies como sinônimo de diversidade, ou o consideram como uma das muitas possíveis medidas da diversidade [54].

De modo geral, as medidas de diversidade são baseadas em dados empíricos e observações, considerando, por exemplo, um determinado número de pássaros ou árvores com pelo menos 1m de altura. Verifica-se que, em geral, os padrões são os mesmos ou pelo menos muito parecidos para grande parte dos grupos estudados, porém não há uma teoria que possa prever como serão esses padrões para o

grupo de uma espécie qualquer.

3.1.1 Desenvolvimento das Ideias sobre Medidas de Distribuições de Abundâncias

O quão raras ou comuns são as espécies é um assunto que tem fascinado ecologistas [55, 56, 45]. Estudar os padrões de abundância de espécies é de central importância teórica e prática em conservação biológica [57]. Em particular, entender as causas e consequências da raridade é um problema de profunda significância porque espécies raras geralmente correm maiores riscos de serem extintas.

As duas principais abordagens no estudo de distribuições de abundâncias de espécies podem ser classificadas em indutivas e dedutivas. Quando o estudo de abundância de espécies estava ainda no início do seu desenvolvimento, a abordagem indutiva era dominante. Os modelos foram propostos simplesmente a partir do melhor ajuste dos dados empíricos à equação matemática, sem qualquer consideração de premissas com significado biológico [54].

Um marco no estudo da distribuição de espécies usando a abordagem indutiva foi a publicação de Fisher, Cobert e Williams (1943) [58]. O entomologista Steven Cobert coletou dados de 620 espécies de borboletas e Williams coletou dados similares de mariposas durante um período de 4 anos em armadilhas em uma estação experimental na Inglaterra. Eles levaram os dados para Ronald Fisher que verificou que a distribuição do número de indivíduos da espécie menos abundante até a espécie mais abundante poderia ser descrita por uma série logarítmica, com muitas espécies raras e poucas espécies abundantes.

De acordo com Fisher et al., nas log-séries o número de espécies em uma coleção tendo N indivíduos será dado por $\alpha x^N/N$, onde x é uma constante positiva $0 < x < 1$ e α seria uma medida da diversidade: esse parâmetro tem baixo valor quando o número de espécies é pequeno em relação ao número de indivíduos, mas tem alto valor quando o número de espécies é alto em relação ao número de indivíduos. Assim, o número de espécies com $1, 2, 3, \dots, N$ indivíduos seria dado por $\alpha x, \alpha x^2/2, \alpha x^3/3, \dots, \alpha x^N/N$.

Somando todos os termos, o número total de espécies, é igual a $\alpha[-\ln(1-x)]$, e o número total de indivíduos na coleção é $\alpha x/(1-x)$. O parâmetro α é largamente usado na medida de diversidade de espécies, porque ele é teoricamente independente do tamanho da amostra [58]. No entanto, empiricamente α é apenas aproximadamente constante, mudando lentamente de acordo com o aumento do tamanho da amostra [59, 51, 60]. Um exemplo da distribuição proposta por Fisher et al. pode ser vista na figura 3.1. Essa figura mostra que a distribuição de abundância de espécies de besouros amostradas no Rio Tâmis é do tipo logarítmica.

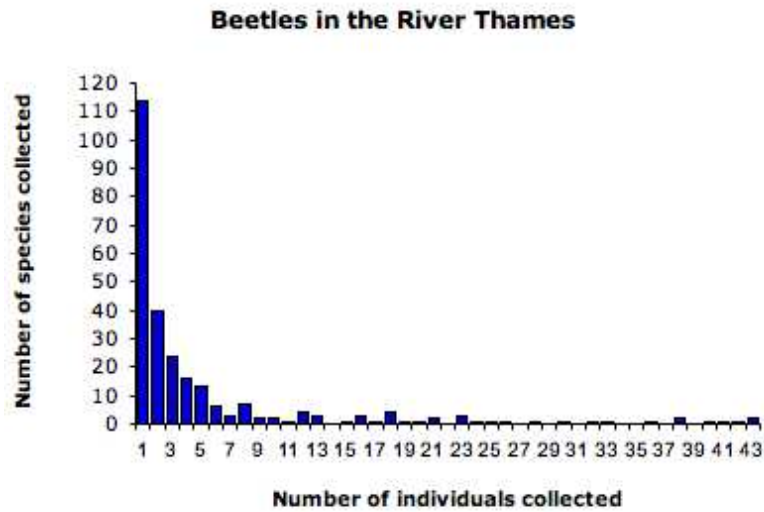


Figura 3.1: Abundância relativa de espécies de besouros amostrados no rio Thames com distribuição logarítmica de abundância de espécies. Dados apresentados em Magurran (2004) [61] e coletados por Williams (1964). Figura obtida de [62].

Poucos anos depois, usando vários conjuntos de dados, Frank W. Preston (1948) argumentou que as log-séries usadas por Fisher não davam um bom ajuste para os dados que ele tinha, principalmente para abundâncias de espécies de pássaros. Preston argumentou que a distribuição relativa de abundâncias era melhor reproduzida por uma curva em forma de sino, tal que espécies tendo abundâncias intermediárias eram mais frequentes.

O modelo log-normal é um dos mais frequentemente encontrados em comunidades constituídas por muitas espécies funcionalmente heterogêneas, cuja abundância é influenciada por muitos fatores independentes [47]. Quando se transforma o número de indivíduos (abundância) de cada espécie em seu logaritmo e se estabelecem classes de abundância, a distribuição do número de espécies nas classes de abundância descreve uma curva normal, daí o nome de modelo log-normal. Essa curva tem uma moda, que representa o número máximo de espécies numa certa classe de abundância. A classe com maior número de espécies é a chamada classe modal. Nas classes de menor abundância (à esquerda da classe modal) e nas de maior abundância (à direita da classe modal), o número de espécies diminui rapidamente.

A distribuição log-normal é contínua, não discreta como a log-série. No entanto, o método de Preston de caracterizar a abundância propõe uma maneira simples de aproximar a distribuição por uma função discreta. A curva de espécies pode ser escrita como:

$$S_R = S_0 e^{-a^2 R^2} \quad (3.1)$$

sendo S_0 o número de espécies na classe modal de abundância e S_R o número de espécies na R -ésima

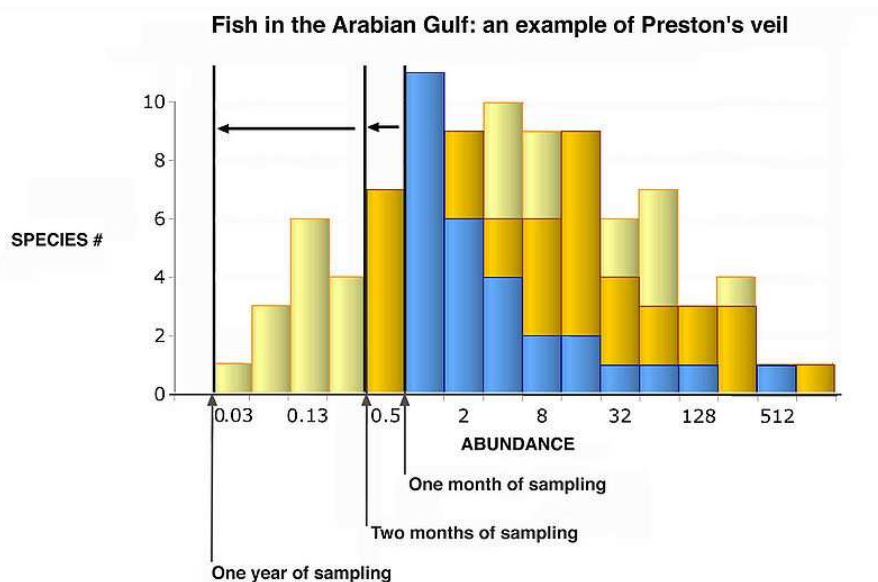


Figura 3.2: Abundância de espécies de peixes, amostras pescadas durante o período de um mês (barras azuis), dois meses (barras douradas) e um ano (barras amarelas). As medidas de um ano indicam que a abundância relativa de espécies de peixes obedecem a uma distribuição do tipo log-normal (Magurran (2004) [61]. Figura obtida de [62].

classe (tanto para o lado direito quanto para o lado esquerdo da classe modal), $R = 0, 1, 2 \dots$ e a é uma constante que depende da variância da log-normal, $a = 1/\sqrt{2\sigma}$.

No último meio século a log-normal tem sido bem sucedida no ajuste de um grande número de distribuições de abundância de espécies, particularmente para amostras grandes [48].

De quase igual importância à descoberta que a distribuição de indivíduos por espécies é uma distribuição log-normal, foi o reconhecimento do efeito da distribuição do tamanho das amostras, que muda o valor da constante de Fisher [59, 63]. Preston argumentou que a forma da abundância relativa de espécies observada por Fisher et al. era resultado do fato dele estar trabalhando com amostras pequenas. Na log-série, o número esperado de espécies é sempre maior na categoria de abundâncias mais raras. No entanto, em uma amostra pequena, deveria ser observada apenas a distribuição truncada das abundâncias relativas. Com o aumento do tamanho das amostras, Preston previu que mais e mais a distribuição log-normal seria revelada (figura 3.2).

Outra forma de representar graficamente a abundância relativa de espécies foi proposta por Whittaker (1965) [64], que chamou de curva de dominância de diversidade (figura 3.3). Essa curva é um gráfico do logaritmo da abundância de espécies (eixo-y) contra o rank de cada espécie (eixo-x). Espécies comuns são rotuladas com baixo rank, e aparecem mais à esquerda, e o valor do rank aumenta à medida que as espécies tornam-se mais raras. Nessa curva a log-normal apresenta o formato de "S".

A log-série e a log-normal foram as principais abordagens indutivas para o estudo da abundância

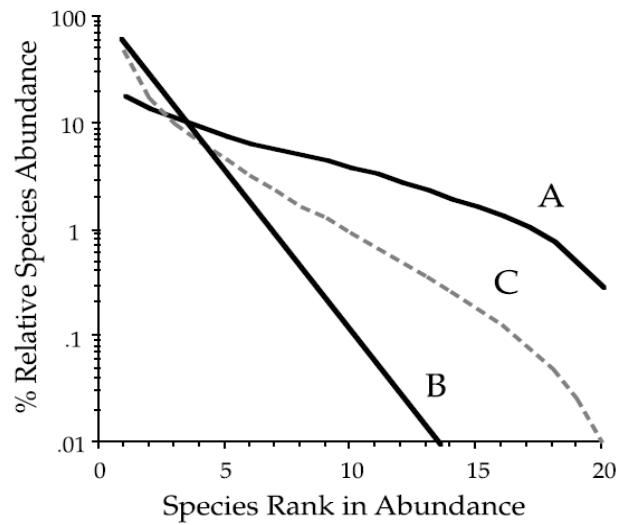


Figura 3.3: Diagrama mostrando o rank de espécies de três modelos matemáticos usados para ajustar a distribuição da abundância de espécies. A curva A é a forma específica para distribuições do tipo vara-quebrada (MacArthur). A curva B representa uma distribuição do tipo Série geométrica (Motomura), essa curva produz a linha reta nessa escala, assim como as log-séries (Fisher). A curva C representa a distribuição log-normal (Preston), com sua característica forma de “S”. Figura obtida de [50].

relativa de espécies. Essas foram seguidas de abordagens dedutivas baseadas na hipótese de como as populações reais se organizam [50].

Em 1957 MacArthur publicou um trabalho no *Proceedings of the National Academy of Sciences* criticando a abordagem estatística (indutiva) no estudo de distribuição de abundância de espécies [65], e publicou um segundo trabalho poucos anos depois. Esses dois trabalhos iniciaram uma época de grande interesse em modelos dedutivos teóricos para estudar distribuições de abundância de espécies. MacArthur acreditava que o padrão log-normal era tão onipresente nas distribuições de espécies, que deveria haver uma teoria para explicar tal comportamento [50].

MacArthur considerou que os nichos ecológicos ocupados pelas espécies de uma comunidade poderiam ser completamente separados, adjacentes ou com variados graus de sobreposição, tendo por base seus tamanhos relativos e possíveis arranjos. Pressupôs que cada espécie representasse um nicho, que o número de indivíduos de cada espécie representasse o tamanho do nicho da espécie, e que o número total de indivíduos representasse todo o hiper-espaço dos nichos, ou seja, a ocupação de todo o ambiente. De forma bem simples, podemos descrever o modelo proposto por MacArthur da seguinte forma: suponha uma comunidade com S espécies que utilizam uma fonte comum de recursos. Divida os recursos, aleatoriamente, jogando $S - 1$ pontos dentro de uma “vara” de tamanho unitário. Quebre essa vara em cada ponto aleatório e reorganize os fragmentos do menor para o maior. A abundância relativa esperada para a i -ésima espécie mais rara y_i , é dada por:

$$E(y_i) = \left(\frac{1}{S}\right) \sum_{x=i}^S \left(\frac{1}{x}\right). \quad (3.2)$$

A partir dessas ideias ele gerou uma distribuição de abundância conhecida como “vara quebrada” (broken-stick, em inglês), a qual apresenta bons ajustes aos dados coletados em comunidades constituídas por um pequeno número de espécies funcionalmente similares, que competem entre si, num ambiente relativamente homogêneo, por um mesmo e importante recurso, como por exemplo, algumas comunidades de pássaros [66], de peixes [67] e de moluscos [68]. Embora introduzisse significado biológico num modelo matemático de distribuição de abundância, MacArthur não considerou a estimativa da diversidade [54].

3.2 Relação Espécie-Área

A relação espécie-área (em inglês, *specie-area relationship* ou SAR) caracteriza o aumento do número de espécies observadas à medida que a área amostrada também aumenta [69, 47, 29]. A SAR tem sido considerada o mais básico e fundamental problema de biogeografia [50]. Um grande número de diferentes formas têm sido propostas para essa relação [29, 70]. A forma mais amplamente aceita é uma SAR que mostra um forte e recorrente padrão tanto qualitativa quanto quantitativamente [71, 72, 73], e obedece diferentes leis de escalas para diferentes escalas espaciais [74, 29]. Esse comportamento não é ainda totalmente entendido, pois não há fundamentação teórica derivada da dinâmica das populações que explique tal comportamento [50]. Porém, a todo momento, o mesmo padrão é observado na natureza.

O primeiro estudo sobre a relação espécie-área foi feito pelo pesquisador Watson (1859) com plantas na Grã-Bretanha. Ele encontrou uma relação linear entre o logaritmo do número de espécies presentes e o logaritmo da área amostrada. A relação observada por Watson pode ser descrita matematicamente por:

$$S = cA^z, \quad (3.3)$$

onde S é o número total de espécies encontradas em uma área de tamanho A , e c e z são constantes de ajuste da curva. Essa equação é conhecida como relação espécie-área de Arrhenius [75, 76, 47, 71, 77]. Fazendo $c = \rho^z$, onde ρ é a densidade média de indivíduos por área, obtém-se o número de espécies como uma simples lei de potência do número de indivíduos J , e assim $S = J^z$ [50].

Harte et al. (1999) notou que a relação de Arrhenius é uma lei de potência que implica em auto-similaridade na distribuição da abundância de espécies [78]. Auto-similaridade quer dizer que a proporção entre o tamanho de uma área e o número de espécies correspondente é invariante para qualquer tamanho de área. Porém, o que se observa em distribuições reais é que a auto-similaridade

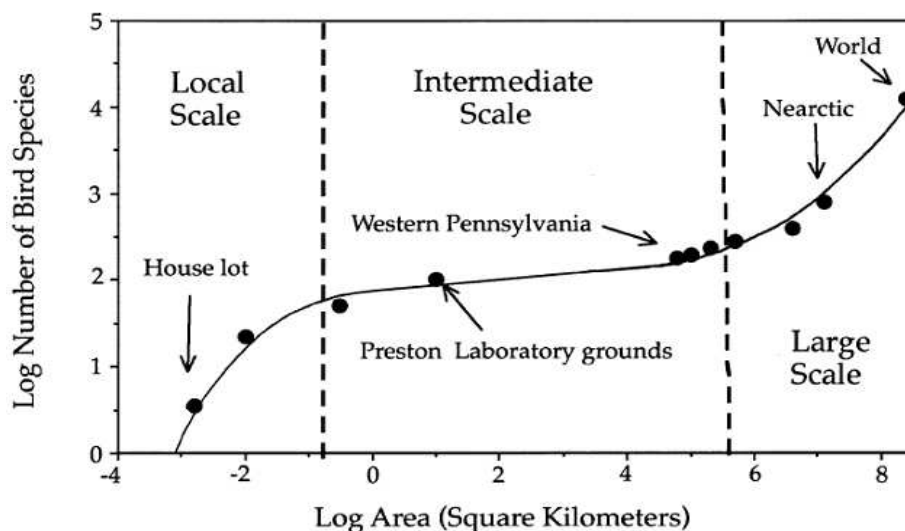


Figura 3.4: SAR para diversidade de pássaros abrangendo escalas espaciais de menos de 1 acre até toda superfície da Terra. Figura obtida de [50].

não se dá em todas as escalas espaciais e que existem diferentes leis de escala para diferentes escalas espaciais [50, 29]. A forma da curva espécie-área muda em função de escala espacial, sendo que da escala local para a escala global, a relação é trifásica [29]. A explicação teórica para a natureza trifásica da curva espécie-área pode ser feita qualitativamente.

Para a escala local, a curva espécie-área é muito sensível ao quão raras ou comuns são as espécies. A distribuição de abundância relativa de espécies típica dessa escala é a série logarítmica de Fisher. A curva espécie-área não é linear no gráfico log-log e exibe uma segunda derivada negativa. Para escalas intermediárias, a proporção de encontro de novas espécies depende pouco da abundância relativa de espécies, sendo mais dependente de fatores como taxa de especiação, dispersão e extinção, resultando em um estado de equilíbrio na proporção de espécies. Para escalas maiores o número de espécies aumenta rapidamente devido principalmente a barreiras biogeográficas que separam as espécies que possuem histórias evolutivas diferentes [29]. Essa escala envolve áreas continentais e mesmo todo o planeta. Existe uma inflexão na curva espécie-área separando as escalas intermediárias e grandes, onde a curva se dobra para cima. Nessa escala, a equação 3.3 se enquadra bem, e os valores de z se aproximam da unidade.

A figura 3.4 mostra a curva espécie-área para diversidade de pássaros proposta por Preston (1960). A curva em forma de “S” abrange três escalas espaciais. A escala local vai desde de amostras do tamanho de 1 acre até escala global que abrange toda superfície da Terra.

A escala intermediária recebe uma atenção especial devido ao fato de que o número de espécies cresce com a área como uma lei de potência como proposto por Arrhenius. Uma das primeiras aproximações para o comportamento da SAR foi proposto por Preston (1960), que demonstrou que se as

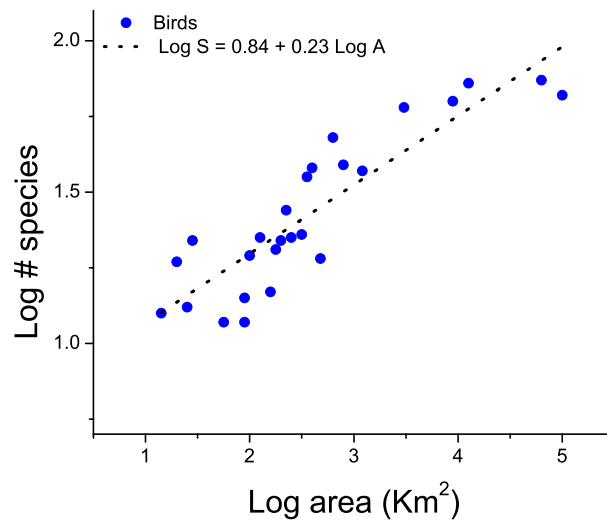


Figura 3.5: SAR para espécies de pássaros no Caribe. Figura obtida de [29] com dados de [79].

abundâncias das espécies seguem uma distribuição log-normal, então o número de espécies presentes em uma amostra escolhida aleatoriamente aumenta como uma lei de potência com expoente próximo de 0,25 [69]. Mais tarde, May (1975) considerando uma maior gama de possíveis distribuições para abundância de espécies encontrou que o expoente dessa lei de potência estaria dentro de um intervalo entre 0,15 e 0,4 [47], e esses valores são consistentes com resultados empíricos. A figura 3.5 mostra a SAR experimental para espécies de pássaros no Caribe. A curva segue uma lei de potência com $z = 0,23$.

3.3 Padrões Temporais

Durante milhões de anos a vida tem deixado abundantes testemunhos de sua existência e história. O padrão temporal do número de espécies é dinâmico, pois muitas espécies surgem e outras desaparecem. No entanto, há um balanço entre extinção e especiação fazendo com que o número total de espécies alcance um estado de equilíbrio. Padrões observados em fósseis de invertebrados marinhos (figura 3.6) deixam claro como o número de espécies varia ao longo do tempo.

As oscilações no padrão temporal aparecem devido aos eventos de grandes extinções, que parecem ocorrer com certa frequência. As extinções desencadeiam períodos de especiação. Fósseis de mamíferos no Kansas [81] e de pássaros na América do Norte [44] também exibem um padrão similar, mostrando uma taxa de especiação constante.

A figura 3.7 exibe o acúmulo do número de espécies em função do tempo de fósseis de invertebrados marinhos e a inclinação da curva dá uma estimativa da taxa de especiação, que é constante.

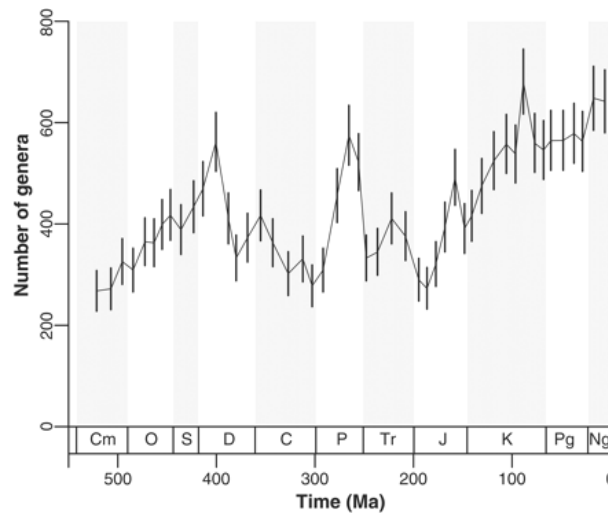


Figura 3.6: Diversidade de invertebrados marinhos durante e era paleozoica, figura obtida de [80].

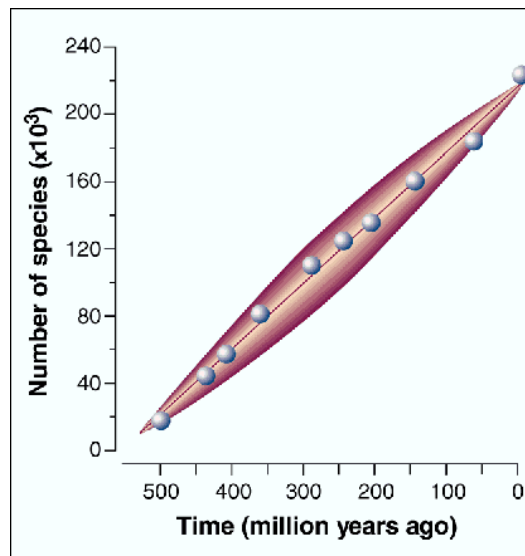


Figura 3.7: Número de espécies durante todo período paleozoico. Na figura, o número de espécies é acumulado e a taxa de especiação é constante, figura obtida de [81].

Capítulo 4

Modelo Neutro de Especiação

Apesar do enorme número de espécies existentes no planeta e das evidências de que boa parte delas tenham surgido por alopatria, é razoável pensar que esse não seja o único mecanismo possível de especiação [15, 81, 44]. Em particular a especiação sem barreiras geográficas parece não ser tão rara como pensava Mayr.

Modelos de especiação simpátrica geralmente envolvem a segregação pela adaptação a nichos discretos ou a uma distribuição contínua de recursos, onde a seleção associa traços ecológicos à caracteres de acasalamento [33, 32, 34]. Neste capítulo descrevemos um modelo de especiação que não se baseia em suposições ecológicas, mas apenas na auto-organização da população em conjuntos reprodutivamente isolados devido ao acasalamento preferencial [15]. Resumidamente, o processo ocorre da seguinte forma: consideramos uma população cujos membros são geneticamente idênticos e estão distribuídos de maneira uniforme no espaço. Com o passar das gerações aparecem variações genéticas devido a mutações e recombinação. Durante a reprodução, a escolha de um parceiro para o acasalamento envolve uma distância espacial e uma distância genética entre indivíduos: o parceiro é selecionado aleatoriamente de uma região em torno do indivíduo que irá se acasalar, e os dois genomas devem ser suficientemente similares para que a reprodução ocorra. O tamanho dessa região espacial, e a máxima diferença genética para que a reprodução seja viável são os parâmetros-chaves do modelo. Nós mostramos que este acoplamento entre distâncias espaciais e genéticas pode levar à formação espontânea de domínios geográficos na população e ao isolamento sexual de subpopulações no espaço dos genomas, apesar da ausência de barreiras, de gradientes na distribuição de recursos ou de seleção natural.

O modelo que tratamos nesse trabalho é baseado no modelo de especiação proposto por Aguiar et al. [15]. A principal mudança é que distinguimos os indivíduos entre machos e fêmeas, enquanto que em [15] os indivíduos são hermafroditas. Outras pequenas diferenças entre os modelos serão discutidas durante o capítulo. A inclusão de machos e fêmeas torna o modelo um pouco mais realista,

e precisamos verificar se existem diferenças marcantes na duas abordagens. Mostraremos que não há grandes mudanças nas duas abordagens e que boa parte dos padrões de abundância obtidos por Aguiar et al. também são obtidos aqui, apenas com algumas diferenças qualitativas, corroborando a robustez do modelo.

4.1 O Modelo

Apresentaremos agora os detalhes do modelo. Dois ingredientes que controlam o acasalamento são fundamentais no processo reprodutivo que descrevemos: a distância espacial S e a distância genética G , entre os indivíduos. O parâmetro S restringe o acasalamento somente aos pares de indivíduos cuja distância espacial seja menor ou igual a S . Embora todos os indivíduos de um mesmo grupo possam se reproduzir entre si, nós fazemos a hipótese que eles preferem fazê-lo com parceiros mais próximos. Apenas o vínculo espacial não é capaz de bloquear o fluxo genético, pois dois indivíduos A e B que estejam situados a uma distância maior que S podem trocar material genético via um indivíduo C que esteja localizado a uma distância intermediária menor que S entre A e B . Essa troca não pode ocorrer em uma única geração, mas poderá ocorrer através de seus descendentes na geração seguinte. A distância genética G é a diferença máxima permitida entre os genomas de dois indivíduos para que eles possam se acasalar. Ela permite que os indivíduos se reconheçam como sendo de uma mesma espécie e produzam descendentes férteis. Esse modelo é uma simplificação do que acontece de fato na natureza com diversas espécies que se reproduzem sexuadamente. Em geral, as espécies se acasalam com seus coespecíficos que estejam geograficamente próximos. O modelo é dito neutro porque não há seleção, isto é, todos os indivíduos, representados pelos seus genomas, são igualmente bons.

O modelo que propomos envolve explicitamente os espaços físico e genético. Diversos estudos recentes tem investigado o papel do espaço físico em ecologia [82, 83, 84] e mesmo em genética de populações [85, 86, 87, 15]. Aqui nós aplicamos ideias similares para estudar o processo evolutivo. Vamos considerar uma população constituída de indivíduos haploides, com apenas um cromossomo de B genes, e com dois alelos por locus. Cada indivíduo é caracterizado por uma posição no espaço físico e por uma posição no espaço genético. A população evolui através de reprodução sexuada, recombinação e mutações aleatórias. Os processos de acasalamento, e os detalhes dos espaços físico e genético serão mostrados a seguir.

4.1.1 O Espaço Físico

O espaço físico é descrito por uma rede bidimensional de tamanho $L \times L$ com condições periódicas de contorno para representar uma região espacial grande e sem quaisquer barreiras ou com as bordas fixas para representar fronteiras geográficas rígidas como no caso de um lago ou uma ilha. Embora cada sítio possa suportar mais de um indivíduo, em geral a densidade populacional em nossas simulações é baixa. Além disso, os filhos, ao nascerem, podem dispersar com taxa D e ocupar sítios vizinhos ao do pai (ou da mãe), que morre para dar lugar ao filho. O número total de indivíduos na população é mantido constante. A figura 4.1 mostra uma representação do espaço físico e indivíduos distribuídos aleatoriamente.

4.1.2 O Espaço Genético

O genoma de cada indivíduo é modelado por uma cadeia com B genes com dois alelos cada, que denominamos 0 ou 1 (figura 4.1). Não há correlação entre os genes, que são tratados independentemente. O número total de diferentes genomas é dado por 2^B e na maior parte das simulações usaremos $B = 126$, o que nós dá um número muito grande de possíveis combinações para o genoma. Cada indivíduo pode ser macho ou fêmea com probabilidade $1/2$ e o sexo é representado pelo último gene. A representação do genoma de um indivíduo i é dada por

$$g^i = (\sigma_1^i \sigma_2^i \sigma_3^i \dots \sigma_B^i) \quad (4.1)$$

com $\sigma_k^i = 0$ ou 1 .

O espaço dos genomas pode ser visto como um hipercubo de dimensão B e lado unitário, onde cada vértice corresponde a um genoma diferente. A medida natural da distância genética entre dois indivíduos i e j é a distância de Hamming,

$$d_{G_{i,j}} = \sum_{k=1}^{B-1} |\sigma_k^i - \sigma_k^j|, \quad (4.2)$$

que é o número de alelos diferentes em cada genoma, sem contar o último gene que representa o sexo do indivíduo. Indivíduos cuja distância genética d_G seja maior que G não podem se acasalar. A incompatibilidade genética pode ser interpretada como a ineficiência do macho em atrair a fêmea (por serem diferentes), diferenças estruturais nos órgãos sexuais, dificuldade do esperma em fecundar o óvulo e até mesmo a produção de descendentes inviáveis. Considerando a pré-existência de espécies, podemos afirmar que são essas regras que mantêm as espécies isoladas uma das outras. No caso do nosso modelo onde toda população possui um genoma inicialmente uniforme, essa hipótese sozinha

não é capaz de gerar especiação.

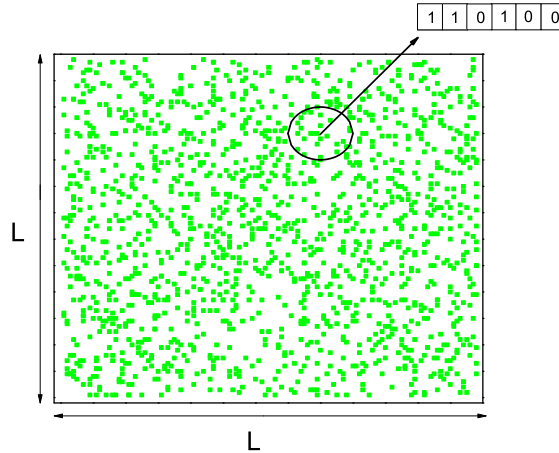


Figura 4.1: Esquema representando os indivíduos distribuídos na rede de tamanho $L \times L$. Cada ponto representa um indivíduo. O círculo ao redor de um indivíduo representa seu raio espacial de acasalamento e o vetor representa o seu genoma.

4.1.3 Regras para o Acasalamento

A população é composta por N indivíduos e esse número é mantido constante durante toda dinâmica, ou seja, a população não cresce, simulando uma capacidade de suporte do ambiente. Cada indivíduo sobrevive por uma geração e é substituído pelo seu descendente. Cada passo de tempo da evolução é medido em unidades inteiras que representam uma geração ou um período reprodutivo. Alguns indivíduos podem produzir mais de um descendente em virtude da não reprodução de outros. O ponto chave desse modelo é a forma como a reprodução sexual acontece. Uma hipótese comum em genética de população é que um indivíduo seleciona outro para se acasalar de forma aleatória, porém isso não acontece aqui. Nós impomos restrições espaciais e genéticas para que haja sucesso no acasalamento.

A cada passo de tempo todos os indivíduos terão a chance de se acasalar pelo menos uma vez, a escolha é feita indivíduo a indivíduo. Para cada indivíduo escolhido, verifica-se todos de sexo oposto que estejam dentro de seu raio espacial S . Dessa lista de indivíduos, são então selecionados todos que possuem afinidade genética com o indivíduo selecionado inicialmente, isto é, todos que possuem uma diferença genética $d_G \leq G$. Dentre esses, um é sorteado aleatoriamente para acasalar.

O encontro de um parceiro espacialmente e geneticamente compatível não é garantia que o acasalamento ocorrerá. Existe um parâmetro Q que controla a probabilidade de ocorrer ou não o acasalamento. A introdução do parâmetro Q torna o modelo mais realista, pois em populações naturais existem indivíduos mais susceptíveis ao acasalamento. Geralmente indivíduos mais adaptados dei-

xam mais descendentes. Como aqui não é possível distinguir quais os mais adaptados, isso é feito de maneira aleatória. Se o acasalamento não acontece, um indivíduo qualquer dentro da vizinhança espacial do primeiro indivíduo selecionado é escolhido para acasalar em seu lugar e as regras acima são reaplicadas.

Quando o acasalamento acontece, o filho gerado ocupará a posição do primeiro indivíduo escolhido para se acasalar e seu genoma será dado por uma combinação do genoma dos pais. Sendo g^i e g^j os genomas da “mãe” e do “pai” respectivamente, o genoma do filho é gerado por recombinação usando processos de crossover. No caso de usarmos apenas um crossover, escolhemos o ponto k para que ocorra a quebra em uma posição aleatória do genoma dos pais. A figura 4.2 ilustra o processo de recombinação com apenas um crossover. Dois novos genomas são produzidos nesse processo:

$$g^a = (\sigma_0^i, \dots, \sigma_k^i, \sigma_{k+1}^j, \dots, \sigma_N^j) \tag{4.3}$$

$$g^b = (\sigma_0^j, \dots, \sigma_k^j, \sigma_{k+1}^i, \dots, \sigma_N^i)$$

e um desses é escolhido para ser o genoma do filho. Depois disso, há ainda uma probabilidade μ de cada locus sofrer mutação de 0 para 1 ou vice-versa, introduzindo uma variabilidade nos genomas. A figura 4.3 ilustra o processo de mutação ocorrendo em duas posições do genoma. Esse processo é repetido por vários passos de tempo (gerações) até que se deseje parar.

O indivíduo criado pode não ocupar exatamente a posição do pai (mãe), mas pode ocupar um sítio vizinho com probabilidade D . Nos resultados apresentados aqui nós fizemos $D = 0$, ou seja, o filho sempre ocupará a posição do pai (mãe).

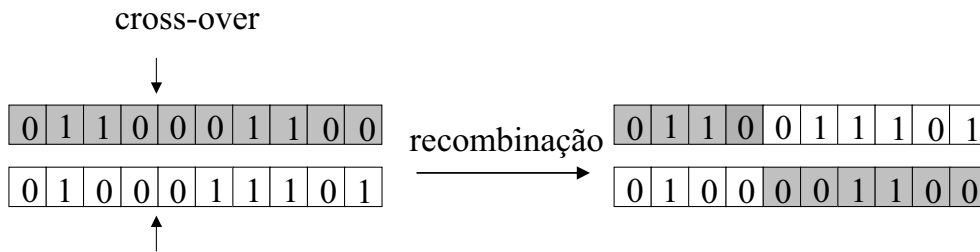


Figura 4.2: Esquema representando os genomas dos pais com um ponto de crossover e a formação de dois novos genomas.

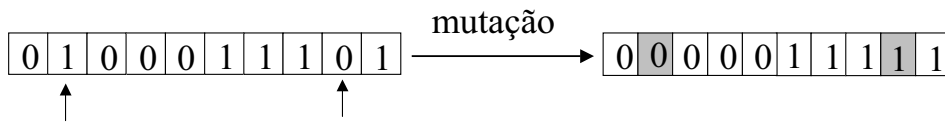


Figura 4.3: Cada posição do genoma pode sofrer mutação com probabilidade μ , um estado 0 pode mudar para 1 ou vice-versa.

4.1.4 Esquema resumido do algoritmo

O esquema a seguir mostra, de forma resumida, tudo que foi dito acima. A sequência de eventos corresponde a um passo de tempo (uma geração). Para cada nova geração os processos, a partir de 3, devem ser repetidos pelo número de gerações que se deseje.

- 1 - Gere uma população com genomas inicialmente idênticos;
- 2 - Distribua essa população aleatoriamente em uma rede de dimensões $L \times L$;
- 3 - Escolha um indivíduo;
- 4 - Compute todos os indivíduos, de sexo oposto, que estejam dentro de seu raio espacial de acasalamento, S , em relação ao indivíduo escolhido em 3;
- 5 - Verifique quais dos indivíduos computados em 4 possuem distância genética menor ou igual a G , em relação ao indivíduo escolhido em 3;
- 6 - Escolha um dos indivíduos selecionados em 5 para se acasalar;
- 7 - Verifique se o indivíduo sorteado em 3 irá se acasalar;
- i - se o indivíduo não se acasalar, escolha um dos indivíduos computados em 4 para acasalar em seu lugar e repita os itens 4, 5 e 6 para esse novo indivíduo;
- 8 - Aplique os mecanismos de recombinação e mutação para gerar um novo indivíduo;
- 9 - Repasse esse novo indivíduo na posição espacial do indivíduo escolhido em 3;
- 10 - Repita o processo, a partir de 3, para cada indivíduo da população;

4.1.5 Verificação dos Grupos

A aplicação das regras descritas acima irá gerar uma nova população diferente da população inicial. Nesse momento é necessário verificar se houve a formação de grupos reprodutivamente isolados ou se a população permanece ainda uma única espécie. Para isso é necessário a aplicação de um novo algoritmo que verifica a formação dos grupos baseado na distância genética G .

Primeiramente escolhemos um indivíduo qualquer e o nomeamos como indivíduo de referência da espécie 1. Em seguida olhamos a distância genética desse indivíduo em relação a todos os outros da população. Aqueles em que se aplica a desigualdade $d_{G_{1,i}} \leq G$ passam a fazer parte do grupo 1 e todos os outros ficam agrupados separadamente. Dentro do grupo 1, pegamos cada indivíduo j , previamente acrescentado ao grupo, e comparamos sua distância genética com relação aos indivíduos que ficaram fora do grupo 1. Se houver algum indivíduo com $d_{G_{k,j}} \leq G$ este passa a fazer parte do grupo 1. Nesse caso, tomando-se dois indivíduos quaisquer da espécie 1, por exemplo, pode ser que a distância genética entre eles seja maior que G , porém um terceiro indivíduo garante que haja fluxo genético dentro do grupo. O processo é repetido até que a relação $d_{G_{k,j}} \leq G$ não seja satisfeita por

nenhum indivíduo fora do grupo 1.

Dentre todos os outros indivíduos que não pertencem ao grupo 1, um deles é escolhido pra ser o indivíduo de referência da espécie 2 e repete-se o processo descrito acima, até que se forme o grupo 2. O processo é reaplicado até que todos os indivíduos façam parte de algum grupo. No final conta-se quantos grupos (espécies) foram formadas e quantos indivíduos pertencem a cada grupo. O único critério usado para verificação dos grupos é a distância genética; nenhuma busca é feita levando em consideração a distância espacial entre os indivíduos.

4.2 Resultados

O modelo que desenvolvemos envolve um número bastante grande de parâmetros. Alguns desses parâmetros permaneceram fixos em todas as simulações e são eles: a taxa de mutação $\mu = 0,001$, a probabilidade de um indivíduo não se reproduzir $Q = 30\%$, a taxa de difusão $D = 0$ e o tamanho do genoma $B = 126$. Nós comentaremos o papel desses parâmetros adiante. Nós verificamos com mais detalhes o papel dos outros parâmetros na probabilidade de especiação e nos padrões espaciais e temporais de abundância de espécies. Em alguns casos foi possível comparar nossos resultados com valores reais e verificamos uma boa concordância qualitativa.

A figura 4.4 mostra um exemplo de evolução temporal da população. Cada ponto da figura representa um indivíduo e cada cor uma espécie. Os valores dos parâmetros utilizados estão indicados na legenda da figura. Inicialmente a população é composta por uma única espécie, porém depois de 200 gerações ocorre a primeira divisão e a partir daí novas espécies vão surgindo. O processo é dinâmico, em geral as espécies maiores se dividem em novas espécies enquanto as menores tem grande chance de serem extintas, fazendo com que o número total de espécies varie no tempo. Pode-se observar também o padrão espacial. As espécies não são distribuídas homogeneamente no espaço, mas tendem a se agrupar em aglomerados com sobreposição em seus limites espaciais. Cada nova espécie que surge é reprodutivamente isolada de todas as outras. O processo de isolamento é bastante forte, pois ocorre tanto no espaço físico como no genético.

As figuras 4.5, 4.6 e 4.7 são todas referentes ao mesmo conjunto de parâmetros: rede de tamanho 256×256 , $N = 6000$, $S = 5$ e $G = 30$. Na figura 4.5 nós mostramos a distribuição espacial de 26 espécies e o centro geográfico correspondente. A densidade espacial média de uma espécie é bem descrita por uma função Gaussiana. Isso pode ser observado na figura 4.6, onde temos o número médio de indivíduos entre r e $r + 1$ em relação ao centro geográfico dividido pela densidade de sítios da rede, ou seja, o número de indivíduos entre r e $r + 1$ dividido por r . A linha cheia corresponde ao ajuste gaussiano com $R^2 = 0,98$.

Existe uma forte correlação entre distância genética (d_G) e distância espacial (d_S) e isso pode ser

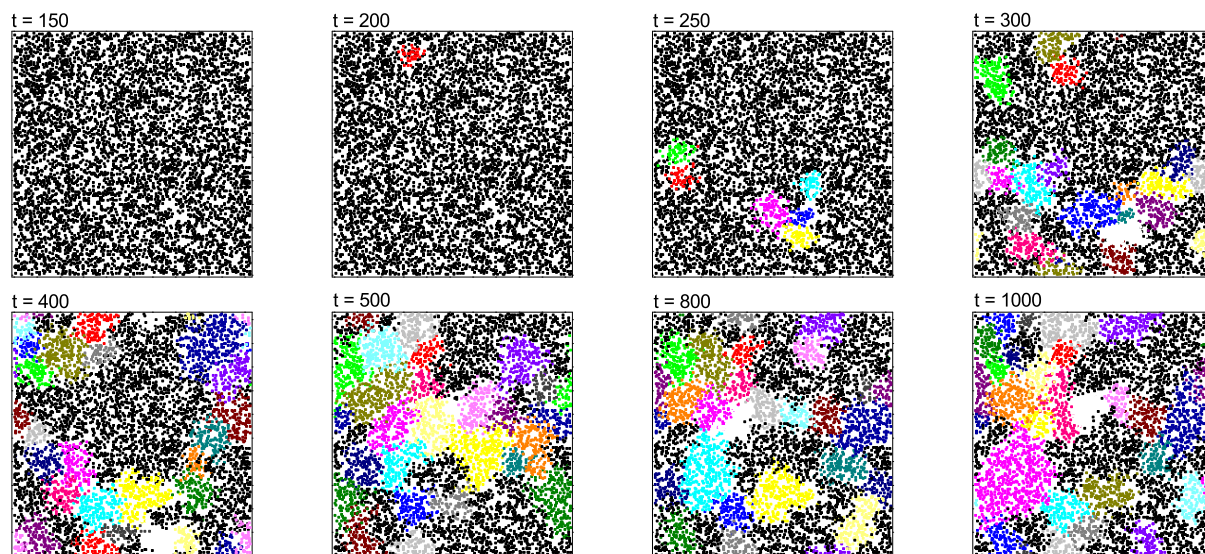


Figura 4.4: Evolução temporal de 6000 indivíduos em uma rede de tamanho 256×256 . A distância genética e espacial máxima entre um par de indivíduos são $G = 15$ e $S = 5$ respectivamente. Cada cor representa uma espécie reprodutivamente isolada das demais.

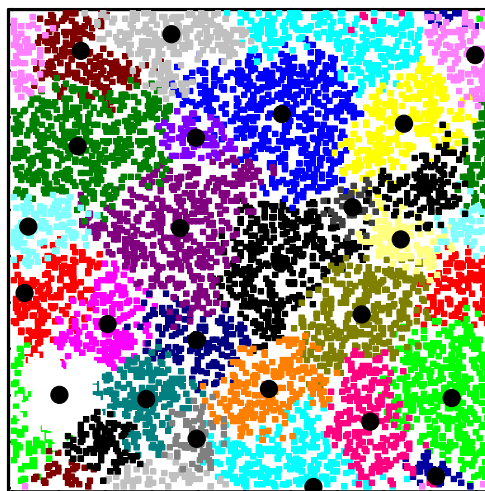


Figura 4.5: Distribuição espacial de 26 espécies em uma rede 256×256 com $G = 30$ e $S = 5$. Cada cor representa uma espécie e os círculos (preto) representam a posição do centro geográfico de cada espécie.

verificado na figura 4.7. A distância genética, dentro de uma mesma espécie, aumenta a medida que nos afastamos do centro geográfico da espécie porém, o máximo valor da distância genética ainda é menor que a distância máxima permitida G , que nesse caso é $G = 30$. Essa distância máxima é medida em relação ao indivíduo que se encontra mais próximo ao centro geográfico de espécie. Como dito na seção anterior, dentro de uma mesma espécie podem existir indivíduos cujas distâncias genéticas sejam maiores que G , mas nesse caso, sempre haverá um terceiro indivíduos cuja distância

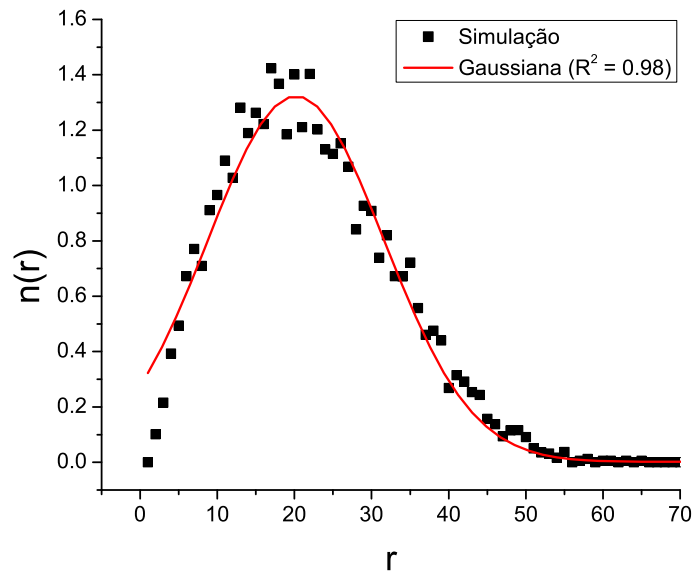


Figura 4.6: A densidade espacial média de cada espécie é bem descrita por uma função gaussiana. Os parâmetros são os mesmos da figura 4.5.

genética seja tal que permita que haja fluxo genético indireto entre todos os indivíduos da espécie, ou seja, uma espécie é definida como um pequeno contínuo genético.

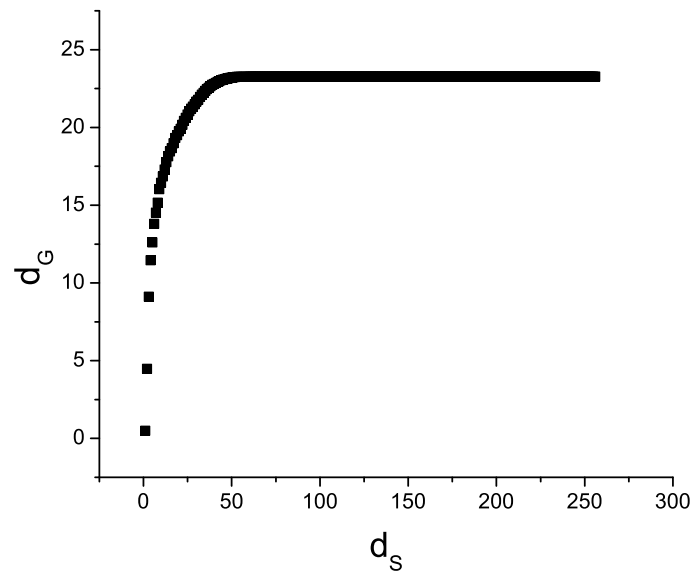


Figura 4.7: Correlação entre a distância genética (d_G) e a distância espacial (d_S) dentro de uma mesma espécie. Os parâmetros são os mesmos da figura 4.5.

Nem a restrição espacial ou a restrição genética atuando independentemente é capaz de levar à especiação. A figura 4.8 mostra o efeito dos parâmetros S e G na formação de novas espécies. A medida que S e G aumentam, a probabilidade de ocorrer especiação diminui. Mais espécies são

observadas para valores pequenos tanto de S quanto de G .

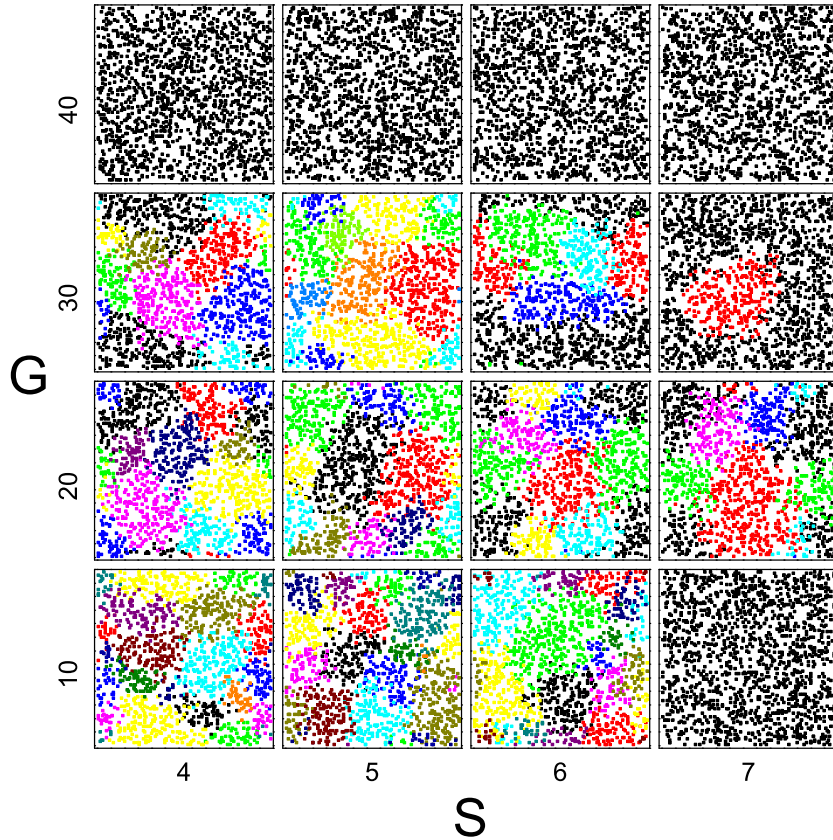


Figura 4.8: Quadros mostrando a influência dos parâmetros S e G na formação de espécies depois de 1000 gerações, para uma rede 128×128 com 1500 indivíduos.

A taxa de mutação é um parâmetro importante do modelo. Para taxas de mutação muito pequenas da ordem de 10^{-4} a especiação não ocorre, ou, quando ocorre, gera poucas espécies para tempos da ordem de $t = 1000$ gerações. Para taxas de mutação mais altas, da ordem de 10^{-1} , o número de espécies cresce rapidamente, gerando muitas espécies com poucos indivíduos. Nós concentramos nossas simulações em uma taxa de mutação fixa ($\mu = 0,001$) que é um valor comum usado em muitos modelos de evolução. A figura 4.9 mostra como o número de espécies aumenta com o aumento da taxa de mutação.

Nós verificamos que novas espécies surgem a uma taxa constante. A figura 4.10 mostra como o número de espécies varia no tempo. Depois de um período transiente onde a mutação e recombinação aumentam a variabilidade de uma população inicialmente idêntica, o número de espécies aumenta rapidamente atingindo um estado de equilíbrio com algumas flutuações. A todo momento novas espécies surgem e outras tornam-se extintas, mas há um equilíbrio entre esses dois processos. A existência de um estado de equilíbrio é suficiente para afirmar que a taxa de aparecimento de novas

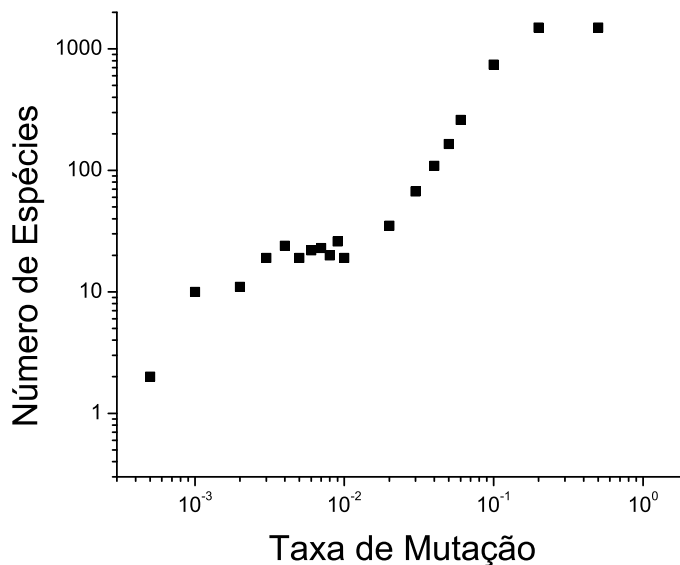


Figura 4.9: Número de espécies em função da taxa de mutação para 1000 gerações e 1500 indivíduos. Parâmetros: $S = 5$, $G = 20$, $Q = 0,3$ e $L = 128$.

espécies é constante. Exemplos de padrões temporais semelhantes a este podem ser observados em fósseis de invertebrados marinhos, mamíferos e pássaros [80, 81, 44].

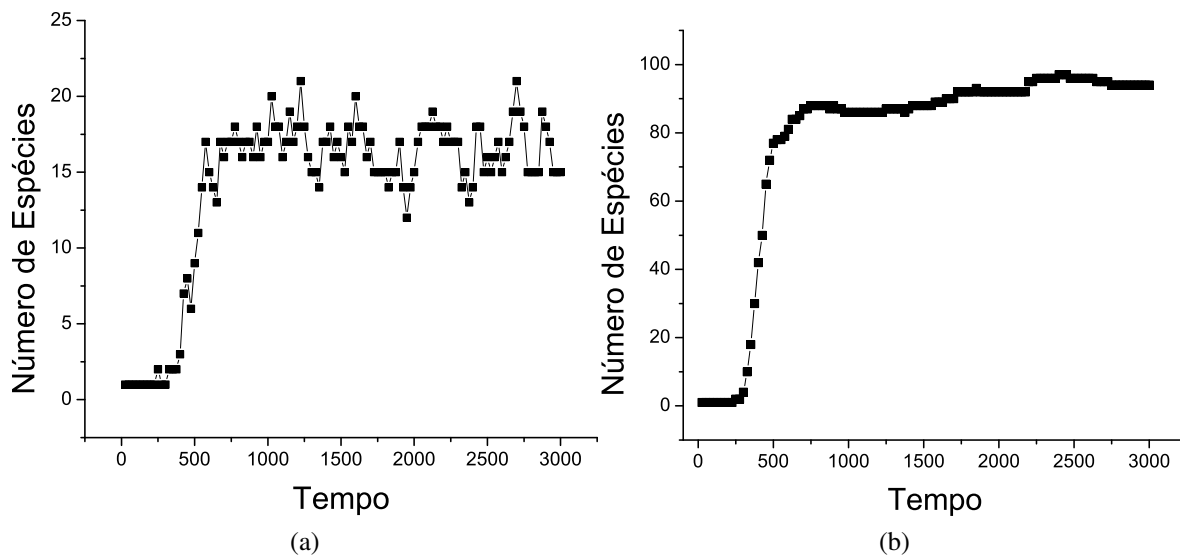


Figura 4.10: Número de espécies em função do tempo para 3000 gerações. O número total de espécies aumenta rapidamente e atinge um estado de equilíbrio. Valores dos parâmetros usados nas simulações: $S = 6$, $G = 20$, $L = 256$ e a) $Q = 0,3$ e b) $Q = 0,0$.

A influência do parâmetro Q pode ser facilmente verificada na figura 4.10b. Nela nós repetimos a simulação do caso anterior (figura 4.10a) e fizemos $Q = 0,0$, ou seja, sempre que um parceiro é

encontrado, a probabilidade de acontecer o acasalamento será 1. Nós observamos que o número total de espécies formadas aumenta muito e que o número de extinções e novas especiações é pequeno, tendendo a zero para tempos muito longos. Enquanto que o número médio de espécies para o caso anterior onde $Q = 0,3$ é de aproximadamente 17 espécies (figura 4.10a) para o caso onde $Q = 0,0$ (figura 4.10b) o número de espécies é de quase 100. O fato de haver um $Q \neq 0$ possibilita que membros de espécies muito pequenas não se acasalem, tornando essas espécies ainda menores ou até mesmo extintas e aumentando o número de membros das espécies maiores, que geralmente se quebram em outras espécies menores, tornando o processo dinâmico com extinções e novas especiações. Se $Q = 0$, as espécies ficam congeladas e com tamanho fixo, com um número bastante grande de espécies raras.

Em concordância com a teoria discutida no Capítulo 3, nós obtivemos uma distribuição de abundância de espécies que é bem fitada por uma curva log-normal. O gráfico 4.11 mostra a curva abundância de espécies e o ajuste log-normal. As distribuições de abundâncias do tipo log-normal são amplamente verificadas na natureza para diversas espécies [15].

O gráfico 4.11a foi obtido a partir dos dados de uma rede 512×512 e $N = 24000$ indivíduos. Nós graficamos a abundância de espécies e obtivemos uma distribuição log-normal. Depois, dividimos essa rede em quatro sub-redes de tamanho 256×256 e fizemos uma média das espécies em cada uma dessas sub-redes, ainda assim a natureza log-normal é mantida. Ao dividirmos a rede em sub-redes de tamanho 128×128 notamos que a distribuição de abundância começa a perder a forma de log-normal. Em sub-redes de tamanho 64×64 ou menores, não verificamos uma distribuição de abundância log-normal nem mesmo do tipo log-série de Fisher como foi obtido no trabalho Aguiar et al. [15]. As curvas com linha cheia nas figuras 4.11a, 4.11b, 4.11c correspondem ao ajuste log-normal, em todos a concordância é bastante boa com $R^2 = 0,976$, $R^2 = 0,941$ e $R^2 = 0,843$, respectivamente, em 4.11d e concordância já é bem menor que nos casos anteriores ($R^2 = 0,679$).

Uma outra forma de olhar o gráfico da figura 4.11 é fazer o rank das espécies. Basta nomear como $rank = 1$ a espécie mais abundante, $rank = 2$ a segunda espécie mais abundante e assim sucessivamente até a última espécie, menos abundante. O que obtemos é o gráfico da figura 4.12, que mostra uma curva em forma de “S”, típica de distribuições de abundância que obedecem à distribuição log-normal.

A relação espécies-área segue uma lei de potência ($S = cA^z$) com valores típicos do expoente z nas diferentes escalas espaciais [50]. Essa relação é independente do tipo de espécie analisada ou da localização geográfica. Michael Rosenzweig em *Species diversity in space and time* [29] mostra diversas curvas experimentais do tipo espécie-área para várias espécies em diversas regiões do planeta e grande parte dessas curvas exibe o mesmo comportamento.

Nós graficamos a relação espécie-área para diversos valores de G (figura 4.13a) e N (figura 4.13b).

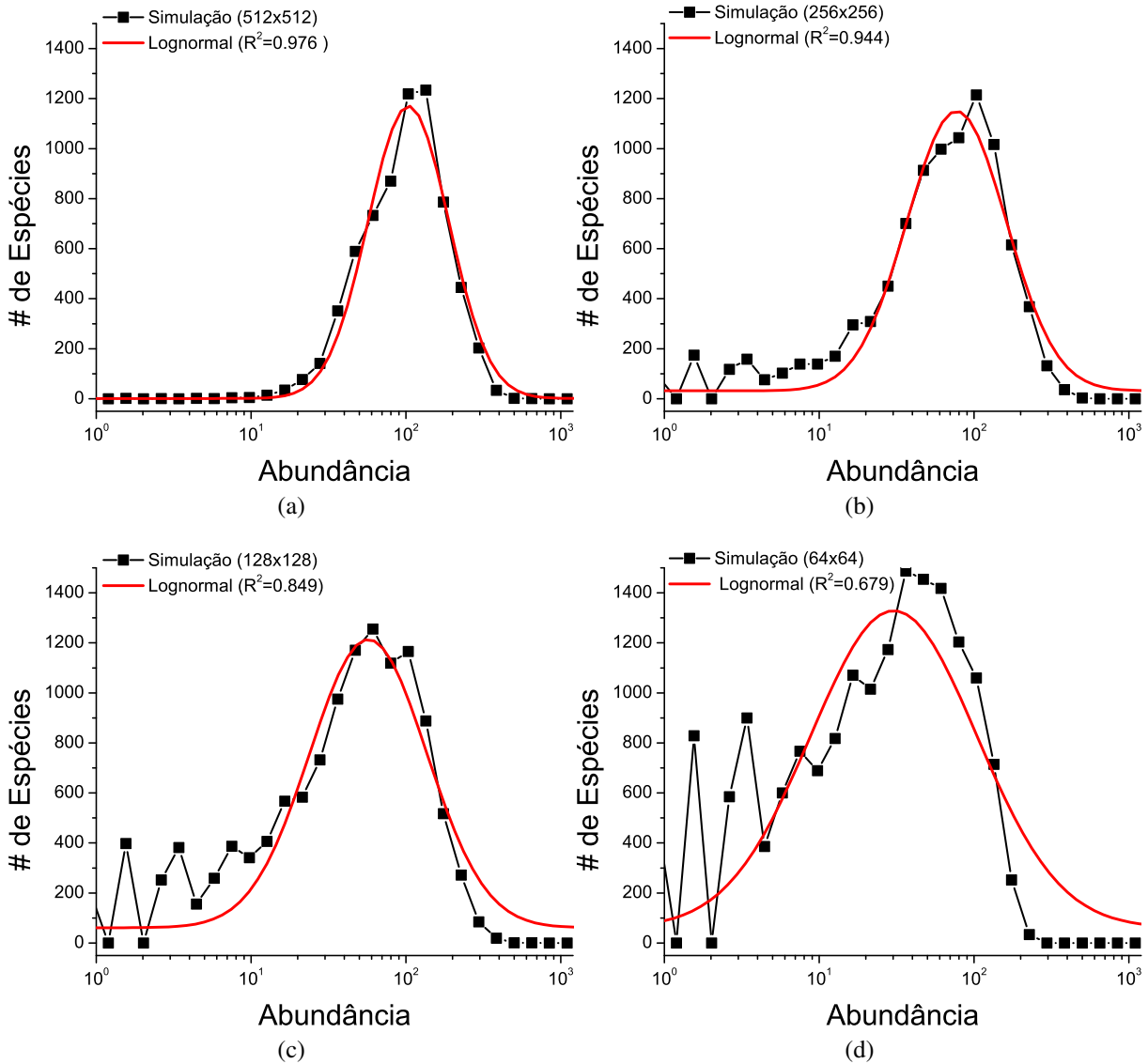


Figura 4.11: Distribuição de abundância de espécies. a) a rede de tamanho 512×512 exibe uma distribuição do tipo Log-normal proposta por Preston; b) a sub-rede de tamanho 256×256 , mantém uma distribuição do tipo log-normal; para sub-redes menores c) (128×128) e d) (64×64) a log-normal vai perdendo a forma. Valores dos demais parâmetros: $S = 5$, $G = 20$, $N = 24000$, $\mu = 0,001$, $Q = 0,3$ e $t = 1500$.

Podemos observar que o modelo é bastante robusto, pois simulações feitas com diversos valores dos parâmetros conservam o padrão de lei de potência. Além da robustez podemos observar, através de comparação com dados reais, que o modelo é capaz de gerar valores para o expoente z muito próximo de valores reais. Na figura 4.14, nós comparamos os resultados obtidos nas simulações com uma curva obtida para répteis no Caribe. No gráfico, os valores obtidos nas simulações (círculos cheios)

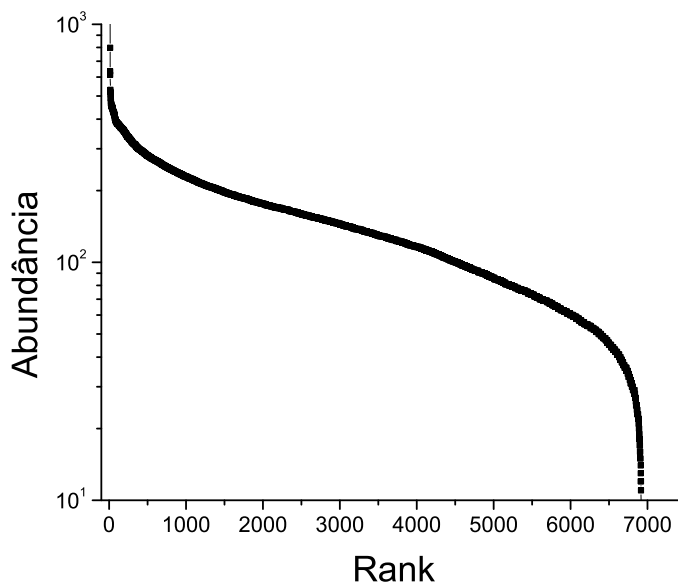


Figura 4.12: Número de indivíduos em função do rank da espécie.

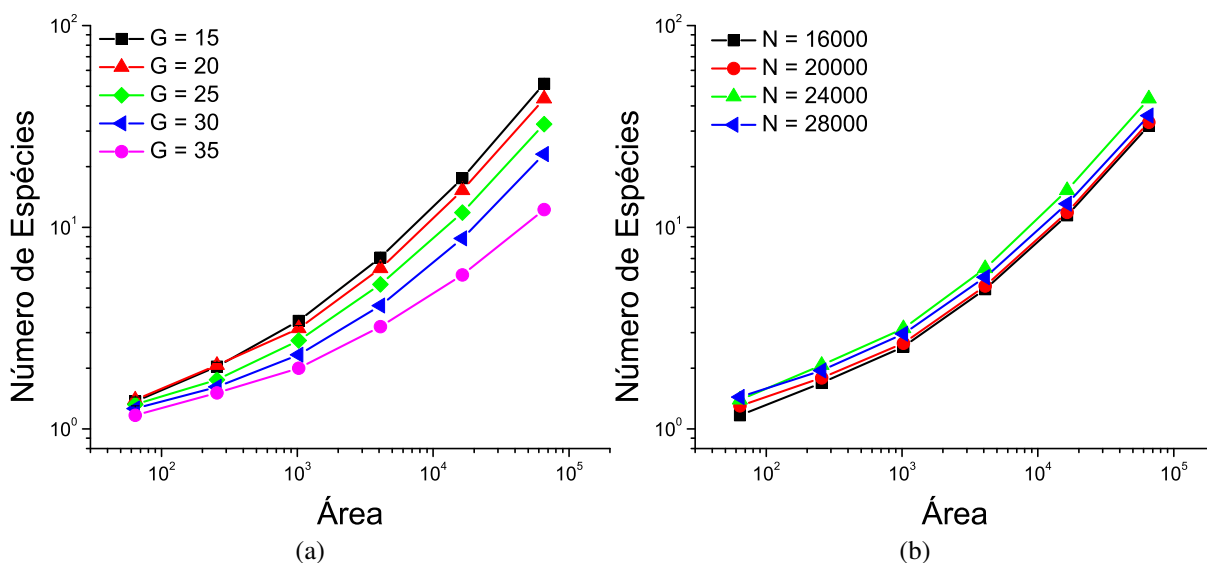


Figura 4.13: Curva espécies-área para diversos valores de a) G e b) N . Parametros: $S = 5$, $L = 256$, $Q = 0.3$, $\mu = 0.001$ e $D = 0.0$.

são ajustados (linha tracejada) por uma lei de potência com $z = 0,33$ ($R^2 = 0,97$). Nós obtivemos um valor de z bem próximo do valor obtido para a distribuição de repteis (losangos vazados) com $z = 0,30$ (fit dado pela linha cheia). Apesar das curvas não se sobreporem, o comportamento de lei de potência é observado em ambas curvas, e os valores de z são bastante próximos.

Consideramos finalmente a questão da dimensionalidade, pois o número total de espécies em

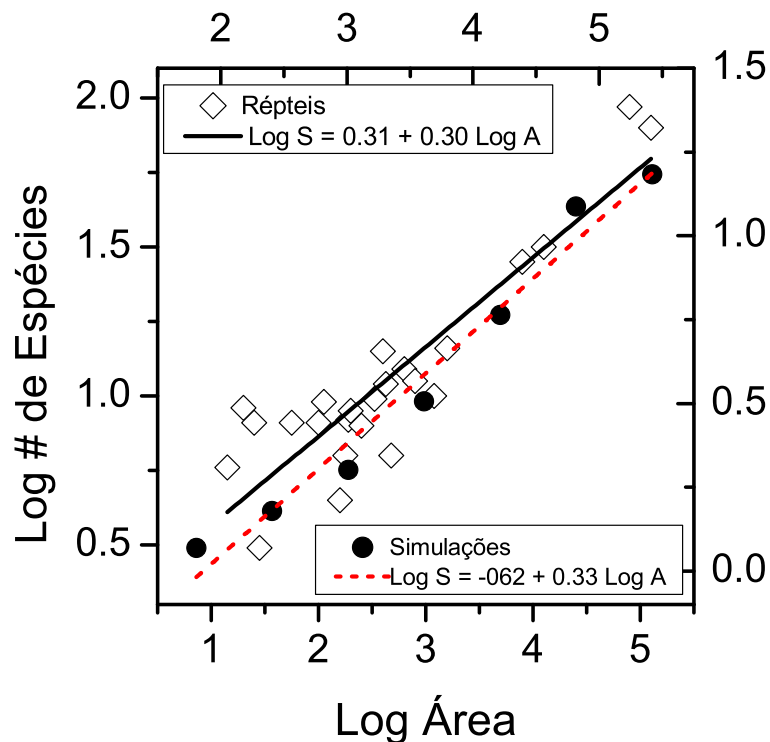


Figura 4.14: Número de espécies em função da área, $G = 20$ e $S = 5$, $L = 256$ (círculos cheios) e dados de répteis no Caribe (losangos vazados), a reta fita os pontos experimentais, $z = 0,33$.

uma região pode depender da dimensionalidade efetiva de seu habitat. Para ilustrar tal afirmativa, tomemos o seguinte exemplo: aproximadamente 36% das espécies de peixes de todo mundo são encontradas em água doce, apesar de apenas 1% da água do planeta ser constituído de água doce. De acordo com Rosenzweig (1997) [81] a especiação alopátrica seria a responsável pelo grande número de espécies encontradas nos rios em relação aos oceanos, pois ela aconteceria mais facilmente nesse ambiente devido à baixa dimensionalidade dos rios em relação aos oceanos. Independentemente do tipo de especiação envolvida na formação de espécies de rios ou oceanos, nós queremos verificar se nosso modelo exibe um comportamento similar a esse descrito por Rosenzweig. O que verificamos foi que o número de espécies aumenta à medida que a rede perde seu carácter bidimensional e a unidimensionalidade torna-se mais acentuada.

Para tal verificação, nós realizamos diversas simulações mantendo o número total de sítios da rede fixos e mudando a largura e o comprimento da rede proporcionalmente, mantendo todos os outros parâmetros fixos. Na figura 4.15a temos o número de espécies em função da largura (ou comprimento) da rede para uma área fixa. O número total de espécies aumenta à medida que a rede perde seu carácter bidimensional e vai se tornando unidimensional. As simulações foram repetidas para diversos valores de G e o padrão se mantém. Na figura 4.15b temos um fit de uma das curvas, verificando que a curva é bem fitada por uma reta nessa escala ($R^2 = 0.95$) e indicando que o número

total de espécies cresce logaritmicamente com o comprimento da rede.

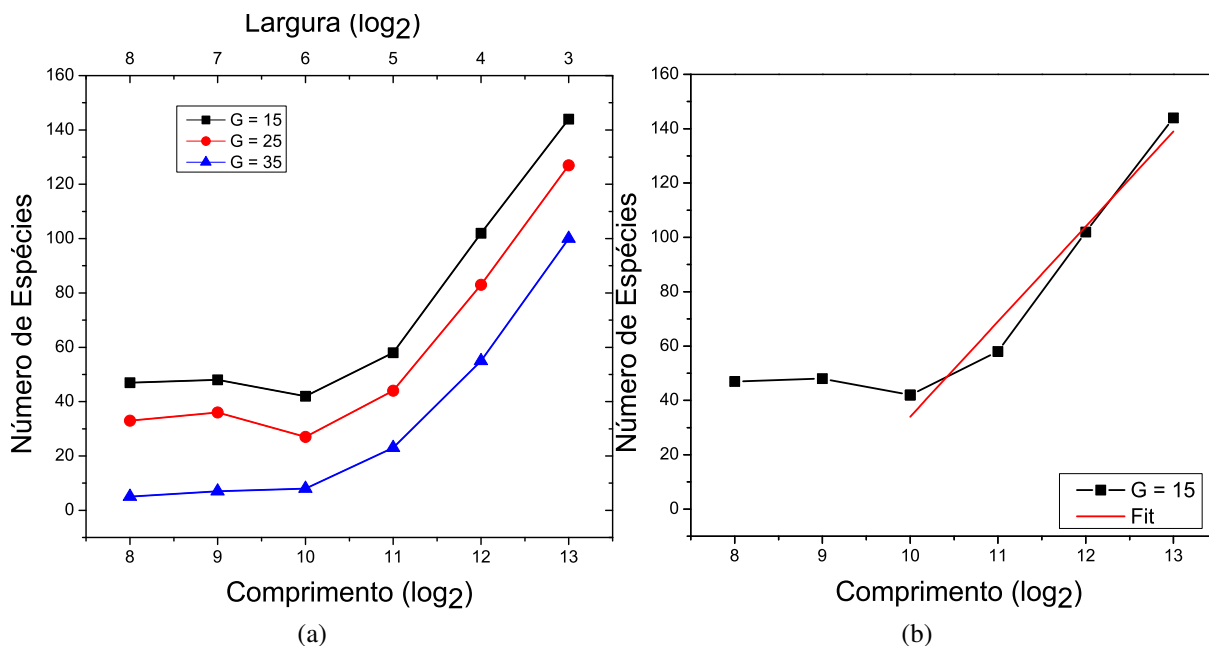


Figura 4.15: a) Número de espécies em função do comprimento (eixo inferior) ou da largura (eixo superior) da rede para vários valores de G . A rede está mudando de $2D$ para $1D$, mas sua área é mantida constante. b) Fit da curva com $G = 15$ mostra que o número de espécies cresce logaritmicamente ($R^2 = 0,949$). Para todas as curvas foram usados: $S = 5$, $N = 6000$, $Q = 0,3$, $t = 1000$.

Por último mostramos a evolução temporal da população para $G = 15$ e $S = 5$ (figura 4.16) e diversos valores da largura da rede. Essa figura mostra que o número de espécies é aproximadamente o mesmo para redes mais bidimensionais e cresce rapidamente para valores onde a rede torna-se mais unidimensional.

4.3 Conclusões

Nós desenvolvemos um modelo de especiação baseado em premissas biológicas simples e realistas capaz de gerar espécies reprodutivamente isoladas uma das outras. O termo especiação topopátrica foi usado pela primeira vez por Aguiar et al. [15] e deriva do fato de que o espaço é um elemento fundamental dentro da dinâmica reprodutiva proposta. Além da possibilidade de gerar domínios geográficos de indivíduos que são geneticamente diferentes, a teoria neutra de especiação também é capaz de gerar padrões de biodiversidade consistentes com padrões observados na natureza. As distribuições de abundância, relação espécie-área e padrões temporais concordam qualitativamente com padrões observados em plantas, pássaros, mamíferos, etc.

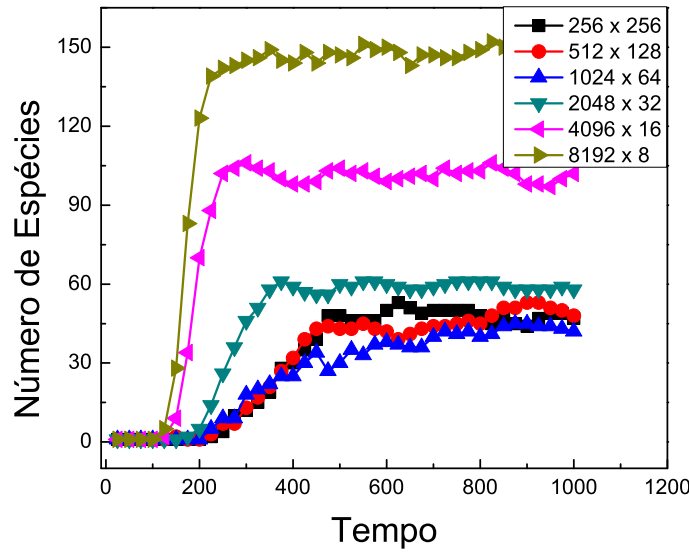


Figura 4.16: O número de espécies aumenta à medida que a rede passa de bidimensional para unidimensional. Parâmetros usados na simulação: $S = 5$, $G = 15$, $N = 6000$, $Q = 0,3$, $t = 1000$.

Em particular, a SAR obtida pelo modelo se enquadra satisfatoriamente a padrões observados para escalas intermediárias, exibindo um comportamento linear na escala log-log. Até mesmo os valores obtidos para o expoente z estão dentro do observado para diversas espécies (figura 4.14). De acordo com a literatura estudada, não existe nenhuma teoria baseada em dinâmica de populações capaz de prever a forma da SAR e os valores do expoente z [29]. O que se observa, porém, é que muitas espécies exibem o mesmo padrão e a faixa de valores observados para o expoente z é bastante estreita, tipicamente entre 0,15 e 0,4 [47], independente do tipo de distribuição de abundâncias. Nós não sabemos explicar a forma da SAR, mas somos capazes de entender porque os valores do expoente z se encontram no intervalo entre 0 e 1, pelo menos para o nosso modelo. Imaginemos a seguinte situação: as espécies se distribuem uniformemente por todo espaço, ou seja, para qualquer tamanho de área (existe um tamanho mínimo permitido) é possível encontrar pelo menos um membro de cada espécie. Nesse caso, o número total de espécies seria o mesmo para qualquer tamanho de área e a SAR seria uma reta com inclinação zero ($z = 0$). Por outro lado, se as espécies ocupassem áreas bem definidas, não havendo nenhuma sobreposição entre elas, a SAR seria a reta identidade, ou seja, $z = 1$. Mas o que acontece é algo intermediário, as espécies se sobrepõem parcialmente e a inclinação da SAR é um valor intermediário entre 0 e 1. Em comunidades reais, os indivíduos tendem a exibir aglomerados espaciais e tem maior probabilidade de serem encontrados próximos a seus coespecíficos [88]. A sobreposição parcial entre as espécies é também observada em populações reais.

Distribuições de abundâncias do tipo log-normal parecem ser uma regra em ecologia [46]. As distribuições de abundância obtidas pelo modelo também exibem comportamento log-normal, po-

rém, à medida que olhamos para sub-redes menores, a distribuição log-normal vai se tornando menos evidente. Para sub-redes muito pequenas, $L = 64$ por exemplo, Aguiar et al. [15], observou uma distribuição de abundância do tipo log-série, mas esse comportamento não foi verificado aqui. Essa diferença se dá devido a algumas mudanças feitas na dinâmica de acasalamento do modelo de machos e fêmeas. Em ambas abordagens cada indivíduo selecionado para acasalar deve ter um número mínimo de parceiros potenciais, ou seja, o número mínimo de indivíduos que são geneticamente e espacialmente compatíveis. Em Aguiar et al., quando esse número não é atingido, é permitido que o indivíduo selecionado para acasalar aumente seu raio espacial e se torne geneticamente menos exigente para que novos parceiros potenciais sejam incorporados, e haja mais opções na escolha. Esse processo é feito um número limitado de vezes para que os papéis dos parâmetros S e G não percam o sentido. No modelo com machos e fêmeas, quando o número mínimo de parceiros potenciais não é atingido, nós permitimos que o indivíduo aumente seu raio espacial, mas mantenha fixa sua distância genética crítica. Isso faz com que o número de possibilidades não aumente tanto e a probabilidade daquele indivíduo se acasalar torna-se menor, modificando o tipo de distribuição de abundâncias para amostras pequenas.

Algumas diferenças foram observadas no modelo de machos e fêmeas com relação ao modelo de Aguiar et al. [15]. Nós esperávamos que a introdução de sexos exigisse que a densidade populacional tivesse que ser dobrada para a obtenção de resultados similares, pois como a proporção entre machos e fêmeas é aproximadamente a mesma, o número de parceiros cai à metade quando exigimos que o parceiro seja do sexo oposto. Mas nós verificamos que o valor de densidade deve ser apenas pouco maior que para o modelo hermafrodita. Densidades muito altas atrapalham a especiação, pois permitem que as mudanças que ocorrem em alguma posição da rede se difundam com maior rapidez se espalhando por toda população.

Higgs e Derrida (1992) propuseram um modelo onde a especiação ocorre em decorrência apenas do acasalamento seletivo. Nesse modelo, muito semelhante ao nosso, apenas a restrição genética é capaz de gerar especiação [89]. Esse resultado parece ser contraditório ao que observamos, pois em nosso modelo é necessário que haja restrição espacial para que a especiação aconteça. Há, porém, uma diferença fundamental entre essas duas abordagens, que é o tamanho do genoma. No modelo de Higgs e Derrida o genoma de cada indivíduo é tomado como infinito, diferente do nosso caso onde o genoma tem um tamanho limitado B . Nós testamos nosso modelo para valores de B da ordem de 30000 e notamos que os dois modelos estão em acordo. Para esses valores, a especiação ocorre independente da restrição espacial. Sabe-se que existe um número limitado de genes responsáveis pela especiação e dentro desse contexto, podemos concluir que o modelo de Higgs e Derrida talvez não seja muito realista. No entanto, ele mostra que o tamanho do genoma pode ter um papel muito importante, indicando que genomas maiores podem levar à especiação mesmo que o parâmetro S seja

grande.

Um aspecto importante dos modelos biológicos, mais particularmente modelos de evolução, se dá devido à sua característica de sistema desordenado [90]. No modelo de especiação discutido aqui, uma população se divide em várias partes que correspondem a diferentes espécies, dividindo o sistema em partes com diferentes tamanhos de forma aleatória, sendo esse o estado de equilíbrio do sistema. Além disso, o processo é irreversível, pois uma vez formadas as espécies, o sistema nunca volta ao seu estado inicial de apenas uma espécie.

Capítulo 5

Espeiação Simpátrica com Interações Ecológicas

Seguindo a linha de modelos de espeiação com ausência de barreiras geográficas, nós estudamos um modelo de espeiação simpátrica. Nesse caso, é necessário que haja interações ecológicas entre os membros da população, fazendo com que esta se divida em grupos com fenótipos diferentes, caracterizando a formação de novas espécies. Nós generalizamos um modelo proposto por Dieckmann e Doebeli [32], onde a competição intraespecífica é o tipo de interação ecológica envolvido no processo de espeiação.

A competição por recursos entre membros de uma população ou de uma espécie que possuem fenótipos similares pode ser muito forte se a quantidade de recursos disponível for limitada. Nessa situação, a seleção natural pode favorecer a divisão da população em grupos fenotipicamente diferentes especializados em diferentes tipos de recursos de modo a minimizar os efeitos da competição [2]. Esse cenário foi originalmente observado por Darwin [3] e seus argumentos foram mais tarde reforçados por Rosenzweig [91, 29] e Pimm [92].

A seleção disruptiva, que surge a partir da dependência com a frequência quando há competição intraespecífica, pode ser o mecanismo que leva uma população a evoluir e se dividir em grupos com fenótipos diferentes. Essa situação já foi estudada antes em diversos modelos teóricos que assumem que a competição por recursos pode levar a população a se dividir. Por conveniência ou precedência histórica, grande parte dos modelos que descrevem interações ecológicas assumem que a capacidade de suporte e a competição por recursos são distribuições gaussianas [32, 93]. Nesse trabalho nós propomos uma nova classe de funções para modelar a capacidade de suporte e a competição, e comparamos nossos resultados com a modelagem feita com funções gaussianas. Nós observamos que as funções competição e capacidade de suporte interagem de maneira complexa, tal que a probabilidade de ocorrer seleção disruptiva depende dos parâmetros que controlam a forma dessas funções. Para

certas regiões do espaço paramétrico a seleção disruptiva é facilitada e em outras regiões torna-se mais difícil que no caso gaussiano. É importante descrever os padrões empíricos dessas funções na natureza como uma forma de determinar quão provável pode ocorrer seleção disruptiva em populações naturais.

5.1 Seleção Disruptiva e Especiação sem Barreiras

Já vimos anteriormente que a seleção natural age de tal forma que, indivíduos com características favoráveis têm mais chances de sobreviver e reproduzir-se do que aqueles com características menos favoráveis. Dessa forma, características hereditárias favoráveis tornam-se mais comuns em gerações sucessivas de uma população, enquanto que as desfavoráveis tornam-se menos comuns. As formas mais comuns de seleção natural são: direcional, estabilizadora ou disruptiva.

A seleção direcional é tal que favorece o fenótipo de um dos extremos da população, fazendo com que a população evolua na direção desse fenótipo. Na seleção estabilizadora são favorecidos indivíduos com fenótipos intermediários, os fenótipos extremos são selecionados negativamente. Aqui, estamos mais interessados em definir a seleção disruptiva, pois essa é a forma de seleção que está sendo tratada nesse modelo. Seleção disruptiva é aquela que favorece os fenótipos extremos de uma população [2]. Sob esse ponto de vista podemos inferir que os fenótipos intermediários tem o fitness ¹ reduzido. Esse tipo de seleção é de particular interesse teórico, porque ela pode aumentar a diversidade genética criando uma situação que favorece a especiação.

Nesse capítulo nós estudamos como fatores ecológicos interagem e levam uma população a evoluir por seleção disruptiva. Um ponto importante a ser considerado é o estabelecimento de condições para a formação de novas espécies. Em modelos com reprodução sexuada, a formação de uma nova espécie pode ser verificada através da incompatibilidade sexual entre um grupo de indivíduos e outro. Geralmente, essa incompatibilidade é baseada no fenótipo dos indivíduos.

No modelo tratado aqui, fica um pouco difícil definir se há ou não a separação da população em espécies. A reprodução é assexuada e cada novo indivíduo é uma cópia do anterior. Não há, portanto, necessidade de compatibilidade entre dois indivíduos para que a reprodução aconteça. Veremos o surgimento de grupos com fenótipos distintos, mas isso não é suficiente para assumir que as espécies são diferentes. Porém, isso pode ser uma alavanca para que essas diferenças fenotípicas se intensifiquem e venham a gerar novas espécies.

¹Fitness também chamado de valor adaptativo. É a capacidade de um indivíduo se reproduzir, medida geralmente pelo número de filhos que esse indivíduo produz.

5.2 O Modelo

5.2.1 Motivação

Em muitos modelos de evolução, a competição intraespecífica é o motor que leva uma linhagem ancestral a se dividir em grupos reprodutivamente isolados [32, 94, 91, 95]. Por exemplo, no modelo de Dieckmann e Doebeli [32], uma população assexuada monomórfica evolui por seleção direcional para um fenótipo ótimo, onde a competição intraespecífica leva à seleção disruptiva. A seleção disruptiva ocorre porque a competição é dependente da frequência, então fenótipos raros sofrem menos com a interferência competitiva que o grande número de indivíduos com fenótipos intermediários. Como consequência, a bifurcação evolucionária ocorre, com a emergência de duas linhagens descendentes coexistindo. Estes, por sua vez, também estão sujeitos à seleção disruptiva levando a novas bifurcações [94, 96]. Adicionalmente, se o grau de dependência da frequência é suficientemente alto, a linhagem ancestral pode se dividir em várias linhagens filhas de uma só vez, produzindo radiação adaptativa [95].

Nesse tipo de modelo, os elementos fundamentais são a distribuição de recursos, dada pela capacidade de suporte, e a competição entre os indivíduos. A grande maioria dos modelos assume que as funções que descrevem a capacidade de suporte $K(x)$, e interferência competitiva $C(z)$, são funções gaussianas [94, 96, 95, 97], sendo x o valor que representa um certo fenótipo e z a diferença entre dois fenótipos quaisquer. No caso do modelo de Dieckmann e Doebeli [32] um dos resultados mais relevantes é que a especiação ocorreria apenas quando $\sigma_c^2 < \sigma_k^2$ que são as variâncias das funções competição e capacidade de suporte respectivamente, ou, em outras palavras, quando $C(z)$ é mais estreita que $K(x)$. No entanto, além do argumento de fácil tratamento matemático, não há razões biológicas para acreditar que essas funções sejam melhor modeladas por funções gaussianas [98].

No caso da função competição, é assumido implicitamente que o grau de interferência competitiva entre indivíduos decai gradualmente com o aumento da distância fenotípica. Porém, em populações naturais algumas vezes os indivíduos se especializam em certos tipos de recursos [99], formando grupos com uma dieta em comum. A competição entre os membros de um mesmo grupo é forte, e é mais fraca ou nula com os membros de outros grupos. Dentro desse cenário, é possível que a competição caia de forma abrupta com a distância fenotípica, diferente do comportamento gaussiano onde a competição diminui de maneira mais suave. Araújo et al. observou que peixes da espécie Esgana-gata² se especializam em certos tipos de recursos formando aglomerados que competem fortemente entre si, enquanto que a competição é fraca com os membros de outros aglomerados [100]. Na figura 5.1, verifica-se a presença de 5 aglomerados de Esgana-gata, em cada um deles

²Peixe de pequenas dimensões, com corpo alongado, fusiforme e sem escamas. É nativo de grande parte do norte da Europa, do norte da Ásia e América do Norte

a dieta e a morfologia dos peixes são diferenciadas dos demais. A figura mostra uma rede onde os nós representam os indivíduos e as arestas conectam indivíduos que possuem uma dieta similar, sendo que quando mais grossa a aresta mais parecida a dieta. Inspirados nesse padrão empírico de particionamento de recursos, nós investigamos o efeito da forma da função de competição na origem da seleção disruptiva, e conseqüentemente na formação de novas espécies.

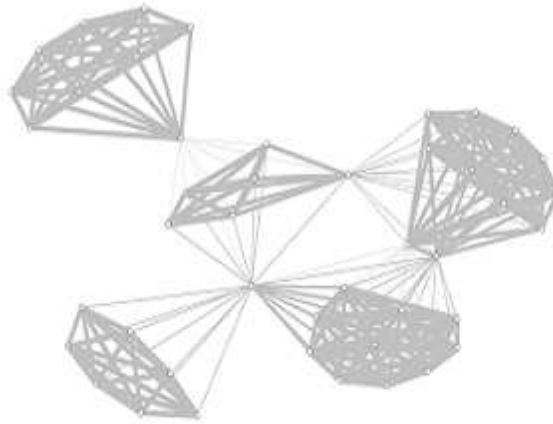


Figura 5.1: Rede de interação entre peixes Esgana-gata. Os nós representam os indivíduos e as arestas conectam indivíduos que consumiram algo em comum, quanto mais grossa a aresta, mais parecida a dieta.

Nós adotamos um modelo assexuado proposto por Dieckmann e Doebeli [32], onde consideramos uma espécie inicial cujos indivíduos possuem um carácter ecológico x associado ao uso de recursos. A função $K(x)$ é a abundância de recursos usados pelos indivíduos com carácter x . Um forma de interpretar $K(x)$ é como a capacidade de suporte, ou seja, é o número de indivíduos que o ambiente pode suportar se só existirem indivíduos com carácter x , essa é uma função unimodal positiva com máximo em $x = x_0$. Para exemplificar, podemos citar o caso dos pássaros e das sementes. Existe uma distribuição de sementes de diversos tamanhos que vai desde sementes pequenas até sementes grandes e $K(x)$ é essa distribuição. O tamanho do bico do pássaro x , determinará o tipo de semente que ele irá consumir: pássaros com bico pequeno consomem as menores sementes, enquanto os de bico grande consomem as maiores sementes. Um exemplo de função desse tipo é $K(x) = k_0 G(x, \sigma)$, com $G(x, \sigma)$ sendo uma gaussiana,

$$G(x, \sigma) = e^{-\frac{(x-x_0)^2}{2\sigma^2}}. \quad (5.1)$$

Nesse trabalho, substituímos a função gaussiana por outra mais flexível, definida por uma soma apropriada de tangentes hiperbólicas com um parâmetro β que controla a forma dessa função (veja a equação 5.2). Variando β podemos ter uma função cuja forma vai desde próxima à gaussiana até

uma forma bastante “quadrada” como é mostrado na figura 5.2. Nós mostramos que a probabilidade de que ocorra a seleção disruptiva depende do valor de β .

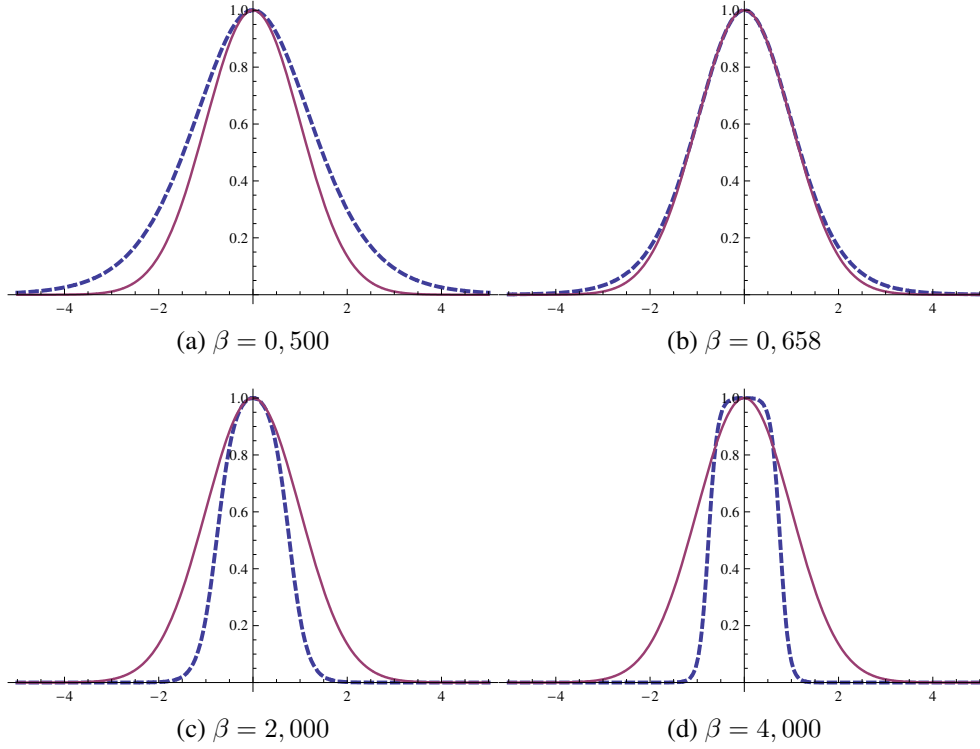


Figura 5.2: Comparação entre as funções gaussiana $G(x, \sigma_c)$ (linha cheia) e Tangente Hiperbólica $H(x, \alpha, \beta)$ (linha tracejada) para diversos valores de β .

Exemplos de funções não-gaussianas descrevendo funções de distribuição de recursos ou de competição entre indivíduos, que podem ser melhor adaptadas a diferentes situações biológicas, têm sido exploradas recentemente [34]. Nesse trabalho nós propomos uma família de funções com dois parâmetros β e ξ , que controlam a forma e a largura respectivamente, e que é simples o suficiente para que vários resultados analíticos possam ser derivados explicitamente. A função proposta é a seguinte

$$H(x, \beta, \xi) = A \{ \tanh(\beta(x/\xi + 1)) - \tanh(\beta(x/\xi - 1)) \}, \quad (5.2)$$

onde $A^{-1} = 2 \tanh(\beta)$ é a constante de normalização tal que $H(0, \beta, \xi) = 1$.

Para poder comparar o papel dessas diferentes funções, nós precisamos relacionar os parâmetros σ , β e ξ que aparecem em G e H . Isso é um pouco sutil, já que G não é um caso particular de H , e esse é o preço a se pagar com funções analíticas mais simples. Para relacionar σ , β e ξ nós olhamos para os valores dos parâmetros para que H seja o mais perto possível de G . Para isso podemos expandir ambas funções em série de Taylor em torno de $x = 0$. Da expansão obtemos:

$$H(x, \beta, \xi) \approx 1 - \left(\frac{\beta^2}{\xi^2 \cosh^2(\beta)} \right) x^2 - \left(\frac{\beta^4 (\cosh(2\beta) - 5)}{6\xi^4 \cosh^4(\beta)} \right) x^4 + o(x^6), \quad (5.3)$$

$$G(x, \sigma) \approx 1 - \frac{x^2}{2\sigma^2} + \frac{x^4}{8\sigma^4} + o(x^6). \quad (5.4)$$

Igualando os coeficientes de x^2 e x^4 das equações 5.3 e 5.4 obtemos:

$$\xi^2 = \frac{2\sigma^2 \beta^2}{\cosh^2(\beta)}, \quad (5.5)$$

e

$$\frac{\beta^4 (5 - \cosh(2\beta))}{\cosh^4(\beta)} = \frac{6\xi^4}{8\sigma^4}, \quad (5.6)$$

substituindo 5.5 em 5.6 obtemos os valores críticos de β e ξ . Nós verificamos que $\beta = \beta^* = 0.5 \ln(2 + \sqrt{3}) \approx 0.658$ é o valor de β tal que H assume a forma da função gaussiana até a quarta ordem em x , como ilustrado na figura 5.2b. Nós também encontramos que o valor crítico para ξ é $\xi = \xi^* = \sqrt{2} \beta \sigma / \cosh \beta \approx 0.76\sigma$. Note que isso é conveniente para reescrever H em termos de σ . Isso significa que $H(x, \beta^*, \xi^*(\sigma))$ é próximo de $G(x, \sigma)$ independente do valor de σ . Para $\beta > \beta^*$, H assume uma forma mais quadrada e para $\beta < \beta^*$ H assume uma forma mais estendida que G . A figura 5.2 mostra uma comparação entre H e G para vários valores de β , com $\xi = 0.76\sigma$ e $\sigma = 1$. Embora $H(x, \beta^*, \xi^*)$ não seja realmente uma gaussiana, ela é bastante similar para a proposta prática nesse trabalho e pode ser considerada dessa forma para comparação com resultados prévios usando a função gaussiana.

5.2.2 Descrição do Modelo

Consideremos agora uma população inicialmente homogênea, onde todos os indivíduos têm o mesmo caracter x . A dinâmica que governa o crescimento dessa população pode ser modelada pela dinâmica logística dada por:

$$\frac{d}{dt} N(x, t) = rN(x, t) \left[1 - \frac{N(x, t)}{K(x)} \right], \quad (5.7)$$

onde $N(x, t)$ é a densidade da população com caracter x no tempo t , r é a taxa de crescimento intrínseca e $K(x)$ é a capacidade de suporte, dada por uma função positiva com valor máximo em $x = x_0$. O equilíbrio é alcançado quando $N(x, t) = K(x)$, ou seja, quando a população atinge a

capacidade de suporte.

Se um indivíduo com carácter $y = x + \delta x$ é introduzido na população residente, ele pode invadir ou tornar-se extinto, dependendo do valor y , das propriedades da função capacidade de suporte e do grau de interferência competitiva entre indivíduos com carácter y e os demais. A dinâmica da população com carácter y é dada por

$$\frac{d}{dt}N(y, t) = rN(y, t) \left[1 - C(x, y) \frac{K(x)}{K(y)} \right] \equiv R(x, y)N(y, t), \quad (5.8)$$

onde

$$R(x, y) = r \left[1 - C(x, y) \frac{K(x)}{K(y)} \right]. \quad (5.9)$$

$R(x, y)$ é a taxa de crescimento efetiva de $N(y, t)$ na presença de x , $C(x, y)$ é função de competição entre indivíduos com fenótipos x e y . O termo $C(x, y)K(x)$ nós dá a população efetiva que compete pelos mesmos recursos que os indivíduos com fenótipo y .

Assumindo δx pequeno, podemos expandir $R(x, y)$ até primeira ordem em torno de $y = x$:

$$R(x, y) \approx R(x, x) + \left. \frac{\partial R}{\partial y} \right|_{y=x} (y - x) \equiv R'(x)\delta x, \quad (5.10)$$

onde supomos que $C(x, x) = 1$.

A solução da equação 5.8 é

$$N(y, t) = N(y, 0)e^{R'(x)\delta xt}. \quad (5.11)$$

A população com fenótipo y cresce quando o expoente $R'(x)\delta x$ for positivo e, se este for negativo, ocorre extinção. Explicitamente obtemos,

$$R'(x) = -rC'(x, x) \frac{K(x)}{K(x)} + rC(x, x) \frac{K(x)}{K^2(x)} K'(x) = r \frac{K'(x)}{K(x)}, \quad (5.12)$$

pois $C'(x, x) = 0$. Como resultado nós encontramos:

$$R'(x) = -(x - x_0)f(x), \quad (5.13)$$

onde $f(x)$ é uma função positiva, pois r e $K(x)$ são positivos e $K'(x)$ é positivo para $x < x_0$ e negativo para $x > x_0$. O simples resultado da equação 5.13 mostra que a invasão ocorre para $y > x$ se $x < x_0$ e para $y < x$ se $x > x_0$, ou seja, a população evolui em direção ao fenótipo de equilíbrio, x_0 .

A estabilidade da população em $x = x_0$, no entanto, não é determinada pela análise linear, pois $R'(x_0) = 0$. A solução da equação 5.8 para $x = x_0$ requer a expansão de $R(x, y)$ até segunda ordem em torno de $y = x = x_0$, resultando em

$$N(y, t) = N(y, 0)e^{R''(x_0)(y-x_0)^2 t/2}. \quad (5.14)$$

A estabilidade depende apenas do sinal da segunda derivada de $R(x)$, dada explicitamente por

$$R''(x_0) = -r \left[C''(x_0, x_0) - \frac{K''(x_0)}{K(x_0)} \right]. \quad (5.15)$$

Dieckmann e Doebeli [32] mostraram que a instabilidade dessa solução de equilíbrio leva à seleção disruptiva e divide a população em duas linhagens. A condição para que ocorra seleção disruptiva é $R'' > 0$.

Aqui vamos usar as funções de competição e de capacidade de suporte que estamos propondo. Nós já discutimos anteriormente que essas funções podem assumir uma forma bastante próxima da função gaussiana para certos valores dos parâmetros. Definimos

$$\begin{aligned} C_H(z, \beta_c, \sigma_c) &= A \{ \tanh(\beta_c(z/\sigma_c + 1)) - \tanh(\beta_c(z/\sigma_c - 1)) \} \\ K_H(x, \beta_k, \sigma_k) &= k_0 \{ \tanh(\beta_k(x/\sigma_k + 1)) - \tanh(\beta_k(x/\sigma_k - 1)) \} \end{aligned} \quad (5.16)$$

Calculando a derivada segunda de $R(x)$ de acordo com a equação 5.15 nós encontramos a condição para que haja seleção disruptiva

$$\frac{\beta_c^2}{\sigma_c \cosh(\beta_c)} - \frac{\beta_k^2}{\sigma_k \cosh(\beta_k)} > 0, \quad (5.17)$$

ou

$$\sigma_c < \sigma_k \frac{\beta_c \cosh(\beta_k)}{\beta_k \cosh(\beta_c)} \equiv \sigma_k h(\beta_c, \beta_k). \quad (5.18)$$

Se funções de competição e de recursos tiverem a mesma forma ($\beta_c = \beta_k$) a condição $\sigma_c < \sigma_k$ obtida por Dieckmann e Doebeli é retomada. Quando a interferência competitiva é bem forte, o coeficiente $h(\beta_c, \beta_k) > 1$ e a seleção disruptiva ocorre para uma gama maior de valores de σ_c . Por outro lado, se $h(\beta_c, \beta_k) < 1$ temos a situação inversa. A figura 5.3 mostra o contorno de $h(\beta_c, \beta_k)$. As duas regiões mas claras correspondem a $h(\beta_c, \beta_k) > 1$, indicando que a especiação é facilitada nessa região. Os valores críticos de β são marcados por linhas pontilhadas.

Agora nós tomaremos $\beta_k = \beta_k^*$ (tal que a distribuição de recursos é essencialmente gaussiana) e

analisaremos os efeitos de β apenas na função de competição. Nesse caso a equação 5.18 se reduz a

$$\sigma_c < \sigma_k h(\beta_c, \beta_k^*) \approx \frac{\sqrt{2}\beta_c}{0,76\cosh(\beta_c)}\beta_k^*. \quad (5.19)$$

O coeficiente $h(\beta_c, \beta_k^*)$ é máximo para $\beta_c \approx 1,146$. Depois desse ponto, $h(\beta_c, \beta_k^*)$ decai monotonicamente, alcançando 1 novamente em $\beta_c \approx 1,976$. Como consequência, a seleção disruptiva é facilitada em relação ao caso gaussiano para $0,658 < \beta_c < 1,976$. Isso corresponde a uma parte da linha branca na figura 5.3.

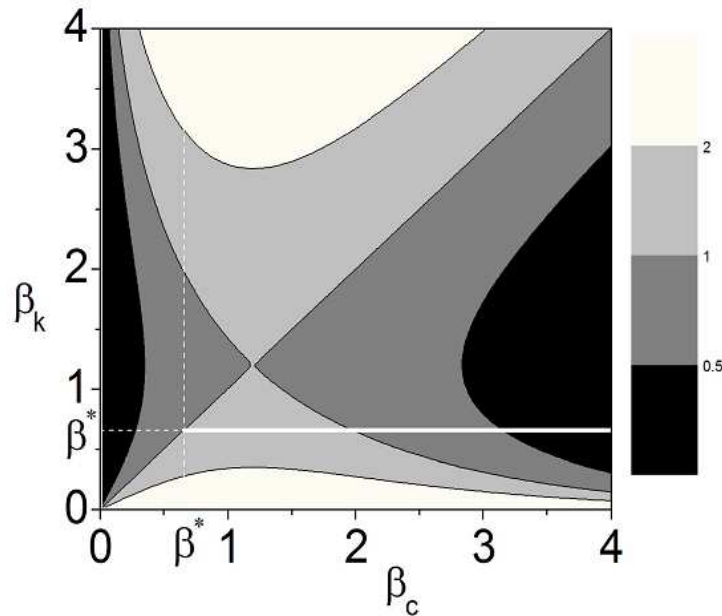


Figura 5.3: Gráfico de contorno “peso” da função h como função de β_c e β_k . Na linha diagonal, $\beta_c = \beta_k$, ou seja, $h = 1$, a seleção disruptiva ocorre se $\sigma_c < \sigma_k$. Para $h > 1$ (cinza claro e branco) a seleção disruptiva é facilitada, e para $h < 1$ (cinza escuro e preto) a seleção disruptiva torna-se mais difícil em relação ao caso gaussiano. As linhas pontilhadas indicam os valores críticos de β ($\beta_c^* = 0,658$) onde a função é uma gaussiana. A linha horizontal representa os valores de β nos quais a função de competição assume a forma gaussiana β_c^* , até uma forma bastante “quadrada” com $\beta_c = 4,0$ mantendo a função capacidade de suporte gaussiana β_k^* .

5.2.3 Modelo Numérico

Para confirmar as predições analíticas nós desenvolvemos um modelo baseado em indivíduos (Individual-Based Model), para seleção adaptativa, onde cada indivíduo da população experimenta uma competição dependente da frequência e tem uma distribuição de recursos resultando, algumas vezes, em seleção disruptiva [32, 95].

Nesse modelo, cada indivíduo é descrito por um carácter quantitativo x que varia entre $-1, 0$ e $+1, 0$. O valor de x determina a interação entre indivíduos e recurso, e pode ser interpretado como o valor do fenótipo do indivíduo. A reprodução é assexuada e as gerações são discretas. Uma Distribuição de Poisson com média r determina o número de cópias que cada indivíduo irá produzir. Cada cópia (filho) tem probabilidade μ de sofrer mutação e a magnitude dessa mudança é dada por uma Distribuição Normal de largura σ_N [101].

A dinâmica ecológica é dada pela probabilidade de sobrevivência de cada fenótipo que competirá por recursos. Essa probabilidade depende da distribuição de recursos, da distribuição de fenótipos e da interferência competitiva entre os indivíduos.

Seja $\phi(x)$ a densidade de indivíduos com carácter x na população. A maneira usual de introduzir a competição é especificar uma função de competição $\epsilon(x, y)$ que mede o grau de competição entre o par de indivíduos com carácter x e y [102, 103]. Assim $C(x)$ é definida como:

$$C(x) = \sum_y \epsilon(x, y)\phi(y), \quad (5.20)$$

que é a competição média experimentada pelos indivíduos com carácter x . Se a função de distribuição de x é contínua, podemos mudar o somatório por uma integral. Geralmente $\epsilon(x, y) = \epsilon(x - y)$ e possui valor máximo quando $x - y = 0$, ou seja, quando a competição se dá com indivíduos com mesmo carácter. Quanto mais parecidos os indivíduos mais forte será a competição.

As funções $K(x)$ e $C(y - x)$ controlam a função de fitness $w(x)$ dos indivíduos com carácter x . Esperamos que o fitness aumente com a capacidade de suporte e diminua com a força da competição. Existe um vasto número de funções que tem sido usadas na literatura para descrever a função fitness. São exemplos dessas funções:

$$w(x) = \left[\rho - \frac{NC(x)}{\kappa} \right] K(x), \quad (5.21)$$

com ρ e κ sendo constantes [104, 105, 106];

$$w(x) = 1 + r \frac{N - NC(x)}{K(x)}, \quad (5.22)$$

com r constante [92];

$$w(x) = 1 + r \left[1 - \frac{NC(x)}{K(x)} \right], \quad (5.23)$$

com r constante [102, 103, 32].

Nós escolhemos uma função fitness que, como as outras, também relaciona as funções de competição e capacidade de suporte. Em vez de usar o termo fitness, usarei aqui o termo probabilidade de sobrevivência, que dentro do contexto tem o mesmo papel.

No modelo proposto, a reprodução é assexuada e os pais morrem para darem lugar à geração seguinte. Em média todos indivíduos produzem o mesmo número de descendentes, que podem sofrer mutação tornando-se ligeiramente diferentes de seus antecessores. Cada novo indivíduo irá competir por recursos com os demais, porém apenas os mais adaptados irão sobreviver e deixar descendentes na próxima geração. A cada passo de tempo t , a probabilidade de um certo indivíduo sobreviver é dada por:

$$P(x) = \frac{1}{1 + \frac{1-r}{K(x)} n_{effz}(t)} \quad (5.24)$$

onde $n_{effz}(x, t)$ é o tamanho efetivo da população que cada indivíduo experimenta,

$$n_{effz}(x, t) = \sum_{x'} C(x, x') n_{x'}(t), \quad (5.25)$$

e $C(x, x')$ é a função de competição. A soma é feita sobre todos os valores de x' e multiplicada pelo número de indivíduos com carácter x' . No passo de tempo seguinte todo ciclo é repetido com os sobreviventes. A especiação ocorre quando a população evolui e se divide em dois ou mais grupos fenotipicamente distintos.

Para modelar as funções de competição em função da distância fenotípica entre dois fenótipos quaisquer e a capacidade de suporte, nós usamos as funções $C_H(z, \beta_c, \sigma_c)$ e $K_H(x, \beta_k, \sigma_k)$, dadas pela equação 5.17. Com a finalidade de facilitar a comparação com o caso gaussiano nós usamos $\xi = \xi^* = 0, 76\sigma$ e variamos os valores de β_c e β_k .

5.3 Resultados

Em nossas simulações todos os indivíduos iniciam com um mesmo fenótipo $x = +1, 0$. A cada passo de tempo surge uma nova geração que não se superpõe com a anterior. A seleção atua sobre cada geração deixando sobreviver aqueles cuja relação capacidade de suporte e competição seja benéfica. Em todos os casos, a população evolui por seleção direcional até o fenótipo ótimo $x_0 = 0, 0$ onde a capacidade de suporte é máxima. Ao atingir o fenótipo ótimo duas coisa podem acontecer: ou a

população se estabiliza nesse fenótipo, ou sofre seleção disruptiva e se divide em dois ou mais grupos com fenótipos diferentes que evoluem independentemente estando sujeitos a novas bifurcações.

Os resultados analíticos foram confirmados com as simulações. Primeiramente nós fixamos a função capacidade de suporte $K(x)$ ($\beta_k = \beta^* = 0,658$) e variamos a função de competição $C(y-x)$ de uma forma gaussiana até uma forma mais “quadrada”, os valores usados nas simulações correspondem à linha branca na figura 5.3. Nós fixamos a taxa da mutação em $\mu = 0,001$. Como esperado, quando ambas funções são gaussianas a bifurcação dos fenótipos ocorre para $\sigma_c < \sigma_k$ (figura 5.4a.) confirmando assim os resultados obtidos por Dieckmann e Doebeli [32]. Para $\sigma_c = 1,146$ a separação dos fenótipos é facilitada se comparada ao caso gaussiano (figura 5.4b.). Quando $\beta_c = 1,976$ a função de competição é um pouco mais “quadrada” mas novamente temos a mesma situação do caso gaussiano (figura 5.4c.), ou seja, a curva que separa as regiões onde ocorre e não ocorre a bifurcação é a reta identidade. A partir do valor $\beta_c = 1,976$ qualquer aumento de β_c sempre dificultará a probabilidade de ocorrer a seleção disruptiva, quando comparado ao caso gaussiano (figura 5.4d.).

O comportamento linear previsto pela equação 5.18 é bem reproduzido nas simulações para pequenos valores de σ_c e σ_k , para valores maiores desses parâmetros observamos que as simulações não concordam exatamente com o resultado analítico, isso pode ser visto na figura 5.4b. Esse comportamento pode indicar que a aproximação quadrática usada na análise da estabilidade no ponto de equilíbrio $x = x_0$ (eq.5.14) não é suficientemente precisa, e que correções de ordem mais altas podem ser importantes. Aumentando a taxa de mutação para $\mu = 0,003$, nós observamos que a especiação também ocorre para valores mais altos de σ_c e σ_k , tendo assim uma melhor concordância com os resultados analíticos como pode ser visto na figura 5.5.

Nós verificamos que a condição obtida no caso gaussiano, $\sigma_c < \sigma_k$ pode ser recuperada desde que $h(\sigma_c, \sigma_k) = 1$ (equação 5.18). Para isso, fizemos $\beta_c = \beta_k$ e o resultado é visto na figura 5.6.

Na figura 5.7 vemos a evolução temporal de uma população inicialmente homogênea em direção ao fenótipo ótimo. Por volta de 40000 gerações (figura 5.7a.) a população se quebra em duas, dando origem a duas espécies com fenótipos diferentes. Na figura 5.7c., com apenas 10000 gerações ocorre a primeira quebra, e depois com 25000 gerações ocorre uma segunda quebra em um dos ramos, dando origem a três novos grupos com diferentes fenótipos. Nas figura 5.7b. e d. vemos o número total de indivíduos na população. A densidade populacional aumenta quando ocorre a bifurcação dos fenótipos.

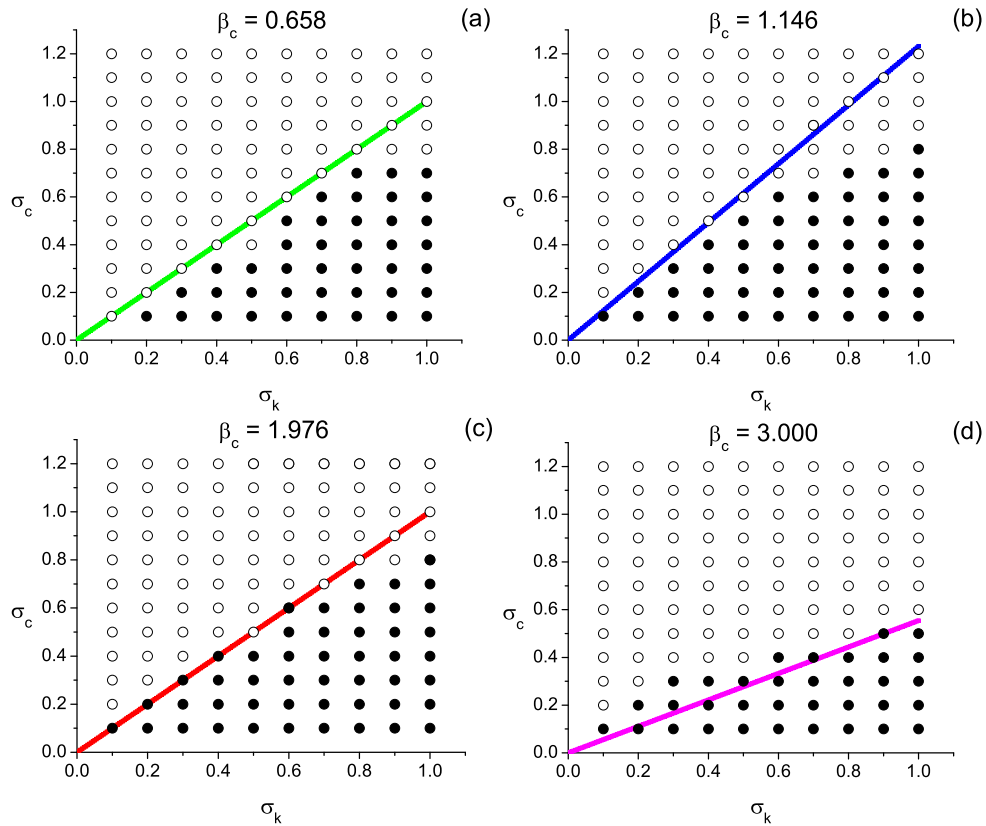


Figura 5.4: Simulações numéricas para função capacidade de suporte gaussiana ($\beta_k = \beta^* = 0,658$) e diferentes formas para a função de competição. À medida que β_c aumenta a função de competição torna-se mais “quadrada”. (a) Função de competição com ($\beta_c = \beta^* = 0,658$), ou seja, com a forma similar à gaussiana. A seleção disruptiva é facilitada com o aumento de β_c , alcançando seu valor máximo (b) e a partir daí o aumento de β_c diminui a probabilidade de ocorrência da seleção disruptiva (c, d). Círculos cheios indicam os valores de σ_k e σ_c onde ocorre especiação e círculos vazios onde não ocorre especiação (depois de 10^5 gerações). A reta mostra o resultado analítico para cada valor de β_c . Os parâmetros usados nas simulações foram $\mu = 0,001$, $k_0 = 500$, $r = 5$ e $\sigma_N = 0,05$.

5.4 Conclusões

Seleção disruptiva é a força que leva à divergência evolucionária em muitos modelos de competição dependentes da frequência. No entanto, o primeiro passo a ser investigado é sob quais condições nós podemos esperar que ocorra seleção disruptiva. Nossos resultados indicam que as condições para ocorrência da seleção disruptiva mudam com a forma da função de competição e da função de distribuição de recursos. Para a forma mais “quadrada” que a gaussiana ($0,658 < \beta < 1,976$) a seleção disruptiva é facilitada. Uma possível explicação para isso é que, para esse intervalo de valores de β , a interferência competitiva cai mais abruptamente com a distância fenotípica que no caso gaussiano, e mesmo para valores relativamente altos de σ_c e os fenótipos raros sofrem menos interferência que os

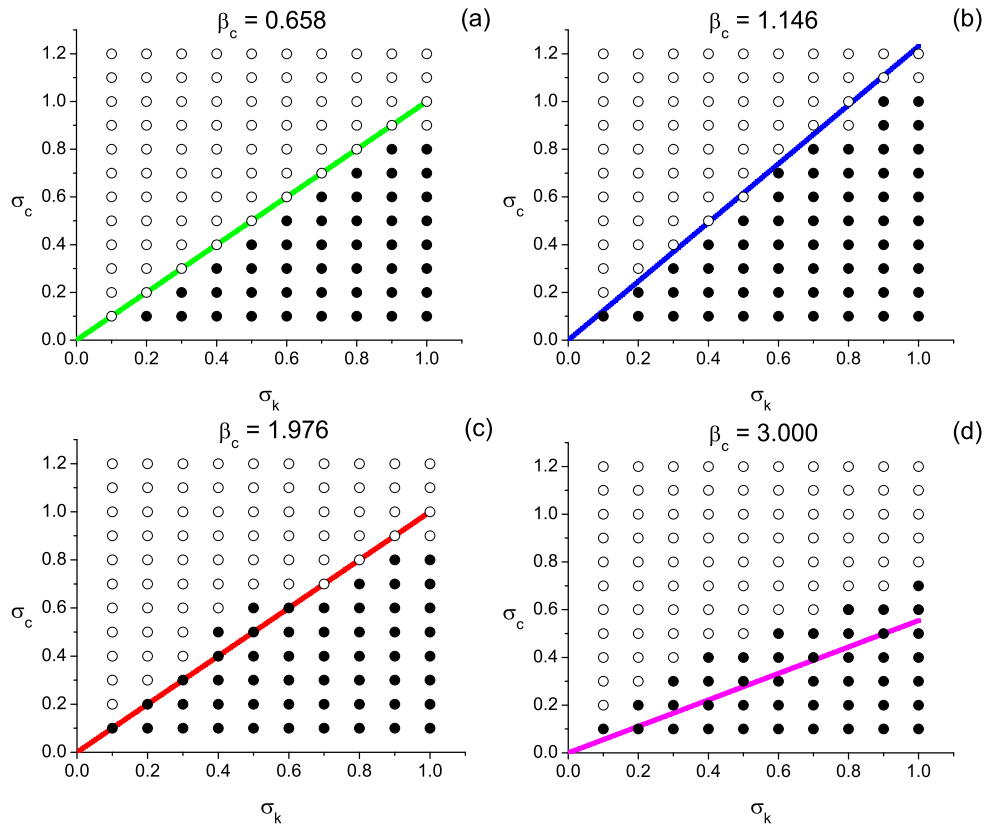


Figura 5.5: Simulações numéricas para função capacidade de suporte gaussiana ($\beta_k = \beta^* = 0,658$) e diferentes formas para a função de competição. Os círculos cheios indicam os valores de σ_k e σ_c onde ocorre especiação e círculos vazios onde não ocorre especiação (depois de 10^5 gerações). A reta mostra o resultado analítico para cada valor de β_c . Os parâmetros são os mesmos da figura 5.4 exceto μ . Nesse caso, com $\mu = 0,003$ os resultados numéricos concordam melhor com o analítico que no caso anterior.

fenótipos intermediários mais abundantes, subsequente à seleção disruptiva. Quando a função torna-se ainda mais quadrada, existe um aumento no número de possíveis fenótipos em que a interferência competitiva é ainda alta (perto de 1), prevenindo a invasão da população por fenótipos raros. Um trabalho recente proposto por Leimar et al. [34] sobre divergência evolucionária explora uma função de competição não-gaussiana. Nesse trabalho, a função de competição é dada pela convolução de uma gaussiana com uma função degrau, muito parecida com a que nós usamos. A probabilidade de divergência evolucionária foi maior quando a função de competição tornou-se mais quadrada, parecendo contradizer nossos resultados. Porém, nossos resultados mostram que a relação entre seleção disruptiva e competição é mais complexa que se pensava. Quando assumimos que a região paramétrica estudada nesse modelo corresponde à região $(0,658 < \beta < 1,976)$ em nosso modelo, vemos que os resultados estão em pleno acordo, e que a seleção disruptiva é de fato facilitada [33]. Além disso, o modelo em questão é baseado em um gradiente espacial de recursos, dificultando a comparação com

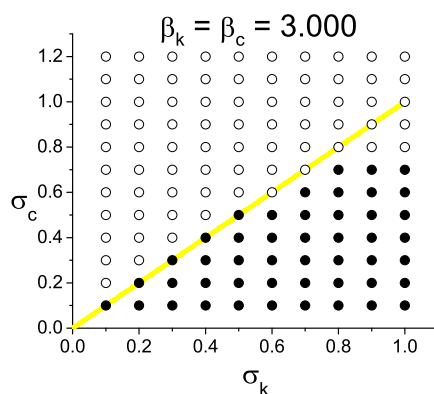


Figura 5.6: Simulações numéricas para $\beta_c = \beta_k = 3, 0$. Os círculos cheios indicam dos valores de σ_k e σ_c onde ocorre especiação e círculos vazios onde não ocorre especiação (depois de 10^5 gerações). A reta mostra o resultado analítico para cada valor de β_c . Os parâmetros são os mesmos da figura 5.4.

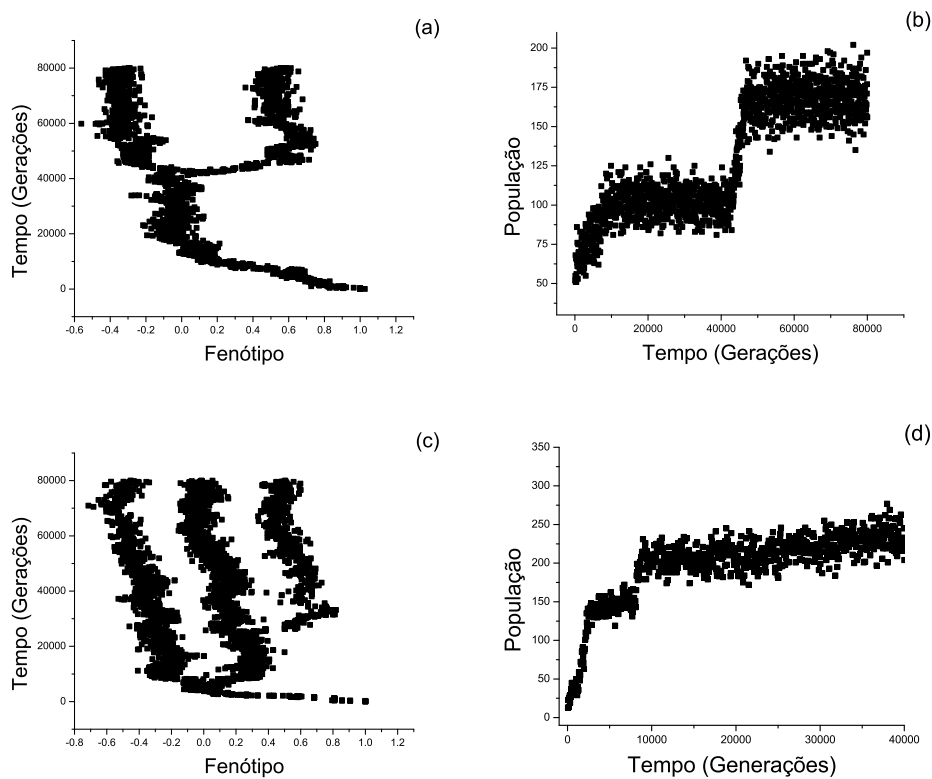


Figura 5.7: Separação da população em diferentes fenótipos correspondendo à especiação (a,c) e tamanho da população (b,d) com $k_0 = 500, r = 5, \mu = 0, 001$ e a,b) $\beta = 1, 976, \sigma_c = 0, 7, \sigma_k = 0, 9$; c,d) $\beta = 1, 146, \sigma_c = 0, 4, \sigma_k = 0, 5$.

nossos resultados.

Nós encontramos evidências que a ocorrência de seleção disruptiva pode ser fortemente afetada pela forma de ambas funções, capacidade de suporte e competição. Se por exemplo, a capacidade de suporte for uma distribuição normal e a competição for bastante “quadrada”, a seleção disruptiva dependerá de quão forte é a dependência com a frequência (baixo σ_c). Em outras palavras, a probabilidade de ocorrer seleção disruptiva é também afetada pela forma da função capacidade de suporte. Funções capacidade de suporte mais “quadradas” acopladas com funções de competição gaussianas facilitam a seleção disruptiva (figura 5.3). Isso significa que o que determinará a probabilidade de haver ou não a divergência evolucionária é a interação entre essas duas funções. Nossos resultados, no entanto, concordam com resultados prévios de que a forma das funções competição e capacidade de suporte afetam os resultados de modelos de evolução com interações ecológicas [98, 34]. Nossos resultados parecem ser gerais e não dependem da família de funções a ser escolhida (no nosso caso uma soma de tangentes hiperbólicas). Nós concluimos isso pelo fato de termos encontrado resultados similares investigando duas diferentes famílias de funções. Nós observamos que as duas classes de funções analisadas aqui permitem soluções analíticas simples.

Uma das principais conclusões do trabalho de Leimar et al. foi que, quando a capacidade de suporte é uma função gaussiana, funções mais “quadradas” para a competição induzem a formações de aglomerados de fenótipos, enquanto nossos resultados indicam o oposto, que a especiação é dificultada para funções de competição muito “quadradas”. Essa contradição torna-se ainda mais impressionante quando notamos que os parâmetros usados para gerar a função de competição “quadrada” cai dentro da região do nosso modelo onde a especiação é dificultada. Porém essa aparente contradição pode ser resolvida se levarmos em conta que o modelo em questão é um modelo explicitamente espacial e que os indivíduos são distribuídos ao longo de um gradiente, isto é, o espaço não é homogêneo. Nesse modelo, a força da competição intraespecífica é determinada pela distância fenotípica e espacial. Tais gradientes espaciais são conhecidos por facilitarem a formação de padrões, devido à emergência de correlação entre localização espacial e fenótipo, aumentando assim o grau de dependência com a frequência no sistema [94]. Adicionalmente, é também sabido que caídas bruscas (funções muito quadradas), cuja transformada de Fourier exhibe regiões negativas, promovem a formação espacial de padrões [85, 86].

Em modelos de dinâmica adaptativa explicitamente espaciais, a adaptação local leva à correlação entre espaço geográfico e fenótipo [94, 34]. Assim nós acreditamos que a formação de aglomerados no espaço geográfico causados por uma função de competição “quadrada” promove a formação de aglomerados no espaço fenotípico via o acoplamento entre esses dois espaços. No entanto nós concluimos que funções de competição muito “quadradas” realmente facilitam a especiação em modelos explicitamente espaciais [34], porém dificultam a especiação em modelos com ausência de gradientes

espaciais [33].

Existem agora evidências que a competição intraespecífica pode causar variações na dieta, tal que indivíduos com diferentes fenótipos podem se especializar em diferentes recursos [100, 107, 99]. Nesse cenário, a competição é dependente da frequência e pode levar à seleção disruptiva em populações naturais [33, 93, 32]. Variação na dieta dentro de populações parece ser um fenômeno generalizado [99]. A frequência com que a variação na dieta irá levar à seleção disruptiva dependerá, como mostra nosso estudo, das formas das funções de competição e capacidade de suporte. Se competição intraespecífica é dependente da frequência, seleção disruptiva pode ser estável [108, 91, 109, 110]. Seleção disruptiva estável abre caminho para uma importante força evolucionária mantendo ou aumentando a variação genética [106, 111, 102], causando dimorfismo sexual [99] ou mesmo especiação simpátrica [95, 97, 32, 98]. Não obstante as consequências da seleção disruptiva para populações naturais, é importante compreender os fatores ecológicos que a promovem ou que a impedem. Com a investigação de novas funções, nós esperamos chegar mais próximos a uma função de competição realística que reflita a estrutura mais discreta de muitos recursos.

Referências Bibliográficas

- [1] R.M. May. How many species? *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, 330:293–304, 1990.
- [2] S. Gavrilets. *Fitness Landscapes and the Origin of Species*. Princeton University Press, 2004.
- [3] C. Darwin. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Modern Library, New York, 1859.
- [4] T. Dobzhansky. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York, 1937.
- [5] E. Mayr. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York, 1942.
- [6] A.R. Templeton. Experimental evidence for the genetical transience model of speciation. *Evolution*, 50:909–915, 1996.
- [7] P. Shuster. Mathematical challenges from molecular evolution. In Bjorn Engquist and Wilfried Schmid, editors, *Mathematics Unlimited - 2001 and beyond*, page 1019. Springer Verlag, 2001.
- [8] J. Maynard-Smith. Disruptive selection, polymorphism and sympatric speciation. *Nature*, 195:60–62, 1962.
- [9] J. Maynard-Smith. Sympatric speciation. *American Naturalist*, 100:637, 1966.
- [10] A.D. Bazikin. On the possibility of sympatric species formation. *Byulleten’Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel Biologicheskiiy*, 70:161–165, 1965.
- [11] A.D. Bazikin. Hypothetical mechanism of speciation. *Evolution*, 23:685–687, 1969.
- [12] J.L. Crosby. The evolution of genetic discontinuity: computer models of the selection of barriers to interbreeding between subspecies. *Heredity*, 25:253–297, 1992.

- [13] H. Dickinson and J. Antonovics. Theoretical considerations on sympatric divergence. *American Naturalist*, 107:256–274, 1973.
- [14] B.J. Balkau and M.W. Feldman. Selection for migration modification. *Genetics*, 74:171–174, 1973.
- [15] M.A.M. de Aguiar, M. Baranger, E.M. Baptestini, L. Kaufman, and Y. Bar-Yan. Global patterns of speciation and diversity. *Nature*, 460:384–387, 2009.
- [16] A. Aleixo. Conceitos de espécie e o eterno conflito entre continuidade e operacionalidade: uma proposta de normatização de critérios para o reconhecimento de espécies pelo comitê brasileiro de registros ornitológicos. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 15(2):297–310, 2007.
- [17] R.H. Petersen and K.W. Hughes. Species and speciation in mushrooms. *Bioscience*, 49:440–452, 1999.
- [18] E. Mayr. *What evolution is?* Basic Book, New York, 2001.
- [19] D.J. Futuyma. *Evolutionary biology*. Sinauer, Sunderland, 1998.
- [20] E. Mayr. *The ground of biological thought: diversity, evolution and inheritance*. Harvard University Press, Cambridge, 1982.
- [21] D.E. Rosen. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 162:267–376, 1979.
- [22] G. Nelson and N. Platnick. *Systematics and biogeography. Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York, 1981.
- [23] de K. Queiroz. The general lineage concept on species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. In D.J. Howard and S.H. Berlocher, editors, *Endless forms: species and speciation*, pages 57–75. Oxford University Press, Oxford, 1998.
- [24] J.A. Coyne and H.A. Orr. *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2004.
- [25] S. Gavrillets, Hai Li, and M.D. Vose. Patterns of parapatric speciation. *Evolution*, 54:1126–1134, 2000.
- [26] E. Mayr. *Animal species and evolution*. Belknap Press, Cambridge, 1963.

- [27] D.R. Brooks and D.A. McLennan. *Phylogeny, ecology, and behavior: A research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago, 1991.
- [28] M. Ridley. *Evolution*. Blackwell Scientific Publications, Boston, 1993.
- [29] M.L. Rosenzweig. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, 1995.
- [30] D.S. Jordan. The origin of species through isolation. *Science*, 22:545–562, 1905.
- [31] E. Pennisi. Speciation standing in place. *Science*, 331:1372–1374, 2006.
- [32] U. Dieckmann and M. Doebeli. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400:354–357, 1999.
- [33] E.M. Baptestini, M.A.M Aguiar, D.I. Bolnick, and M.S. Araújo. The shape of the competition and carrying capacity kernels affects the likelihood of disruptive selection. *Journal of Theoretical Biology*, 259:5–11, 2009.
- [34] O. Leimar, M. Doebeli, and U. Dieckmann. Evolution of phenotypic clusters through competition and local adaptation along an environmental gradient. *Evolution*, 62(4):807–822, 2008.
- [35] O. Seehausen et al. Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature*, 455:620–626, 2008.
- [36] M. Barluenga et al. Sympatric speciation in nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature*, 439:719–723, 2006.
- [37] M. Kirkpatrick. Fish found in flagrant delicto. *Nature*, 408:289–299, 2000.
- [38] O. Seehausen, J.J.M. van Alphen, and F. Witte. Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. *Science*, 277:1808–1811, 1997.
- [39] T.B. Smith. More evolution terms. *Systematic Zoology*, 14:57–58, 1965.
- [40] T.B. Smith. Parapatry: sympatry or allopatry? *Systematic Zoology*, 18:254–255, 1969.
- [41] G. Bush. Modes of animal speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6:339–364, 1975.
- [42] S. Wright. Isolation by distance. *Genetics*, 28:114–138, 1943.
- [43] D.E. Irwin, S. Bensch, and T.D. Price. Speciation in a ring. *Nature*, 409:333–337, 2001.

- [44] J. Klicka and R.M. Zink. The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm. *Science*, 277:1666–1669, 1997.
- [45] K.J. Gaston. *Rarity*. Chapman and Hall, London, 1994.
- [46] F.W. Preston. The canonical distribution of commonness and rarity: part 1. *Ecology*, 43:185–215, 1962.
- [47] R.M. May. Patterns of species abundance and diversity. In M.L. Cody and J.M. Diamond, editors, *Ecology and evolution of communities*, pages 81–120. Belknap Press of the Harvard University Press, Cambridge, 1975.
- [48] G. Sugihara. Minimal community structure: An explanation of species abundance patterns. *American Naturalist*, 116:770–787, 1980.
- [49] O. Arhenius. Specie and area. *Journal of Ecology*, 9:95–99, 1921.
- [50] S.P. Hubbell. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey, 2001.
- [51] A.E. Magurran. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press, New Jersey, 1988.
- [52] R.E. Ricklefs and G. Miller. *Ecology*. W.H. Freeman and Company, New York, 1990.
- [53] S.H. Hurlbert. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52:578–586, 1971.
- [54] F.R. Martins and F.A.M. dos Santos. Técnicas usuais de estimativa da biodiversidade. In I Congresso Brasileiro de Conservação e Manejo da Biodiversidade, editor, *Órgão Informativo do Centro de Estudos Ambientais da Universidade Estadual Paulista*, Ribeirão Preto, 1999. Revista Holos.
- [55] D. Rabinowitz, S. Cairns, and T. Dillon. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the british isles. In M.E. Soulé, editor, *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, pages 182–204. Sinauer Associates, Sunderland, 1986.
- [56] S.P. Hubbell and R.B. Foster. Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation. In M.E. Soulé, editor, *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, pages 205–231. Sinauer Associates, Sunderland, 1986.

- [57] M.E. Soulé. *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, 1986.
- [58] R.A. Fisher, A.S. Corbet, and C.B. Williams. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. of Animal Ecol.*, 12:42, 1943.
- [59] N.G. Hairston. Species abundance and community organization. *Ecology*, 40:404–416, 1959.
- [60] R. Condit, S.P. Hubbell, J.V. LaFrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. Foster, and P.S. Ashton. Specie-area and specie-individual relationships for tropical trees: A comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology*, 84:549–562, 1996.
- [61] A.E. Magurran. *Measuring biological diversity*. Blackwell Scientific, Oxford, 2004.
- [62] Wikipedia. Relative species abundance. disponível em <<http://en.wikipedia.org/wiki/Relative-species-abundance>>, 1999.
- [63] R.D. Routledge. The form of species abundance distributions. *Journal of Theoretical Biology*, 82:547–558, 1980.
- [64] R.H. Whittaker. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147:250–260, 1965.
- [65] R.H. MacArthur. On the relative abundance of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 43:293, 1957.
- [66] R.H. MacArthur. On the relative abundance of species. *American Naturalist*, 94:25–36, 1960.
- [67] C.E. King. Relative abundance of species and macarthur's model. *Ecology*, 45:716–727, 1964.
- [68] A.J. Kohn. The ecology of the genus *Conus* in hawaii. *Ecological Monographs*, 29:47–90, 1969.
- [69] F.W. Preston. Time and space and the variation of species. *Ecology*, 42:611, 1960.
- [70] E. Tjorve. Shapes and functions of specie-area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography*, 30:827–835, 2003.
- [71] E.F. Connor and E.D. McCoy. The statistics and biology of the specie-area relationship. *American Naturalist*, 113:791–833, 1979.

- [72] F.S. Gilber. The equilibrium theory of biogeography: Fact or fiction? *Journal of Biogeography*, 7:209–215, 1980.
- [73] E.F. Connor, E.D. McCoy, and B.J. Cosby. Model discrimination and expected slope values in specie-area studies. *American Naturalist*, 1122:789–796, 1983.
- [74] M.W. Palmer and P.S. White. Scale dependence and the specie-area relationship. *American Naturalist*, 144:717–740, 1994.
- [75] P.D. Kilburn. Analysis of the specie-area relation. *Ecology*, 47:831–843, 1966.
- [76] R.H. MacArthur and E.O. Wilson. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey, 1967.
- [77] G. Sugihara. $s = ca^z$, $z = 1/4$: A reply to connor and mccoy. *American Naturalist*, 117:790–793, 1981.
- [78] J. Harte, A. Kinzig, and Green. J. Self-similarity in the distribution and abundance of species. *Science*, 284:334–336, 1999.
- [79] S.J. Wright. Intra-archipelago vertebrate distributions: the slope of the specie-area relation. *American Naturalist*, 118:726–748, 1981.
- [80] Jhon Alroy et al. Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates. *Science*, 321:97–100, 2008.
- [81] M.L. Rosenzweig. Tempo and mode of speciation. *Science*, 277:1622–1623, 1997.
- [82] D. Tilman and P. Kareiva. *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, New Jersey, 1997.
- [83] R. Law, U. Dieckmann, and J.A.J. Metz. *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge University Press, Cambridge, 2000.
- [84] D.O. Maionchi, S.F. dos Reis, and M.A.M. de Aguiar. Chaos and pattern formation in a spatial tritrophic food chain. *Journal of Ecological Modeling*, 191:219, 2006.
- [85] H. Sayama, M.A.M. de Aguiar, Y. Bar-Yam, and M. Baranger. Spontaneous pattern formation and genetic invasion in locally mating and competing populations. *Physical Review E*, 65:051919, 2002.

- [86] M.A.M. de Aguiar, M. Baranger, Y. Bar-Yam, and H. Sayama. Robustness of spontaneous pattern formation in spatially distributed genetic populations. *Brazilian Journal of Physics*, 33:514–520, 2003.
- [87] M.A.M. de Aguiar, E. Rauch, and Y. Bar-Yam. Invasion and extinction in the mean field approximation for a spatial host-pathogen model. *Journal of Statistical Physics*, 114:1417, 2004.
- [88] J.B. Plotkin et al. Predicting specie diversity in tropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 97:850–854, 2000.
- [89] P.G. Higgs and B. Derrida. Genetic distance and species formation in evolving populations. *Journal of Molecular Evolution*, 35:454–465, 1992.
- [90] L. Peliti. Spin glass model of chemical evolution. *Physica A*, 168:619, 1990.
- [91] M.L. Rosenzweig. Competitive speciation. *Biological Journal of the Linnean Society of London*, 10:275–289, 1978.
- [92] S.L. Pimm. Sympatric speciation: a simulation study. *Biological Journal of the Linnean Society*, 11:131–139, 1979.
- [93] D.I. Bolnick. Waiting for sympatric speciation. *Evolution*, 58(4):895–899, 2004.
- [94] M. Dieckmann, U. Doebeli. Speciation along environmental gradients. *Nature*, 421:259–264, 2003.
- [95] D.I. Bolnick. Multi-species outcomes in a common model of sympatric speciation. *Journal of Theoretical Biology*, 241:734–744, 2006.
- [96] M. Ackermann and M. Doebeli. Evolution of niche width and adaptive diversification. *Evolution*, 58:2599–2612, 2004.
- [97] R. Bürger, K.A. Schneider, and M. Willensdorfer. The conditions for speciation through intraspecific competition. *Evolution*, 60:2185–2206, 2006.
- [98] M. Doebeli, H.J. Blok, O. Leimar, and U. Dieckmann. Multimodal pattern formation in phenotype distributions of sexual populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 247:347–357, 2007.

- [99] D.I. Bolnick, R. Svanbäck, J.A. Fordyce, J.A. Yang, J.M. Davis, C.D. Hulsey, and M.L. Forister. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, 161:1–28, 2003.
- [100] M.S. Araújo, P.R.J. Guimarães, R. Svanbäck, A. Pinheiro, P. Guimarães, S.F.d. Reis, and D.I. Bolnick. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual versus population diets. *Ecology*, 89:1981, 2008.
- [101] D.I. Bolnick and M. Doebeli. Sexual dimorphism and adaptive speciation: two sides of the same ecological coin. *Evolution*, 57:2433, 2003.
- [102] J. Roughgarden. Evolution of niche width. *American Naturalist*, 106:682–718, 1972.
- [103] J. Roughgarden. *Theory of population genetics and evolutionary ecology: An introduction*. Macmillan, New York, 1979.
- [104] M.G. Bulmer. Density-dependent selection and character displacement. *American Naturalist*, 108:45–58, 1974.
- [105] M.G. Bulmer. *Mathematical theory of quantitative genetics*. Oxford University Press, New York, 1980.
- [106] R. Bürger. On a genetic model of intraspecific competition and stabilizing selection. *American Naturalist*, 160:661–682, 2002.
- [107] R. Svanbäck and L. Persson. Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology*, 73:973–982, 2004.
- [108] P.A. Abrams, H. Matsuda, and Y. Harada. Evolutionary unstable fitness maxima and stable fitness minima of continuous traits. *Evolutionary Ecology*, 7:465–487, 1993.
- [109] C. Rueffler, T.J.M. Van Dooren, O. Leimar, and P. Abrams. Disruptive selection and then what? *Trends in Ecology and Evolution*, 21:238–245, 2006.
- [110] D.S. Wilson and M. Turelli. Atable underdominance and the evolutionary invasion of empty niches. *American Naturalist*, 127:835–850, 1986.
- [111] J. Polechová and N.H. Barton. Speciation through competition: a critical review. *Evolution*, 59:1194–1210, 2005.