

Influências do contexto nas oscilações populacionais geradas por efeito maternal

Daniel C. Souza¹,

FMA, IF – USP, 05.508-090, São Paulo/SP.

Vitor H. P. Louzada²,

Bioinformática, IME – USP, 05.508-090, São Paulo/SP.

Bruno Pace³,

FGE, IF – USP, 05.508-090, São Paulo/SP.

Mariana P. Santana⁴,

DE, IB – UFRJ, 21.941-902, Rio de Janeiro/RJ.

Vicente P. Barros⁵,

ICADS – UFBA, 47.805-100, Barreiras/BA.

Felipe L. P. Pinheiro⁶,

CIFMC, IF – UNB, 70.919-970, Brasília/DF.

Resumo. O efeito maternal é a transmissão, ao longo de gerações, de uma qualidade individual tal que a sobrevivência, crescimento e fecundidade dos indivíduos de uma população são afetados pelas propriedades do ambiente em que os pais viviam. Nesse trabalho apresentam-se dois modelos que descrevem mecanismos diferentes de dinâmicas populacionais relativos ao efeito maternal e faz-se paralelamente uma análise matemática e de ecologia teórica. Com o primeiro modelo mostra-se que numa população com efeito maternal a competição intraespecífica gera oscilações periódicas, quase periódicas e caóticas. No segundo modelo o estudo da competição entre uma população governada por efeito maternal e outra com crescimento logístico fornece a previsão teórica de que predominantemente uma população exclui competitivamente a outra, e que em determinadas condições a oscilação daquela com efeito maternal é amortecida levando à coexistência. Na análise matemática de ambos os modelos são feitos cálculos dos pontos de equilíbrio, análises de estabilidade local, de diagramas de oscilação e de séries temporais.

Palavras-chave: *efeito maternal; crescimento logístico; oscilação populacional; exclusão competitiva; coexistência populacional.*

¹daniel.souza@usp.br

²louzada@ime.usp.br

³bruno.pace@gmail.com

⁴marianadois@yahoo.com.br

⁵vpbarros@ufba.br

⁶fpinheiro@gmail.com

1. Introdução

No estudo de dinâmica de populações é bem conhecido que em algumas situações o tamanho das populações oscila periodicamente (Murray, 2002). Para explicar essas oscilações são feitas duas hipóteses principais (Inchausti e Ginzburg, 2009). A primeira hipótese é a de que mecanismos exógenos (Lack, 1954), extrínsecos à população, regulariam essas oscilações. É amplamente documentado que o pico populacional de alguns mamíferos é sincronizado com o declínio da vegetação (Stenseth e R., eds). As relações de predador-presa também são responsáveis por oscilações de densidade populacional (May e McLean, 2007). A segunda hipótese é a de mecanismos endógenos (intrínsecos), processos intraespecíficos de autorregulação com múltiplas possíveis origens. Na hipótese original, associavam-se características fisiológicas à regulação da densidade populacional (Christian, 1950), características estas denominadas de qualidade do indivíduo. Nos últimos anos houve um aparente ressurgimento dessa hipótese, baseado em uma premissa de que mecanismos que atuam nos indivíduos podem gerar grandes efeitos dinâmicos em nível populacional.

Dentre a classe de mecanismos endógenos está o efeito maternal, que pode ser definido como uma transmissão, através de gerações, de uma qualidade individual tal que a sobrevivência, crescimento e fecundidade da prole são afetados pelas propriedades do ambiente em que os pais viviam (Ginzburg, 1998). Estudos mostraram que a dinâmica de oscilações no tamanho da população de mariposas e de lobos do nordeste da América (Ginzburg e Taneyhill, 1994; Inchausti e Ginzburg, 1998) pode ser modelada usando efeitos maternais com poucos parâmetros e ajustando de forma bem eficiente as séries temporais de dados experimentais. Essas oscilações foram evidenciadas mesmo em populações muito distantes geograficamente e em contextos diferentes.

No presente trabalho, inicialmente analisamos matematicamente o modelo proposto por Ginzburg e Taneyhill (1994) – Seção 3 – em que numa dada espécie existe um *tradeoff* entre densidade e qualidade média, mecanismo subjacente ao efeito maternal. Esse modelo serve de base para a Seção 4, na qual propomos e analisamos um modelo de competição entre duas populações, uma com efeito maternal e outra de crescimento logístico. O objetivo desse estudo é utilizar os cálculos dos pontos de equilíbrio, análises de estabilidade local, de diagramas de oscilação e de séries temporais para definir as possíveis dinâmicas populacionais dos modelos. E com base nessas dinâmicas esclarecer as implicações ecológicas teóricas das previsões para o acoplamento das populações sob efeito maternal e de crescimento logístico. Também é objetivo demonstrar, através de um modelo matemático, que a ocorrência das oscilações geradas pelo efeito maternal depende do contexto no qual a população se insere.

2. O modelo

Para modelar a evolução temporal de uma população, podemos utilizar abordagens discretas ou contínuas. Ambos os modelos possuem aplicações diferentes. Modelos discretos se aplicam a populações com estações reprodutivas bem definidas e sem sobreposição de gerações. Entretanto, buscando uma descrição simplificada, o trabalho de Ginzburg e Taneyhill (1994) propõe um modelo discreto para uma população cujo crescimento é uma função da quantidade de indivíduos e da qualidade média deles. Nesse modelo, as qualidades individuais podem ter uma distribuição não uniforme na população, mas apenas a transmissão de uma qualidade média da população será utilizada aqui para examinar sua influência na dinâmica populacional.

A subjetividade, assim como a complexidade do conceito de qualidade, são inquestionáveis (Inchausti e Ginzburg, 2009). Características morfológicas, genéticas ou ambientais, entre muitas outras, podem ser correlacionadas à qualidade de um indivíduo. Entretanto, o peso médio por indivíduo foi escolhido para representar a qualidade média de uma geração, simplificando dessa forma uma característica multidimensional a apenas uma dimensão.

O sistema de equações (2.1) descreve o mecanismo endógeno, sendo N_t o tamanho da população e X_t a qualidade média da população na geração t :

$$N_{t+1} = N_t R F(X_t), \quad (2.1a)$$

$$X_{t+1} = X_t M G(N_{t+1}). \quad (2.1b)$$

No modelo (2.1) vemos que o tamanho de uma população depende da qualidade média da população que a precede, enquanto a qualidade de vida média de uma geração depende de seu tamanho. O efeito maternal introduz um retardo na resposta da população às mudanças no ambiente, um efeito de inércia. Esse tempo de retardo corresponde ao tempo de geração, que consiste no intervalo de tempo entre o nascimento e o início da idade apta para reprodução. Para que ocorra o efeito de retroalimentação negativa, a função $F(X)$ deve ser monotônica crescente e $G(N)$ monotônica decrescente. O efeito maternal se trata de uma competição intraespecífica com atraso.

A constante R é a taxa máxima de crescimento da população e M é a taxa máxima de crescimento da qualidade média dos indivíduos. Ambos devem ser maiores que 1 para que um crescimento se realize. Tanto $F(X)$ quanto $G(N)$ modulam os valores reais de suas respectivas taxas, tornando-as dinâmicas e limitadas pelos valores de R e M .

Nesse modelo também é suposto que a capacidade suporte do ambiente é fixa. Isso possibilitou que os sistemas de equações do modelo fossem reescalados, dividindo o número de indivíduos N de cada espécie pela capacidade suporte K (e.g., uma população

$N = 0,1$ para uma capacidade suporte $K = 1000$, na verdade corresponderá a uma população com 100 indivíduos).

3. Competição intraespecífica

Para modelar oscilações populacionais de Lepidópteras, Ginzburg e Taneyhill (1994) propuseram funções $F(X)$ e $G(N)$ (veja a Figura 1), tais que o sistema (2.1) reescalado fica:

$$N_{t+1} = N_t R \frac{X_t}{1 + X_t}, \quad (3.2a)$$

$$X_{t+1} = X_t M \frac{1}{1 + N_{t+1}}. \quad (3.2b)$$

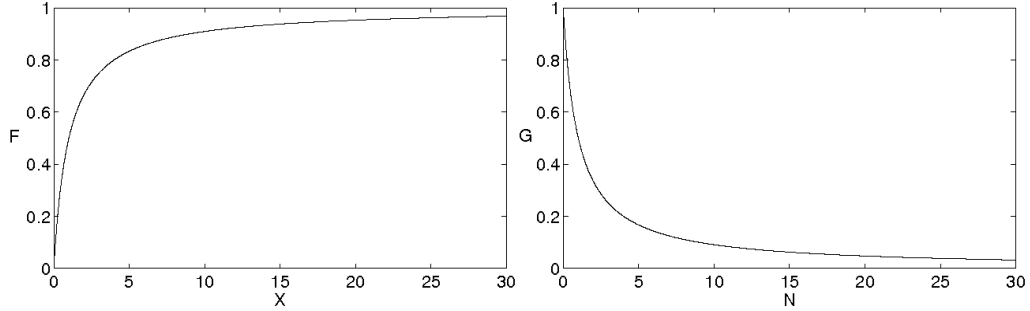


Figura 1: Funções de retroalimentação $F(X)$ e $G(N)$.

Os pontos fixos desse sistema são $P_1 = (0,0)$ e $P_2 = (M - 1, 1/(R - 1))$. Após a linearização desse sistema em torno dos pontos de equilíbrio obtivemos que os autovalores e autovetores da matriz jacobiana no ponto P_1 são $\lambda_{11} = 0$, $\lambda_{12} = M$ e $r_{11} = [1, 0]$, $r_{12} = [0, 1]$, respectivamente. No ponto P_2 tem-se o par de autovalores complexo-conjugados

$$\lambda_{21} = \lambda_{22}^* = \frac{RM + R + M - 1 + i\sqrt{3R^2M^2 - 2R^2M - 2RM^2 - 1 + 2R + 2M - R^2 - M^2}}{2RM}.$$

Os autovalores do ponto P_1 são reais e satisfazem $\lambda_{11} = 0$, $\lambda_{12} > 1$, para quaisquer valores de $M > 1$, $R > 1$, tornando a direção $r_{11} = [1, 0]$ estável e a direção $r_{12} = [0, 1]$ instável, enquanto os autovalores λ_{21} , λ_{22} , são complexo-conjugados e satisfazem $|\lambda_{21}| = 1$, $|\lambda_{22}| = 1$, para quaisquer valores de $M > 1$, $R > 1$, indicando que o ponto P_2 é neutramente estável e que esse sistema é estruturalmente estável nesses intervalos de

parâmetros*. As Figuras 2(a) e 2(b) exibem um retrato de fase típico desse sistema e uma dada região ampliada, respectivamente. Nesse retrato de fase o que aparentemente são linhas cheias, na verdade são movimentos quase-periódicos. Para cada condição inicial no centro de uma ilha temos um movimento periódico. É possível mostrar que para condições iniciais próximas das bordas do retrato de fase 2(a) a dinâmica é sensível às condições iniciais, uma indicação clara de que as soluções são caóticas nessa região. Como exemplo, para $R = 3$, $M = 10$ tomamos as condições iniciais $(X_0, N_0) = (500, 400)$ e $(X_0, N_0) = (501, 400)$, que na escala logarítmica estão próximas ao ponto $(\ln(X_0), \ln(N_0)) = (6, 3)$. A Figura 3 exhibe a sensibilidade às condições para esse caso.

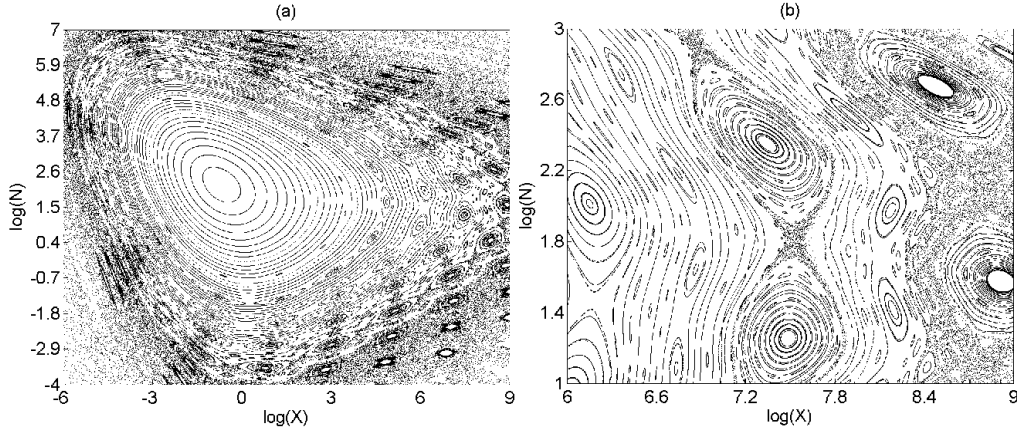


Figura 2: (a) Retrato de fase com escala logarítmica nos dois eixos e com estrutura hamiltoniana para $R = 3$ e $M = 10$, (b) recorte do retrato de fase ampliado numa dada região e suas cadeias de ilhas em evidência.

Com a parte imaginária dos autovalores no ponto fixo P_2 , $\omega \equiv \text{Im}[\lambda_{21}] = \text{Im}[\lambda_{22}]$ obtém-se o período aproximado $T = 2\pi/\omega$ da oscilação da população N como função de M e R (veja a Figura 4)

$$T = \frac{4\pi RM}{\sqrt{3R^2M^2 - 2R^2M - 2RM^2 - R^2 - M^2 + 2R + 2M - 1}}, \quad (3.3)$$

sem perder de vista que, na verdade, o movimento em torno desse ponto fixo é essencialmente quase-periódico. Para estudarmos a amplitude e o intervalo de oscilação da população foram elaborados o que chamamos de diagramas de oscilação (veja a Figura 5). Para construir esses diagramas usamos o método empregado na elaboração de diagra-

*Isso é corroborado pelas simulações numéricas, mas para provarmos analiticamente que a estabilidade é neutra nesses intervalos de parâmetros devemos utilizar a teoria da variedade central.

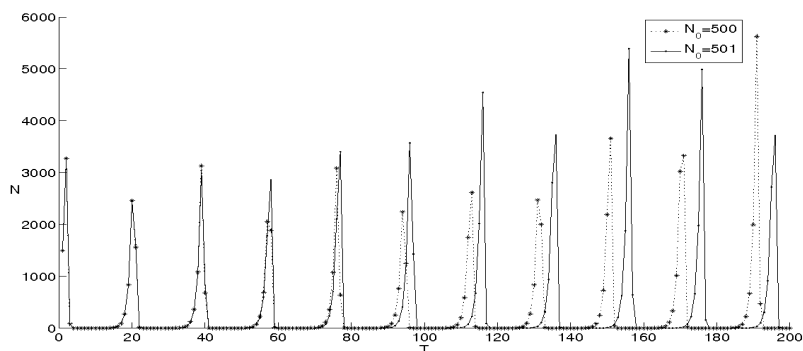


Figura 3: Sensibilidade às condições iniciais para $R = 3$, $M = 10$ com as condições iniciais $(X_0; N_0) = (500, 400)$ e $(X_0; N_0) = (501, 400)$.

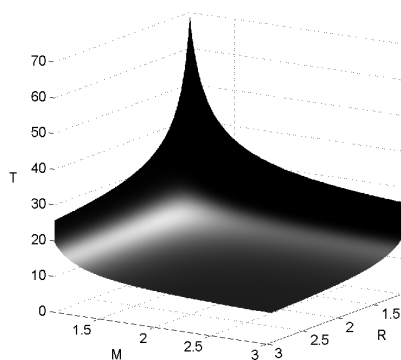


Figura 4: Período aproximado nas localidades do ponto de equilíbrio $P_2 = \left(M - 1, \frac{1}{R-1}\right)$ como função de R e M .

mas de bifurcação. Dessa forma, podemos estimar a amplitude, o intervalo e o período aproximado da oscilação em função dos parâmetros R e M utilizando os diagramas de oscilação (Figura 5) e o gráfico do período (Figura 4). As Figuras 6(a) e 6(b) exibem o comportamento típico das séries temporais resultantes do sistema (3.2).

Na série temporal da Figura 6(a) a oscilação ocorre entre 13 e 14 gerações e na série temporal da Figura 6(b) o ciclo tem um período exato de 11 gerações. Substituindo os valores dos parâmetros ($R = 1,5$ e $M = 3$) e ($R = 2,25$ e $M = 3$) na equação (3.3) obtemos um período aproximado de $T = 13,7$ em (a) e $T = 10,8$ em (b). Os valores escolhidos para os parâmetros R e M são próximos aos utilizados por Ginzburg e Taneyhill (1994) para ajustar os dados às oscilações das mariposas.

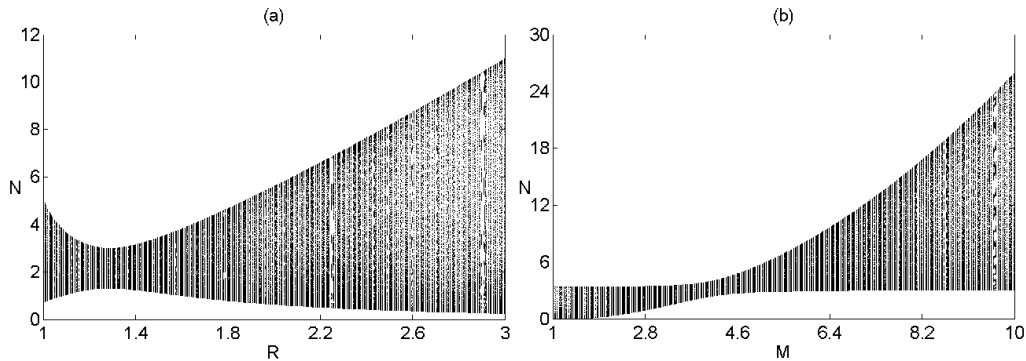


Figura 5: Diagramas de oscilação para $N_0 = 3$, $X_0 = 3$ e: (a) $M = 3$ e (b) $R = 1,5$. Variando R e M obtemos movimentos quase periódicos e periódicos.

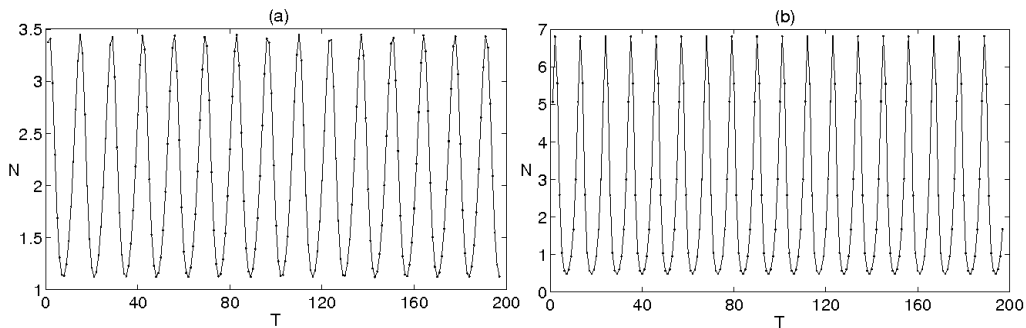


Figura 6: Séries temporais do sistema (3.2) para (a) $R = 1,5$ e $M = 3$ e (b) $R = 2,25$ e $M = 3$.

4. Efeito maternal \times Crescimento logístico

Uma grande quantidade de espécies cresce de acordo com o modelo logístico, que possui uma versão discreta conhecida como equação de Ricker (ver: Rockwood, 2006, pág. 51), dada por:

$$N_{t+1} = N_t e^{r[1-N_t/K]}, \tag{4.4}$$

onde r é a taxa de crescimento intrínseco *per capita* da população e K é a capacidade suporte do ambiente.

Com base nesse modelo de Ricker (4.4) e no modelo de efeito maternal (3.2), propusemos o modelo (4.5) para estudar a interação de uma população que apresente efeito maternal N_t^m , da qual a qualidade média por indivíduo é X_t^m , com uma população com

crescimento logístico, mas cuja próxima geração N_{t+1}^l depende da população total da geração passada ($N_t^m + N_t^l$). Isso representaria uma competição interespecífica por um ou mais recursos comuns, com as equações:

$$N_{t+1}^m = N_t^m R \frac{X_t^m}{1 + X_t^m}, \quad (4.5a)$$

$$N_{t+1}^l = N_t^l e^{r[1 - (N_t^m + N_t^l)/K]}, \quad (4.5b)$$

$$X_{t+1}^m = X_t^m M \frac{1}{1 + (N_{t+1}^m + N_{t+1}^l)/K}, \quad (4.5c)$$

Novamente, supomos que a capacidade suporte K do ambiente é fixa. Dividindo as equações (4.5a) e (4.5b) por K em ambos os lados podemos eliminá-lo do conjunto de equações (4.5) reescalando as populações. Assim, o sistema (4.5) fica:

$$N_{t+1}^m = N_t^m R \frac{X_t^m}{1 + X_t^m}, \quad (4.6a)$$

$$N_{t+1}^l = N_t^l e^{r(1 - N_t^m - N_t^l)}, \quad (4.6b)$$

$$X_{t+1}^m = X_t^m M \frac{1}{1 + N_{t+1}^m + N_{t+1}^l}, \quad (4.6c)$$

O ponto fixo trivial desse sistema é a origem $P = (0, 0, 0)$, onde os autovalores são $\lambda_1 = 0$, $\lambda_2 = e^r$ e $\lambda_3 = M$ e aos autovetores correspondentes são $v_1 = [1, 0, 0]$, $v_2 = [0, 1, 0]$ e $v_3 = [0, 0, 1]$, respectivamente. Para $M > 1$ e $R > 1$ os pontos fixos desse sistema são: $P_1 = (0, 0, 0)$, $P_2 = (0, 1, 0)$, $P_3 = (M - 1, 0, 1/(R - 1))$, apenas para $M = 2$ teremos $P_4 = (0, 1, X^m)$ tal que $X^m > 0$, e $P_5(N^m) = (N^m, 1 - N^m, 1/(R - 1))$ com $N^m \in [0, 1]$, que formam uma reta no espaço de fase. Resumimos os autovalores desses pontos fixos na tabela 1.

Tabela 1: Autovalores associados aos pontos fixos P_i para i de 1 a 5.

Pontos Fixos	Autovalores		
P_1	0	e^r	M
P_2	0	$1 - r$	$M/2$
P_3	$e^{r(2-M)}$	λ_{21}	λ_{22}
P_4	$RX^m/(1 + X^m)$	$1 - r$	$M/2$
$P_5(0)$	1	e^r	$M/2$
$P_5(1)$	1	λ_{21}	λ_{22}

As séries temporais exibidas nas Figuras 7(a) e (b) mostram que, para esses valores de parâmetros, uma população se estabelece e faz com que a outra seja extinta. Isso

reforça o conhecido princípio de Gause ou princípio da exclusão competitiva. Simulações numéricas mostraram que a coexistência das duas espécies ocorre somente se a taxa de crescimento máximo da qualidade for fixa em $M = 2$. Para qualquer outro valor esses pontos fixos deixam de ser atratores.

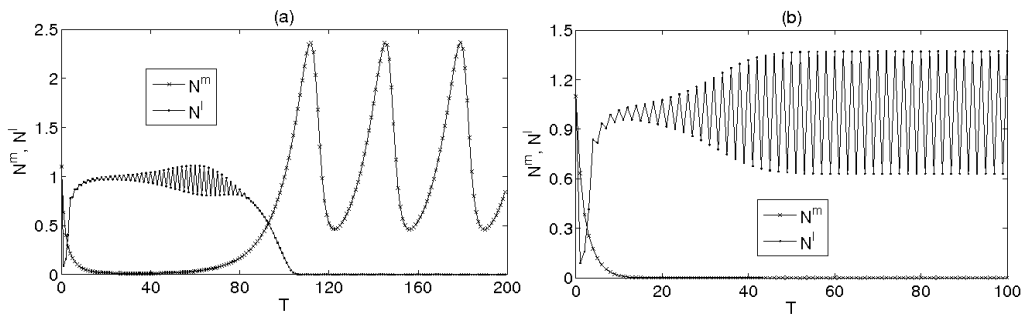


Figura 7: Séries temporais para $R = 1, 1$, $r = 2, 1$, $N_0^m = X_0^m = N_0^l = 1, 1$ e: (a) $M = 2, 1$, (b) $M = 1, 9$.

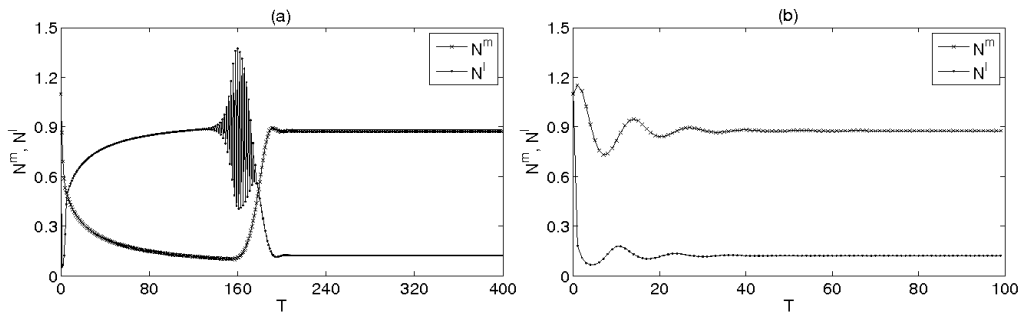


Figura 8: Séries temporais para $M = 2$, $N_0^m = X_0^m = N_0^l = 1, 1$ e: (a) $R = 1, 5$ e $r = 2, 5$ e (b) $R = 2$ e $r = 1, 5$.

A extinção de uma dada população leva ao desacoplamento das dinâmicas populacionais. Quando a população N^l é extinta, a população N^m passa a obedecer a dinâmica do modelo de competição intraespecífica (3.2), e quando a população N^m é extinta a população N^l segue a dinâmica da equação de Ricker (4.4).

5. Resultados e Discussão

Com a análise da estabilidade local e as simulações numéricas, mostramos que para $R > 1$ e $M > 1$ o sistema (3.2) é estruturalmente estável e sempre tem soluções quase-periódicas ou periódicas em torno do ponto fixo $P_2 = \left(M - 1, \frac{1}{R-1}\right)$ e soluções caóticas longe dele. Dessa forma, o modelo (3.2) nos diz que se uma população que apresenta efeito maternal for inserida num ambiente com uma capacidade suporte constante, ela oscilará periodicamente ou quase periodicamente para condições iniciais próximas ao ponto de equilíbrio e terá uma dinâmica caótica para condições iniciais distantes desse ponto. Aumentando o parâmetro R e ou diminuindo M a região da Figura 2 onde a oscilação é periódica e quase periódica diminui enquanto a região onde a oscilação é caótica aumenta. Esse aumento da região com oscilação caótica dá sustentação à crítica feita por Plaistow e Benton (2009) de que uma população regida por efeito maternal não apresenta ciclos populacionais necessariamente, ou seja, que existe uma dependência de contexto para que esses ciclos populacionais ocorram. É claro que não esperamos que a sensibilidade às condições iniciais (X_0, N_0) ou a dinâmica caótica sejam rigorosamente observadas em populações na natureza, ao invés disso, esperamos que para condições iniciais na região caótica seja observada uma dinâmica apenas aperiódica.

Em relação à competição entre populações com oscilação via efeito maternal e com crescimento logístico, nosso modelo corrobora o princípio de exclusão competitiva, já que a coexistência prevista pelo modelo não é passível de observação em populações na natureza. Nesse caso a extinção de uma dada população também leva ao desacoplamento das dinâmicas populacionais. Podemos então supor que na natureza sejam indispensáveis outras interações de forma a tornar estável a coexistência de duas populações com nichos semelhantes.

Outro resultado importante está relacionado às discussões sobre dependência de contexto. Partimos de um modelo essencialmente oscilatório para o efeito maternal e, ao introduzirmos uma interação com outra população, conseguimos amortecê-las em um determinado contexto, anulando o caráter cíclico do sistema. Isso mostra como a dinâmica de uma população é afetada quando alteramos estruturalmente suas relações. Esse resultado deixa clara a dificuldade envolvida na caracterização do efeito maternal na natureza. Por um lado a hipótese de que efeito maternal pode gerar ciclos já é consolidada (Inchausti e Ginzburg, 2009); por outro lado, o comportamento oscilatório não necessariamente se manifesta em decorrência de outros mecanismos possivelmente presentes em cada contexto (Plaistow e Benton, 2009).

Observando os diagramas de oscilação na Figura 9, construídos próximos à região de $M = 2$, fica claro o efeito do amortecimento para $M = 2$ exatamente (as linhas que representam o equilíbrio de coexistência das populações se afinam). Fora dessa região

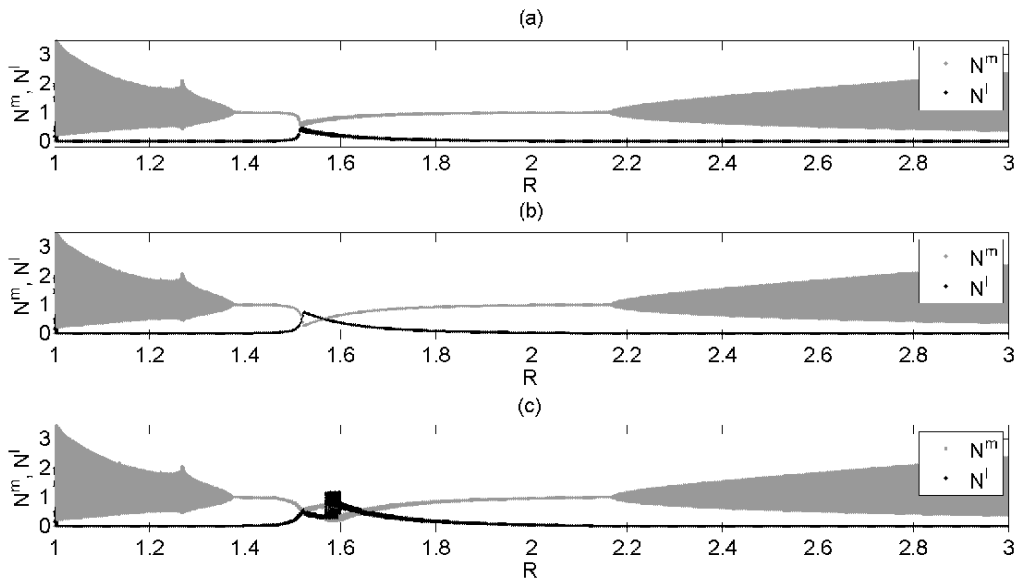


Figura 9: Diagramas de oscilação para $r = 2,68$, $N_0^m = X_0^m = N_0^l = 1,1$ e: (a) $M = 1,9999$, (b) $M = 2$ e (c) $M = 2,0001$.

temos uma dinâmica oscilatória típica do efeito maternal puro. Quando essa condição ocorre, a amplitude de oscilação decresce, amortecendo a oscilação e mascarando o efeito maternal.

Vários outros mecanismos podem amortecer essa oscilação igualmente na natureza, tornando o efeito maternal mais difícil de ser detectado. É importante ressaltarmos que a hipótese do efeito maternal se trata apenas de uma transmissão fenotípica entre gerações por meio da interação com o ambiente, não gerando necessariamente oscilação populacional. Segundo Plaistow e Benton (2009), os efeitos maternais são muito mais ricos e a hipótese de que efeito maternal gera ciclos é muito simplista, sendo necessária uma análise mais detalhada do contexto.

Agradecimentos

Este trabalho é o resultado da extensão do Curso de Verão em Métodos Matemáticos de Biologia das Populações III, 2010. Os autores agradecem os organizadores: Professores Roberto Kraenkel (IFT-UNESP), Paulo Inácio de Knecht López de Prado (IB-USP) e Stefanella Boatto (IM-UFRJ), pelo incentivo e pela oportunidade. E às agências financiadoras pelo apoio: FAPESP e CNPq.

Referências

- Christian, J. (1950). The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *Journal of Mammology*, 31(247).
- Ginzburg, L. R. (1998). *Maternal effects as adaptations*, chapter Inertial growth: population dynamics based on maternal effects, páginas 42–53. Oxford University Press.
- Ginzburg, L. R. e Taneyhill, D. E. (1994). Population cycles of forest lepidoptera: a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, 63:79–92.
- Inchausti, P. e Ginzburg, L. R. (1998). Small mammals cycles in northern europe: patterns and evidence for a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, 67:180–194.
- Inchausti, P. e Ginzburg, L. R. (2009). Maternal effects mechanism of population cycling: a formidable competitor to the traditional predator-prey view. *Philosophical Transactions of Royal Society B*, 364:1117–1124.
- Lack, D. (1954). *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press.
- May, R. e McLean, A. (2007). *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Oxford University Press.
- Murray, J. (2002). *Mathematical Biology I: An Introduction*. Springer-Verlag.
- Plaistow, S. J. e Benton, T. G. (2009). The influence of context-dependent maternal effects on population dynamics: an experimental test. *Philosophical Transactions of Royal Society B*, 364:1049–1058.
- Rockwood, L. L. (2006). *Introduction to Population Ecology*. Blackwell Publishing.
- Stenseth, N. e R.(eds), I. (1993). *The Biology of Lemmings*. Academic Press.