

Modelos de seleção natural em diferentes níveis hierárquicos: indivíduo-população

Raul A. Assis¹,

Departamento de Matemática – UNEMAT, 78550-000, Sinop/MT.

Mazílio C. Malavazi²,

Instituto de Ciências Naturais Humanas e Sociais – UFMT, 78557-257, Sinop/MT.

Resumo. Neste trabalho, modelamos interações do processo de seleção natural entre o nível populacional e individual. Como caso específico, modelamos o comportamento de sinal de alarme contra predadores apresentados por diversas espécies de animais. Os modelos sugerem que os dois níveis hierárquicos podem interagir selecionando os genes em direções opostas, selecionando um tipo de comportamento no nível individual enquanto seleciona outro no nível populacional. Um modelo de competição interespecífica é utilizado para sugerir um mecanismo mais efetivo de seleção no nível populacional.

Palavras-chave: equação diferencial, comportamento de alarme, seleção natural, multinível.

1. Introdução

A Teoria de Evolução compreende um processo extremamente abrangente e complexo que rege a mudança das formas de vida ao longo do tempo. Desde sua concepção inicial, com Darwin e Wallace publicando seu artigo conjunto em 1858, seguido pelo principal trabalho da vida de Darwin, "A Origem das espécies" (Desmond e Moore, 1991), a teoria sofreu significativas revisões e generalizações. Para uma visão abrangente dessas revisões, dos cernes que

¹raul@unemat-net.br

²mazilio@hotmail.com

se mantiveram intactos e uma visão histórica do processo, indicamos o extenso trabalho de Gould (2002).

Dentre os pontos não pacificados na estrutura dessa grande teoria está a influência dos diferentes níveis hierárquicos de organização da vida (genes, células, organismos, populações, espécies, clades) nos processos evolutivos (Wilson, 2006; Barton et al., 2007; Futuyma, 2009). Atualmente, está claro que o processo de seleção gera “adaptações” no nível celular e dos indivíduos, o papel do nível hierárquico dos grupos e populações permanece muito mais controverso (Okasha, 2001; Nowak et al., 2010; Abbot, 2011).

Neste trabalho, nosso objetivo é modelar um processo de seleção natural com interação entre esses dois níveis, sendo que o fenômeno escolhido é o comportamento de enviar sinais de alarme para companheiros de grupo, exibido por diversas espécies de pássaros e mamíferos (Caro, 2005). Ainda que a discussão da forma como tal comportamento tenha evoluído seja extremamente relevante, esse não é o foco dos modelos apresentados. Para esse tipo de discussão, indicamos os trabalhos clássicos de Trivers (Trivers, 1971) e Maynard Smith (Smith, 1965) ou outros (Smith, 1986; Bergstrom e Lachmann, 2001; Holle'n e Radford, 2009). Dessa forma, em nossos modelos consideraremos que a população pode apresentar dois tipos de indivíduos: alarmistas e não-alarmistas, deixando a questão da evolução do comportamento de alarme para um segundo plano. Além disso, nossos modelos não têm o objetivo de descrever detalhadamente nenhuma espécie ou sistema biológico determinado, mas sim fazer o papel de modelo *conceitual* que busca ilustrar relações gerais entre esses dois níveis hierárquicos de organização biológica. Dessa forma, buscamos manter os modelos simples, uma vez que não se busca uma descrição quantitativa de um fenômeno específico, mas um entendimento qualitativo dos papéis dos níveis hierárquicos em uma dinâmica evolutiva.

2 Os modelos

Nesta seção, apresentamos as hipóteses de modelagem e três modelos de interação entre o nível individual e populacional. O primeiro modelo analisa a interação sob o a hipótese de crescimento ilimitado na ausência de predadores, o segundo trata do mesmo tipo de interação sob a hipótese de crescimento limitado (logístico) e o terceiro analisa uma situação de competição com uma outra espécie.

A seguir, delineamos algumas hipóteses biológicas acerca do comportamento de alarme

2.1 O comportamento de alarme

O comportamento de alarme em um grupo de indivíduos consiste na emissão de algum tipo de sinal que avise indivíduos de uma espécie a respeito de algum perigo (normalmente representado por um predador). A forma específica do alarme é irrelevante para os modelos considerados neste trabalho, sendo apenas importante as seguintes hipóteses:

1. O alarme é *honesto*. Isto é, a emissão do alarme por um indivíduo realmente indica uma maior chance da presença de um predador.
2. O alarme é *efetivo*. A emissão do alarme reduz a chance de sucesso da investida do predador sobre o grupo.
3. Sob condições de uma população totalmente composta de indivíduos alarmistas, a mesma é capaz de sobreviver à predação, ou seja, sua taxa de reprodução é maior que a taxa de predação.

A primeira hipótese é importante pois, dado o conflito de interesses entre indivíduos de uma mesma espécie em propagar seus genes, já foi sugerida (Krebs e Dawkins, 1978) a possibilidade da evolução da manipulação de indivíduos de uma mesma espécie através da emissão de sinais desonestos, isto é, que não refletem uma maior chance da presença de um predador.

A segunda hipótese está relacionada com a sugestão (Charnov e Krebs, 1975) de que certos comportamentos de alarme poderiam ter evoluído por aumentar a chance de sobrevivência do indivíduo que emite o alarme ao colocar os outros indivíduos em um “estado de agitação” que aumentaria a chance de sucesso do predador sobre esses indivíduos. Dessa forma, em nossos modelos, consideramos apenas alarmes que *diminuem* a eficiência dos predadores. Esta condição também inclui a possibilidade de que um alarme tem como objetivo alertar o predador (Baker e Parker, 1979; Gotmarkk, 1992), enviando ao mesmo um sinal de que ele foi detectado e fazendo-o desistir da perseguição, dessa forma, diminuindo a taxa média de sucesso de predação por encontro.

A terceira hipótese ilustra que temos uma situação na qual o comportamento de alarme permite à população uma chance de sobrevivência. Sem

essa suposição o modelo simplesmente teria um comportamento monótono de extinção.

2.2 Crescimento ilimitado

Definimos as variáveis do modelo: t instante de tempo, $x(t)$ número de indivíduos não-alarmistas no instante t e $y(t)$ número de indivíduos alarmistas no instante t .

Supomos a presença de uma espécie de predador que permanece em quantidade constante durante a dinâmica. Maynard Smith (Smith, 1965) modela a probabilidade de predação como uma função da fração da população de alarmistas:

$$P_K = P(1 - ar/n) \quad (2.1)$$

onde, no modelo de Smith P_K é probabilidade de uma morte, P uma constante de eficiência do predador, a um parâmetro que reflete a eficiência dos indivíduos alarmistas em reduzir a predação, r o número de indivíduos alarmistas e n o número total de indivíduos.

Em nosso modelo, adotamos uma abordagem similar, escrevendo a taxa de predação por indivíduo presa como uma função do número de indivíduos *não-alarmistas*:

$$T_P(x, y) = m + (M - m)x/(x + y) \quad (2.2)$$

onde m representa a taxa mínima de predação (quando todos indivíduos são alarmistas) e M representa a taxa máxima (quando não há nenhum alarmista). É fácil mostrar que a relação dada pela equação 2.2 pode ser convertida na forma 2.1.

Se considerarmos um crescimento populacional ilimitado para as populações x e y na ausência de predadores, podemos escrever uma dinâmica para as populações:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= rx - \gamma x T_P(x, y) \\ \frac{dy}{dt} &= ry - y T_P(x, y). \end{aligned} \quad (2.3)$$

r é taxa de reprodução da espécie presa, e γ é um parâmetro adimensional que determina qual comportamento é mais arriscado: emitir o alarme ou permanecer em silêncio. Se $\gamma > 1$ o comportamento de ficar em silêncio é mais arriscado. Diversas argumentações biológicas foram apresentadas para representar situações desse tipo (Trivers, 1971). Mencionaremos apenas uma

(Dawkins, 1976) a título de ilustração. Em um bando, um predador pode ser especialmente atraído pela *movimentação* das presas, de forma que um indivíduo que avistasse um predador poderia estar se expondo a um risco maior de predação no caso de não emitir um alarme do que emitindo um alarme e fazendo com que os outros indivíduos permanecessem imóveis, como é o caso de juvenis em certas espécies de roedores (Holle'n e Radford, 2009). No caso em que $\gamma < 1$, a emissão do alarme tem um custo para o indivíduo que atrai mais a atenção do predador, de forma que os indivíduos não-alarmistas possuem uma taxa de predação média inferior a dos indivíduos alarmistas.

Realizando uma adimensionalização com $t^* = mt$ e, omitindo os asteriscos, obtemos o sistema:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \lambda x - \gamma x (1 + (\theta - 1)x/(x + y)) \\ \frac{dy}{dt} &= \lambda y - y (1 + (\theta - 1)x/(x + y)).\end{aligned}\tag{2.4}$$

Com $\lambda = r/m > 1$ (hipótese 3 sobre alarmes) e $\theta = M/m > 1$ (decorrente do alarme ser eficiente).

O comportamento do modelo em função dos parâmetros pode ser resumido pelas seguintes condições (demonstrações mais rigorosas são apresentadas no apêndice A:

1. $\gamma < 1$ (vantagem não-alarmistas)
 - (a) $\lambda > \theta$: a taxa de reprodução da espécie é maior que a taxa de predação máxima, ambos tipos sobrevivem, mas $\frac{x}{x+y} \rightarrow 1$.
 - (b) $\gamma\theta < \lambda < \theta$: $y \rightarrow 0$, $x \rightarrow \infty$.
 - (c) $\lambda < \gamma\theta$: extinção.
2. $\gamma > 1$ (vantagem alarmistas)
 - (a) $\gamma\theta < \lambda$: ambos tipos sobrevivem, $\frac{y}{x+y} \rightarrow 1$.
 - (b) $\gamma\theta > \lambda$:
 - i. $\gamma > \lambda$, $x \rightarrow 0$, $y \rightarrow \infty$.
 - ii. $\gamma < \lambda$, ambos tipos sobrevivem, $\frac{y}{x+y} \rightarrow 1$.

Ou seja, o modelo indica que o parâmetro γ , que mede qual comportamento é mais eficiente no nível do indivíduo, determina que tipo será mais frequente na população.

Para cada caso, as relações de λ com os parâmetros γ e θ determinam se a população irá sobreviver e que tipos permanecem. Por exemplo, no caso $\gamma < 1$ e $\gamma\theta < \lambda < \theta$ significa que a vantagem ganha por não dar o alarme é suficiente para que os indivíduos não-alarmistas suportem a taxa máxima de predação, representada pelo parâmetro adimensional θ , enquanto que os indivíduos alarmistas são levados à extinção. No caso em que $\lambda < \gamma\theta$ (ainda com $\gamma < 1$), teremos que a população será levada à extinção, ou seja, mesmo morrendo mais lentamente que os alarmistas, esse ganho não é suficiente para compensar os indivíduos não-alarmistas pela perda dos indivíduos alarmistas. Nesse caso, o processo de seleção natural estaria favorecendo não-alarmistas no nível individual, enquanto que no nível populacional selecionaria por grupos com alarmistas.

Uma interpretação análoga pode ser feita para as outras combinações de parâmetros.

A seguir apresentamos um modelo que inclui crescimento populacional limitado mesmo na ausência de predação.

2.3 Crescimento limitado

Considerando um capacidade de suporte K para o número total de indivíduos $(x + y)$, e, supondo um crescimento logístico, podemos modificar o modelo 2.4, obtendo:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \lambda x(1 - x/K - y/K) - \gamma x(1 + (\theta - 1)x/(x + y)) \\ \frac{dy}{dt} &= \lambda y(1 - x/K - y/K) - y(1 + (\theta - 1)x/(x + y)).\end{aligned}\quad (2.5)$$

Utilizando a adimensionalização $x^* = x/K$, $y^* = y/K$ e removendo os asteriscos, ficamos com:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \lambda x(1 - x - y) - \gamma x(1 + (\theta - 1)x/(x + y)) \\ \frac{dy}{dt} &= \lambda y(1 - x - y) - y(1 + (\theta - 1)x/(x + y)).\end{aligned}\quad (2.6)$$

Se $\gamma \neq 1$ tal sistema somente admite pontos de equilíbrio sob os eixos x e y , dados por $P_1 = (x_1, y_1) = (0, 1 - 1/\lambda)$ e $P_2 = (x_2, y_2) = (1 - \theta\gamma/\lambda, 0)$. Note que o P_1 representa uma seleção dos alarmistas, enquanto P_2 representa a seleção de não-alarmistas.

Realizando a análise de estabilidade linear para esses pontos, obtemos os seguintes autovalores:

1. P_1 : $\lambda_{11} = 1 - \lambda$ e $\lambda_{12} = 1 - \gamma$.
2. P_2 : $\lambda_{21} = \theta\gamma - \lambda$ e $\lambda_{22} = \theta(\gamma - 1)$.

Dessa análise, podemos resumir o comportamento do modelo 2.6:

1. $\gamma < 1$, vantagem não-alarmistas (P_1 instável):
 - (a) $\gamma\theta < \lambda$: $y \rightarrow 0$, $x \rightarrow x_2$ (P_2 estável).
 - (b) $\lambda < \gamma\theta$: extinção (P_2 instável).
2. $\gamma > 1$, vantagem alarmistas (P_2 instável, P_1 estável): $x \rightarrow 0$, $y \rightarrow y_1$.

Assim, observamos que a hipótese de crescimento limitado apenas acentua (como seria esperado) a seleção natural, mantendo os mesmos resultados qualitativos apresentados pelo modelo de crescimento ilimitado. Da mesma forma, o modelo informa que no nível individual serão selecionados os indivíduos com comportamento mais eficiente (determinado pelo valor de γ), enquanto que no nível populacional podemos ter a extinção de populações compostas por indivíduos não alarmistas, apontando para seleções distintas nos níveis hierárquicos.

Observamos que esse tipo de “seleção de grupo” é distinto daqueles no qual se considera o grupo como unidade de seleção e a reprodução diferencial entre grupos como mecanismo de seleção natural. O tipo apresentado aqui está em consonância com aquele mencionado por Trivers (Trivers, 1971)

It does not matter that in giving a warning call the caller is helping its non-calling neighbors more than it is helping itself. What counts is that it outcompetes conspecifics from areas in which no one is giving warning calls. The non-calling neighbors of the caller (or their offspring) will soon find themselves in an area without any caller and will be selected against relative to birds in an area with callers. The caller, by definition, is always in an area with at least one caller. If we assume that two callers are preferable to one, and so on, then selection will favor the spread of the warning-call genes. Note that this model depends on the concept of open groups, whereas “group selection” (Wynne-Edwards, 1962) depends partly on the concept of closed groups.

Entretanto, observamos que as conclusões apresentadas por Trivers quanto à dinâmica evolutiva dos genes não pode ser extraída dos modelos aqui apresentados. Para investigar tais questões seria necessário incluir uma distribuição espacial na população de indivíduos, uma investigação que reservamos para trabalhos futuros.

Resumindo os resultados apresentados pelos modelos 2.4 e 2.6, podemos dizer que, no nível do indivíduo, será selecionado o comportamento mais eficiente e o mesmo sobreviverá no nível populacional, se a taxa de reprodução for suficientemente alta para resistir à predação.

Outro fator importante que pode levar as populações (e, como consequência, as espécies) à extinção é a competição interespecífica. A seguir, apresentamos um modelo no qual a é introduzida uma espécie em competição com as populações x e y , visando estudar qual grupo de indivíduos terá maior chance de sobrevivência sob condições idênticas de competição interespecífica.

2.4 Competição interespecífica

Para modelar um processo de competição interespecífica, utilizaremos o modelo clássico (Murray, 1989) dado por:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 (1 - N_1/K_1 - b_{12} N_2/K_1) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 (1 - N_2/K_2 - b_{21} N_1/K_2).\end{aligned}\tag{2.7}$$

onde r_1 e r_2 são as taxas máximas de reprodução das espécies, K_1 , K_2 as capacidades de suporte e b_{12} e b_{21} são coeficientes que representam o quanto uma espécie influencia no crescimento da outra (pode-se dizer que esses coeficientes “convertem” um certo número de indivíduos de uma das espécies em um número “equivalente” de indivíduos da outra espécie). Em nosso caso, introduzimos uma espécie competidora, representada por $z(t)$, e, já adimensionalizando $z^* = z/K_z$, pela capacidade de suporte dessa espécie temos o sistema para x , y e z :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \lambda x (1 - x - y - c_1 z) - \gamma x (1 + (\theta - 1)x/(x + y)) \\ \frac{dy}{dt} &= \lambda y (1 - x - y - c_1 z) - y (1 + (\theta - 1)x/(x + y)) \\ \frac{dz}{dt} &= r_z z (1 - z - c_2 x - c_2 y)\end{aligned}\tag{2.8}$$

onde c_1 é um agrupamento adimensional na forma AK_z/K e c_2 é na forma BK/K_z , com A e B fazendo o papel das constantes b_{12} e b_{21} do modelo 2.7. Assim, c_1 e c_2 representam o “grau de interferência” entre as espécies, $c_1 \gg 1$ correspondendo à uma influência muito forte da espécie de x e y sobre z e $c_1 \ll 1$ uma influência muito fraca, com interpretação análoga para c_2 .

O sistema 2.8 admite os seguintes pontos de equilíbrio que podem ser viáveis (com valores positivos para as populações):

1. $P_1 = (x_1, y_1, z_1) = (0, 1 - 1/\lambda, 0)$: y vence dentro de sua população e leva z à extinção.
2. $P_2 = (x_2, y_2, z_2) = (1 - \theta\gamma/\lambda, 0, 0)$: x vence dentro de sua população e leva z à extinção.
3. $P_3 = (x_3, y_3, z_3) = (0, 0, 1)$: z leva as populações de x e y à extinção.
4. $P_4 = (x_4, y_4, z_4) = \left(0, \frac{(c_1-1)\lambda+1}{(c_1c_2-1)\lambda}, \frac{(c_2-1)\lambda-c_2}{(c_1c_2-1)\lambda}\right)$: y vence dentro de sua população e coexiste com a espécie z .
5. $P_5 = (x_5, y_5, z_5) = \left(\frac{(c_1-1)\lambda+\theta\gamma}{(c_1c_2-1)\lambda}, 0, \frac{(c_2-1)\lambda-c_2\theta\gamma}{(c_1c_2-1)\lambda}\right)$: x vence dentro de sua população e coexiste com a espécie z .

A estabilidade dos pontos e sua viabilidade depende dos parâmetros γ , θ , λ , c_1 e c_2 , conforme listamos a seguir (ver apêndice B para mais detalhes).

1. Vantagem alarmistas ($\gamma > 1$):
 - (a) $c_1 < 1 - 1/\lambda$ e $c_2 > 1/(1 - 1/\lambda)$: P_1 estável, P_3 instável e P_4 inviável. y vence a competição dentro e fora da espécie.
 - (b) $c_1 < 1 - 1/\lambda$ e $c_2 < 1/(1 - 1/\lambda)$: P_1 instável, P_3 instável e P_4 estável. y vence a competição dentro da espécie e coexiste com z .
 - (c) $c_1 > 1 - 1/\lambda$ e $c_2 > 1/(1 - 1/\lambda)$: P_1 estável, P_3 estável e P_4 instável. y vence a competição dentro da espécie, fora da espécie apenas uma sobrevive, z ou y dependendo das condições iniciais.
 - (d) $c_1 > 1 - 1/\lambda$ e $c_2 < 1/(1 - 1/\lambda)$: P_1 instável, P_3 estável e P_4 inviável. y vence a competição dentro da espécie, sendo levado à extinção pela competição com a espécie z .
2. Vantagem não-alarmistas ($\gamma < 1$):

- (a) $c_1 < 1 - \theta\gamma/\lambda$ e $c_2 > 1/(1 - \theta\gamma/\lambda)$: P_2 estável, P_3 instável e P_5 inviável. x vence a competição dentro e fora da espécie.
- (b) $c_1 < 1 - \theta\gamma/\lambda$ e $c_2 < 1/(1 - \theta\gamma/\lambda)$: P_2 instável, P_3 instável e P_5 estável. x vence a competição dentro da espécie e coexiste com z .
- (c) $c_1 > 1 - \theta\gamma/\lambda$ e $c_2 > 1/(1 - \theta\gamma/\lambda)$: P_2 estável, P_3 estável e P_5 instável. x vence a competição dentro da espécie, fora da espécie apenas uma sobrevive, z ou x dependendo das condições iniciais.
- (d) $c_1 > 1 - \theta\gamma/\lambda$ e $c_2 < 1/(1 - \theta\gamma/\lambda)$: P_2 instável, P_3 estável e P_5 inviável. x vence a competição dentro da espécie, sendo levado à extinção pela competição com a espécie z .

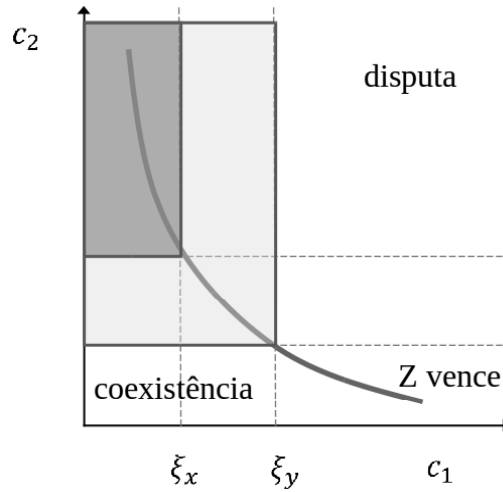


Figura 1: Plano representando as possíveis combinações de c_1 e c_2 . O ponto de separação das regiões de diferentes comportamentos qualitativos fica sobre hipérbole $c_2 = 1/c_1$. Se $\xi_y > \xi_x$, os alarmistas competem melhor com uma terceira espécie do que os não-alarmistas, como pode ser observado pela área das diferentes regiões de comportamentos favoráveis a y ou z .

Os parâmetros c_1 e c_2 controlam a força da interferência entre as espécies. Se criarmos um plano cartesiano com os valores possíveis de c_1 nas abcissas e c_2 nas ordenadas, veremos que os resultados apresentados acima, dividem o plano em quatro quadrantes, cada um correspondendo a um resultado qualitativo distinto, como na figura 1. Observamos, além disso, que o ponto central de

divisão desses quadrantes localiza-se sobre a hipérbole $c_2 = 1/c_1$. Se definirmos $\xi_y = 1 - 1\lambda$ e $\xi_x = 1 - \theta\gamma\lambda$ temos que $\xi_y > \xi_x$ implica que y compete “melhor” contra z do que x . O critério de comparação é simplesmente a área da região do plano de parâmetros c_1c_2 que apresenta resultado favoráveis para y , como na figura 1. No caso em que $\xi_y < \xi_x$, então uma população de não-alarmistas compete melhor contra z .

Escrevendo as inequações em termos dos parâmetros, obtemos:

1. Se $\gamma > 1$, então $\theta\gamma > 1$ e $\xi_y > \xi_x$. Isto é, além de vencer dentro de sua população, y também é mais vantajoso na competição entre espécies.
2. Se $\gamma < 1$, temos duas possibilidades:
 - (a) $\theta\gamma > 1$: neste caso $\xi_y > \xi_x$ e, apesar do comportamento não-alarmista ser mais vantajoso do ponto de vista individual, na competição interespecífica, y é mais vantajoso. Neste caso, poderíamos ter o processo de seleção natural operando em duas direções distintas dependendo do nível hierárquico.
 - (b) $\theta\gamma < 1$: neste caso $\xi_y < \xi_x$, o comportamento não-alarmista é mais vantajoso do ponto de vista individual e na competição interespecífica.

3 Conclusões

Nosso objetivo com este artigo era ilustrar como dinâmicas populacionais relativamente simples podem levar a processos de seleção contrários nos níveis individual e populacional. Todos os três modelos apresentaram essas características, dependendo dos parâmetros escolhidos.

Uma questão não abordada está relacionada com a relação de forças entre os níveis, isto é, ocorrendo uma seleção em direções contrárias, qual efeito terá predominância e determinará qual característica será selecionada? Para abordar tal questão é necessário incluir algum tipo de distribuição das populações, uma vez que os sistemas de equações diferenciais representam populações homogeneamente distribuídas no espaço, podendo apenas refletir o efeito da competição local. A inclusão da distribuição espacial fica reservada para trabalhos futuros.

No modelo de competição interespecífica apresentamos um mecanismo pelo qual as populações podem estar sendo selecionadas, em contraste com

a seleção individual. Analogamente ao caso da predação, a componente de distribuição espacial poderia apresentar uma dinâmica de interação entre os níveis de seleção natural.

Referências

- Abbot, P. (2011). Inclusive fitness theory and eusociality. *Nature*, 471:E1–E4.
- Baker, R. R. e Parker, G. A. (1979). The evolution of bird coloration. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 287:63–130.
- Barton, N. H., Briggs, D. E. G., Eisen, J. A., Goldstein, D. B., e Patel, N. H. (2007). *Evolution*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
- Bergstrom, C. T. e Lachmann, M. (2001). Alarm calls as costly signals of antipredator vigilance: the watchful baller game. *Animal Behavior*, 61:535–543.
- Caro, T. (2005). *Antipredator Defenses in Birds and Mammals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Charnov, E. L. e Krebs, J. R. (1975). The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *The American Naturalist*, 109:107–112.
- Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford.
- Desmond, A. e Moore, J. (1991). *Darwin: The Life of a Tormented Evolutionist*. Norton, New York.
- Futuyma, D. J. (2009). *Evolution*. Sinauer Associates Publishers Inc., Sunderland.
- Gotmarkk, F. (1992). Anti-predator effect of conspicuous plumage in a male bird. *Animal Behaviour*, 44:51–55.
- Gould, S. J. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*. The Belknap Press of Harvard University Press, London, England.
- Holle'n, L. I. e Radford, A. N. (2009). The development of alarm call behaviour in mammals and birds. *Animal Behaviour*, 78:791–800.

- Krebs, J. R. e Dawkins, R. (1978). Alarm signals: mind reading and manipulation. In Krebs, J. R. e Davies, N. B., editors, *Behavioral Ecology*, pag. 280–403. Blackwell Scientific Publications.
- Murray, J. D. (1989). *Mathematical Biology*. Springer, New York.
- Nowak, M. A., Tarnita, C. E., e Wilson, E. O. (2010). The evolution of eusociality. *Nature*, 446:1057–1062.
- Okasha, S. (2001). Why won't the group selection controversy go away? *British Journal of Philosophy of Science*, 52:25–50.
- Smith, J. M. (1965). The evolution of alarm calls. *The American Naturalist*, 99:59–63.
- Smith, R. J. F. (1986). Evolution of alarm signals: Role of benefits of retaining group members or territorial neighbors. *The American Naturalist*, 128:604–610.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46(1):35–57.
- Wilson, R. A. (2006). Levels of selection. In Matthen, M., Stephens, C., Dov M. Gabbay, P. T., e Woods, J., editors, *Handbook of the Philosophy of Science*, pag. 155–175. Elsevier.

A Análise do Modelo com Crescimento Ilimitado

Nesta seção faremos a análise qualitativa do modelo 2.4. Inicialmente, considere a dinâmica da proporção $w = \frac{y}{x}$,

$$\frac{dw}{dt} = (\gamma - 1)w \left(1 + (\theta - 1) \frac{1}{1 + w} \right) =: f(w). \quad (\text{A.9})$$

Resolvendo essa equação por variáveis separáveis, obtemos

$$t = \frac{\ln w + (\theta - 1) \ln(\theta + w)}{\theta(\gamma - 1)} + C, \quad (\text{A.10})$$

onde C representa uma constante com relação as variáveis x , y , w e t . Daqui em diante, C poderá assumir diversos valores, mas sempre constantes com relação as variáveis do sistema.

Ainda de A.9, obtemos a equação

$$\int \gamma \left(1 + (\theta - 1) \frac{1}{1+w} \right) dt = \frac{\gamma}{\gamma - 1} \ln w + C. \quad (\text{A.11})$$

Da primeira equação de 2.4, obtemos a identidade

$$\int \gamma \left(1 + (\theta - 1) \frac{1}{1+w} \right) dt = \lambda t - \ln x + C. \quad (\text{A.12})$$

Portanto de A.10, A.11 e A.12, obtemos

$$C + \ln x = \frac{(\lambda - \theta\gamma) \ln w + \lambda(\theta - 1) \ln(\theta + w)}{\theta(\gamma - 1)}.$$

Como $\ln y = \ln w + \ln x$, temos

$$C + \ln y = \frac{(\lambda - \theta) \ln w + \lambda(\theta - 1) \ln(\theta + w)}{\theta(\gamma - 1)},$$

ou seja, temos as seguintes soluções implícitas

$$x = c_0 w^{\frac{\lambda - \theta\gamma}{\theta(\gamma - 1)}} (\theta + w)^{\frac{\lambda(\theta - 1)}{\theta(\gamma - 1)}} \text{ e } y = c_0 w^{\frac{\lambda - \theta}{\theta(\gamma - 1)}} (\theta + w)^{\frac{\lambda(\theta - 1)}{\theta(\gamma - 1)}}, \quad (\text{A.13})$$

onde c_0 é uma constante positiva.

Retornando para a análise da dinâmica de A.9, temos dois casos a considerar:

1. Caso $\gamma < 1$: temos $w \rightarrow 0$, quando $t \rightarrow +\infty$. De fato, neste caso $\frac{dw}{dt} = f(w)$ é negativa, portanto w é decrescente. Suponha por contradição que $w \geq k > 0$, quando $t \rightarrow +\infty$, nesse caso $f(w)$ é limitada superiormente por uma constante negativa, portanto $\frac{dw}{dt} \leq -K < 0$, quando $t \rightarrow +\infty$, mas isso contradiz o fato de w ser positiva e assim segue o resultado. Observe que nesse caso temos $\frac{x}{x+y} \rightarrow 1$. Além disso, tem-se os seguintes resultados:

- (a) Se $\lambda > \theta$. Neste caso temos $\lambda - \gamma\theta > \lambda - \theta > 0$ e $\gamma - 1 < 0$. Portanto $\frac{\lambda - \gamma\theta}{\theta(\gamma - 1)} < 0$ e $\frac{\lambda - \theta}{\theta(\gamma - 1)} < 0$. Portanto de A.13, temos que $x \rightarrow +\infty$ e $y \rightarrow +\infty$, quando $t \rightarrow +\infty$.

(b) Se $\gamma\theta < \lambda < \theta$. Neste caso temos $\lambda - \gamma\theta > 0$, $\lambda - \theta < 0$ e $\gamma - 1 < 0$. Portanto $\frac{\lambda - \gamma\theta}{\theta(\gamma - 1)} < 0$ e $\frac{\lambda - \theta}{\theta(\gamma - 1)} > 0$. Logo de A.13, temos que $x \rightarrow +\infty$ e $y \rightarrow 0$, quando $t \rightarrow +\infty$.

(c) Se $\lambda < \gamma\theta$. Neste caso temos $\lambda - \gamma\theta < 0$, $\lambda - \theta < 0$ e $\gamma - 1 < 0$. Portanto $\frac{\lambda - \gamma\theta}{\theta(\gamma - 1)} > 0$ e $\frac{\lambda - \theta}{\theta(\gamma - 1)} > 0$. Logo de A.13, temos que $x \rightarrow 0$ e $y \rightarrow 0$, quando $t \rightarrow +\infty$.

2. Caso $\gamma > 1$: temos $w \rightarrow +\infty$, quando $t \rightarrow +\infty$. De fato, basta verificar que $\frac{dw}{dt} = f(w)$ é positiva e portanto w é crescente, e ainda mais $\frac{dw}{dt} \geq K > 0$, quando $t \rightarrow +\infty$, de onde segue o resultado. Nesse caso temos $\frac{y}{x+y} \rightarrow 1$. Além disso, tem-se os seguintes resultados:

(a) Se $\gamma\theta < \lambda$. Neste caso temos $\lambda - \gamma\theta > 0$, $\lambda(\theta - 1) > 0$ e $\gamma - 1 > 0$, conseqüentemente $\frac{\lambda - \gamma\theta}{\theta(\gamma - 1)} > 0$, $\frac{\lambda(\theta - 1)}{\theta(\gamma - 1)} > 0$ e $\frac{\lambda - \theta}{\theta(\gamma - 1)} > 0$. Portanto de A.13, temos que $x \rightarrow +\infty$ e $y \rightarrow +\infty$, quando $t \rightarrow +\infty$.

(b) Se $\gamma\theta > \lambda$. Neste caso, vamos reescrever as soluções implícitas A.13, da seguinte forma,

$$x = c_0 \left(\left(\frac{w}{\theta + w} \right)^\lambda \cdot \left(\frac{\theta + w}{w} \right)^{\lambda\theta} \cdot w^{(\lambda - \gamma)\theta} \right)^{\frac{1}{\theta(\gamma - 1)}}$$

e

$$y = c_0 \left(\left(\frac{w}{\theta + w} \right)^\lambda \cdot \left(\frac{\theta + w}{w} \right)^{\lambda\theta} \cdot w^{(\lambda - 1)\theta} \right)^{\frac{1}{\theta(\gamma - 1)}}.$$

Temos duas situações a analisar:

- i. Se $\gamma > \lambda$. Nesse caso, como $\lambda - 1 > 0$ e $\lambda - \gamma < 0$, temos das soluções implícitas anteriores, que $x \rightarrow 0$ e $y \rightarrow +\infty$, quando $t \rightarrow +\infty$.
- ii. Se $\gamma < \lambda$. Nesse caso, como $\lambda - 1 > 0$ e $\lambda - \gamma > 0$, temos das soluções implícitas anteriores, que $x \rightarrow +\infty$ e $y \rightarrow +\infty$, quando $t \rightarrow +\infty$.

E assim obtemos os resultados da Seção 2.2.

B Análise do Modelo com Crescimento Limitado e com Competição Interespecífica

Nesta seção faremos a análise qualitativa do modelo 2.8. Inicialmente, considere a dinâmica da proporção $w = \frac{y}{x}$,

$$\frac{dw}{dt} = (\gamma - 1)w \left(1 + (\theta - 1) \frac{1}{1+w} \right) =: f(w).$$

Que consiste na mesma equação de A.9. Assim temos, da análise feita no Apêndice A, que:

1. Para $\gamma > 1$, temos $w \rightarrow +\infty$, quando $t \rightarrow +\infty$; e
2. Para $\gamma < 1$, temos $w \rightarrow 0$, quando $t \rightarrow +\infty$.

Considere nesse momento a dinâmica de $N = x + y$, dada por

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N(1 - N - c_1 z) - (\gamma x + y) \left(1 + (\theta - 1) \frac{1}{1+w} \right).$$

Vamos mostrar que N é limitado superiormente. De fato, suponha que $N \rightarrow +\infty$, quando $t \rightarrow +\infty$. Reescrevendo a equação anterior, obtemos

$$\frac{dN}{dt} = N \left(\lambda - \lambda N - \lambda c_1 z - \frac{\gamma x + y}{N} \left(1 + (\theta - 1) \frac{1}{1+w} \right) \right).$$

Como $0 \leq \frac{1}{1+w} \leq 1$ e $0 \leq \frac{\gamma x + y}{N} \leq \gamma + 1$, temos para t suficientemente grande que $\frac{dN}{dt} \leq -K < 0$, mas isso é uma contradição com o fato de N ser positiva. Logo N é limitada superiormente, conseqüentemente x e y são limitadas superiormente.

Assim segue, que:

1. Para $\gamma > 1$, temos $w = \frac{y}{x} \rightarrow +\infty$, implica que $x \rightarrow 0$, quando $t \rightarrow +\infty$; e
2. Para $\gamma < 1$, temos $w = \frac{y}{x} \rightarrow 0$, implica que $y \rightarrow 0$, quando $t \rightarrow +\infty$.

Esse resultado permite uma simplificação de nossa análise. Para o caso $\gamma < 1$, omitiremos sua análise aqui, mas segue de maneira semelhante ao caso $\gamma > 1$.

Para $\gamma > 1$, sabemos que x entra em extinção. Tomando $x = 0$ no sistema original, obtemos o seguinte sistema

$$\begin{aligned}\frac{dy}{dt} &= \lambda y(1 - y - c_1 z) - y := g_1(y, z) \\ \frac{dz}{dt} &= r_z z(1 - z - c_2 y) := g_2(y, z).\end{aligned}\tag{B.14}$$

Resolvendo as equações $0 = g(y, z) = (g_1(y, z), g_2(y, z))$, obtemos $\bar{P}_0 = (0, 0)$, $\bar{P}_1 = (1 - \frac{1}{\lambda}, 0)$, $\bar{P}_3 = (0, 1)$ e $\bar{P}_4 = (\frac{\lambda(c_1-1)+1}{\lambda(c_1c_2-1)}, \frac{\lambda(c_2-1)-c_2}{\lambda(c_1c_2-1)})$ como soluções, ou seja, são os pontos de equilíbrio de B.14.

A parte principal das linhas de anulação, são determinadas pelas equações

$$y + c_1 z = \frac{\lambda - 1}{\lambda} \quad \text{e} \quad z + c_2 y = 1.$$

Temos quatro possibilidades principais que são apresentadas no plano- yz , conforme a Figura 2.

Observamos que \bar{P}_1 é viável apenas para $\lambda > 1$ e \bar{P}_4 é viável apenas nos casos (b) e (d). A estabilidade de cada ponto de equilíbrio (y^*, z^*) do modelo B.14 é determinada pela matriz Jacobiana,

$$\begin{aligned}Jg(y^*, z^*) &= \begin{pmatrix} \frac{\partial g_1}{\partial y} & \frac{\partial g_1}{\partial z} \\ \frac{\partial g_2}{\partial y} & \frac{\partial g_2}{\partial z} \end{pmatrix}_{(y^*, z^*)} \\ &= \begin{pmatrix} \lambda(1 - 2y^* - c_1 z^*) - 1 & -\lambda c_1 y^* \\ -r_z c_2 z^* & r_z(1 - 2z^* - c_2 y^*) \end{pmatrix}\end{aligned}$$

mais especificamente, pela negatividade da parte real de seus autovalores.

Assim, temos que $\bar{P}_0 = (0, 0)$ é instável, pois

$$Jg(0, 0) = \begin{pmatrix} \lambda - 1 & 0 \\ 0 & r_z \end{pmatrix}$$

e ao menos um de seus autovalores, r_z , é positivo.

Para $\bar{P}_1 = (\frac{\lambda-1}{\lambda}, 0)$, temos

$$Jg\left(\frac{\lambda-1}{\lambda}, 0\right) = \begin{pmatrix} -\lambda + 2 & c_1(1 - \lambda) \\ 0 & r_z(1 - c_2 \frac{\lambda-1}{\lambda}) \end{pmatrix}$$

e seus autovalores são $\lambda_1 = -\lambda + 2$ e $\lambda_2 = r_z(1 - c_2 \frac{\lambda-1}{\lambda})$. Portanto

$$\bar{P}_1 \text{ é } \begin{cases} \text{estável, se } c_2 > \frac{\lambda}{\lambda-1} \text{ e } \lambda > 2. \\ \text{instável, se } \frac{\lambda}{\lambda-1} > c_2 \text{ ou } 2 > \lambda > 1. \end{cases}$$

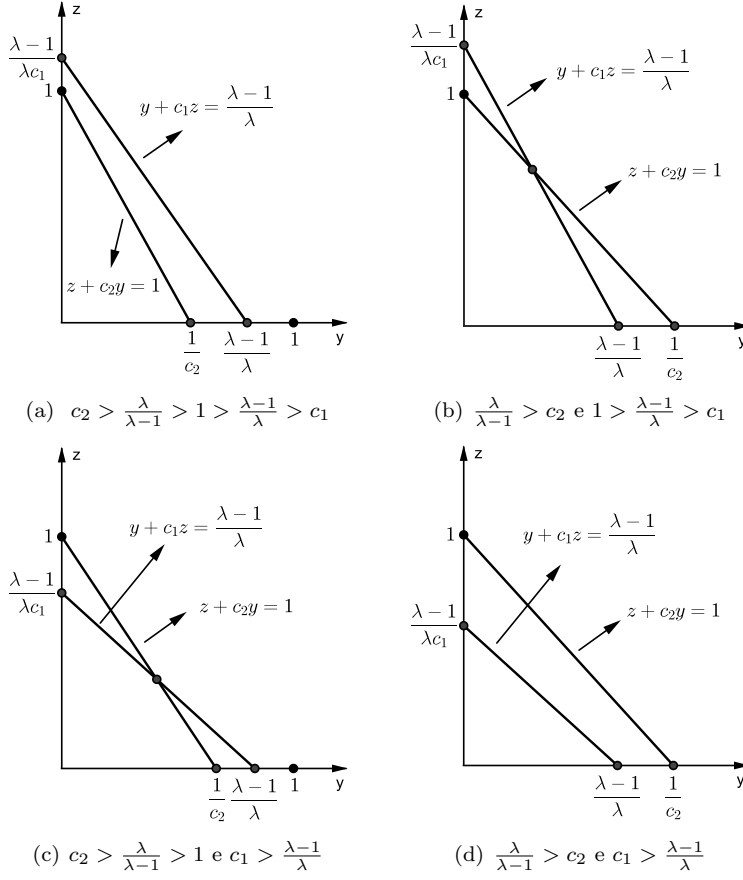


Figura 2: Linhas de anulação para o modelo de competição interespecífica B.14.

$y = 0$, $y + c_1z = \frac{\lambda-1}{\lambda}$, $z = 0$ e $z + c_2y = 1$.

Para $\bar{P}_3 = (0, 1)$, temos

$$Jg(0, 1) = \begin{pmatrix} \lambda(1 - c_1) - 1 & 0 \\ -r_z c_2 & -r_z \end{pmatrix}$$

e seus autovalores são $\lambda_1 = \lambda(1 - c_1) - 1$ e $\lambda_2 = -r_z < 0$. Portanto

$$\bar{P}_3 \text{ é } \begin{cases} \text{estável, se } c_1 > \frac{\lambda-1}{\lambda}. \\ \text{instável, se } c_1 < \frac{\lambda-1}{\lambda}. \end{cases}$$

Finalmente para $\bar{P}_4 = \left(\frac{(c_1 - 1)\lambda + 1}{(c_1 c_2 - 1)\lambda}, \frac{(c_2 - 1)\lambda - c_2}{(c_1 c_2 - 1)\lambda} \right)$, temos que a matriz Jacobiana é

$$Jg|_{\bar{P}_4} = \begin{pmatrix} -\frac{(c_1-1)\lambda+1}{(c_1 c_2-1)} & -\frac{c_1((c_1-1)\lambda+1)}{c_1 c_2-1} \\ -\frac{r_z c_2((c_2-1)\lambda-c_2)}{(c_1 c_2-1)\lambda} & -\frac{r_z((c_2-1)\lambda-c_2)}{(c_1 c_2-1)\lambda} \end{pmatrix}$$

Considere $A = -\frac{(c_1-1)\lambda+1}{(c_1 c_2-1)}$ e $B = -\frac{r_z((c_2-1)\lambda-c_2)}{(c_1 c_2-1)\lambda}$. Assim a matriz Jacobiana se torna

$$Jg|_{\bar{P}_4} = \begin{pmatrix} A & c_1 A \\ c_2 B & B \end{pmatrix}$$

Portanto, a equação característica com variável k é dada por $k^2 - (A + B)k + AB(1 - c_1 c_2) = 0$. Observamos que é possível determinar os autovalores neste caso, mas a análise do sinal da parte real dos mesmos não é tão simples. Assim, lançamos mão do teste de Routh-Hurwitz, que para polinômios de grau 2, afirma que para as partes reais de suas raízes serem positivas, é necessário e suficiente que, os coeficientes do polinômio tenham o mesmo sinal.

Como já observado anteriormente, \bar{P}_4 é viável apenas nos seguintes casos:

1. Para $c_1 < \frac{\lambda-1}{\lambda}$ e $c_2 < \frac{\lambda}{\lambda-1}$, temos $0 < 1 - c_1 c_2 < 1$, $(c_1 - 1)\lambda + 1 < 0$ e $c_2 \lambda - c_2 - \lambda < 0$, conseqüentemente $A < 0$ e $B < 0$. Portanto os coeficientes do polinômio característicos são positivos.
2. Para $c_1 > \frac{\lambda-1}{\lambda}$ e $c_2 > \frac{\lambda}{\lambda-1}$, temos $1 - c_1 c_2 < 0$, $(c_1 - 1)\lambda + 1 > 0$ e $c_2 \lambda - c_2 - \lambda > 0$, conseqüentemente $A < 0$ e $B < 0$. Portanto os coeficientes do polinômio característicos mudam de sinal, precisamente o coeficiente linear é negativo, enquanto os demais são positivos.

Usando o teste de Routh-Hurwitz, concluímos que

$$\bar{P}_4 \text{ é } \begin{cases} \text{estável, se } c_1 < \frac{\lambda-1}{\lambda} \text{ e } c_2 < \frac{\lambda}{\lambda-1}. \\ \text{instável, se } c_1 > \frac{\lambda-1}{\lambda} \text{ e } c_2 > \frac{\lambda}{\lambda-1}. \end{cases}$$

Observando que \bar{P}_0 , é um ponto de equilíbrio em que as populações y e z entram em extinção, mas observemos que o mesmo é instável, e por isso não o consideramos em nossa análise do modelo 2.8, feita na Seção 2.4. A estabilidade dos pontos \bar{P}_1 , \bar{P}_3 e \bar{P}_4 , refletem na estabilidade dos pontos de

equilíbrio P_1 , P_3 e P_4 do modelo 2.8, para $\gamma > 1$. O estudo da estabilidade dos pontos de equilíbrio P_2 , P_3 novamente e P_5 , pode ser feito de maneira análoga, considerando agora $\gamma < 1$.