



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

MICAEL EIJI NAGAI

COEVOLUÇÃO E ESPECIAÇÃO EM POPULAÇÕES DE
PREDADOR-PRESA

CAMPINAS
2018



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

Instituto de Biologia

MICAEL EIJI NAGAI

COEVOLUÇÃO E ESPECIAÇÃO EM POPULAÇÕES DE
PREDADOR-PRESA

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

Este exemplar corresponde à versão final da
tese defendida pelo aluno Micael Eiji Nagai,
e orientada pelo Prof. Dr. Marcus Aloizio
Martinez de Aguiar.

Orientador: Marcus Aloizio Martinez de Aguiar

CAMPINAS
2018

Agência(s) de fomento e nº(s) de processo(s): CAPES

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Biologia
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

N131c Nagai, Micael Eiji, 1983-
Coevolução e especiação em populações de predador-presa / Micael Eiji Nagai. – Campinas, SP : [s.n.], 2018.

Orientador: Marcus Aloizio Martinez de Aguiar.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Interações ecológicas. 2. Modelo presa-predador. 3. Fenótipo. I. Aguiar, Marcus Aloizio Martinez de, 1960-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: Coevolution and speciation in predator-prey populations

Palavras-chave em inglês:

Ecological interactions

Predator-prey model

Phenotype

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Doutor em Ecologia

Banca examinadora:

Marcus Aloizio Martinez de Aguiar [Orientador]

Sérgio Furtado dos Resi

Silvio Antonio Sachetto Vitiello

Carolina Reigada Montoya

Sabrina Borges Lino Araujo

Data de defesa: 02-08-2018

Programa de Pós-Graduação: Ecologia

Campinas, 2018

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof. Dr. Marcus Aloizio Martinez de Aguiar

Prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis

Prof. Dr. Sílvio Antônio Sachetto Vitiello

Profa. Dra. Carolina Reigada Montoya

Profa. Dra. Sabrina Borges Lino Araújo

Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de Defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno

Aos meus pais, irmãos, amigos, professores e todos que trilharam esta jornada comigo.

“Como a sabedoria, a felicidade não poderia ser uma dádiva. Pode-se ensinar uma pessoa, mas não se pode torná-la sábia. Pode-se mostrar-lhe o caminho da felicidade, mas ela deverá trilhá-lo sozinha.”

(James Gunn, do livro “Os vendedores de Felicidade”).

Agradecimentos

Gostaria de começar agradecendo a todos que fizeram e fazem parte da minha vida. Tanto aqueles que só passaram por ela, quanto aqueles que ainda estão presente nela.

Agradeço ao meu orientador, Marcus, que com toda dedicação e paciência me ensinou e cuidou para que eu continuasse em frente até o final, apesar dos atrasos deste que vos escreve. Ele é uma pessoa que todos deveriam se inspirar, tanto pela sabedoria, curiosidade e coragem de explorar “águas” desconhecidas.

Agraço aos meus pais, Angela e Emílio, por todo apoio e amor incondicional. Aos meus irmãos, Eduardo e Patrícia, por todo companheirismo e por me aguentar, principalmente durante a infância. Aos meus sobrinhos e sobrinhas, Ágata, Débora, Jesseh e Alice, que esta geração seja mais consciente que a antecessora e cuide melhor de nossos recursos naturais.

Uma imensa gratidão a todos da minha república, Camila, Fátima, Paula, Rafael e Tiago (por ordem alfabética) pelas conversas, churrascos, festas, almoços e jantas Masterchefs, enfim, por tudo.

Não podia deixar de agradecer a todas as pessoas do forró, especialmente àquelas que dançaram comigo durante esses anos todos, e da capoeira.

Agradeço a todos amigos e conhecidos, não irei nomeá-los por medo de esquecer alguém. Porém, não poderia deixar de agradecer ao Gustavo Shimizu por todas as fotos, obrigado por todas as lembranças registradas (mesmo aquelas que ninguém gostaria de lembrar hehehehe) e pela amizade.

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao programa de pós-graduação em ecologia da Unicamp pela concessão da bolsa e assim possibilitar o começo e o término desta tese.

Resumo

Uma das questões centrais na biologia é entender os mecanismos de diversificação das espécies, e a coevolução tem um papel muito importante nesse processo. Em interações antagonísticas, como no sistema predador presa, geralmente há uma demanda conflitante entre as características que estão coevoluindo (defesa e contra defesa) e o sucesso reprodutivo. Um exemplo é dado por Brodie Jr., Ridenhour e Brodie III, 2002, que estudaram o sistema onde as presas são salamandras (*Taricha*), que possuem uma toxina (tetrodoxina – TTX), e os predadores são serpentes (*Thamnophis*), que apresenta uma resistência à TTX. Estas duas características variam dependendo de sua localidade, com locais apresentando correspondência entre elas e outros não.

Neste trabalho apresentamos um modelo baseado em indivíduos (IBM) construído a partir desse sistema. No modelo, presas e predadores estão distribuídos espacialmente e seus fenótipos, a característica defensiva e contra defensiva, são representados por uma parte de seu genoma, sendo que o restante representa a compatibilidade reprodutiva com outros indivíduos da mesma espécie. Os indivíduos podem interagir com outros que estejam suficientemente próximos e esta interação pode ser um evento de reprodução ou de predação (caso o fenótipo do predador seja superior ao da presa escolhida). A evolução da população simula a guerra armamentista entre predadores e presas em um contexto espacial. Nesta tese estudamos primeiramente as regiões de coexistência entre as populações e, nessas regiões, a corrida armamentista.

Observamos que, em geral, o valor médio do fenótipo das presas fica bem abaixo daquele dos predadores. No entanto, ao compararmos os fenótipos das presas próximas aos predadores, notamos que este valor é menos discrepante, inclusive com gerações onde a presa apresenta fenótipos com valores maiores. Isso mostra a importância do espaço na coevolução, onde as presas que não estão próximas de predadores não sofrem pressão seletiva. Este fato faz com que o sistema seja extremamente dinâmico tanto espacialmente como temporalmente, com extinções e recolonizações locais. Ao incluirmos a possibilidade de especiação de ambos os grupos, é possível observar que quanto maior a restrição, espacial e de diferença genética, maior a formação de espécies.

Palavras-chave: modelo baseado em indivíduos; modelo baseado em agentes; interação antagonística; presas perigosas.

Abstract

One of the main questions in biology is to understand the mechanisms that drive species diversification and coevolution plays an important role in these processes. In antagonistic interactions, such as predator-prey, there is usually a trade-off between co-evolving characters (defenses and counter defenses) and fitness. One example is given by Brodie Jr., Ridenhour e Brodie III, 2002 which studied a system where the prey are salamanders (*Taricha*) with a powerful toxin (tetrodotoxin - TTX), and the predators are snakes (*Thamnophis*), which are resistant to the TTX. Those two characters vary depending on their location, and there are regions with a good match between them and others where significant mismatches are observed.

In this work we created a individual based model (IBM) inspired on this system. In the model prey and predators are spatially distributed and a portion of the genome is used to express their phenotypes, the defensive and counter-defensive characters, while the remainder represents the reproductive compatibility with others individuals of the same species. The individuals can interact with others on their vicinity and the interaction can be a reproductive event or a predation (if the predator phenotype is higher than that of the chosen prey). The population evolution simulates an arms race between the predators and prey on a spatial context. In this thesis we study the conditions for coexistence of preys and predators populations and, under these conditions, the arms race.

We found that, in general, the mean value of prey phenotype was lower than that of the predators. Nonetheless, when we compare only the prey in the vicinity of the predators we find that those values are less different, and in some generations the prey had phenotype with higher values. This shows the importance of space on the coevolutionary dynamics, since some prey are away from the predators and do feel their selective pressure. This fact makes the system to be extremely dynamic both spatially and temporally, with local extinctions and recolonizations. When we include the possibility of speciation, we see that the more stringent the spatial and genetic restrictions the more species are formed.

Keywords: Individual Based Model; Agent Based Model; antagonistic interaction; Dangerous Prey.

Sumário

Dedicatória	5
Agradecimentos	6
1 Introdução	11
2 Modelo	16
2.1 Modelagem	16
2.2 Descrição	17
2.3 Modelo simplificado	19
2.3.1 Propósito	19
2.3.2 Entidades, estados variáveis e escalas	19
2.3.3 Visão geral do processo e planejamento	21
2.3.4 Conceitos do projeto	22
2.3.5 Inicialização	23
2.3.6 Dados de entrada	24
2.3.7 Sub-modelos	24
2.4 Modelo estendido	26
3 Visão geral e coexistência	27
3.1 Introdução	27
3.2 Cenários	28
3.3 Resultados	28
3.4 Discussão	31
4 Corrida armamentista	36
4.1 Introdução	36
4.2 Cenários	37
4.3 Resultados	37
4.3.1 Corrida Armamentista	37
4.3.2 Característica geográfica e o desencontro fenotípico	38
4.4 Discussão	42

	10
5 Especiação	45
5.1 Introdução	45
5.2 Cenários	45
5.3 Resultados	46
5.4 Discussão	60
Conclusão	62
Referências	64
Anexo I - Declaração de Bioética e Biossegurança	71
Anexo II - Declaração de Direitos Autorais	72

Capítulo 1

Introdução

Nenhuma espécie vive isolada e as interações entre diferentes espécies podem interferir no comportamento evolutivo do conjunto. Quando ocorre uma retroalimentação evolutiva nas características dos indivíduos de uma espécie em resposta às características dos indivíduos de uma segunda espécie ocorre a co-evolução (Janzen, 1980). Thompson, 2005 propôs que a co-evolução ocorre em mosaicos geográficos, e para tanto devem existir três componentes: (1) seleção em mosaicos geográficos - a seleção natural em interações interespecíficas varia entre populações, devido a diferenças geográficas em como o *fitness* de uma espécie depende do genótipos da outra espécie e este difere localmente; (2) existência de *hotspots* co-evolutivos - as interações que sofrem seleção recíproca ocorrem somente em algumas comunidades locais, enquanto em outros locais não ocorrem (*coldspots* co-evolutivos); e (3) recombinação de características - a estrutura genética das espécies em co-evolução se modificam com processos de mutações, fluxo gênico, deriva gênica e extinção de populações locais, colaborando com a alteração na distribuição espacial de características e genes potenciais para a co-evolução. A teoria da co-evolução em mosaicos geográficos se baseia em quatro atributos fundamentais da biologia das espécies (Thompson, 1999): (1) a maioria das espécies são coleções de populações geneticamente diferentes; (2) espécies são filogeneticamente conservativas nas suas interações; (3) a maioria das populações locais se especializa na interação com apenas algumas espécies; (4) as respostas ecológicas destas interações diferem entre as comunidades.

Interações agonísticas do tipo predador-presa são importantes para as populações naturais e podem guiar a co-evolução, pois este tipo de interação faz com que características de populações de presas e predadores desenvolvam adaptações e contra adaptações, se assemelhando a uma corrida armamentista. Van Valen, 1973 observou que espécies dentro de um grupo taxonômico tendem a extinguir a uma taxa constante, argumentando que este padrão pode ocorrer devido a uma deterioração estocástica constante das condições ambientais, causada por fatores bióticos ou abióticos. Van Valen enfatizou as interações bióticas agonísticas e chamou este mecanismo de hipótese da rainha vermelha. Este nome se deve ao livro “Alice no país dos espelhos” de Lewis Carroll, onde após ser indagada

pela Alice de por que, no mundo das maravilhas, apesar dela correr o mais rápido que podia ela nunca chegava a lugar algum, a rainha vermelha respondeu “É preciso correr o máximo possível, para permanecermos no mesmo lugar”. Em uma corrida armamentista, assim como ocorreu com a Alice, as espécies devem estar em constante evolução ou se extinguem devido a superação das defesas ou contradefesas e uma das partes envolvidas.

Alguns estudos observaram este embate evolutivo em interações agonísticas, como no caso da serpente do gênero *Thamnophis* e da salamandra do gênero *Taricha* (Brodie III e Brodie Jr., 1990; Brodie Jr., Ridenhour e Brodie III, 2002; Hanifin, Brodie Jr. e Brodie III, 2008). Esta salamandra produz uma potente neurotoxina (tetrodotoxina – TTX) que serve como uma defesa química, bloqueando os canais de sódio nos nervos e tecidos musculares e paralisando os tecidos musculares do predador que as ingerir. As serpentes *Thamnophis* desenvolveram uma resistência à TTX, sendo o único predador potencial destas salamandras. A resistência à TTX se deve a modificações genéticas no canal de sódio (Geffeney et al., 2005; Feldman et al., 2009; Lee et al., 2011; McGlothlin et al., 2014; Hanifin e Gilly, 2015) e possibilita a estas serpentes terem uma grande quantidade de presas, porém possui um custo fisiológico: serpentes mais resistentes se locomovem a velocidades menores que as menos resistentes (Brodie III e Brodie Jr., 1999a; Lee et al., 2011). Além disto, após ingerirem uma salamandra as serpentes ficam praticamente imóveis por um determinado período de tempo. Estas consequências da resistência à TTX pode ser ligada a uma menor chance de sobrevivência e reprodução da serpente (Jayne e F., 1990). Isto indica a existência de uma demanda conflitante entre a resistência à TTX e o *fitness*, já que diminui a possibilidade de fuga de predadores e de reproduzir. Apesar do mecanismo da produção da TTX pelas salamandras ainda ser desconhecida, há evidências que também há um custo indireto de acordo com seu nível de TTX (Hanifin e Gilly, 2015; Brodie III e D., 2015). O custo parece estar relacionado a resistência à toxina que as próprias salamandras necessitam ter. As espécies, de salamandra e serpente, sofreram uma convergência evolutiva, resultando em mudanças similares no canal de sódio (Brodie III e D., 2015). Este sistema de serpente-salamandra está distribuído sobre uma grande área espacial (Hanifin, Brodie Jr. e Brodie III, 2008) e a correlação entre os fenótipos correspondentes (produção e resistência à TTX) não é uniforme (Brodie III e Brodie Jr., 1999a; Brodie Jr., Ridenhour e Brodie III, 2002). Enquanto em diversas regiões os fenótipos estão em equilíbrio, em outros existem desequilíbrios significativos e algo notável é que nestas últimas regiões as características contra-defensivas do predador sempre está a frente das características defensivas da presa. Este padrão geográfico sugere uma dinâmica oscilatória na evolução das características fenotípicas na interação predador presa.

Estudos com a ave cruza-bico (*Loxia* spp.), o esquilo (*Tamiasciurus hudsonicus*) e com coníferas, na América do Norte (Parchman e Benkman, 2002; Benkman et al., 2003; Smith e Benkman, 2007; Parchman et al., 2016), demonstra como a co-evolução pode contribuir para a especiação. Algumas populações de cruza-bico e coníferas se diversifica-

ram de outras, sendo que o processo foi mediado pela presença do esquilo vermelho. Os cruza-bicos possuem um bico característico que permitem abrir as escamas das coníferas, alcançando a semente. Em locais onde o esquilo vermelho está presente eles atuam como predador primário das coníferas, sendo assim a pressão seletiva imposta pelos cruza-bicos é baixa e as coníferas desenvolveram características para se defenderem dos esquilos vermelhos. Porém, em locais onde os esquilos vermelhos estão ausentes, o cruza-bico atua como predador principal e as coníferas desenvolveram características para se defenderem contra estas aves. Este estudo mostra como em alguns locais ocorre o *hotspot* co-evolutivo enquanto outros há o *coldspot* co-evolutivo, mesmo em espécies que possuem interações similares, mas diferem na força da interação.

A dinâmica da rainha vermelha nem sempre é facilmente visível, pois o *fitness* de ambas as espécies mudam somente um pouco durante o tempo, podendo resultar em pouca ou nenhuma mudança aparente no fenótipo das populações em interação, mesmo assim podem apresentar uma mudança contínua na estrutura genética. Decaestecker et al. (2007), verificaram uma dinâmica do tipo rainha vermelha em um sistema parasita hospedeiro, em *Daphnia magna* e *Pasteuria ramosa*. Estes pesquisadores utilizaram organismos dormentes de diversos períodos para verificar a taxa de infecção. Em geral as *D. magna* foram mais infectadas quando expostas às gerações de *P. ramosa* contemporâneas que de gerações anteriores. Quando as *D. magna* foram expostas aos parasitas de gerações futuras a taxa de infecção foi menor que de parasitas contemporâneos. Estes pesquisadores observaram uma rápida mudança evolutiva, de ambas as espécies, com os parasitas se adaptando para infectar hospedeiros e estes para se “livrarem” dos últimos. Eles observaram também, que, quando os parasitas se adaptaram a diferentes genótipos do hospedeiro, houve uma perda na adaptação dos fenótipos de gerações anteriores.

Apesar destas interações coevolutivas serem de extrema importância para as espécies, a forma que estas atuam na diversificação das espécies ainda permanece em debate, com hipóteses sugerindo que a especiação pode ser um resultado indireto e direto da co-evolução (Ehrlich e Raven, 1964; Smith e Benkman, 2007; Althoff, Segraves e Johnson, 2014; Hembry, B. e Goodman, 2014; Parchman et al., 2016; Thompson, 2016). A diversificação das espécies é uma das questões centrais na ecologia e entender como a vida se diversificou a partir de uma única célula originando cerca de 8,7 milhões de espécies (Mora et al., 2011) é um quebra cabeça que necessita uma abordagem interdisciplinar. A teoria mais aceita do surgimento desta diversidade de espécies é a evolutiva, a qual prediz que uma espécie é formada a partir de outra existente, tanto por anagênese como por cladogênese. Os mecanismos evolutivos podem ser basicamente divididos em duas categorias: alopatria (populações em locais distintos) e simpatria (uma única população). O mecanismo mais estudado é a alopatria ou especiação geográfica (Rosenzweig, 1995), que se inicia com a separação da população por meio de uma barreira geográfica impedindo o fluxo gênico e evolução separada das subpopulações influenciadas pelo ambiente em que

estão. A simpatria pode ocorrer por diferentes fenômenos, como a poliploidia (Wood et al., 2009), seleção disruptiva (Rice, 1984) e especiação estaspátrica (Key, 1968), porém nenhuma requer o isolamento da população para ocorrer a especiação.

O processo evolutivo apresenta uma dinâmica temporal e espacial e estudos teóricos que não levam em conta este aspecto podem deixar escapar importantes aspectos desta dinâmica (Durrett e Levin, 1994). Um exemplo clássico é o sistemas parasita-hospedeiro onde o parasita pode sofrer mutações, modificando sua letalidade. Enquanto que com a negligência do espaço (equações de campo médio) a dinâmica resulta na prevalência da forma mais letal do parasita, seguida da extinção de ambas as populações, em modelos espacialmente explícito pode ocorrer apenas extinções locais dos organismos com a subsequente recolonização por hospedeiros e formas menos letais do parasita posteriormente (Rauch, Sayama e Bar-Yam, 2003; Goodnight et al., 2008; Messinger e Ostling, 2009).

O atual projeto tem como objetivo estudar o processo de co-evolução em população de predadores e presas. Utilizando o sistema estudado por Brodie e colaboradores (Brodie III e Brodie Jr., 1999b; Brodie III et al., 2005; Hanifin, Brodie Jr. e Brodie III, 2008) desenvolvemos um IBM para simular esta interação agonística. Nosso objetivo é estudar características qualitativas da dinâmica, entender o papel do espaço na geração dos desequilíbrios fenotípicos encontrados por Hanifin, Brodie Jr. e Brodie III, 2008 e explorar fatores responsáveis na especiação de ambas as espécies.

No capítulo 2 apresentamos uma descrição do modelo baseado em indivíduo desenvolvido para esta tese. No modelo, indivíduos de presa e predadores estão distribuídos em um retângulo bidimensional. Cada indivíduo tem a probabilidade de fazer as seguintes ações: morrer, reproduzir e predar ou ser predado. Cada ação pode sofrer influências de parâmetros e de características locais de cada indivíduo.

No capítulo 3 apresentamos uma visão geral das simulações e uma exploração do espaço de parâmetros para a coexistência dos grupos de predador e presa. Observamos características que assemelham a sistemas predador-presa naturais, como a oscilação da abundância e dos fenótipos dos dois grupos. Observamos também a importância do espaço e de parâmetros do *fitness* para a coexistência de predador e presa.

No capítulo 4 exploramos a coevolução dos fenótipos dos dois grupos. Mostramos que a presença do predador acarreta em uma escalada no fenótipo da presa. Como um dos principais resultados da tese, observamos a importância do espaço para a dinâmica da distribuição espaço-temporal dos fenótipos, possibilitando criar desequilíbrios nas características similares aos do sistema natural.

No capítulo 5 incluímos a possibilidade de especiação em cada grupo, adicionando um parâmetro de diferença genética máxima para a reprodução. Um resultado inesperado foi que ao adicionar a assortatividade reprodutiva ocorreu uma menor coexistência de predador e presa. Observamos também que quanto maior a restrição na área de vida e na diferença genética, maior a quantidade de espécies formadas, para ambos os grupos.

Parte dos capítulos 2, 3 e 4 desta tese foram publicados no artigo “*Coevolution in sexually reproducing populations of predators and prey*” (Nagai e Aguiar, 2016).

Capítulo 2

Modelo

2.1 Modelagem

A co-evolução com interações agonísticas pode ser um fator determinante para a biodiversidade na Terra. Porém, a complexidade envolvida nas interações ambientais, intraespecífica e interespecíficas no processo de evolução torna a análise de situações específicas bastante difíceis. A utilização de modelos simplificados, onde determinados aspectos do problema podem ser isolados e seus efeitos estudados em detalhe, torna-se importante para a compreensão do processo.

Modelos matemáticos tradicionalistas utilizam pressupostos como a homogeneidade dos indivíduos, do espaço e a falta de estocasticidade. Estes pressupostos dificultam o estudo da coevolução por exigir uma modelagem mais elaborada. Apesar disto, o uso destes tipos de modelos é bastante útil devido à sua capacidade de analisar analiticamente seus resultados.

Um dos modelos usados em estudos onde o sistema apresenta uma estocasticidade e que as simulações podem ser espacialmente explícitas, são os modelos baseados em indivíduos (IBM – individual based models; Grimm e Railsback, 2005) ou também conhecidos como modelos baseados em agentes (ABM – agent based models). Nesses modelos a população é representada explicitamente pelos indivíduos que a compõe. O indivíduo é o objeto, ou compartimento, para o qual as regras do modelo são voltadas. Este tipo de modelo permite que padrões emergentes do sistema possam ser estudados, e em ecologia tem sido utilizado para o melhor entendimento de processos evolutivos e ecológicos (Dieckmann e Doebeli, 1999; Jager, 2001; Fielding, 2004; Zia e Rikvold, 2004; Rikvold e Sevim, 2007; Aguiar et al., 2009).

Aguiar et al. (2009) propuseram um modelo neutro de especiação onde uma população de indivíduos geneticamente idênticos e distribuídos homogeneamente no espaço é acompanhada ao longo de várias gerações. A reprodução neste modelo é sexuada e ocorre apenas entre indivíduos próximos, cuja distância espacial (S) seja menor que um

determinado valor. Além disso, a reprodução é viável apenas se a distância genética também for menor que o parâmetro G . Estes pesquisadores observaram que, dependendo da taxa de mutação e dos valores de S e G , a população pode dividir-se em grupos reprodutivamente isolados, levando à especiação sem isolamento geográfico, como ocorre na especiação simpátrica.

2.2 Descrição

A descrição do modelo segue o protocolo ODD (*overview, design concepts, details*) (Grimm et al., 2006; Grimm et al., 2010). Durante o texto o índice 1 será designado para a presa e o 2 para o predador.

Para o melhor entendimento, o modelo será apresentado em duas seções, o modelo simplificado e o estendido. Um esquema geral do modelo é apresentado na figura 2.1.

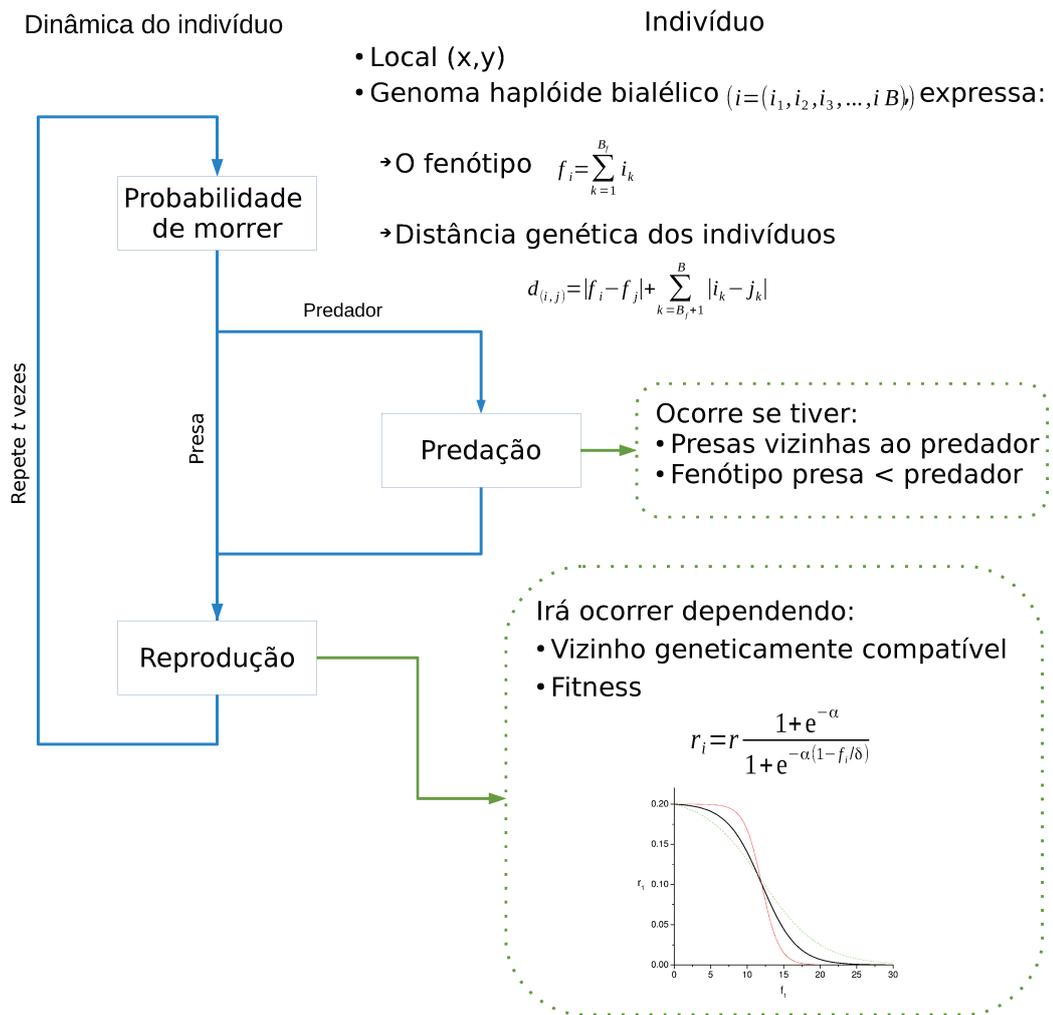


Figura 2.1: Visão geral do modelo, mostrando a dinâmica e as propriedades de cada indivíduo.

2.3 Modelo simplificado

2.3.1 Propósito

O propósito deste modelo é entender a distribuição geográfica e fenotípica de populações em coevolução em sistema predador presa. O modelo é inspirado no sistema de serpentes e salamandras que habitam a costa leste da América do Norte e que apresenta, em algumas áreas, um desbalanço entre a defesa da presa e a resistência do predador.

2.3.2 Entidades, estados variáveis e escalas

As entidades consistem em indivíduos de presa e predador. Os estados variáveis destes indivíduos são sua posição espacial (localizado em uma grade bi-dimensional) e seu genoma. Este último é modelado por uma fita haploide com B_f loci bi-alélicos, de valores zero e um.

$$i = (i_1, i_2, \dots, i_{B_f}). \quad (2.3.1)$$

O genoma determina o fenótipo do indivíduo, que mede a quantidade de toxina produzida pela presa (como forma de proteção de ser comido por predador) ou a resistência à toxina pelo predador. Os fenótipos são atributos de nascença aos indivíduos e são modelados como uma característica aditiva:

$$f(i) = \sum_{k=1}^{B_f} i_k. \quad (2.3.2)$$

Sendo assim, a quantidade de 1's no genoma é o quanto a presa produz de toxina ou a resistência do predador.

O fenótipo também determina a probabilidade de reprodução de cada indivíduo. Nós assumimos a existência de uma demanda conflitante entre o fenótipo e o custo reprodutivo. Assumimos ainda que a forma funcional deste custo é similar para ambos, predador e presa, porém os parâmetros da função pode diferir para cada grupo. Modelamos a probabilidade de reprodução, para presas e predadores, de acordo com as equações, respectivamente:

$$r_1(i) = r_{max1} \frac{1 + e^{-\alpha_1}}{1 + e^{-\alpha_1(1-f_1(i)/\delta_1)}}, \quad (2.3.3)$$

$$r_{(2)}(i) = r_{max2} \frac{1 + e^{-\alpha_2}}{1 + e^{-\alpha_2(1-f_2(i)/\delta_2)}}, \quad (2.3.4)$$

O parâmetro α especifica a suavidade da curva, o valor de δ a posição do ponto de inflexão e r_{max} a probabilidade máxima do indivíduo se reproduzir (fig. 2.2).

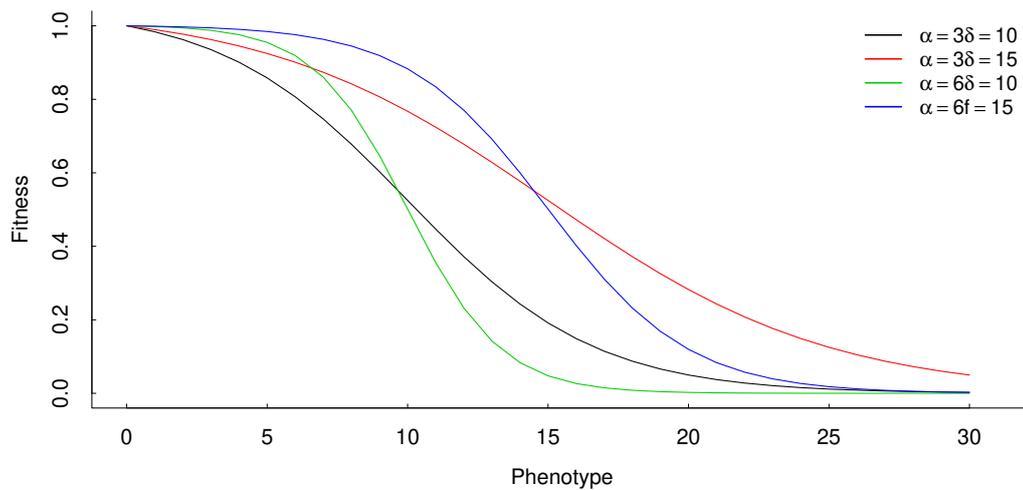


Figura 2.2: Probabilidade de reprodução como função do nível de toxina para $r_{max1} = 1$, $\alpha = 3$ e $\delta = 10$ (preta); $\alpha = 3$ e $\delta = 15$ (vermelha); $\alpha = 6$ e $\delta = 10$ (verde); $\alpha = 6$ e $\delta = 15$ (azul). A diminuição na probabilidade de reprodução é o reflexo do custo associado ao nível de toxina.

O ambiente é descrito como uma grade retangular bi-dimensional, onde os locais podem representar ambientes favoráveis à ocupação ou ambientes inóspitos (barreiras). Os locais disponíveis podem ser ocupados por um único indivíduo (presa ou predador) ou ficar vazio. Com exceção das barreiras, o ambiente é homogêneo, portanto todos os locais da grade são ecologicamente equivalentes. Locais com barreiras, que não podem ser ocupados por indivíduos, serão localizadas no centro da metade inferior do retângulo (fig. 2.4). A barreira tem dois propósitos: primeiro ela é inspirada no sistema serpente-salamandra, que apresenta um ambiente em forma de ferradura devido à área inóspita do vale *San Joaquim*. Segundo, ela permite observar o papel de corredores na dinâmica (fig. 2.3).

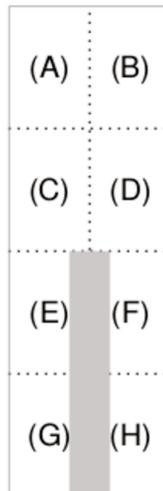


Figura 2.3: Representação das regiões criadas, em uma área retangular de tamanho 80×250 . A área em cinza representa a barreira criada (de tamanho 20×125), localizada na região inferior central, na qual há uma impossibilidade dos indivíduos passarem ou permanecerem nela.

2.3.3 Visão geral do processo e planejamento

Os indivíduos de presa tem a probabilidade de morrer ou reproduzir e os de predador podem morrer, se alimentar de uma presa e, se obtiverem sucesso na captura, reproduzir. A taxa de mortalidade, d_1 para a presa e d_2 para o predador, são números fixos entre 0 e 1 que dão a probabilidade do indivíduo de morrer em cada geração.

A reprodução é sexuada e local. Ela envolve um indivíduo focal e um parceiro reprodutivo. A busca do parceiro se dá na vizinhança do indivíduo focal, em uma área circular de raio $S_{(1,2)}$. A prole é obtida através de uma ligação cruzada das fitas que representam os genomas dos pais. Após a obtenção do genoma da prole, há uma probabilidade de mutação $\mu_{(1,2)}$ para cada locus, modificando o valor de 0 para 1 ou de 1 para 0.

A predação somente irá ocorrer se existir pelo menos uma presa na vizinhança do predador e se o seu fenótipo for maior que o do indivíduo a ser predado.

A dinâmica da simulação ocorre da seguinte forma:

Um indivíduo, presa ou predador, é selecionado. Se o indivíduo for uma presa ele tem uma probabilidade d_1 de morrer devido a fatores externos à presença de predador. Se não morrer ele reproduz se houver uma outra presa dentro de sua vizinhança de interação e existir um local vazio para o estabelecimento da prole.

Se o indivíduo selecionado for um predador, ele tem a probabilidade d_2 de morrer (mortalidade intrínseca). Se ele sobreviver, uma presa é escolhida aleatoriamente dentro de sua vizinhança. A predação é realizada com sucesso se a resistência do predador for

maior ou igual a defesa da presa escolhida:

$$f_2 \geq f_1 - R, \quad (2.3.5)$$

onde R é a “resistência intrínseca” do predador, que permite que ele consiga predar algumas presas mesmo quando $f_2 < f_1$. Nós usamos $R = 1$ na maioria das simulações dando ao predador uma pequena vantagem sobre a presa. Aumentando o R diminui a pressão seletiva sobre o predador, já que para R muito alto ele pode comer praticamente qualquer presa. Se o predador não tiver sucesso na predação ele irá morrer. Se ele conseguir predar ele tem uma chance de reproduzir. A reprodução irá ocorrer de forma análoga ao da presa (havendo parceiro reprodutivo dentro da vizinhança de interação e espaço para a prole).

A dinâmica é um processo discreto, na qual em um passo de tempo todos os indivíduos das populações (de predador e presa) terão a oportunidade de realizar as ações: morrer ou reproduzir para a presa; morrer, predar e reproduzir para os predadores.

2.3.4 Conceitos do projeto

Os *princípios básicos* deste modelo são os seguintes: (1) o processo coevolutivo depende do espaço e do tempo (Thompson, 2005; Decaestecker et al., 2007; Hanifin, Brodie Jr. e Brodie III, 2008); (2) há um fenótipo na interface da interação coevolutiva (Brodie Jr., 1968; Brodie III e Brodie Jr., 1990). Esses dois princípios básicos estão implementados da seguinte forma: (i) a interação entre predador e presa é mediada por um único fenótipo que é codificado geneticamente e está sujeito à mutações aleatórias; (ii) o ambiente é espacialmente explícito e as interações ocorrem somente entre indivíduos próximos; (iii) a reprodução é sexuada e os indivíduos são haplóides e hermafroditas. Os predadores somente podem predar ou se reproduzir dentro de sua área de ação, uma área circular de raio S_2 centralizado no indivíduo. Assim como as presas somente podem se reproduzir em uma área circular de raio S_1 , centralizada no indivíduo.

A distribuição fenotípica e a abundância dos grupos são *propriedades emergentes* do sistema e é monitorada no espaço e ao longo do tempo.

A característica *adaptativa* de cada população é o valor do fenótipo, defesa e resistência, que estão na acoplados pela predação e pela demanda conflitante entre o valor da característica e a capacidade reprodutiva. Em uma interação predador-presa, se o valor fenotípico da presa é muito alto em relação ao do predador, ela não será predada e o predador morre, enquanto que se ocorrer o contrário a presa será comida e o predador poderá se reproduzir. Uma presa com alto valor de fenótipo pode não ser predada, porém terá uma menor probabilidade de reprodução.

As *interações* entre os indivíduos ocorrem tanto por encontros diretos dos indivíduos do mesmo grupo (para a reprodução) como por grupos diferentes, no caso da predação.

Interações também podem ocorrer indiretamente por competição por espaço, dado que dois indivíduos não ocupam o mesmo local, e para a reprodução é necessário um sítio vazio dentro da vizinhança.

Por se tratar de um modelo baseado em indivíduo, existem *estocasticidades* presentes na mortalidade e reprodução, controladas pelos parâmetros de probabilidades ($d_{(1,2)}$, para a mortalidade, e $r_{(1,2)}$, para a reprodução) e na escolha do parceiro reprodutivo, um coespecífico escolhido aleatoriamente na vizinhança do indivíduo focal, dentro da área circular de raio $S_{(1,2)}$. A estocasticidade também ocorre na geração do genoma da prole, que é gerada a partir de uma ligação cruzada escolhida aleatoriamente em um ponto dos genomas dos pais e de mutações de cada locus em uma taxa de $\mu_{(1,2)}$. Ademais, na predação também ocorre a escolha aleatória da presa na vizinhança do predador.

O genoma e a localização de cada indivíduo é salvo como dados de saída, a partir destes dados nós podemos calcular a abundância e as distribuições geográficas e fenotípicas de cada grupo.

2.3.5 Inicialização

No começo de cada simulação todos os alelos, de todos os indivíduos, são iniciados com o valor zero. Os predadores e as presas começam nas regiões (C) e (D) (primeiro painel da fig.2.4). Nestas regiões, a probabilidade de que cada local seja inicialmente ocupado por presa ou predador é dada por $P_{(1,2)}$. Com a probabilidade $1 - (P_1 + P_2)$ o local permanece desocupado.

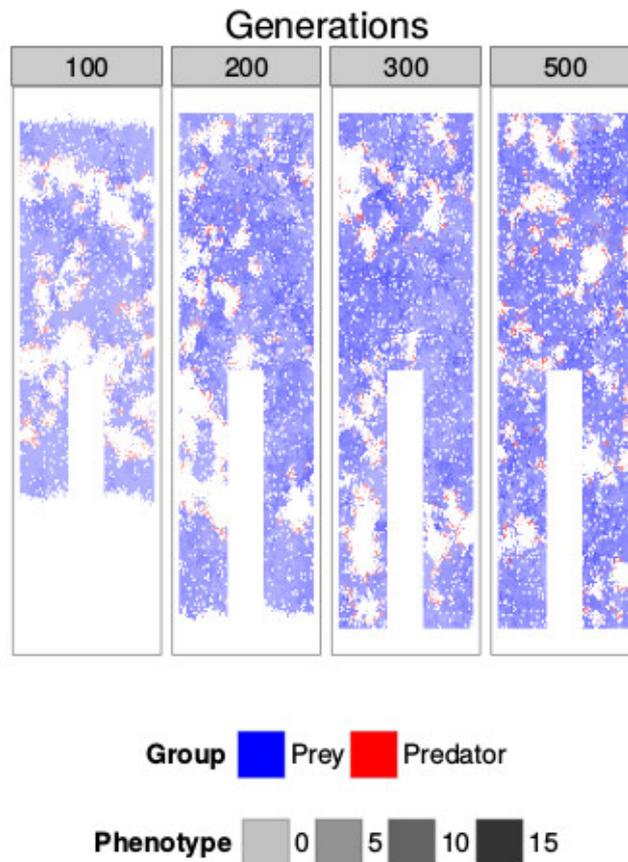


Figura 2.4: Exemplos de uma simulação nas gerações 100, 200, 300 e 500. Pontos vermelhos representam os predadores e os azuis representam as presas. A intensidade de cada cor é dada de acordo com valor do fenótipo de cada indivíduo. Para esta simulação utilizamos os parâmetros: $S_{(1,2)} = 10$, $B_{(1,2)} = 20$, $Bf_{(1,2)} = 20$, $\mu_{(1,2)} = 10^{-3}$, $r_{max1} = 0.6$, $r_{max2} = 0.3$, $D_1 = 0.2$, $D_2 = 0.08$, $\alpha_1 = 3$, $\alpha_2 = 6$, $\delta_1 = 10$ e $\delta_2 = 10$

2.3.6 Dados de entrada

Os dados de entrada consistem nos valores das dimensões da grade bi-dimensional, os locais de barreira e os parâmetros relacionados às probabilidades de mortalidade, predação e reprodução (veja tabela 2.1). No caso da simulação continuar de uma anterior, também serão informadas as posições espaciais e os genomas dos indivíduos do final da simulação à ser continuada.

2.3.7 Sub-modelos

O algoritmo tem quatro módulos básicos: *find-neighbors*, *fitnes-calculus*, *prey-reproduction* e *predador-reproduction*.

O sub-modelo *find-neighbors* procura na vizinhança de um indivíduo e retorna quais locais estão ocupados por presa, predadores e sítios vazios. O sub-modelo tem dois pa-

Tabela 2.1: Tabela com os nomes e descrições dos dados de entrada.

Nome	Descrição
T	tempo - número de gerações da simulação
$L_{(x,y)}$	tamanho das dimensões de x e y da grade
$P_{(1,2)}$	probabilidade de um local ser ocupado por presa ou predador no começo da simulação
$d_{(1,2)}$	taxa de mortalidade de presa e predador
$r_{(max1,max2)}$	probabilidade máxima de reprodução de presa e predador
$S_{(1,2)}$	raio de interação espacial de presa e predador
$Bf_{(1,2)}$	tamanho do genoma da presa e do predador
$\mu_{(1,2)}$	taxa de mutação por <i>locus</i> da presa e do predador
$\alpha_{(1,2)}$	parâmetro que controla a suavidade da função de <i>fitness</i>
$\delta_{(1,2)}$	parâmetro que indica o ponto de inflexão da função de <i>fitness</i>
R	valor da resistência intrínseca do predador

râmetros: a posição espacial do indivíduo focal e o raio $S_{(1,2)}$ da área de interação do grupo que este indivíduo. E como saída ele retorna vetores com a localização das presas, predadores e locais vazios na vizinhança.

O sub-modelo *fitness-calculus* calcula a probabilidade dos indivíduos se reproduzirem r_i de acordo com a equação 2.3.3 e 2.3.4, como mostra a figura 2.2. Os valores de r_i depende do valor fenotípico do indivíduo f_i (equação 2.3.2).

O sub-modelo *prey-reproduction* verifica se o indivíduo focal irá se reproduzir, de acordo com sua probabilidade de reprodução r_1 (equação 2.3.3 e 2.3.4). Se o indivíduo for reproduzir é sorteado um parceiro reprodutivo aleatoriamente de sua vizinhança, que é obtido do sub-modelo *find-neighbors*. O genoma da prole é obtido após uma ligação cruzada a partir dos genomas parentais. Um ponto de ligação cruzada k é sorteado aleatoriamente e dois genomas são produzidos ao ligar os primeiros k genes do indivíduo focal com o restante $Bf - k$ genes de seu parceiro e vice-versa. Um dos dois genomas criados é sorteado com chances iguais e para cada gene pode ocorrer a mutação de 0 para 1 e de 1 para 0 com probabilidade μ_1 . O genoma resultante é designado para a prole.

O indivíduo gerado será colocado em um sítio vazio, aleatoriamente, na vizinhança do indivíduo focal, dentro de uma área circular de raio S_1 . Se não existir um local vazio próximo ao indivíduo focal a reprodução não irá ocorrer. Os parâmetros para este sub-modelo é o indivíduo focal e o vetor com os vizinhos, gerado pelo sub-modelo *find-neighbors*. Como saída ele retorna o local e o genoma da prole.

O sub-modelo *predator-reproduction* é similar ao *prey-reproduction*, com a exceção de que antes da reprodução do indivíduo selecionado é verificado se ele consegue pregar uma presa. Primeiro uma presa é selecionada aleatoriamente da vizinhança do predador focal; se a presa tiver um fenótipo menor ou igual ao fenótipo do predador mais a resistência intrínseca, então ocorre a predação e o indivíduo se reproduz. Se a predação não for realizada com sucesso, então o indivíduo morre sem se reproduzir.

2.4 Modelo estendido

Pelo modelo simplificado, podemos verificar que não há restrição na reprodução dos indivíduos. Com todos os indivíduos podendo se reproduzir, independente da diferença genética entre eles, não ocorre especiação e sempre os indivíduos do mesmo grupo pertencerão à mesma espécie.

No modelo estendido, toda a dinâmica continuará a mesma, porém será incluída a reprodução assortativa, que ocorrerá somente entre indivíduos com uma similaridade gênica. Isto permitirá a ocorrência de especiação nos diferentes grupos.

Neste modelo o parâmetro B_f é o tamanho do genoma responsável pelo fenótipo (equação 2.3.2), enquanto que o tamanho do genoma completo é dado pelo parâmetro B . Ambos os grupos, presa e predador, irão ter o genoma de mesmo tamanho e o genoma dos indivíduos será dado por:

$$i = (i_1, i_2, \dots, B). \quad (2.4.1)$$

Assim como no modelo simplificado a característica fenotípica responsável pela interação coevolutiva, defesa (presa) e contra-defesa (predador), é uma característica aditiva (equação 2.3.2). Todos os outros loci, de $B_f + 1$ até B são interpretados como características binárias independentes. A distância genética entre dois indivíduos de um mesmo grupo é definida por:

$$d(i, j) = |f(i) - f(j)| + \sum_{k=B_f+1}^B |i_k - j_k|. \quad (2.4.2)$$

A primeira parte ($|f(i) - f(j)|$) mede a diferença quantitativa da característica fenotípica de interação (defesa e contra-defesa) e a segunda parte ($\sum_{k=B_f+1}^B |i_k - j_k|$) representa a diferença alélica entre o restante das características.

Indivíduos do mesmo grupo podem se reproduzir se

$$d(i, j) \leq G. \quad (2.4.3)$$

A diferenciação entre espécies é dada se um ou mais indivíduo(s) apresentar um diferença genética maior que G com o restante dos indivíduos do mesmo grupo, presa ou predador.

Capítulo 3

Visão geral e coexistência

3.1 Introdução

O processo de coevolução tem um componente espacial importante, o que permite que diferentes locais do mesmo sistema apresentem diferentes densidades populacionais e distribuição de fenótipos, dependendo das condições e recursos locais e também da taxa migratória (Benkman et al., 2003). Assim como a importância da variação espacial, o tempo apresenta um papel notável em sistemas coevolutivos (Decaestecker et al., 2007). Esta multidimensionalidade da dinâmica coevolutiva faz com que o estudo deste importante processo seja muito difícil, fazendo com que o uso de modelos matemáticos e simulações se torne uma ferramenta importante que nos permite entender o papel de componentes específicos do sistema.

A coevolução de um sistema predador-presa pode ser instável a longo prazo, devido a extinção de um ou ambos os grupos. Um dos fatores que pode levar esta instabilidade é a alta eficiência do predador em explorar sua caça, levando a uma depleção das presas caso não haja um local livre de predação onde estas possam se abrigar (Rosenzweig e MacArthur, 1963; *Predação*). Esta instabilidade é chamada de paradoxo do enriquecimento (Rosenzweig, 1971). De acordo com este paradoxo se a capacidade suporte de uma população de presa aumentar, de uma situação que apresenta um sistema estável, as oscilações na abundância populacional (de predadores e/ou de presas) irão ter uma amplitude cada vez maior ficando cada vez mais próximas a zero, levando à extinção de um ou ambos os grupos.

Neste capítulo exploramos um pouco algumas propriedades emergentes do sistema, como a flutuação populacional e a coexistência dos dois grupos, predadores e presas. Primeiramente observando se o modelo apresenta aspectos do sistema natural e, posteriormente, tentando entender alguns fatores que favorecem a coexistência do sistema predador-presa.

3.2 Cenários

Um desafio do modelo é de manter a coexistência entre os grupos. Simulações preliminares mostram que a coexistência do sistema predador presa nem sempre é alcançada, levando à morte dos predadores ou à morte das presas e, conseqüentemente também dos predadores. Devido a esta instabilidade populacional dos dois grupos, primeiro exploramos em quais conjuntos de parâmetros a coexistência era possível, utilizando o modelo simplificado (explicado no capítulo 2). Para isto simulamos diversos cenários, com os diferentes conjuntos de parâmetros (tab. 3.1), mantendo-se alguns valores fixos em todas as simulações (tab. 3.2).

Tabela 3.1: Valores dos parâmetros utilizado para explorar a coexistência dos dois grupos.

Nome	Presa	Predador
taxa reprodutiva máxima	$r_{max1} = \{0.1, 0.2, \dots, 1\}$	$r_{max2} = \{0.1, 0.2, \dots, 1\}$
raio de interação espacial	$S_1 = \{10, 20, 30\}$	$S_2 = \{10, 20, 30\}$
resistência intrínseca do predador		$R = \{1, 2, 3\}$
suavidade da função de <i>fitness</i>	$\alpha_1 = \{3, 6\}$	$\alpha_2 = \{3, 6\}$
ponto de inflexão da função de <i>fitness</i>	$\delta_1 = \{10, 15\}$	$\delta_2 = \{10, 15\}$

Cada cenário foi simulado 10 vezes por 5000 gerações, com uma grade de tamanho $L_x = 80$ e $L_y = 250$.

Também verificamos a importância do raio de interação espacial (S_1 e S_2) para a coexistência. O restante dos parâmetros foram fixados em valores onde a coexistência era possível ($r_{max1} = 0.6$, $r_{max2} = 0.3$, $\alpha_1 = 3$, $\alpha_2 = 6$, $\delta_1 = 10$, $\delta_2 = 10$)

Tabela 3.2: Valores dos parâmetros fixos em todas as simulações.

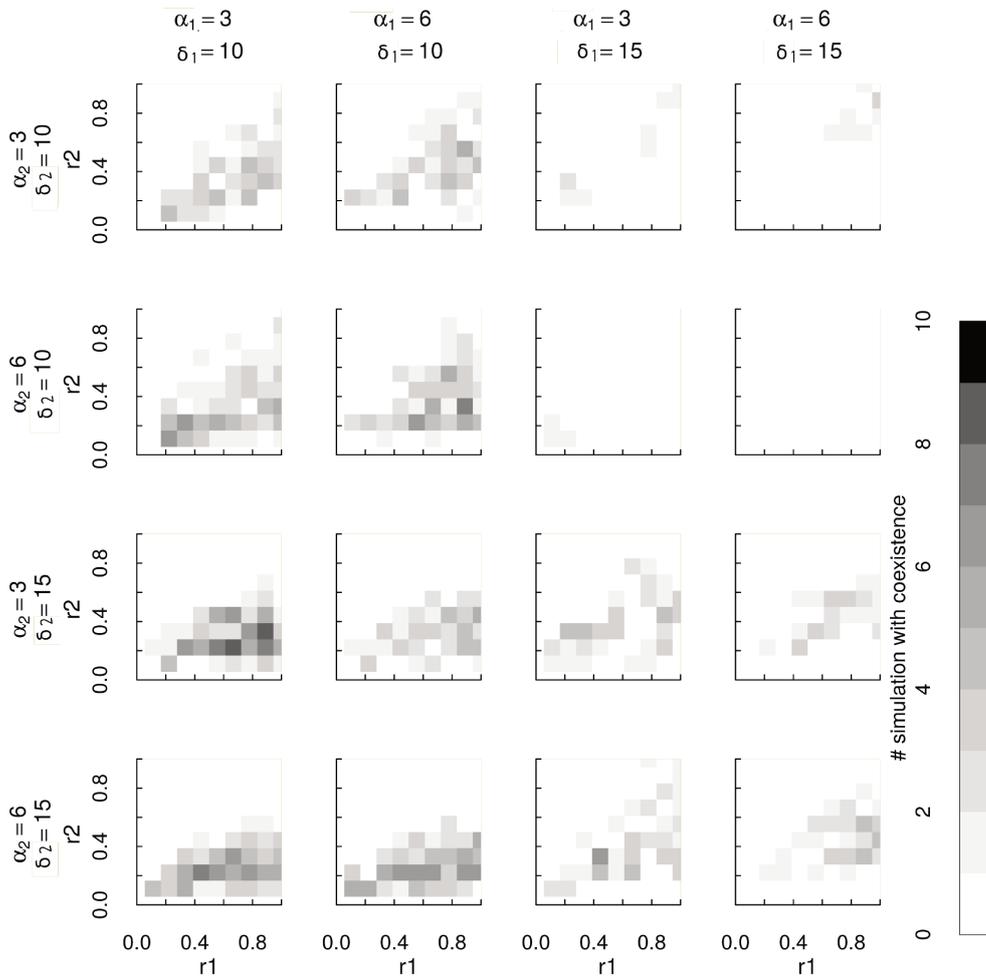
Nome	Presa	Predador
taxa de mortalidade	$d_1 = 0.2$	$d_2 = 0.08$
tamanho do genoma	$Bf_1 = 20$	$Bf_2 = 20$
taxa de mutação	$\mu_1 = 10^{-3}$	$\mu_2 = 10^{-3}$
prob. de um local ser ocupado por ind. de cada grupo	$P_1 = 0.8$	$P_2 = 0.1$

3.3 Resultados

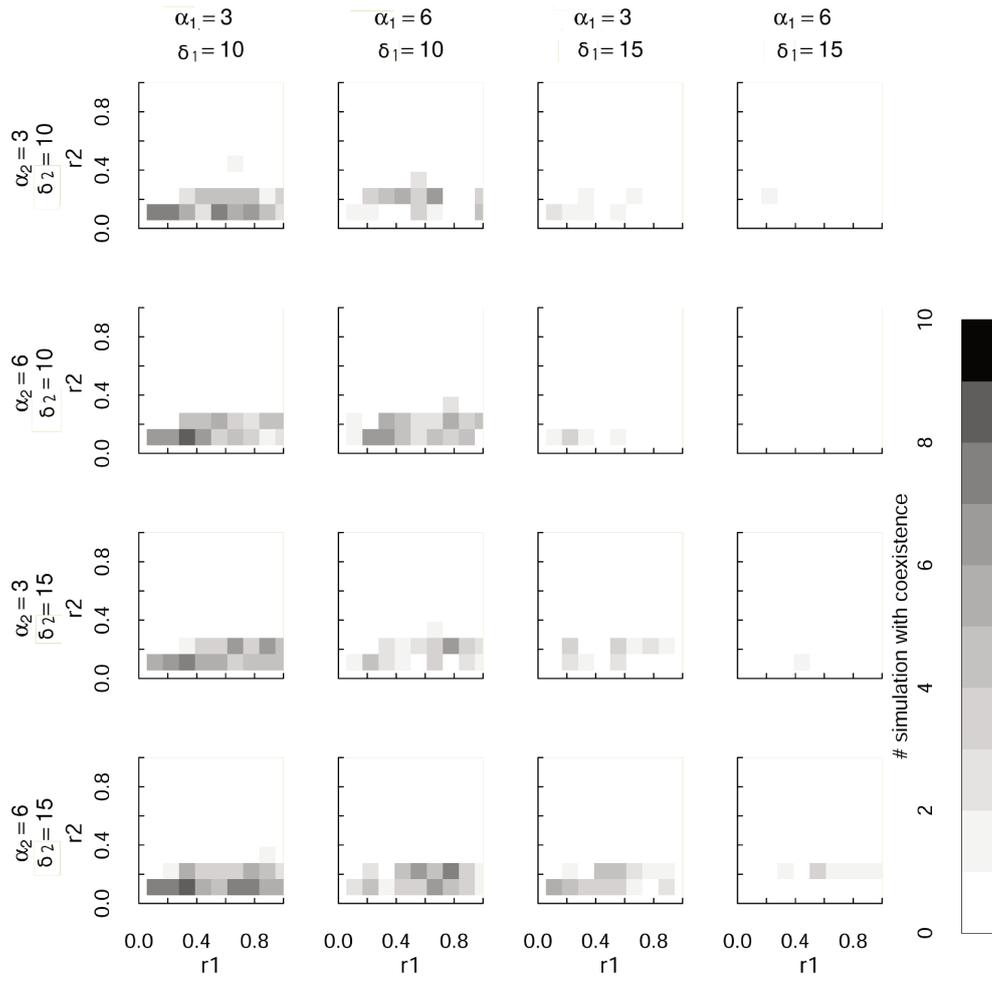
A coexistência do predador e presa ocorreu em um espaço de parâmetros muito restrito, sendo comum a extinção de um ou dos dois grupos. No caso em que somente um dos grupos permaneceu na simulação, os predadores foram extintos levando a uma dominação completa das presas. Quando não houve a sobrevivência de nenhum grupo, primeiro ocorreu a extinção da presa seguido do predador, devido à necessidade da presa

para a existência do predador. A coexistência ocorreu especialmente quando a taxa reprodutiva máxima da presa era maior que a do predador ($r_{max1} > r_{max2}$) e quando a pressão seletiva da presa era maior ($\delta_1 \leq \delta_2$ e $\alpha_1 \leq \alpha_2$), como mostra a fig 3.1.

Quanto aos parâmetros de mobilidade dos dois grupos ($S_{1,2}$) vemos que houve uma maior coexistência quando as presas tinham um maior alcance ($S_1 > S_2$, fig. 3.2).



(a) $R = 1$



(b) $R = 2$

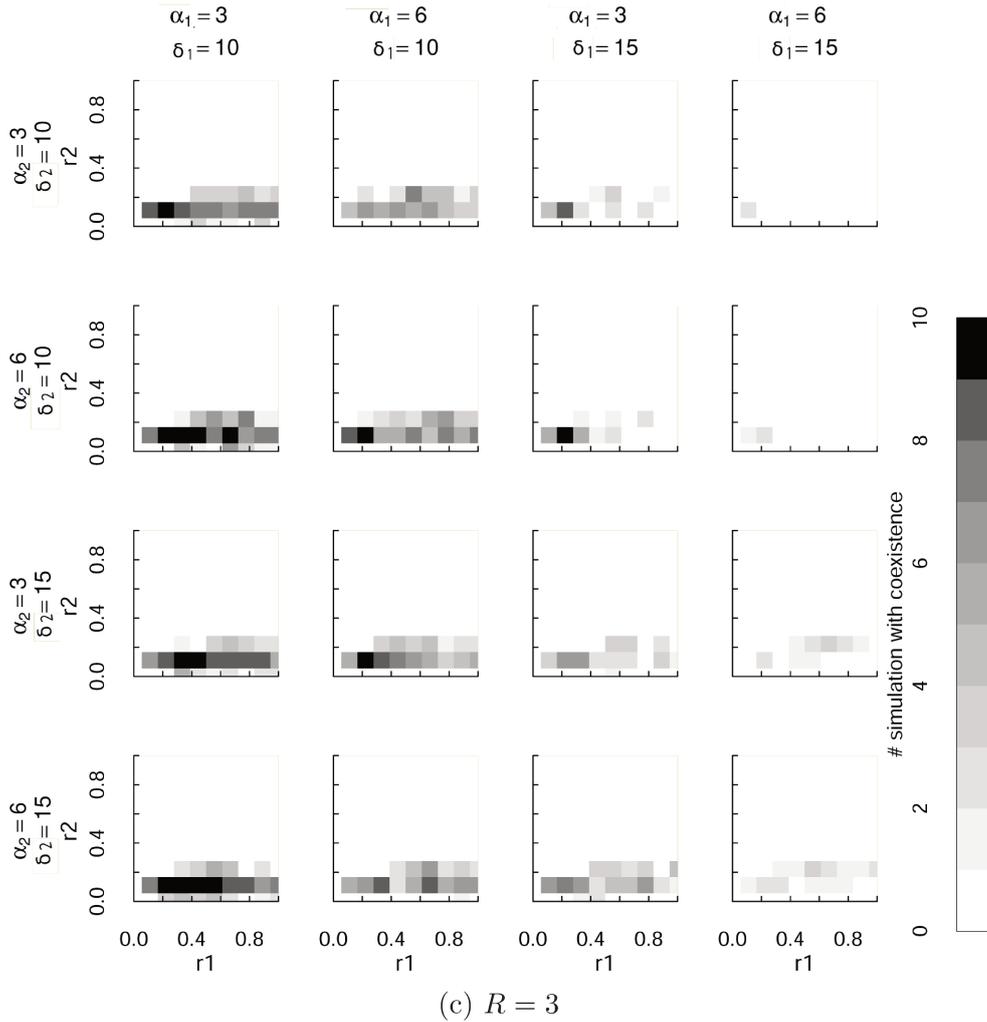


Figura 3.1: Coexistência de predador e presa para diferentes valores de resistência intrínseca do predador (a) $R = 1$, (b) $R = 2$ e (c) $R = 3$. Para cada conjunto de parâmetros tem um gráfico com valores de r_{max1} e r_{max2} variando de 0 a 1. A quantidade de simulações que, no final, apresentou coexistência está marcado pela intensidade da cor, com o mais escuro alcançando mais simulações que chegaram à coexistência. Para esta figura além dos parâmetros fixos da tabela 3.2, fixamos $S_1 = 10$ e $S_2 = 10$.

Na simulação, podemos ver que a população de presa é mais abundante que a de predador e apresentam uma maior oscilação (fig. 3.3 e fig. 3.4).

3.4 Discussão

Processos de coevolução em sistemas predador-presa mostram uma importante dinâmica espaço-temporal (Thompson, 1999; Benkman et al., 2003; Decaestecker et al., 2007; Hanifin, Brodie Jr. e Brodie III, 2008). Esta característica dinâmica da coevolução faz com que estudos empíricos sejam difíceis e desafiadores. Neste contexto, modelos matemáticos e simulações se provaram úteis em ajudar na compreensão do sistema. Apesar do modelo ter diversos pressupostos e parâmetros, ele é uma versão simplificada do sis-

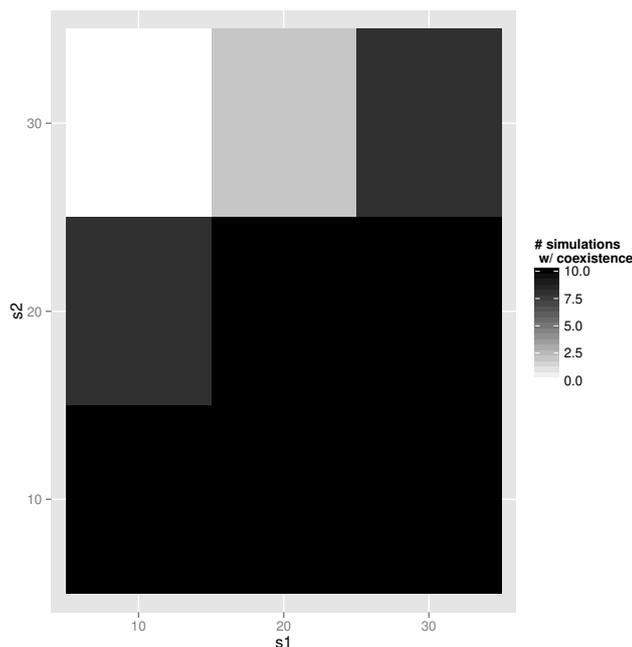


Figura 3.2: Coexistência de predador e presa, para os parâmetros $S_1 = \{10, 20, 30\}$, $S_2 = \{10, 20, 30\}$. Para esta figura, além dos parâmetros fixos da tabela 3.2 fixamos $r_{max1} = 0.6$, $r_{max2} = 0.3$, $\alpha_1 = 3$, $\alpha_2 = 6$, $\delta_1 = 10$, $\delta_2 = 10$ e $R = 1$. A quantidade de simulações que, no final, apresentou coexistência está marcado pela intensidade da cor, quanto mais escuro maior a quantidade de simulações que chegaram à coexistência.

tema natural o que dificulta comparações direta entre os resultados das simulações e dos dados empíricos. Porém, nosso modelo apresentou características qualitativas semelhantes aos sistemas predador-presa naturais, como a defasagem temporal da população dos dois grupos. Observamos também similaridades na distribuição fenotípica do sistema de salamandras do gênero *Taricha* e serpentes *Thamnophis* (Brodie Jr., Ridenhour e Brodie III, 2002; Hanifin, Brodie Jr. e Brodie III, 2008) no qual foi baseado para a geração do modelo, que será explorada no capítulo 4.

A defasagem temporal nas populações dos dois grupos, visto nas simulações do modelo, são comuns em sistemas predador-presa e se deve principalmente ao fato do crescimento de um dos grupos depender do outro. Portanto quando a presa atinge uma grande abundância populacional, os predadores possuem uma grande quantidade de alimento e conseqüentemente um maior crescimento populacional. Este crescimento faz com que a quantidade de presas diminua e a sua população decline, levando conseqüentemente à um decréscimo da população de predadores, fazendo com que haja locais livres de predadores para a presa e voltando para o começo do ciclo.

A coexistência do predador e da presa ocorreu em um conjunto de espaço de parâmetros onde o custo da demanda conflitante, entre o fenótipo e a taxa de reprodução, era maior para a presa que para o predador, mostrando uma assimetria na interação de coevolução. No nosso modelo esta assimetria foi necessária para a estabilidade do sistema. Isto

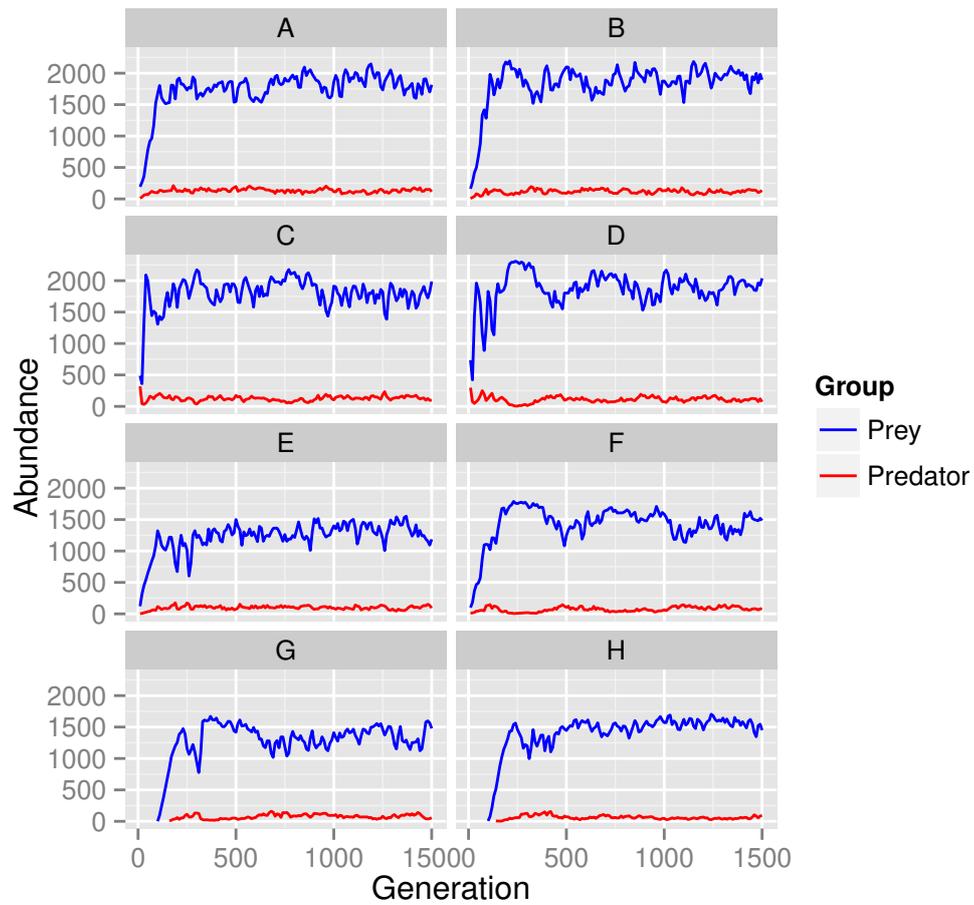


Figura 3.3: Abundância da população de cada grupo ao longo do tempo em cada região de uma simulação, para os parâmetros fixos da tabela 3.2 e: $S_1 = 10$, $S_2 = 10$, $r_{max1} = 0.6$, $r_{max2} = 0.3$, $\alpha_1 = 3$, $\alpha_2 = 6$, $\delta_1 = 10$, $\delta_2 = 10$ e $R = 1$.

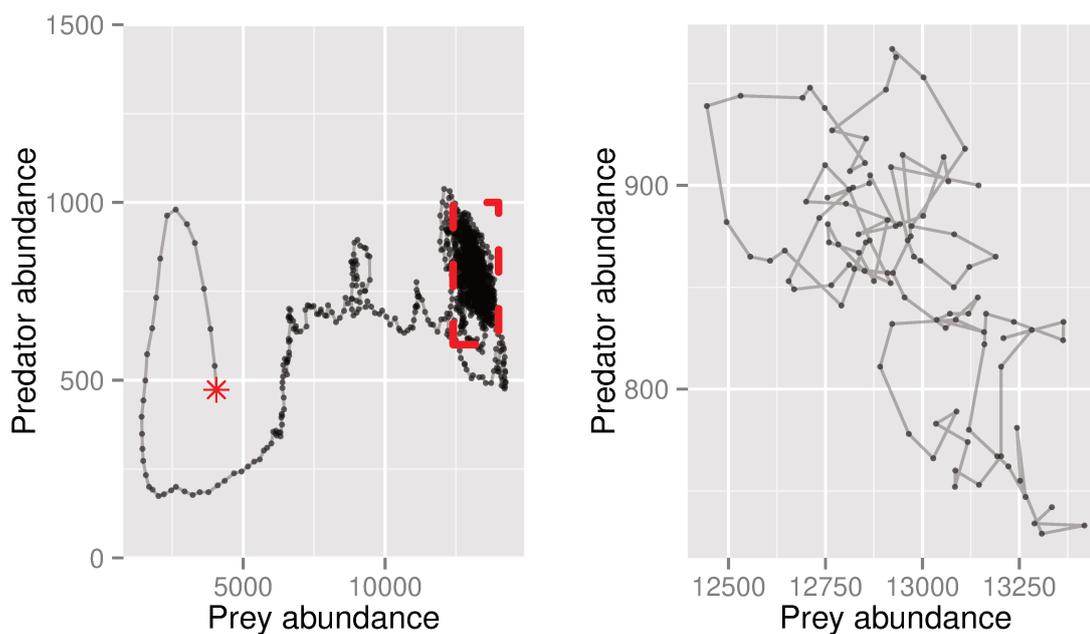


Figura 3.4: Diagrama de fase da abundância de predador e presa. No primeiro painel estão as 1500 gerações, a estrela vermelha representa o início da simulação. No segundo painel estão presentes somente as últimas 100 gerações (1400-1500), as quais estão dentro do quadrado vermelho do primeiro painel. Os parâmetros utilizados foram os da tabela 3.2 e: $S_1 = 10$, $S_2 = 10$, $r_{max1} = 0.6$, $r_{max2} = 0.3$, $\alpha_1 = 3$, $\alpha_2 = 6$, $\delta_1 = 10$, $\delta_2 = 10$ e $R = 1$.

é consistente com observação naturais, onde em interações predador-presa há uma maior pressão seletiva sobre a presa do que para o predador (Dawkins e Krebs, 1979; Brodie III e Brodie Jr., 1999b), sendo um indicativo de que em sistemas onde ocorre um padrão inverso há uma probabilidade de que seja instável, levando a extinção dos predadores ou de ambas as espécies (Slatkin e Smith, 1979).

Uma das condições para a coexistência do sistema predador-presa é que quando a abundância de presas é baixa, a seleção atuando na presa para aumentar sua abundância deve ser maior que a seleção do predador para diminuí-la (Slatkin e Smith, 1979). Uma forma de atingir esta condição é a presa evoluir mais rapidamente que os predadores (Schaffer e Rosenzweig, 1978). No nosso modelo, a taxa de mutação individual para os dois grupos é igual, porém dois fatores interagem em favor da presa: a maior abundância e a distribuição espacial. A maior abundância de presa permite que mutações ocorram mais vezes, aumentando a taxa de mutação para a população. A grande distribuição espacial da presa faz com que parte da população de presas não estejam em contato com os predadores, permitindo estes indivíduos que abaxem suas defesas, aumentando assim a taxa reprodutiva.

O parâmetro espacial também mostrou ser um fator importante para a coexistência de predadores e presas. Com uma maior instabilidade quando os predadores apresentavam

maior raio de área de vida. Um resultado similar foi encontrado em um modelo predador-presa gerado por Rodrigues e Tânia, 2008, que também verificou uma maior coexistência dos dois grupos quando o parâmetro de difusão era similar para predador e presa. Este é um resultado bem intuitivo, um maior raio de ação dos predadores permite o acesso a um maior número de presas, o que elimina os locais livre de predadores, fazendo com que sejam totalmente predadas e com a extinção das presas leva à extinção dos predadores.

Capítulo 4

Corrida armamentista

4.1 Introdução

Em sistema coevolutivos as características espaço-temporal são importantes. Observações empíricas indicam que locais com populações coadaptadas são efêmeras, propensos à incompatibilidades, extinções e recolonizações por outras populações (Comins, M.P. e M., 1992; Hassell, H.N. e R.M., 1994; Rand, Keeling e Wilson, 1995; Kareiva e D., 1997; Burdon e Thrall, 1999).

Interações antagonísticas em processos coevolutivos, tais como predador-presa (Brodie III e Brodie Jr., 1999b; Toju e Sota, 2006) ou parasita-hospedeiro (Decaestecker et al., 2007), são uma das principais forças de seleção (Abrams, 2000) e podem resultar em uma escalada nas características que estão na interface da interação entre as espécies participantes, levando a uma corrida armamentista (Van Valen, 1973). Algumas salamandras desenvolveram altos níveis de toxina, protegendo-as da maioria dos predadores, assim como a serpente que a preda desenvolveu um alto nível de resistência à esta toxina (Brodie Jr., Ridenhour e Brodie III, 2002; Hanifin, Brodie Jr. e Brodie III, 2008). Assim como plantas apresentaram altos índices de fitoquímicos na presença de herbívoros Zangerl e Berenbaum, 2005. Outros exemplos são mais conspícuo, como o aumento no rostro de insetos correlacionando com o tamanho do fruto predado (Carroll e Boyd, 1992; Toju e Sota, 2006).

Neste capítulo estudamos como a coevolução pode levar a uma escalada e flutuações fenotípicas, assim como a possibilidade de locais com uma não correlação fenotípica entre predadores e presas. Outra questão explorada é o de por que os predadores, nos locais com incompatibilidade fenotípica, apresentam maior contra-defesa necessária para predar as presas presentes.

4.2 Cenários

Baseado nas simulações de coexistência, e também utilizando o modelo simplificado, nós fixamos os parâmetros nos valores mostrados na tabela a seguir:

Tabela 4.1: Valores dos parâmetros utilizado

Nome	Presas	Predador
taxa de mortalidade	$d_1 = 0.2$	$d_2 = 0.08$
taxa reprodutiva máxima	$r_{max1} = 0.6$	$r_{max2} = 0.3$
raio de interação espacial	$S_1 = 2$	$S_2 = 2$
tamanho do genoma	$Bf_1 = 20$	$Bf_2 = 20$
taxa de mutação	$\mu_1 = 10^{-3}$	$\mu_2 = 10^{-3}$
suavidade da função de <i>fitness</i>	$\alpha_1 = 3$	$\alpha_2 = 6$
ponto de inflexão da função de <i>fitness</i>	$\delta_1 = 10$	$\delta_2 = 10$
prob. de um local ser ocupado por ind. de cada grupo	$P_1 = 0.8$	$P_2 = 0.1$
resistência intrínseca do predador		$R = 1$

Simulamos 1500 gerações com populações inicialmente nas regiões C e D.

As regiões *A – H* foram usadas para estudar os fenótipos dos dois grupos, predador e presa, ao redor da barreira.

Os fenótipos foram analisados em sua forma bruta, assim como foi comparado a diferença do fenótipo do predador com o valor médio das presas em sua vizinhança.

4.3 Resultados

4.3.1 Corrida Armamentista

Para estudar a coevolução da defesa e contra-defesa nós primeiro observamos a dinâmica da população da presa sem os predadores (linha pontilhada na fig. 4.1). Devido às mutações aleatórias houve um aumento nos níveis de toxinas, porém estabilizam em um valor baixo. Quando os predadores estão presentes a corrida armamentista atua rapidamente, mas somente entre presas e predadores que estão em contato. Nós observamos uma coevolução local intensa, o que leva a uma diminuição na habilidade reprodutiva de ambos os grupos, predadores e presas. Predadores geralmente consomem todo o recurso (presa) local e se movem em direção a locais com presas menos tóxicas, criando um movimento ondulatório. Ao longo do espaço, as áreas vazias resultantes da extinção local de presas são rapidamente recolonizadas por presas menos defensivas (fig. 2.4). Esta dinâmica de extinção e recolonização também ocorre para o predador, porém a recolonização é consideravelmente mais lenta.

Os fenótipos de predadores e presas oscilaram ao longo do tempo. Quando ambos os grupos estão presentes o fenótipo médio das presas aumenta rapidamente no começo das gerações, porém é ultrapassada pelos predadores que ficam à frente da corrida pelo resto das simulações (fig. 4.1 e fig. 4.2 para a dinâmica em cada região).

O aumento nos fenótipos de predadores e presas no início das gerações é muito parecido, mostrando uma corrida armamentista clássica. Entretanto, após cerca de 200 gerações a evolução da contra-defesa dos predadores é mais rápida que a evolução das defesas das presas. Os fenótipos dos predadores e presas se estabilizam em aproximadamente 5 e 3.5, respectivamente (fig. 4.1 e fig. 4.3 para toda a trajetória fenotípica). Parece intrigante que os predadores apresentam uma maior resistência que necessária, especialmente se considerarmos que eles apresentam uma resistência interna, neste caso $R = 1$. Esta alta diferença entre a média fenotípica pode ser entendida quando a característica espacial da dinâmica é levada em conta (veja abaixo).

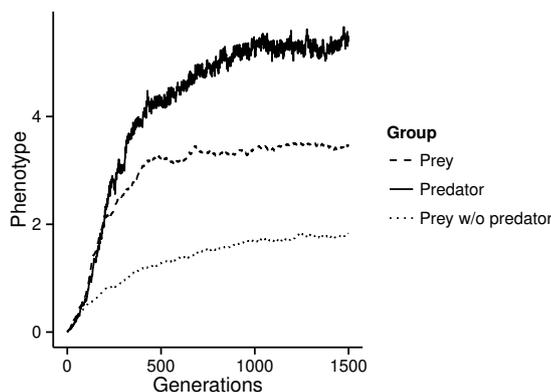


Figura 4.1: Variação temporal no fenótipo médio de predadores (linha sólida) e presa (linha tracejada) dos indivíduos em cada grupo. A linha pontilhada é referente à simulação sem predadores.

4.3.2 Característica geográfica e o desencontro fenotípico

O papel do espaço na dinâmica é o de promover interações locais entre presa e predador, diferente das interações aleatórias obtidas nos modelos de campo médio. A corrida armamentista ocorre para todos os predadores, porém somente para uma parte das presas. Devido a presa ser muito abundante, grupos de presas longe dos predadores apresentarão menor quantidade de defesa, aumentando a taxa reprodutiva. Como consequência, o valor médio do fenótipo da população de predador será muito maior que os de presa (fig. 4.1 e a linha verde na fig. 4.4). Porém se compararmos os valores de fenótipos dos predadores com as presas vizinhas a eles a diferença se torna consideravelmente menor (fig. 4.4, linha vermelha e pontos pretos e fig. 4.5). Uma equivalência entre características defensiva e contra-defensiva pode ser observada quase sempre, na maioria das regiões. Quando o fenótipo de defesa e contra-defesa está em desequilíbrio, geralmente é em favor ao pre-

dador, porém não dura muito tempo, retornando para valores equivalentes à presa após algumas gerações. Também pode ser observado que a presa pode ficar à frente na corrida armamentista por curtos períodos de tempo.

O efeito da barreira também se mostrou importante, visto que ela diminui a área disponível, diminuindo a quantidade de indivíduos nestes locais (fig. 3.3). Isto, por sua vez, gerou extinções locais em algumas regiões (por exemplo região F da fig. 4.4, a ruptura na linha verde próximo à geração 250).

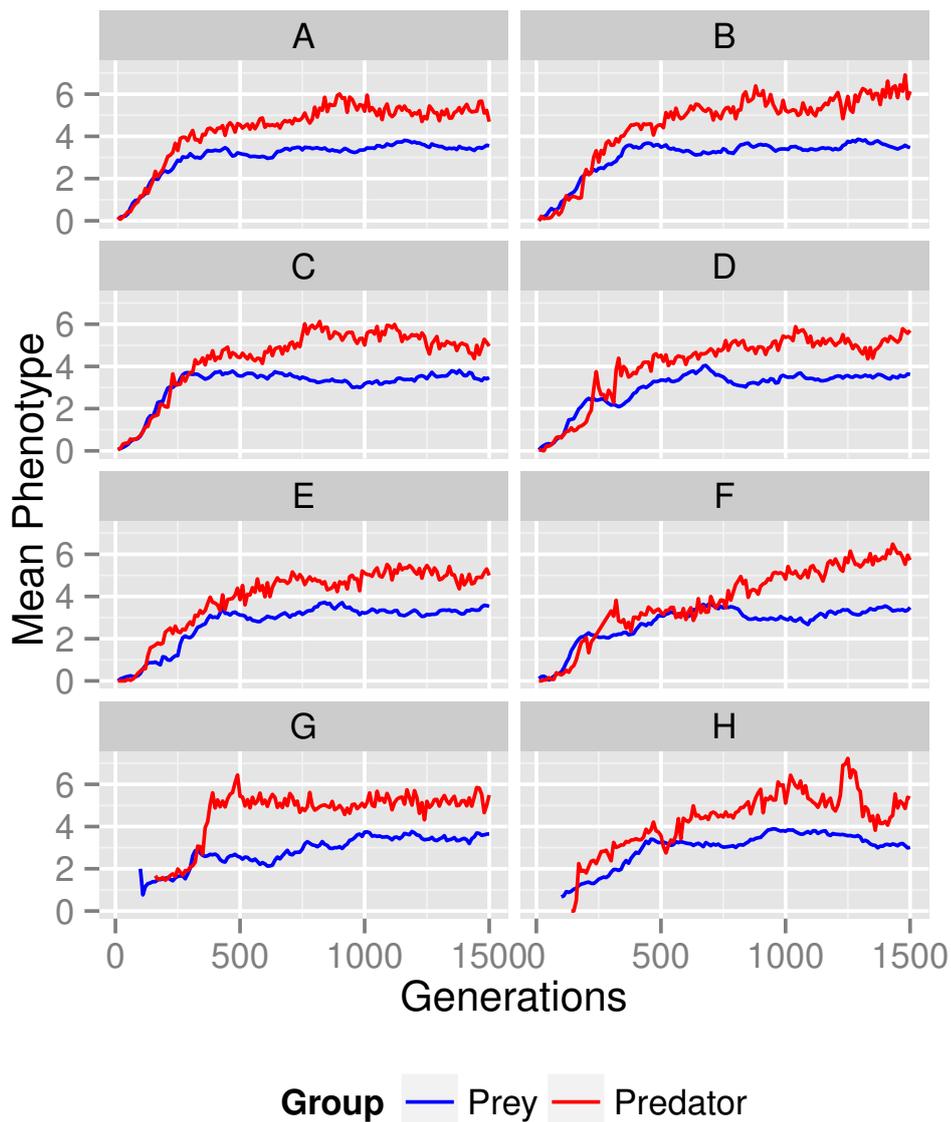


Figura 4.2: Fenótipo médio de todos os predadores (vermelho) e presas (azul) ao longo do tempo. As letras acima do painel representa a região.

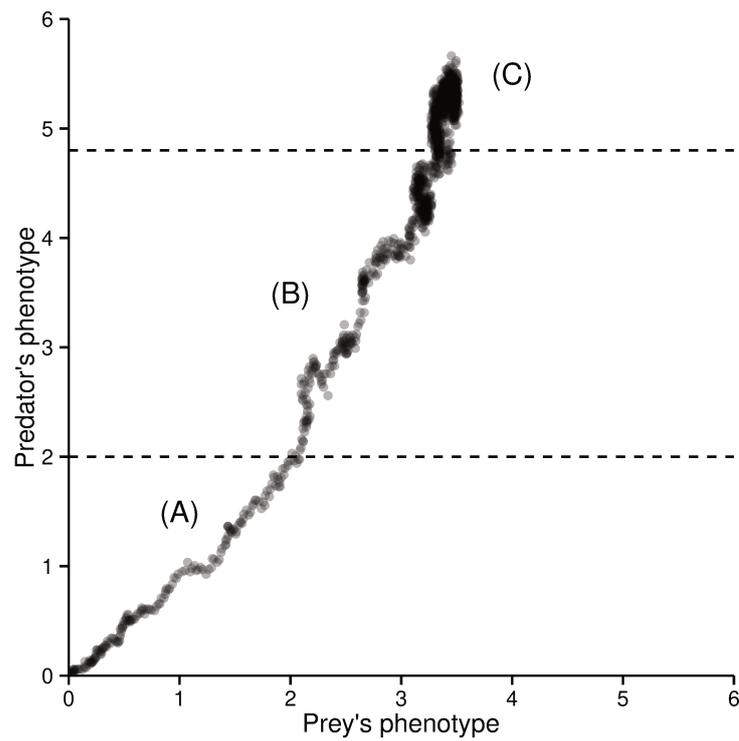


Figura 4.3: Diagrama de fase da média dos fenótipos dos predadores e presas. Existem duas regiões antes de estabilizar: (A) onde há um aumento simétrico dos fenótipos do predador e da presa; (B) um aumento maior no fenótipo do predador.

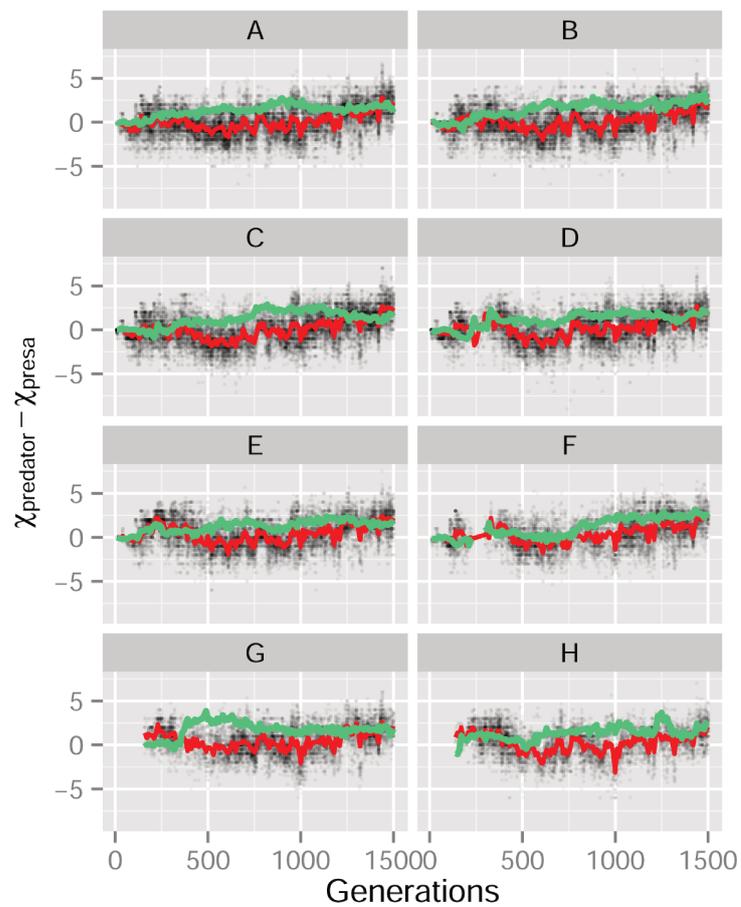


Figura 4.4: Diferença entre a média dos fenótipos dos predadores ($\chi_{predadores}$) e a das presas (χ_{presas}) ao longo do tempo para cada região. A linha vermelha representa o valor médio da diferença entre os fenótipos dos predadores e a média das presas dentro de sua área espacial e os pontos pretos são os valores da diferença para cada predador. A linha verde mostra a diferença do fenótipo médio levando em conta todas as presas em cada região.

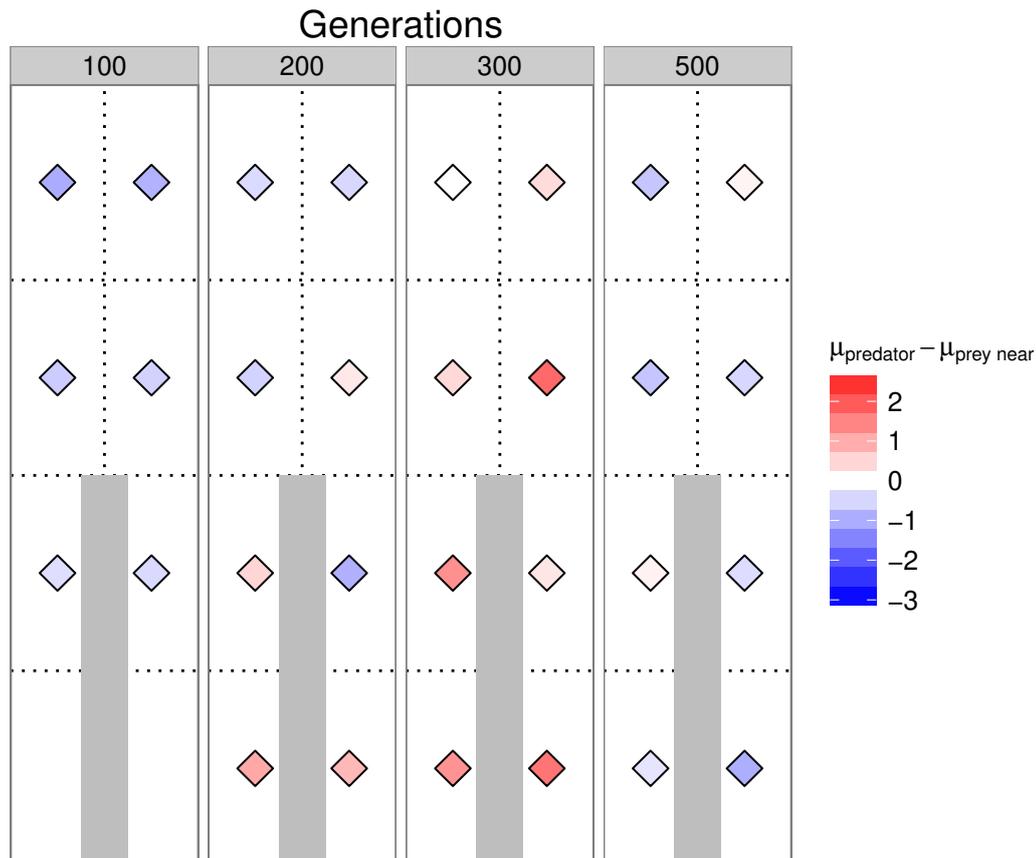


Figura 4.5: Representação da diferença entre os fenótipos médios dos predadores e das presas em cada região. As cores representam a magnitude do desvio. Tons azulados representam o desvio para um maior valor do fenótipo das presas e tons avermelhados para os predadores.

4.4 Discussão

Assim como com a dinâmica populacional, podemos observar uma oscilação nos fenótipos dos dois grupos ao longo do tempo, com locais apresentando *hotspots* coevolutivos e outros com um desencontro fenotípico das características dos predadores e presas, caracterizando uma fuga da corrida armamentista (Thompson, 1999; Benkman et al., 2003; Decaestecker et al., 2007; Hanifin, Brodie Jr. e Brodie III, 2008).

A simulação mostrou claramente uma escalada no fenótipo da presa gerada pela presença do predador, mostrando que seleção natural atuou em favor de presas mais defensivas do que esperado na ausência do predador (fig. 4.1). Esta escalada no fenótipo é comumente encontrado em sistemas naturais de predador-presa, tal como a predação da camélia japonesa (*Camelia japonica*) pelo besouro *Curculio camelia* (Toju e Sota, 2006). Esta escalada também foi observada em outros exemplos, como: na erva europeia *Pastinaca sativa*, que na presença da lagarta de *Depressaria pastinacella* aumentou a

sua toxicidade (Zangerl e Berenbaum, 2005; Berenbaum e Zangerl, 2006); no sistema salamandra (*Taricha* spp.) e serpente (*Thamnophis* spp.), que apresentam diferentes níveis da toxina TTX (salamandra) e resistência à TTX (serpente) (Brodie III et al., 2005; Hanifin, Brodie Jr. e Brodie III, 2008); no tamanho do bico do Hemiptera *Jadera haematoloma* e o tamanho do fruto de *Sapindus saponaria* (Carroll e Boyd, 1992); ou na seleção da amplificação do fenótipo de defesa de girinos de *Rana pirica*, frente a predadores com fenótipos mais ofensivos da larva de salamandra *Hynobius retardatus* (Takatsu e Kishida, 2013).

Estudos mostraram que as interações entre as espécies têm um papel importante na organização da biodiversidade (Thompson, 2005; Butlin, Bridle e Schluter, 2009; Nosil, 2012) e que estas interações podem variar, dependendo da composição local das espécies (Benkman et al., 2003; Maionchi, Reis e Aguiar, 2006). Em nosso modelo a dinâmica co-evolutiva ocorreu em uma escala local, mostrando uma correlação nos fenótipos de ambos grupos característico de um sistema antagonístico (Zangerl e Berenbaum, 2005; Brodie III et al., 2005; Toju e Sota, 2006; Takatsu e Kishida, 2013). Entretanto observamos uma oscilação na correlação entre os fenótipos, com o predador geralmente à frente na corrida armamentista, com curtos períodos onde o fenótipo da presa era maior que o predador. Apesar de contraintuitivo, o aumento na pressão da presa levou a um aumento na contra-defesa dos predadores. Entretanto, isto parece estar de acordo com princípio *life-dinner* (Dawkins e Krebs, 1979), que sugere que em uma corrida armamentista de predador-presa o grupo que pode investir mais, em características defensivas ou contra-defensivas, tem a vantagem sobre o outro jogador. Portanto o grupo que pode investir mais irá ultrapassar o limiar do outro, causando uma redução no investimento e voltando ao incício do ciclo na corrida armamentista.

Nossas simulações indicam um mecanismo complementar resultante explicitamente de uma interação local. A coevolução dos fenótipos parece ser resultado de dois fatores combinados: primeiro, quando a presa se torna muito tóxica, o custo se torna maior que o benefício, fazendo com que ela deixe de ter a vantagem seletiva sobre as menos defensivas. Os predadores, que investiram mais em contra-defesa, conseguem comer estas presas e eliminam a população local. Neste sentido os predadores atuam como limpadores do *pool* genético das presas. Os predadores, por outro lado, não apresentam este mecanismo de limpeza gênica, fazendo com que seus fenótipos apresentassem valores mais altos. Padrões de desencontro genético deste tipo também foi encontrado em outros estudos, tanto temporalemnte (Decaestecker et al., 2007) como espacialmente (Hanifin, Brodie Jr. e Brodie III, 2008).

O segundo fator que afetou a coevolução fenotípica foi a característica local da interação. Se compararmos o fenótipo dos predadores com o das presas vizinhas (fig. 4.4, curva vermelha), uma diminuição no desencontro fenotípico é observado, quando comparado com os valores totais (fig. 4.4, curva verde). Isto mostra que nem todas as

presas estão sobre pressão seletiva causada pelos predadores, e parte da população de presa consegue escapar da dinâmica coevolutiva por um período de tempo (Benkman et al., 2003; Hanifin, Brodie Jr. e Brodie III, 2008). Esta característica gera subpopulações de presas com baixa defesa e alta taxa reprodutiva que recolonizam rapidamente áreas vazias, mantendo uma média fenotípica baixa.

O custo da defesa e contra-defesa tem um papel importante na dinâmica. Quando o custo é eliminado, dois efeitos importantes atuam: primeiro, ocorre uma escalada nos fenótipos, tanto da presa quanto do predador. Segundo, as subpopulações de presas, que escapavam temporariamente da pressão seletiva, exercida pelo predador, não apresentaram vantagem sobre as que possuem alto valor fenotípico e as mais defensivas são selecionadas. Isto leva a um aumento na média do valor de defesa, fazendo com que o desencontro fenotípico mude em favor da presa, o que representa uma situação não encontrada nas populações reais de salamandra-serpente (Hanifin, Brodie Jr. e Brodie III, 2008).

O tamanho disponível do espaço também foi um fator importante, o que pode ser observado pela barreira localizada na parte inferior da área simulada. A barreira atua como uma limitação para os indivíduos, aumentando seu isolamento e diminuindo a população de predador, fazendo com que estas regiões estejam mais suscetíveis a estocasticidade, flutuações na abundância e extinções locais (Jones e M., 1976).

Capítulo 5

Especiação

5.1 Introdução

Neste capítulo apresentamos um estudo inicial sobre a especiação no processo de coevolução no sistema predador-presa. Para tanto, utilizamos o modelo estendido (conforme explicado no capítulo 3), onde a reprodução dos indivíduos irá ocorrer se eles forem geneticamente semelhantes, apresentando uma diferença no genoma de no máximo G_1 e G_2 para indivíduos de presa e predador, respectivamente.

Este modelo é uma extensão do modelo apresentado por Aguiar et al., 2009, onde simularam uma população com reprodução sexuada e observaram a importância da taxa de mutação e dos parâmetros espaciais e de distância genética para a especiação simpátrica.

Neste capítulo vamos começar a explorar parâmetros que levam a especiação dos grupos, não discutiremos ainda se este processo coevolutivo leva a uma co-especiação, porém é algo a ser explorado futuramente.

5.2 Cenários

Para este capítulo foi utilizado o modelo estendido, incluindo a possibilidade de isolamento reprodutivo entre indivíduos.

Para verificar a importância do parâmetro espacial e do tamanho da diferença genética para a especiação, simulamos os cenários utilizando os parâmetros onde a coexistência era mais frequente:

Nome	Presa	Predador
taxa de mortalidade	$d_1 = 0.2$	$d_2 = 0.08$
taxa reprodutiva máxima	$r_{max1} = 0.6$	$r_{max2} = 0.3$
tamanho do genoma	$B_1 = 100$	$B_2 = 100$
tamanho do genoma responsável pelo fenótipo	$Bf_1 = 20$	$Bf_2 = 20$
resistência intrínseca do predador		$R = 1$
taxa de mutação	$\mu_1 = 10^{-3}$	$\mu_2 = 10^{-3}$
suavidade da função de <i>fitness</i>	$\alpha_1 = 3$	$\alpha_2 = 6$
ponto de inflexão da função de <i>fitness</i>	$\delta_1 = 10$	$\delta_2 = 10$

Os parâmetros espaciais e de distância genética foram variados, utilizando os valores:

Nome	Presa	Predador
raio de interação espacial	$S_1 = \{2, 5, 10\}$	$S_2 = \{2, 5, 10\}$
diferença genética entre espécies	$G_1 = \{10, 20, 30\}$	$G_2 = \{10, 20, 30\}$

Cada cenário foi simulado 10 vezes.

Para explorar os resultados das simulações, observamos as seguintes características do sistema: a quantidade de espécies geradas ao longo do tempo; os fenótipos de cada grupo; e a abundância de presas na vizinhança dos predadores.

5.3 Resultados

Apesar de verificarmos coexistência no capítulo 3 com $S_{(1,2)} = 10$, ao incluirmos o acasalamento assortativo apenas uma simulação foi encontrada a coexistência, com o restante havendo um predomínio da extinção dos predadores e sobrevivência das presas. Já para $S_1 = S_2 = 2$ e $S_1 = S_2 = 5$ houve a coexistência dos dois grupos, a figura 5.1 mostra um exemplo da evolução populacional para $S_1 = S_2 = 2$ e $G_1 = G_2 = 10$.

Para os valores de $S_{(1,2)} = \{2, 5\}$ podemos observar uma maior especiação para o grupo que apresenta valores de G menor, que possui uma maior restrição reprodutiva (fig. 5.2 e fig. 5.3). Apesar desta maior especiação para valores com maior restrição reprodutiva para $S_1 = 2$ e $G_1 = 10$ a especiação das presas ocorre de uma forma discrepante, com a formação de até 150 espécies.

Assim como a maior especiação para valores mais restritivos para a reprodução, observamos a formação de mais espécies para valores onde a restrição espacial é maior (menores valores de $S_{(1,2)}$).

As regiões onde há a presença da barreira apresentou um padrão de especiação semelhante às sem barreira, podendo ser observado a mesma forma da curva de especiação ao longo do tempo (fig. 5.3). Porém para $S_{(1,2)} = 2$ há uma diminuição na quantidade de

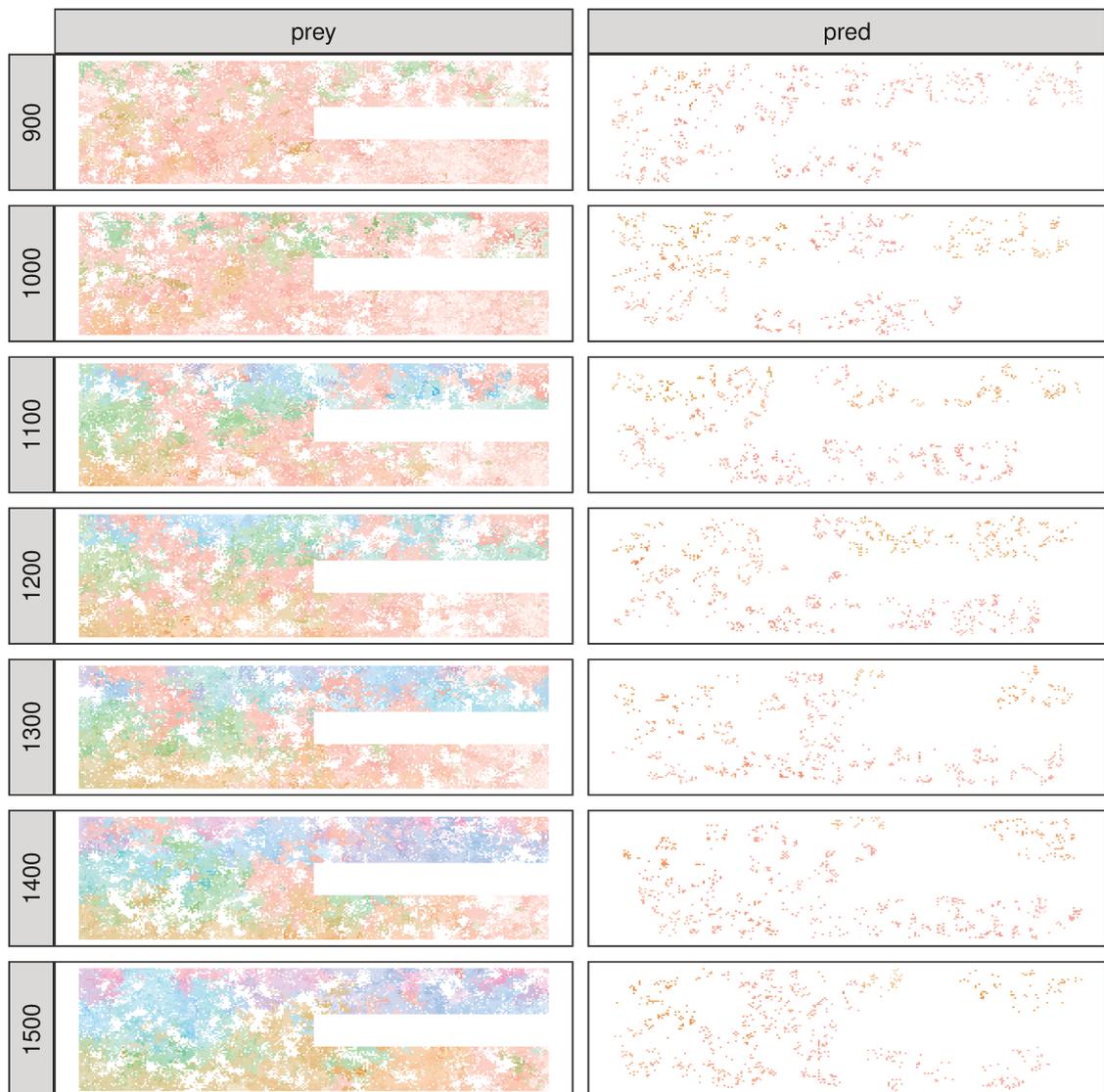
espécies no final da simulação, enquanto que para $S_{(1,2)} = 5$ este padrão aparentemente não ocorre.

Podemos ver que ocorreram oscilações no fenótipo das presas próximo aos predadores (fig.5.4), porém com o valor médio próximo ao 0, mostrando que ocorreu evolução nos fenótipos das presas e estes se aproximam ao dos predadores. Porém, ao compararmos os fenótipos de todos os indivíduos (fig. 5.5) observamos que o fenótipo dos predadores está acima das presas e para $S_{(1,2)} = 2$ a oscilação e as médias são menores, para os dois grupos, em relação aos valores para $S_{(1,2)} = 5$.

Pelas simulações é possível observar que para $S = 10$ ocorreu a depleção das presas dentro do raio espacial dos predadores (fig. 5.6). Enquanto que para os demais valores de S houve uma oscilação nos valores ao longo do tempo, com valores médios menor para o parâmetro menor $S = 2$.

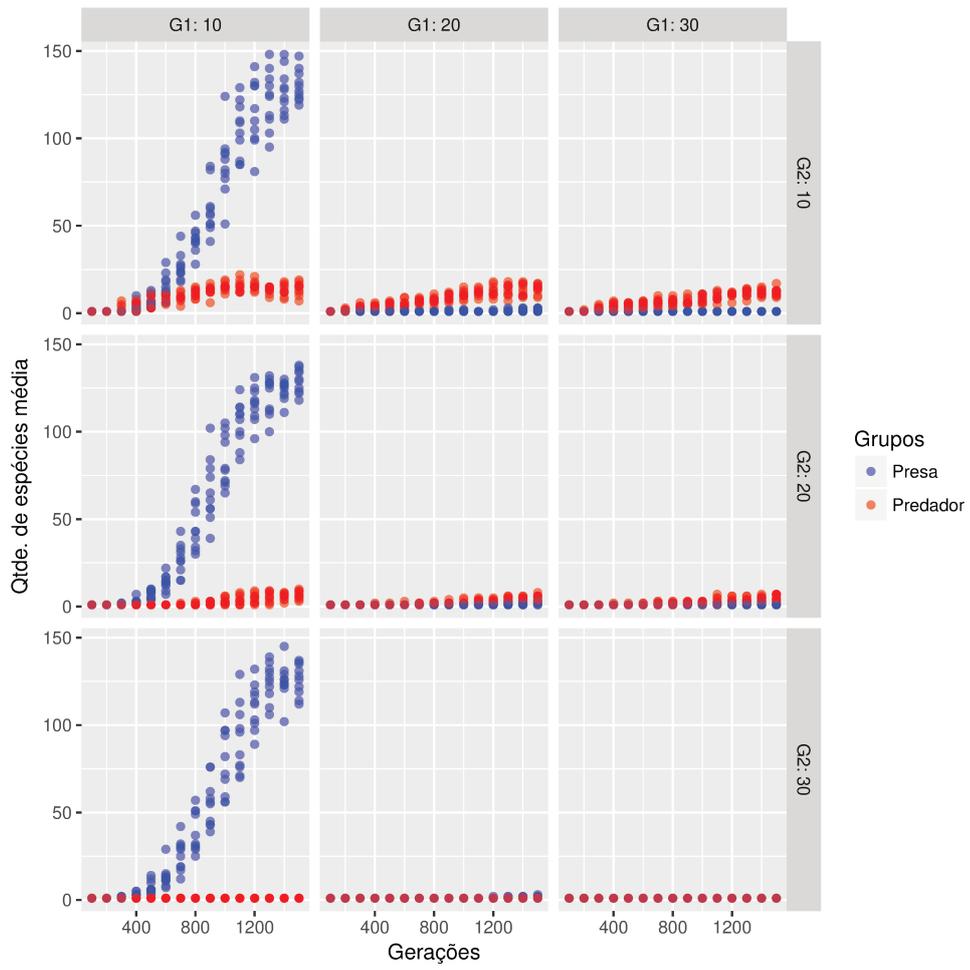


(a) gerações de 100 a 800

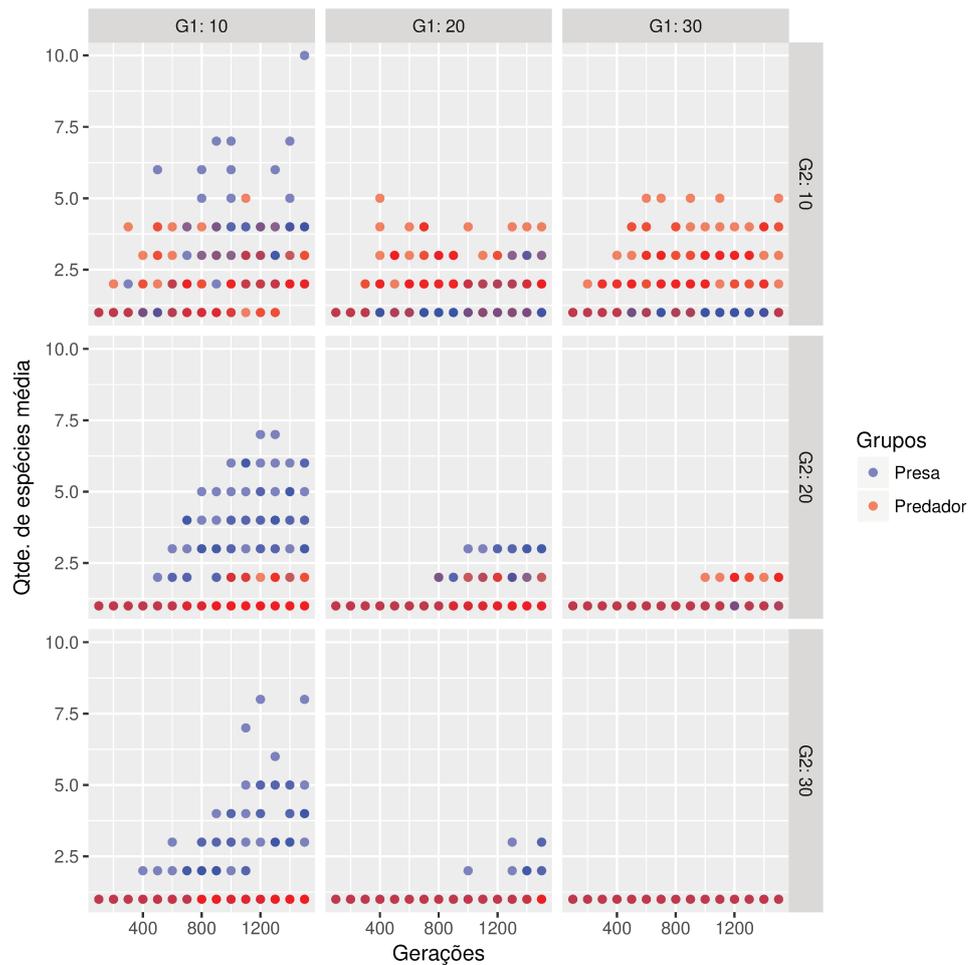


(b) gerações de 900 a 1500

Figura 5.1: Exemplo da evolução das populações de presa (esquerda) e predador (direita) ao longo do tempo para valor de $S_1 = S_2 = 2$ e $G_1 = G_2 = 10$. As cores se referem a espécies diferentes e a intensidade das cores o valor fenotípico (quanto mais forte maior a defesa e contra-defesa).

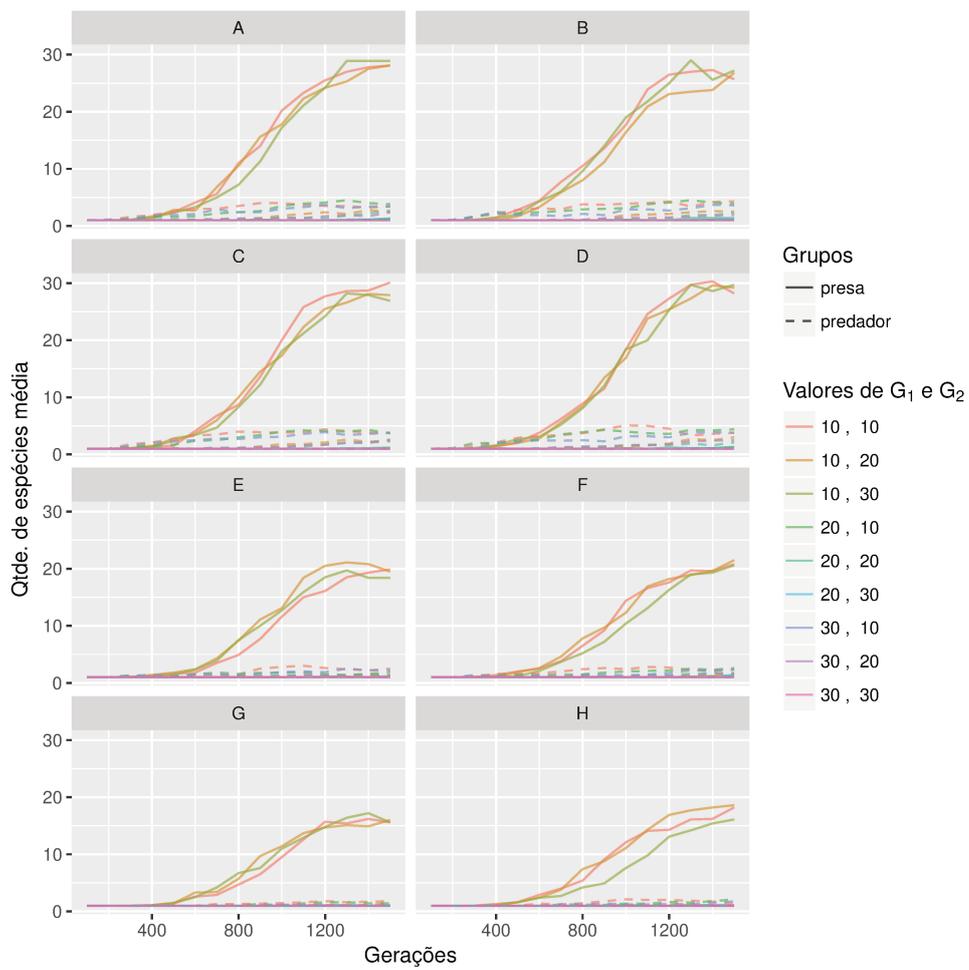


(a) $S_{(1,2)} = 2$



(b) $S_{(1,2)} = 5$

Figura 5.2: Quantidade de espécies ao longo do tempo de cada simulação, para os valores de $G_{(1,2)} = \{10, 20, 30\}$ e valores de (a) $S_{(1,2)} = 2$ e (b) $S_{(1,2)} = 5$. Pontos azuis para as presas e vermelhos para os predadores.



(a) $S_{(1,2)} = 2$

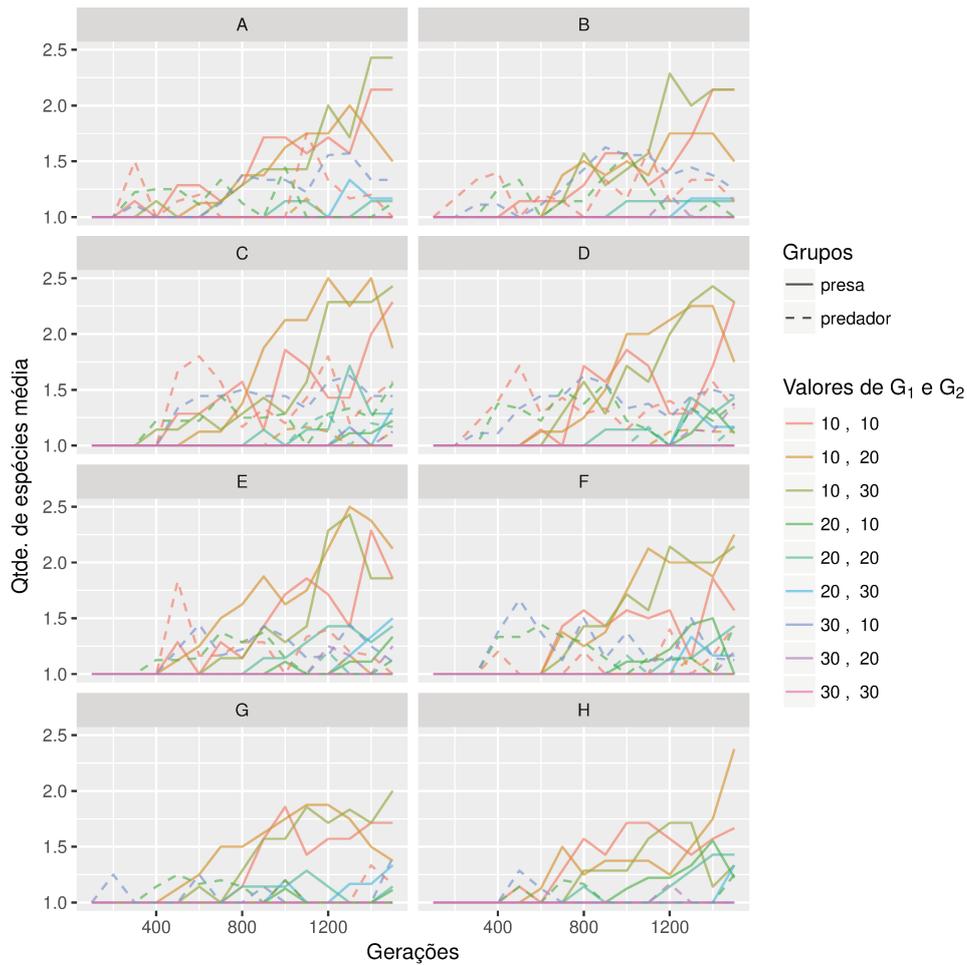
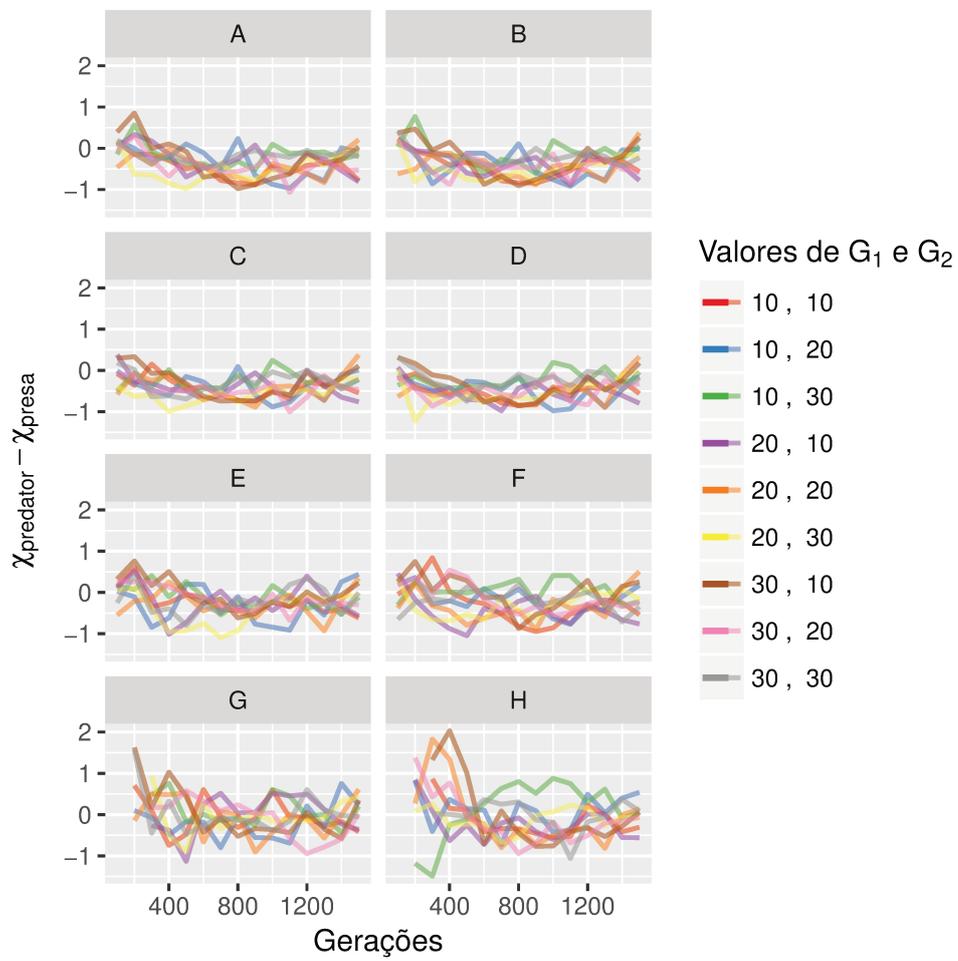
(b) $S_{(1,2)} = 5$

Figura 5.3: Quantidade de espécies média (para as 10 simulações) ao longo do tempo nas diferentes regiões (A-H) para os valores de $G_{(1,2)} = \{10, 20, 30\}$ e valores de (a) $S_{(1,2)} = 2$ e (b) $S_{(1,2)} = 5$. Linhas contínuas para as presas e tracejadas para os predadores. As diferentes cores são as diferentes combinações de $G_{(1,2)} = \{10, 20, 30\}$.



(a) $S_{(1,2)} = 2$

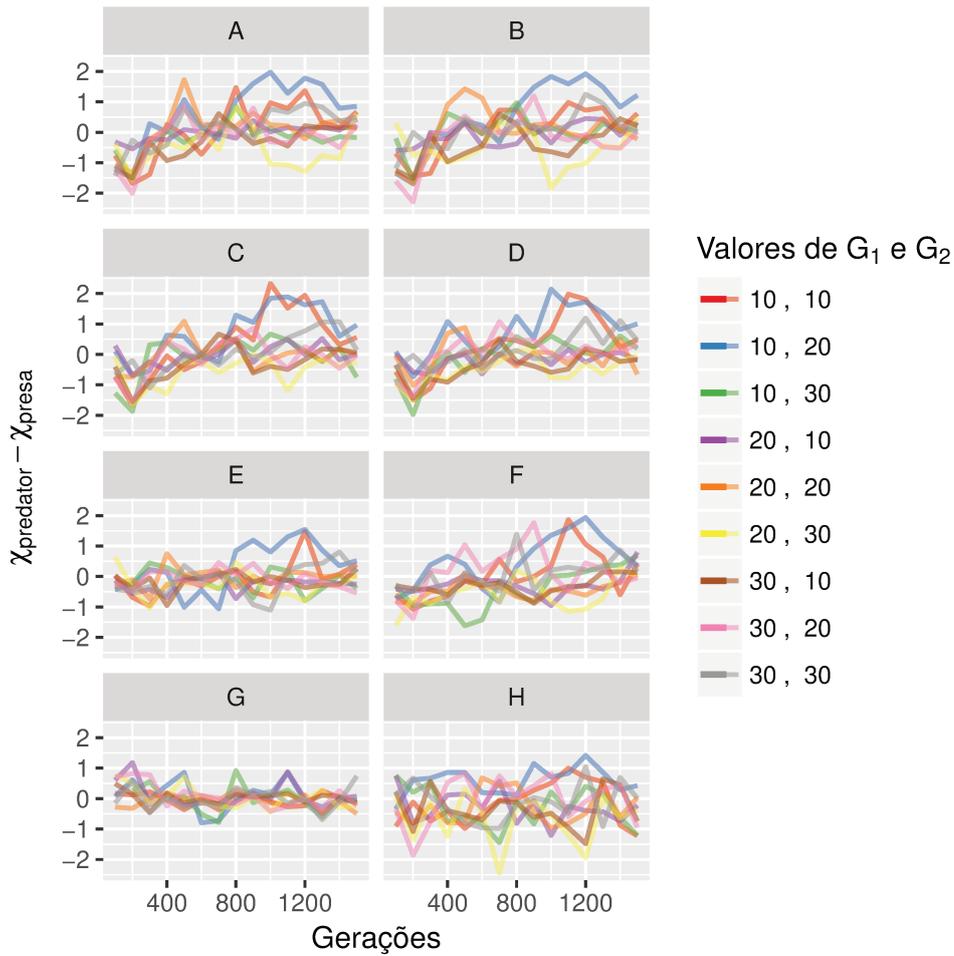
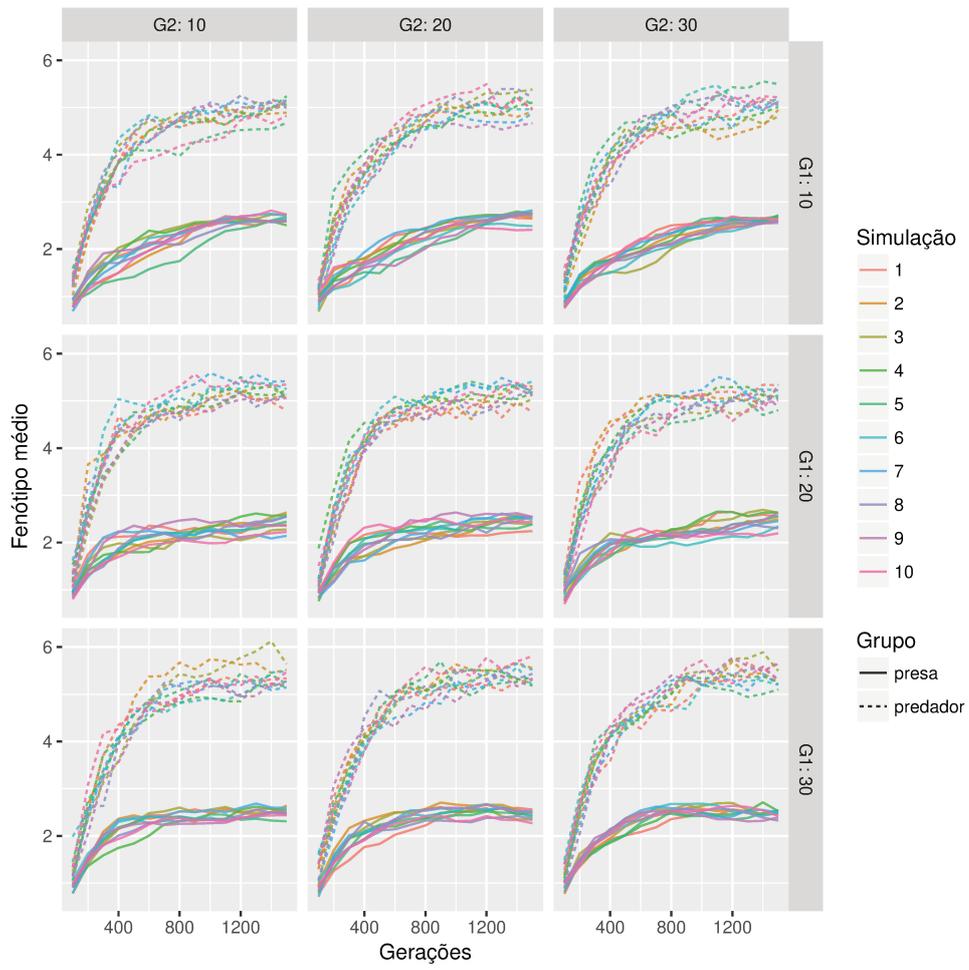


Figura 5.4: Fenótipo médio (χ) da diferença entre os predadores e presas vizinhas ao longo do tempo, das 10 simulações, nas diferentes regiões (A-H) para os valores de $G_{(1,2)} = \{10, 20, 30\}$ e valores de (a) $S_{(1,2)} = 2$ e (b) $S_{(1,2)} = 5$. As diferentes cores são as diferentes combinações de $G_{(1,2)} = \{10, 20, 30\}$.



(a) $S_{(1,2)} = 2$

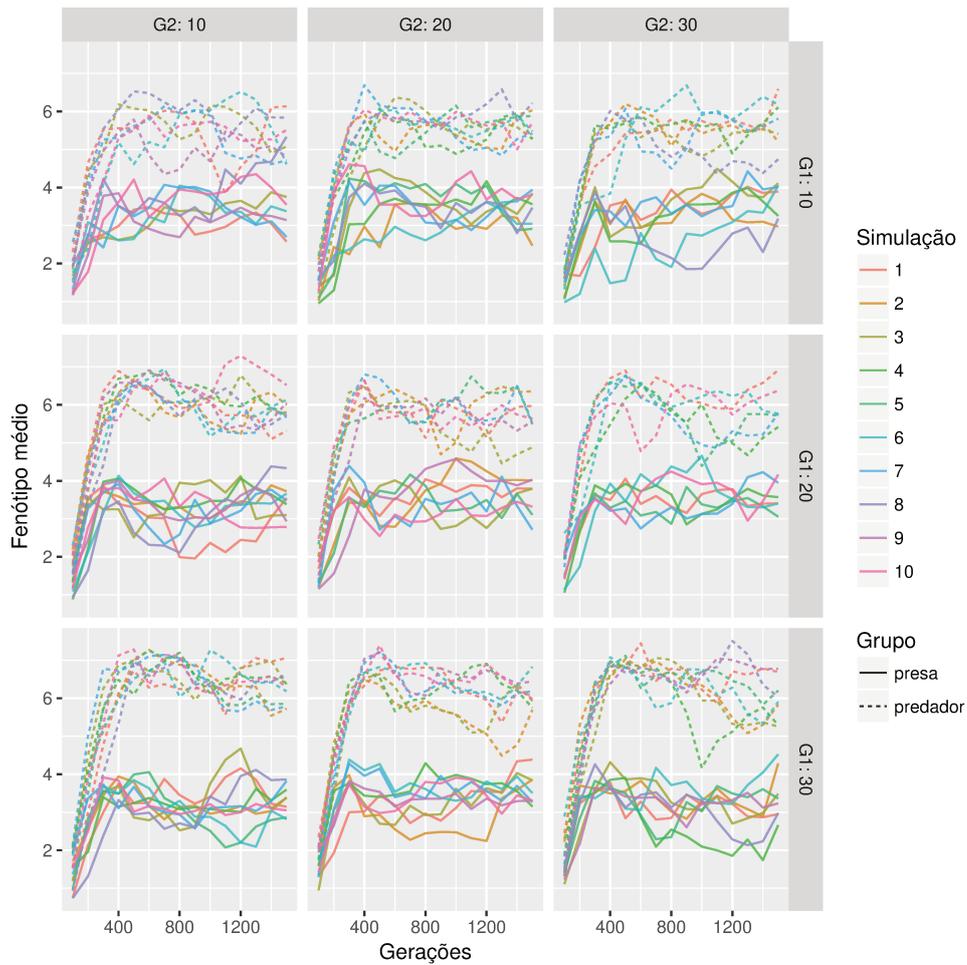
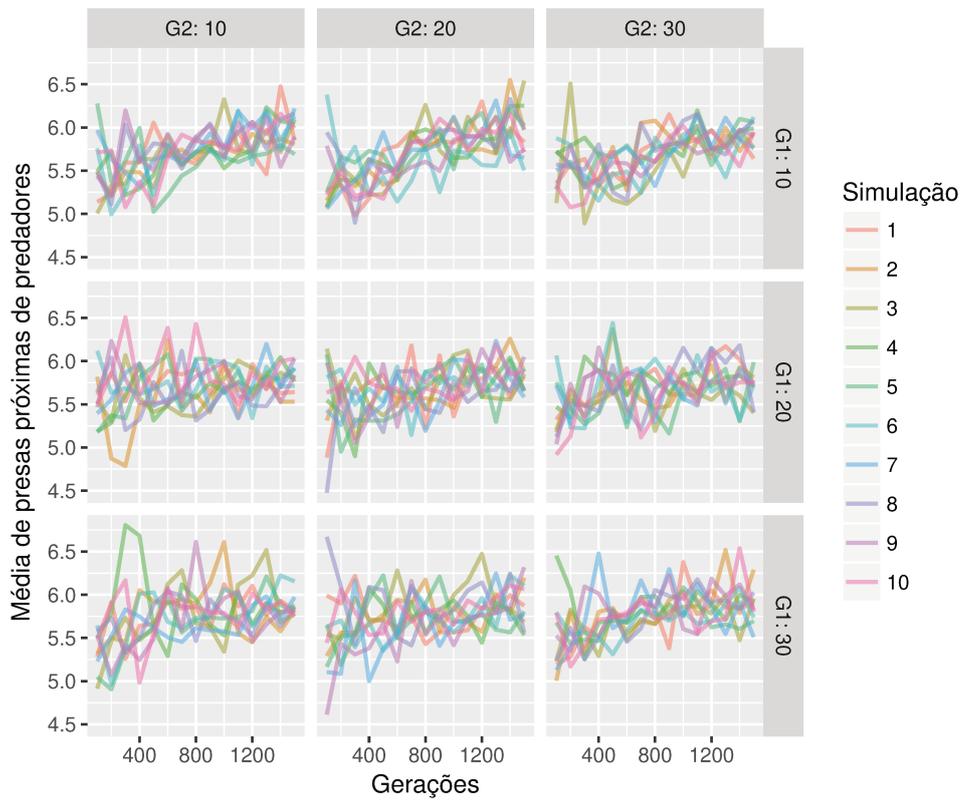
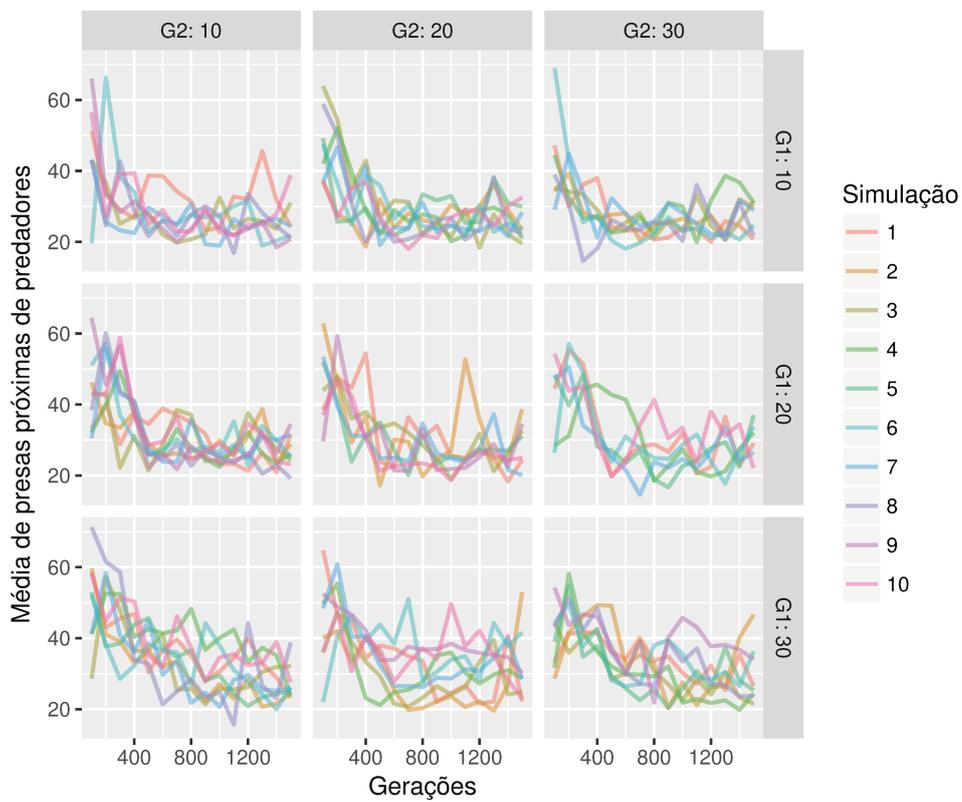
(b) $S_{(1,2)} = 5$

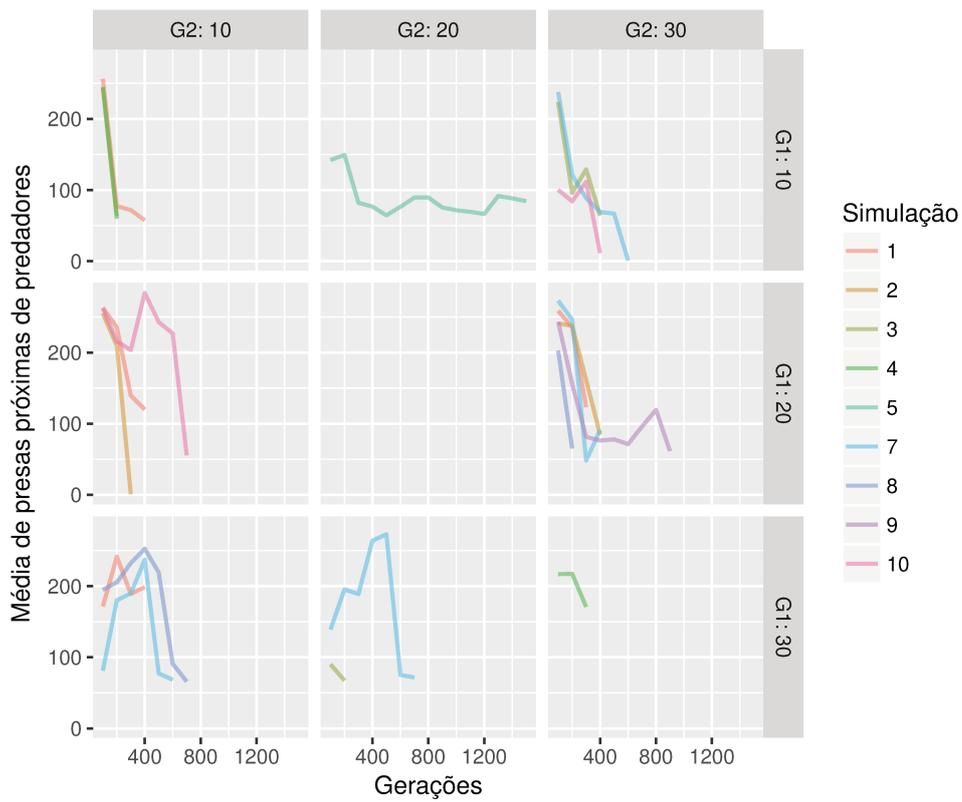
Figura 5.5: Fenótipo médio dos predadores e presas ao longo do tempo para os valores de $G_{(1,2)} = \{10, 20, 30\}$ e valores de (a) $S_{(1,2)} = 2$ e (b) $S_{(1,2)} = 5$. As linhas contínuas são os valores das presas e as tracejadas dos predadores. As diferentes cores são as réplicas para cada conjunto de valores de G_1 e G_2 .



(a) $S_{(1,2)} = 2$



(b) $S_{(1,2)} = 5$



(c) $S_{(1,2)} = 10$

Figura 5.6: Abundância média de presas dentro do raio espacial dos predadores ao longo do tempo para os valores de $G_{(1,2)} = \{10, 20, 30\}$ e valores de (a) $S_{(1,2)} = 2$, (b) $S_{(1,2)} = 5$ e (c) $S_{(1,2)} = 10$. As diferentes cores são as réplicas para cada conjunto de valores de G_1 e G_2 .

5.4 Discussão

Pudemos observar que ao incluirmos a assortatividade sexual a coexistência fica mais restrita, mesmo em condições que antes era observada (para parâmetros utilizados em $S_{(1,2)} = 10$). Porém para outros valores de $S_{(1,2)}$ observamos uma maior ocorrência de especiação nos cenários onde os parâmetros explorados foram mais restritos (menores valores de $S_{(1,2)}$ e $G_{(1,2)}$).

A não coexistência do sistema predador presa para o parâmetro $S_{(1,2)} = 10$ ocorreu devido ao declínio populacional e extinção das presas em regiões na vizinhança dos predadores. Isto porque com uma área de vida maior, os predadores apresentaram um maior crescimento populacional, ocorrendo uma sobre-exploração de presas. Esta extinção local limitou o crescimento dos predadores, levando-os também à extinção. Os locais livres de predadores possibilitaram que as globalmente as presas não se extinguissem, apesar da extinções locais. Em sistemas antagonísticos, levando em conta a dimensão espacial, a sobre-exploração de presas e hospedeiros podem levar à esta dinâmica de extinções locais e a futuras recolonizações (Harrison, 1991; Sabelis, Diekmann e Jansen, 1991; Rand, Keeling e Wilson, 1995; Goodnight et al., 2008). Explorando um modelo espacial de um sistema parasita-hospedeiro, Rand, Keeling e Wilson, 1995 verificou que a demanda conflitante entre o *fitness* e a característica de transmissibilidade do parasita leva a uma sobre-exploração do hospedeiro, levando a extinção local de sub-população, porém a existência global da população de hospedeiro.

Assim como no capítulo 3, vimos que locais livre de predadores são importantes para a existência de presa, porém deve haver uma dinâmica de recolonização dessas presas para que o grupo de predadores também se mantenham e seja possível a coexistência de ambos os grupos. De alguma forma a assortatividade reprodutiva leva à não recolonização, ou uma mais lenta, de áreas com a presença do predador levando a extinção deste último grupo. Apesar de verificar que a não coexistência se deve ao fato da extinção de presas locais, levando à extinção dos predadores, não sabemos o por que da assortatividade reprodutiva levar a esta extinção local de presas.

Analisando as simulações onde ocorreram a coexistência dos dois grupos, os cenários com a maior restrição, tanto espacial (menores valores de $S_{(1,2)}$) quanto de diferença genética ($G_{(1,2)}$), levando a uma maior especiação é algo intuitivo. Isto pelo fato de que a restrição facilita a formação de grupos por promover interações locais e restringir a reprodução com indivíduos diferentes e distantes, limitando o fluxo gênico. Um padrão semelhante foi observado Aguiar et al. (2009) em um modelo baseado em indivíduo, o qual a maior restrição espacial e na diferença genética levava a uma maior especiação. Em seu modelo, assim como o atual, Aguiar et al. (2009) verificou um limiar onde ocorria a especiação e quando maior a mobilidade e/ou a seleção na reprodução menor a chance de formar novas espécies.

A maior especiação encontrada nas presas sobre o predador provavelmente se deve ao maior tamanho populacional, isso possibilita mais mutações e conseqüentemente maior formações de espécies. Podemos observar este processo ocorrendo também pela característica espacial, nos locais onde há barreiras (conseqüentemente menor espaço e abundância populacional) ocorreu menor especiação em relação a locais livre de barreira. Porém, o efeito da barreira parece ser menor quando maior o raio de interação dos indivíduos.

Apesar deste capítulo ser apenas uma análise exploratória do processo de especiação utilizando este modelo, pudemos ter um pequeno vislumbre. Como a maior especiação em condições mais restritivas, a corrida armamentista de predadores e presas próximas a eles (assim como visto no capítulo 4) e o efeito populacional e espacial.

Conclusão

O atual projeto teve como objetivo estudar aspectos do processo coevolutivo em interação predador presa. Para tanto, criamos um modelo baseado em indivíduo onde os indivíduos apresentavam um genoma, responsável pelo fenótipo, de defesa (presa) e contra-defesa (predador), assim como pelo reconhecimento de espécies entre os grupos. O modelo é espacialmente explícito e os indivíduos se interagem com outros indivíduos em sua vizinhança.

Neste projeto observamos que, apesar de simples, o modelo apresentou características qualitativas semelhantes do sistema natural. Mostrando o potencial deste tipo de modelo (baseado em indivíduo) em contribuir no entendimento de processos coevolutivos e demográficos em sistemas predador-presa.

O modelo apresentou uma grande instabilidade, quanto à coexistência dos dois grupos, especialmente ao incluir a assortatividade reprodutiva e houve uma grande importância da taxa reprodutiva e de parâmetros espaciais para sua estabilidade.

A presença do predador levou a uma corrida armamentista, com uma escalada fenotípica da presa. Como resultado principal deste projeto, observamos que a dissimilaridade fenotípica entre os dois grupos se deve ao fato de nem todos os indivíduos de presa estarem sobre pressão seletiva. Isto faz com que ao compararmos o fenótipo de todos os indivíduos, o predador esteja à frente da presa na corrida armamentista, porém ao vermos somente os indivíduos próximos aos predadores os fenótipos ficam aproximadamente equiparados. Então o desequilíbrio fenotípico entre as presas e predadores, com a alta resistência dos predadores foi dada pelo fato de que em locais livre de predadores as presas sofreram evolução, diminuindo sua defesa e portanto aumentando a taxa reprodutiva. Enquanto que nos locais onde a pressão do predador continuava as presas aumentaram sua característica defensiva, diminuindo sua taxa reprodutiva e conseqüentemente levando a eliminação local destas e a recolonização das presas menos defensivas.

O espaço, novamente, juntamente com a distância genética máxima para o reconhecimento de espécies foram importantes para o processo de especiação dos dois grupos. Estes resultados corroboram os achados de modelos anteriores, com somente uma espécie, de (Aguiar et al., 2009)

Ainda há muito a ser explorado utilizando este modelo, como: se a especiação é alterada pela pressão sofrida pelas presas; se a coevolução de predador e presa altera a

estrutura de árvores filogenéticas; ou até mesmo fatores que conferem estabilidade entre predadores e presas. Porém, os resultados encontrados neste estudo destacam a importância da dimensão espacial no processo coevolutivo, uma dimensão nem sempre explorada em modelos tradicionalistas.

Referências

- [1] Peter A. Abrams. “The Evolution of Predator-Prey Interactions: Theory and Evidence”. English. Em: *Annual Review of Ecology and Systematics* 31 (2000), pp. 79–105. ISSN: 00664162. URL: <http://www.jstor.org/stable/221726>.
- [2] M. A. M. de Aguiar et al. “Global patterns of speciation and diversity”. Em: *Nature* 460.7253 (jul. de 2009), pp. 384–387. ISSN: 0028-0836. DOI: 10.1038/nature08168. URL: <http://dx.doi.org/10.1038/nature08168> (acesso em 08/02/2011).
- [3] D. M. Althoff, K. A. Segraves e M. T. J. Johnson. “Testing for coevolutionary diversification: linking pattern with process.” Em: *Trends in Ecology & Evolution* 29 (2014), pp. 82–89.
- [4] Craig W. Benkman et al. “Reciprocal Selection Causes a Coevolutionary Arms Race between Crossbills and Lodgepole Pine”. Em: *The American Naturalist* 162.2 (ago. de 2003), pp. 182–194. ISSN: 1537-5323. DOI: 10.1086/376580. URL: <http://dx.doi.org/10.1086/376580>.
- [5] May R. Berenbaum e Arthur R. Zangerl. “Parsnip webworms and host plants at home and abroad: trophic complexity in a geographic mosaic.” Em: *Ecology* 87.12 (2006), pp. 3070–3081.
- [6] E. D. Brodie III e Brodie Jr. E. D. “Predictably Convergent Evolution of Sodium Channels in the Arms Race between Predators and Prey”. Em: *Brain, Behavior and Evolution* 86 (2015), pp. 48–57.
- [7] Edmund D. Brodie III e Edmund D. Brodie Jr. “Costs of Exploiting Poisonous Prey: Evolutionary Trade-Offs in a Predator-Prey Arms Race”. English. Em: *Evolution* 53.2 (1999), pp. 626–631. ISSN: 00143820. URL: <http://www.jstor.org/stable/2640799>.
- [8] Edmund D. Brodie III e Edmund D. Brodie Jr. “Predator-Prey Arms Races: Asymmetrical selection on predators and prey may be reduced when prey are dangerous”. Em: *BioScience* 49.7 (1999), pp. 557–568. DOI: 10.2307/1313476. eprint: <http://bioscience.oxfordjournals.org/content/49/7/557.full.pdf+html>. URL: <http://bioscience.oxfordjournals.org/content/49/7/557.short>.

- [9] Edmund D. Brodie III e Edmund D. Brodie Jr. “Tetrodoxin resistance in garter snakes: an evolutionary response of predators to dangerous prey.” Em: *Evolution* 44.3 (1990), pp. 651–659.
- [10] Edmund D. Brodie III et al. “Parallel Arms Races between Garter Snakes and Newts Involving Tetrodotoxin as the Phenotypic Interface of Coevolution”. English. Em: *Journal of Chemical Ecology* 31.2 (2005), pp. 343–356. ISSN: 0098-0331. DOI: 10.1007/s10886-005-1345-x. URL: <http://dx.doi.org/10.1007/s10886-005-1345-x>.
- [11] Edmund D. Brodie Jr. “Investigations on the Skin Toxin of the Adult Rough-Skinned Newt, *Taricha granulosa*”. Em: *COPEIA* 1968.2 (1968), pp. 307–313.
- [12] Edmund D. Brodie Jr., B. J. Ridenhour e E. D. Brodie III. “The Evolutionary Response of Predators to Dangerous Prey: Hotspots and Coldspots in the Geographic Mosaic of Coevolution between Garter Snakes and Newts”. English. Em: *Evolution* 56.10 (2002), pp. 2067–2082. ISSN: 00143820. URL: <http://www.jstor.org/stable/3094649>.
- [13] J. J. Burdon e P. H. Thrall. “Spatial and Temporal Patterns in Coevolving Plant and Pathogen Associations.” English. Em: *The American Naturalist* 153.S5 (1999), pp. S15–S33. ISSN: 00030147. URL: <http://www.jstor.org/stable/10.1086/303209>.
- [14] Roger Butlin, Jon Bridle e Dolph Schluter, eds. *Speciation and patterns of diversity*. Cambridge University Press, 2009.
- [15] Scott P. Carroll e Christin Boyd. “Host race radiation in the soapberry bug: Natural history with the history”. Em: *Evolution* 46.4 (1992), pp. 1052–1069.
- [16] H.N. Comins, Hassell M.P. e May R. M. “The spatial dynamics of host-parasitoid systems.” Em: *Journal of Animal Ecology* 61 (1992), pp. 735–748.
- [17] R. Dawkins e J. R. Krebs. “Arms Races between and within Species”. Em: *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 205.1161 (1979), pp. 489–511. ISSN: 0080-4649. DOI: 10.1098/rspb.1979.0081.
- [18] Ellen Decaestecker et al. “Host–parasite “Red Queen” dynamics archived in pond sediment”. Em: *Nature* 450.7171 (nov. de 2007), pp. 870–873. ISSN: 1476-4687. DOI: 10.1038/nature06291. URL: <http://dx.doi.org/10.1038/nature06291>.
- [19] Ulf Dieckmann e Michael Doebeli. “On the origin of species by sympatric speciation”. Em: *Nature* 400.6742 (jul. de 1999), pp. 354–357. ISSN: 0028-0836. URL: <http://dx.doi.org/10.1038/22521>.

- [20] Richard Durrett e Simon A. Levin. “Stochastic Spatial Models: A User’s Guide to Ecological Applications”. Em: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 343.1305 (1994), pp. 329–350. ISSN: 0962-8436. DOI: 10.1098/rstb.1994.0028.
- [21] P. Ehrlich e P. Raven. “Butterflies and plants: a study in coevolution. ” Em: *Evolution* 18 (1964), pp. 586–608.
- [22] Chris R. Feldman et al. “The evolutionary origins of beneficial alleles during the repeated adaptation of garter snakes to deadly prey”. Em: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106.32 (2009), pp. 13415–13420. DOI: 10.1073/pnas.0901224106. eprint: <http://www.pnas.org/content/106/32/13415.full.pdf>. URL: <http://www.pnas.org/content/106/32/13415.abstract>.
- [23] D. J. Fielding. “Intraspecific competition and spatial heterogeneity alter life history traits in an individual-based model of grasshoppers.” Em: *Ecological Modelling* 175 (2004), pp. 169–187.
- [24] S. L. Geffeney et al. “Evolutionary diversification of TTX-resistant sodium channels in a predator-prey interaction.” Em: *Nature* 434 (2005), pp. 759–763.
- [25] C. Goodnight et al. “Evolution in spatial predator–prey models and the “prudent predator”: The inadequacy of steady-state organism fitness and the concept of individual and group selection”. Em: *Complexity* 13.5 (2008), pp. 23–44. ISSN: 1099-0526. DOI: 10.1002/cplx.20209. URL: <http://dx.doi.org/10.1002/cplx.20209>.
- [26] Nicholas J. Gotelli. *Predação*. Londrina: Editora Planta. ISBN: 85-99144-04-9.
- [27] Volker Grimm e Steven F. Railsback. *Individual-based modeling and ecology*. Oxfordshire, UK: Princeton University Press.
- [28] Volker Grimm et al. “A standard protocol for describing individual-based and agent-based models”. Em: *Ecological Modelling* 198.1–2 (2006), pp. 115–126. ISSN: 0304-3800. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2006.04.023. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380006002043>.
- [29] Volker Grimm et al. “The ODD protocol: A review and first update”. Em: *Ecological Modelling* 221.23 (2010), pp. 2760–2768. ISSN: 0304-3800. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S030438001000414X>.
- [30] Charles T. Hanifin, Edmund D. Brodie Jr. e E. D. Brodie III. “Phenotypic Mismatches Reveal Escape from Arms-Race Coevolution”. Em: *PLoS Biol* 6.3 (mar. de 2008), e60. DOI: 10.1371/journal.pbio.0060060. URL: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pbio.0060060>.

- [31] Charles T. Hanifin e William F. Gilly. “Evolutionary history of a complex adaptation: Tetrodotoxin resistance in salamanders”. Em: *Evolution* 69.1 (2015), pp. 232–244. ISSN: 1558-5646. DOI: 10.1111/evo.12552. URL: <http://dx.doi.org/10.1111/evo.12552>.
- [32] Susan Harrison. “Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation”. Em: *Biological Journal of the Linnean Society* 42 (1991), pp. 73–88.
- [33] M.P. Hassell, Comins H.N. e May R.M. “Species coexistence and self-organizing spatial dynamics.” Em: *Nature* 370 (1994), pp. 290–292.
- [34] D. H. Hembry, Yoder J. B. e K. R. Goodman. “Coevolution and the diversification of life.” Em: *The American Naturalist* 184 (2014), pp. 425–438.
- [35] H. I. Jager. “Individual variation in life history characteristics can influence extinction risk.” Em: *Ecological Mode* 144 (2001), pp. 61–76.
- [36] D. H. Janzen. “When is it coevolution?” Em: *Evolution* 34 (1980), pp. 611–612.
- [37] Bruce C. Jayne e Bennet Albert F. “Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes.” Em: *Evolution* 44.5 (1990), pp. 1204–1229.
- [38] H. Lee Jones e Diamond Jared M. “Short-Time-Base Studies of Turnover in Breeding Bird Populations on the California Channel Islands”. English. Em: *The Condor* 78.4 (1976), pp. 526–549. ISSN: 00105422. URL: <http://www.jstor.org/stable/1367103>.
- [39] P. Kareiva e Tilman D., eds. *The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, 1997.
- [40] K. H. L. Key. “The concept of stasipatric speciation”. Em: *Systematic Zoology* 17 (1968), pp. 14–22.
- [41] Chong Hyun Lee Lee et al. “Biophysical costs associated with tetrodotoxin resistance in the sodium channel pore of the garter snake, *Thamnophis sirtalis*”. Em: *Journal of Comparative Physiology A* 197 (2011), pp. 33–43.
- [42] Daniela O. Maionchi, S.F. dos Reis e M.A.M. de Aguiar. “Chaos and pattern formation in a spatial tritrophic food chain”. Em: *Ecological Modelling* 191.2 (2006), pp. 291–303. ISSN: 0304-3800. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2005.04.028. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380005002723>.
- [43] Joel W McGlothlin et al. “Parallel Evolution of Tetrodotoxin Resistance in Three Voltage-Gated Sodium Channel Genes in the Garter Snake *Thamnophis sirtalis*”. Em: *Molecular Biology and Evolution* 31.11 (ago. de 2014), pp. 2836–2846. ISSN: 1537-1719. URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4209135/>.

- [44] Susanna M. Messinger e Annette Ostling. “The Consequences of Spatial Structure for the Evolution of Pathogen Transmission Rate and Virulence.” English. Em: *The American Naturalist* 174.4 (2009), pp. 441–454. ISSN: 00030147. URL: <http://www.jstor.org/stable/10.1086/605375>.
- [45] Camilo Mora et al. “How Many Species Are There on Earth and in the Ocean?” Em: *PLoS Biol* 9.8 (ago. de 2011), e1001127. DOI: 10.1371/journal.pbio.1001127. URL: <http://dx.doi.org/10.1371%2Fjournal.pbio.1001127>.
- [46] M. E. Nagai e M. A. M. de Aguiar. “Coevolution in sexually reproducing populations of predators and prey”. Em: *Ecological Modelling* 337 (2016), pp. 168–175.
- [47] Patrik Nosil. *Ecological Speciation*. Oxford University Press, 2012.
- [48] Thomas L. Parchman e Craig W. Benkman. “Diversifying coevolution between crossbills and black spruce on newfoundland.” Em: *Evolution* 56 (2002), pp. 1663–1672.
- [49] Thomas L. Parchman et al. “Genome divergence and diversification within a geographic mosaic of coevolution”. Em: *Molecular Ecology* 25.22 (2016), pp. 5705–5718.
- [50] D. A. Rand, M. Keeling e H. B. Wilson. “Invasion, stability and evolution to criticality in spatially extended, artificial host-pathogen ecologies.” Em: *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 256 (1995), pp. 55–63.
- [51] E. M. Rauch, Hiroki Sayama e Yaneer Bar-Yam. “Dynamics and Genealogy of Strains in Spatially Extended Host–Pathogen Models”. Em: *Journal of Theoretical Biology* 221.4 (2003), pp. 655–664. ISSN: 0022-5193. DOI: 10.1006/jtbi.2003.3127. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022519303931274>.
- [52] W. R. Rice. “Disruptive selection on habitat preference and the evolution of reproductive isolation: a simulation study”. Em: *Evolution* 38 (1984), pp. 1251–1260.
- [53] P. A. Rikvold e V. Sevim. “Individual-based predator-prey model for biological coevolution: fluctuations, stability, and community structure.” Em: *Physical Review E* 75 (2007), pp. 051920–1–051920–17.
- [54] Áttila L. Rodrigues e Tomé Tânia. “Reaction-diffusion stochastic lattice model for a predator-prey system”. en. Em: *Brazilian Journal of Physics* 38 (mar. de 2008), pp. 87–93. ISSN: 0103-9733. URL: http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0103-97332008000100017&nrm=iso.
- [55] Michael L. Rosenzweig. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1995.
- [56] Michael L. Rosenzweig. “Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time”. Em: *Science* 171 (1971), pp. 385–387.

- [57] Michael L. Rosenzweig e R. H. MacArthur. “Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions”. Em: *The American Naturalist* 97 (1963), pp. 209–223.
- [58] M. W. Sabelis, O. Diekmann e V. A. A. Jansen. “Metapopulation persistence despite local extinction: predator-prey patch models of the lotka-volterra type”. Em: *Biological Journal of the Linnean Society* 42 (1991), pp. 267–283.
- [59] William M. Schaffer e Michael L. Rosenzweig. “Homage to the red queen. I. Coevolution of predators and their victims”. Em: *Theoretical Population Biology* 14.1 (1978), pp. 135–157. ISSN: 0040-5809. DOI: 10.1016/0040-5809(78)90008-4. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0040580978900084>.
- [60] Montgomery Slatkin e John Maynard Smith. “Models of Coevolution”. English. Em: *The Quarterly Review of Biology* 54.3 (1979), pp. 233–263. ISSN: 00335770. URL: <http://www.jstor.org/stable/2825807>.
- [61] Julie W. Smith e Craig W. Benkman. “A coevolutionary arms race causes ecological speciation in crossbills.” Em: *The American Naturalist* 169.4 (2007), pp. 455–465.
- [62] Kunio Takatsu e Osamu Kishida. “An offensive predator phenotype selects for an amplified defensive phenotype in its prey”. English. Em: *Evolutionary Ecology* 27.1 (2013), pp. 1–11. ISSN: 0269-7653. DOI: 10.1007/s10682-012-9572-4. URL: <http://dx.doi.org/10.1007/s10682-012-9572-4>.
- [63] John N. Thompson. “Coevolution, local adaptation and ecological speciation.” Em: *Molecular Ecology* 25 (2016), pp. 5608–5610.
- [64] John N. Thompson. “Specific Hypotheses on the Geographic Mosaic of Coevolution.” English. Em: *The American Naturalist* 153.S5 (1999), pp. S1–S14. ISSN: 00030147. URL: <http://www.jstor.org/stable/10.1086/303208>.
- [65] John N. Thompson. *The geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago Press, 2005.
- [66] Hirokazu Toju e Teiji Sota. “Imbalance of Predator and Prey Armament: Geographic Clines in Phenotypic Interface and Natural Selection.” English. Em: *The American Naturalist* 167.1 (2006), pp. 105–117. ISSN: 00030147. URL: <http://www.jstor.org/stable/10.1086/498277>.
- [67] L. Van Valen. “A new evolutionary law.” Em: *Evolutionary Theory* 1 (1973), pp. 1–30.
- [68] T. E. Wood et al. “The frequency of polyploidy speciation in vascular plants”. Em: *Proceedings of the National Academy of Science* 106 (2009), pp. 13875–13879.

- [69] Arthur R. Zangerl e May R. Berenbaum. “Increase in toxicity of an invasive weed after reassociation with its coevolved herbivore”. Em: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102.43 (2005), pp. 15529–15532. DOI: 10.1073/pnas.0507805102. eprint: <http://www.pnas.org/content/102/43/15529.full.pdf>. URL: <http://www.pnas.org/content/102/43/15529.abstract>.
- [70] R. K. P. Zia e P. A. Rikvold. “Fluctuations and correlations in an individual-based model of biological coevolution.” Em: *Journal of Physics A: Mathematical and General* 37 (2004), pp. 5135–5155.

ANEXO I - DECLARAÇÃO DE BIOÉTICA E BIOSSEGURANÇA



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



DECLARAÇÃO

Em observância ao **§5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15**, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Tese de Doutorado, intitulada "***Coevolução e especiação em populações de predador-presa***", desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Handwritten signature of Micael Eiji Nagai in black ink.

Assinatura: _____
Nome do(a) aluno(a): Micael Eiji Nagai

Handwritten signature of Marcus A. M. de Aguiar in black ink.

Assinatura: _____
Nome do(a) orientador(a): Marcus A. M. de Aguiar

Data: 24/09/2018

ANEXO II - DECLARAÇÃO DE DIREITOS AUTORAIS

Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada "**Coevolução e especiação em populações de predador-presa**", não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 24 de Agosto de 2018



Assinatura : _____

Nome do(a) autor(a): **Micael Eiji Nagai**

RG n.º 33.607.955-2



Assinatura : _____

Nome do(a) orientador(a): **Marcus A. M. de Aguiar**

RG n.º 8.956.753