

Um modelo simples de ciclos reprodutivos periódicos: seleção de períodos primos

Raul A. Assis¹

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

Mazílio C. Malavazi²

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

Resumo. Um modelo discreto de reprodução periódica com competição intra e inter-específica é proposto como forma de discutir a seleção de períodos primos, observados na natureza em espécies de cigarras. Uma aproximação para a média das populações é proposta e analisada para o caso de 2 e 13 populações. Os resultados indicam que os períodos primos possuem vantagem quando comparados com períodos compostos, sugerindo que os períodos observados nas espécies de cigarras possam ter origem no processo de seleção natural por valor adaptativo.

Palavras-chave: equações de diferenças reprodução periódica, números primos, cigarras, magicicada.

1. Introdução

Diversos seres vivos possuem ciclos de vida periódicos: plantas anuais, bienais e perenes (Edelstein-Keshet, 1988; Tielbörger e Petru, 2010), salmões e pulgões (Whitham, 1980) são exemplos de espécies com esse tipo ciclo. Em particular, o exemplo biológico que inspira os modelos apresentados neste artigo é o das cigarras periódicas (Alexander e Moore, 1962). As cigarras apresentam um ciclo de vida na qual os adultos duram poucas semanas (Williams e Simon, 1995), enquanto que os estágios de larva, que normalmente vivem no subsolo

¹raul@unemat-net.br

²mazilio@ufmt.br

alimentando-se de nutrientes de plantas extraindo-os de seus xilemas, pode durar desde 1 até 17 anos (Karban, 1982, 1984; Williams e Simon, 1995).

Diversas espécies do gênero *Magicicada*, (*Magicicada septendecim*, *M. cassini*, *M. septendecula*, *M. tredecim*, *M. tredecassini*, *M. tredecula*), possuem ciclos de 13 ou 17 anos. De especial interesse é o fato desses números serem primos e de não serem encontradas espécies com ciclos de valores intermediários como 10, 11, 12, 14, 15 ou 16 anos. Gould, Loyd e Dibas (Gould, 1977; Dybas e Lloyd, 1966; Edelman-Keshet, 1998) foram uns dos primeiros a apresentar possíveis razões para a seleção de ciclos com valor de números primos. Parte da explicação seria que a evolução de tais ciclos se daria como uma estratégia para evitar parasitas ou predadores periódicos, pois ciclos com valores primos tendem a coincidir um número menor de anos com ciclos dos predadores do que espécies com números compostos (se um predador possui um ciclo de vida no qual o adulto emerge a cada 4 anos, então coincidirá com todos ciclos de presas que levam 16 anos para emergir, enquanto que seu ciclo coincidirá com uma presa de ciclos de 13 anos apenas a cada 52 anos). Alguns modelos matemáticos foram elaborados seguindo esse tipo de sugestão e confirmaram que é possível que exista a seleção de ciclos primos na interação de parasita e hospedeiro (Webb, 2001). Outros modelos trabalharam com hipóteses de hibridização (desvantagem reprodutiva quando indivíduos de ciclos de duração distintas se reproduzem sexualmente para produzir descendentes) para obter a seleção de ciclos com valores primos (Yoshimura et al., 2008).

Considerações biológicas (Lloyd e White, 1976; Martin e Simon, 1988) sugeriram períodos de “aceleração e desaceleração” de 4 anos, com indivíduos demorando 4 anos a mais ou a menos para surgir como adultos. A descoberta desse tipo de observação levou investigadores a sugerir (Grant, 2007) que poderia não existir necessidade de uma “explicação especial” para os ciclos de 13 e 17 anos, uma vez que certas espécies (Soper et al., 1976), possuem ciclos variáveis que podem chegar até 9 anos. A partir do ciclo de 9 anos, duas “acelerações” de quatro anos produziriam os ciclos de 13 e 17 anos. Nesse caso, não seria necessário explicar o fato de não terem sido encontradas espécies periódicas com ciclos de 11 anos, que também é primo. Este é um exemplo muito interessante que serve para ilustrar a contraposição entre uma explicação de adaptativa e por restrições evolutivas (Gould e Vrba, 1982), na primeira, os ciclos primos e as “acelerações” teriam sido moldados pela seleção natural, enquanto que na segunda, as “acelerações” de quatro anos teriam uma explicação genética

própria, gerando, por acidente ciclos de números primos que estão relacionados com restrições na geração de diversidade de fenótipos. Até a presente data, não está claro se uma das duas explicações está correta ou mesmo se o processo é resultado de uma combinação de ambas.

Neste artigo, apresentamos um modelo extremamente simples de reprodução periódica que indica existir uma vantagem adaptativa para ciclos de vida primos. Nesse sentido, o modelo contribui como evidência a favor da explicação adaptativa. Como o modelo é bastante geral, em princípio, ele sugere que seria possível montar experimentos biológicos com populações de ciclo curto, nas quais seria possível observar uma seleção de ciclos primos. Sob a hipótese de que tais experimentos confirmassem as previsões teóricas, teríamos forte evidência a favor da explicação adaptativa, com a possibilidade das “acelerações” de quatro anos serem um subproduto do processo adaptativo que levou à geração de ciclos primos.

2 O modelo

Em nosso modelo, a variável $k \in \mathbb{N}$ representa o número de intervalos de tempo transcorridos entre as atualizações dos valores das variáveis, para o caso específico das cigarras, k é dado em anos.

Denotamos por $N_i(k)$ a população de adultos com ciclos de período $i \in \mathcal{I} = \{1, 2, 3, \dots, M\}$ no instante k . M é uma escolha limitada arbitrária de intervalos possíveis, com o intuito de comparar as dinâmicas populacionais de populações que possuem ciclos primos com ciclos com valores de números compostos. Na realidade, o próprio conjunto de valores de ciclos viáveis deve ser o produto da evolução das espécies, mas tal abordagem reservamos para trabalhos futuros. O presente modelo tem como objetivo analisar o papel do comprimento dos ciclos na seleção das populações, dessa forma, utilizamos hipóteses que visem criar populações homogêneas com relação aos outros aspectos da dinâmica populacional. A seguir, listamos as hipóteses utilizadas no modelo.

1. Na ausência de outras populações com ciclos distintos, todas populações crescem logisticamente, com o meio apresentando a mesma capacidade de suporte para cada uma delas.
2. As taxas de reprodução no modelo logístico por ciclo são idênticas.

3. Os adultos das espécies exercem uma influência negativa na variação do número de adultos das populações de ciclos distintos, sendo essa influência proporcional ao produto do número de adultos de cada tipo de ciclo.

As hipóteses 1 e 2 são simplesmente uma forma econômica de modelar a competição dos indivíduos dentro da população de cada ciclo, para gerar populações cuja principal diferença seja determinada pelo comprimento do ciclo. No caso específico da hipótese 2, vale mencionar algumas observações. Os indivíduos das populações que possuem ciclos maiores teriam, em princípio, que passar um maior intervalo de tempo até emergirem como adultos, o que poderia afetar a velocidade de reprodução logística, resultando em taxas menores para populações de ciclos maiores. Entretanto, há evidências (Karban, 1997) de que populações de ciclos maiores depositam mais ovos, de maneira a atuar na direção contrária ao efeito de sobrevivência dos indivíduos até emergirem como adultos. De fato, alguns autores consideram a fração de indivíduos adultos que emergem a partir de uma única deposição de ovos como sendo independente do comprimento do ciclo (Yoshimura et al., 2008):

The clutch size C of a copulated adult female with interval y is assumed to be an increasing function of interval (growth period) y , such that $C(y) = Ry$, where R is a constant. This assumption is supported by Karban's (1997) demonstration that 17-year cicadas have higher fecundity than 13-year cicadas living nearby. Note that there is a trade-off between intervals with respect to overall juvenile survival rate and clutch size C per cycle. Emergence failure in periodical cicadas is frequently seen in nature and appears to be related to crowding rather than nutrition (White et al. 1979). Therefore, successful emergence rate E ($0 < E < 1$) is kept constant, assuming emergence failure is independent of life-cycle length.

Novamente, como o objetivo do modelo é analisar o papel do comprimento dos ciclos, supomos que os efeitos se cancelam, resultando em taxas logísticas idênticas mesmo para ciclos de comprimentos distintos.

A hipótese 3 é uma forma simples de modelar a competição entre populações de ciclos distintos, supondo que o número de encontros entre as populações é proporcional ao número de adultos de cada população e que cada encontro reduz a capacidade reprodutiva das populações em uma quantidade

fixa. É uma aplicação da lei de ação das massas às populações, foi escolhida apenas por parcimônia. Além disso podemos mencionar que há competição entre larvas de mesma idade (Behncke, 2000), “Competition between young nymphs also plays a role, but the density is balanced after the second year.”. Assim, a principal fonte de competição entre larvas se dá no primeiro ano, de maneira que podemos dizer o número de adultos que vivem no mesmo ano (que define o número de larvas que irão competir no ano seguinte) é uma variável importante nas taxas de reprodução e mortalidade das cigarras. Ou seja, é possível modelar indiretamente a competição entre larvas sem recorrer a um modelo de população estruturada, pois o principal fator de competição concentra-se no primeiro ano.

Definimos o parâmetro K como a capacidade de suporte com relação às populações, r a taxa de reprodução logística por ciclo e c o coeficiente que determina o grau de interferência entre as populações. Com essas hipóteses e parâmetros, podemos escrever equações de dinâmicas para as populações:

$$N_i(k+i) = N_i(k) \left((1-r)N_i(k)/K + r \right) - c N_i(k) \sum_{j \neq i} N_j(k) \quad (2.1)$$

note que, se escrevemos $r = 1 + s$, a dinâmica pode ser reescrita como:

$$N_i(k+i) = N_i(k) + sN_i(k)(1 - N_i(k)/K) - c N_i(k) \sum_{j \neq i} N_j(k). \quad (2.2)$$

ou ainda:

$$\Delta_i N_i(k) = sN_i(k)(1 - N_i(k)/K) - c N_i(k) \sum_{j \neq i} N_j(k). \quad (2.3)$$

Na figura 1 apresentamos um esquema que ilustra o processo de atualização de populações de ciclos 1, 2 e 3.

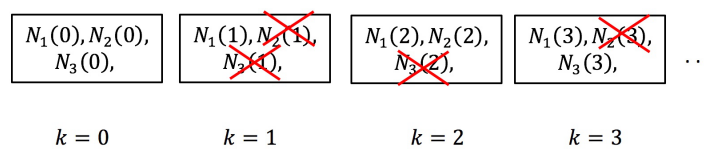


Figura 1: As populações são atualizadas em momentos discretos. A população de ciclo de período 2 estará presente somente nos índices pares de k , a de período 3 somente nos múltiplos de 3 e assim por diante.

Naturalmente, podemos redimensionar as variáveis N_i para $N_i^* = N_i/K$, de forma a obter o modelo adimensional (já abandonando os asteriscos por conveniência de escrita):

$$\Delta_i N_i(k) = s N_i(k) \left(1 - N_i(k) - \theta \sum_{j \neq i} N_j(k) \right) \quad (2.4)$$

onde $\theta = c/s$.

Assim, os parâmetros fundamentais para o modelo são s , que regula o crescimento máximo em um período de cada população, e θ , o coeficiente de competição entre as espécies. É bem conhecido o resultado de que a equação discreta logística na forma $x_{k+1} = r x_k (1 - x_k)$ apresenta comportamentos caóticos para r além de um valor crítico $r^* \approx 3.56$. Se escrevemos uma equação logística na forma $y_{k+1} = y_k + s y_k (1 - x_k/K)$, e fazemos a mudança de variável $x_k = s y_k / ((1 + s)K)$, obtemos uma equação na forma $x_{k+1} = (1 + s)x_k(1 - x_k)$, de forma que a relação entre os parâmetros s e r é dada por $r = 1 + s$. De forma a evitar comportamentos caóticos, trabalharemos com valores de s inferiores a 1. O parâmetro θ controla o grau de interferência entre as espécies que possuem ciclos periódicos distintos. Se $\theta > 1$, então competição entre cigarras de períodos distintos é mais forte que aquela de cigarras de mesmo período, enquanto se $\theta < 1$ a competição inter-específica é mais fraca que a competição intra-específica.

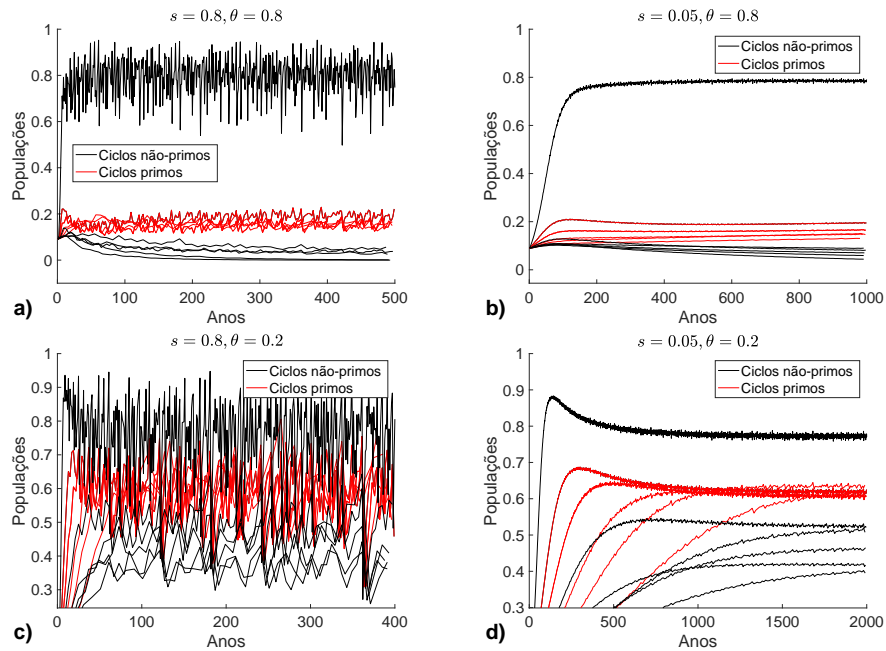


Figura 2: Simulações do modelo 2.4 com 11 populações. Note que em todas as simulações as populações que se reproduzem em períodos primos possuem uma média populacional maior. **a)** $s = 0.8, \theta = 0.8$. **b)** $s = 0.05, \theta = 0.8$. **c)** $s = 0.8, \theta = 0.2$. **d)** $s = 0.05, \theta = 0.2$.

Nas figuras 2-a) a 2-d) apresentamos algumas simulações do modelo com $M = 11$ (número de populações). Um fato que se observa todas simulações, é que as populações que apresentam um ciclo de período primo apresentam médias populacionais superiores aquelas que apresentam ciclos em números compostos, com a população de período 1 sendo superior a todas.

A análise do modelo 2.4 é dificultada pelo fato de que em diversos instantes de tempo muitas populações não estão presentes. Mesmo a existência de pontos de equilíbrio fica comprometida no modelo, como se pode constatar pelas simulações apresentadas na figura 2.4. Entretanto, as soluções aparentam oscilar em torno de médias de forma consistente, de forma que surge naturalmente a questão da possibilidade de formulação de um modelo que busque descrever somente o comportamento dessas médias.

Uma forma de obter uma dinâmica simplificada para a dinâmica de N_i , a dinâmica da população que possui um período i , é tomar um período de com-

primento p , e observar que, durante esse período, a população N_i contribui, aproximadamente, p/i vezes (pois a dinâmica da população N_i somente é atualizada a cada i ciclos) para o aumento de $N_i(k)$. Além disso, uma população N_j estará presente na dinâmica de $N_i(k)$, $p\text{MDC}(i, j)/j$. Por exemplo, durante um período de 12 anos (digamos para k de 0 até 11), na população de N_2 , a população N_1 exercerá uma influência na dinâmica 6 vezes (anos 0, 2, 4, 6, 8, 10), pois está presente em todos ciclos de 2 anos, N_2 também estará presente 6 vezes (anos 0, 2, 4, 6, 8, 10), N_3 exercerá sua influência 2 vezes (anos 0 e 6), N_4 3 vezes (anos 0, 4 e 8). Naturalmente, para períodos curtos, a fórmula apresenta erros de arredondamento, como no caso de N_5 , que, neste caso, contribuirá 2 vezes enquanto a fórmula apresenta como resultado $6/5$ (para um período $p = 20$ a fórmula estará correta). O erro relativo da fórmula de aproximação tende a zero (por exemplo, para $p = 256$, a fórmula fornece como aproximação 25.6, enquanto que o número real é 26). Assim, se denotamos a dinâmica aproximada por $\bar{\Delta}_p \bar{N}_i$, temos que a dinâmica do modelo médio será dada por:

$$\bar{\Delta}_p \bar{N}_i = \frac{sp}{i} \bar{N}_i \left(1 - \bar{N}_i - \theta \sum_{j \neq i} \frac{\text{MDC}(i, j) \bar{N}_j}{j} \right) \quad (2.5)$$

Na seção a seguir, fazemos uma dedução e análise detalhada do modelo e da sua aproximação no caso mais simples, isto é, quando $N_p = 2$.

3 O caso bidimensional

3.1 Dedução da equação para as médias

Neste caso, adotaremos a notação $x_k = n_1(k)$ e $y_k = n_2(k)$. O modelo pode ser descrito pelos seguintes operadores:

$$\begin{aligned} D(z, k) &= sz(1 - z - \theta y_k) \\ F(z, k) &= sz(1 - z - \theta x_k) \end{aligned} \quad (3.6)$$

de forma que as equações de recorrência do sistema são dadas por:

$$\begin{aligned} x_{k+1} &= x_k + D(x_k, k) \\ y_{k+2} &= y_k + F(y_k, k) \end{aligned} \quad (3.7)$$

com condições iniciais x_0 , y_0 e $y_1 = 0$. Note que como a relação de recorrência para y_k é de segunda ordem, o valor de y_1 é necessário para a completa determinação do sistema, sendo definida como nula, gera uma população que só

está presente nos índices pares. Neste caso, vamos analisar uma aproximação para a dinâmica das médias:

$$\begin{aligned}\bar{x}_k &= (x_{k+1} + x_k)/2 \\ \bar{y}_k &= (y_{k+1} + y_k)/2\end{aligned}\quad (3.8)$$

Começamos com o caso de k par. Por conveniência, escreveremos Dx_k no lugar de $D(x_k, k)$ e Fy_k no lugar de $F(y_k, k)$. Em primeiro lugar, observamos que a média pode ser escrita como

$$\bar{x}_k = \frac{x_{k+1} + x_k}{2} = \frac{x_k + Dx_k + x_k}{2} = x_k + \frac{Dx_k}{2}$$

e também que um passo de ordem 2 em x_k é aproximado por:

$$x_{k+2} = x_{k+1} + Dx_{k+1} = x_k + Dx_k + sx_{k+1}(1 - x_{k+1})$$

pois k é par e $y_{k+1} = 0$. Substituindo, $x_{k+1} = x_k + Dx_k$ e agrupando os termos de ordem de s^2 , obtemos:

$$x_{k+2} = x_k + Dx_k + sx_k(1 - x_k) + \mathcal{O}(s^2)$$

finalmente, escrevendo Dx_k explicitamente:

$$x_{k+2} = x_k + 2sx_k(1 - x_k - \theta y_k/2) + \mathcal{O}(s^2) = x_k + D_2x_k + \mathcal{O}(s^2) \quad (3.9)$$

onde $D_2x_k = 2sx_k(1 - x_k - \theta y_k/2)$.

Se escrevermos o valor médio para o instante $k + 1$, temos:

$$\bar{x}_{k+1} = \frac{x_{k+2} + x_k}{2} = \frac{x_k + D_2x_k + \mathcal{O}(s^2) + x_k + Dx_k}{2}$$

que pode ser reescrito como:

$$\bar{x}_{k+1} = \left(x_k + \frac{Dx_k}{2}\right) + \frac{D_2x_k}{2} + \mathcal{O}(s^2)$$

de onde

$$\bar{x}_{k+1} = \bar{x}_k + sx_k(1 - x_k - \theta y_k/2) + \mathcal{O}(s^2).$$

Lembrando que $x_k = \bar{x}_k - Dx_k/2$ e agrupando os termos de ordem s^2 , obtemos uma relação de recorrência para \bar{x}_k :

$$\Delta\bar{x}_k = \bar{x}_{k+1} - \bar{x}_k = s\bar{x}_k(1 - \bar{x}_k - \theta y_k/2) + \mathcal{O}(s^2) \quad (3.10)$$

essa relação de recorrência é válida quando n é par. A seguir, fazemos a dedução para o caso $n + 1$ (ímpar). Assim como fizemos para \bar{x}_k , \bar{x}_{k+1} pode ser escrito como:

$$\bar{x}_{k+1} = x_{k+1} + \frac{Dx_{k+1}}{2}. \quad (3.11)$$

Agora, \bar{x}_{k+2} depende de x_{k+3} , que reescrevemos:

$$x_{k+3} = x_{k+2} + Dx_{k+2} = x_{k+1} + Dx_{k+1} + sx_{k+2}(1 - x_{k+2} - \theta y_{k+2})$$

como $x_{k+2} = x_{k+1} + Dx_{k+1}$ e $y_{k+2} = y_k + \mathcal{O}(s)$

$$x_{k+3} = x_{k+1} + sx_{k+1}(1 - x_{k+1}) + s(x_{k+1} + Dx_{k+1})(1 - x_{k+1} - Dx_{k+1} - \theta(y_k + \mathcal{O}(s)))$$

agrupando os termos de ordem 2, ficamos com:

$$x_{k+3} = x_{k+1} + D_2x_{k+1} + \mathcal{O}(s^2) \quad (3.12)$$

Com esta relação, podemos estabelecer a relação de recorrência para \bar{x}_{k+2} :

$$\bar{x}_{k+2} = \frac{x_{k+3} + x_{k+2}}{2} = x_{k+1} + D_2x_{k+1} + x_{k+1} + Dx_{k+1} + \mathcal{O}(s^2)$$

usando a equação 3.11 temos que

$$\bar{x}_{k+2} - \bar{x}_{k+1} = sx_{k+1}(1 - x_{k+1} - \theta y_k/2) + \mathcal{O}(s^2).$$

Substituindo $x_{k+1} = \bar{x} + k + 1 - Dx_{k+1}$ e agrupando os termos de ordem s^2 , obtemos

$$\Delta \bar{x}_{k+1} = \bar{x}_{k+2} - \bar{x}_{k+1} = s\bar{x}_{k+1}(1 - \bar{x}_{k+1} - \theta y_n/2) + \mathcal{O}(s^2). \quad (3.13)$$

Note que a relação de recorrência para y_{k+2} pode ser escrita como:

$$y_{k+2} = y_k + sy_k(1 - y_k - \bar{x}_k) + \mathcal{O}(s^2) \quad (3.14)$$

O sistema composto pelas relações de recorrência 3.10, 3.13 e 3.14 possui tempo de atualização distintos, com passo 1 para a variável \bar{x}_k e passo dois para a variável y_k . Isso impede o uso das ferramentas tradicionais de análise de equilíbrio e estabilidade par sistemas dinâmicos discretos. Uma forma de contornar essa dificuldade é simplesmente utilizar a relação 3.10 em 3.13, obtendo:

$$\begin{aligned} \bar{x}_{k+2} &= \bar{x}_k + 2s\bar{x}_k(1 - \bar{x}_k - \theta y_k/2) + \mathcal{O}(s^2) \\ y_{k+2} &= y_k + sy_k(1 - y_k - \bar{x}_k) + \mathcal{O}(s^2) \end{aligned} \quad (3.15)$$

que é um sistema onde ambas variáveis são atualizadas em passo 2. Note que a equação 3.15 é um caso particular da equação 2.5 e que o mesmo tipo de relação de recorrência poderia ser obtido se utilizássemos somente o valor de x_{k+2} como na equação 3.9.

3.2 Análise do modelo das médias

Por conveniência, adotamos a notação $\bar{x}_{k+2} = u_{t+1}$, $\bar{x}_k = u_t$, $y_{k+2} = z_{t+1}$ e $y_k = z_t$. O sistema possui quatro pontos de equilíbrio: $P_0 = (0, 0)$, $P_1 = (1, 0)$, $P_2 = (0, 1)$ e $P_3 = (u^*, z^*)$. Os autovalores para o Jacobiano nos equilíbrios P_0 , P_1 e P_2 são dados na tabela 1.

Tabela 1: Estabilidade para os pontos P_0 , P_1 e P_2 .

Ponto	Autovalores	Estabilidade
P_0	$\lambda_1 = 1 + 2s$ $\lambda_2 = 1 + s$	$s > 0$, $\lambda_1, \lambda_2 > 1$, P_0 instável
P_1	$\lambda_1 = 1 - 2s$ $\lambda_2 = 1 + s(1 - \theta)$	$s > 0$, logo P_1 instável se $\theta < 1$ e estável se $\theta > 1$
P_2	$\lambda_1 = 1 + s(2 - \theta)$ $\lambda_2 = 1 - s$	$s > 0$, logo P_2 instável se $\theta < 2$ e estável de $\theta > 2$

O ponto P_3 é dado por $u^* = (2 - \theta)/(2 - \theta^2)$ e $z^* = 2(1 - \theta)/(2 - \theta^2)$, de onde é viável biologicamente se $\theta < 1$ ou $\theta > 2$. A estabilidade do ponto P_3 foi analisada numericamente, e seus resultados foram incorporados na figura 3 que apresenta as regiões de estabilidade dos diferentes pontos de equilíbrio com relação aos parâmetros s e θ .

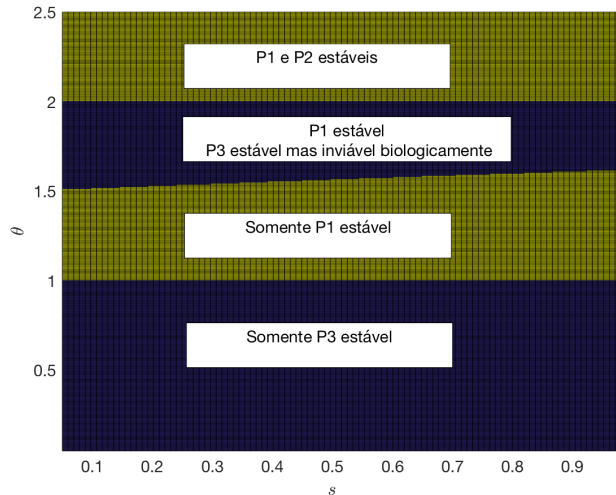


Figura 3: Estabilidade dos pontos P_1 , P_2 e P_3 para o modelo 3.15 em função dos parâmetros s e θ . O que se observa é que, para $0 < \theta < 1$ o modelo converge para a coexistência (P_3), para $1 < \theta < 2$ temos o estabelecimento somente da população de período 1 (P_1) e para $\theta > 2$ temos bi-estabilidade e a sobrevivência de uma ou outra população depende das condições iniciais.

O que se observa é que, para $0 < \theta < 1$ o modelo converge para a coexistência (P_3), para $1 < \theta < 2$ temos o estabelecimento somente da população de período 1 (P_1) e para $\theta > 2$ temos bi-estabilidade e a sobrevivência de uma ou outra população depende das condições iniciais. Ou seja, quando a interferência (no sentido de competição) entre indivíduos de períodos reprodutivos distintos é maior que a interferência entre indivíduos de mesmo período reprodutivo, então espera-se que somente um tipo de indivíduo sobreviva, com maior chance para aquele de período 1, neste caso. Quando a interferência é menor, ambas populações sobrevivem.

Com isso, temos clara a natureza do comportamento do modelo 3.15, que busca aproximar a dinâmica das médias do modelo 3.7. Entretanto, visto a natureza das aproximações, é natural perguntar-se sobre a qualidade das aproximações em função dos parâmetros, questão que abordamos na próxima seção.

3.3 Comparação modelo das médias e médias do modelo original

Para analisar a qualidade das aproximações realizamos simulações para diversas combinações dos parâmetros s e θ no quadrado $[0.01, 0.99] \times [0.05, 2.5]$, utilizando um número total de iterações de $T_F = 3500$ e condições iniciais $x_0 = y_0 = 1/2$. Ao final, calcula-se a média dos valores de x_k e y_k (excetuando-se os zeros) para os últimos 100 valores de k ($k = 3400$ a $k = 3500$). Com isso obtemos estimativas das médias $v_E = (\bar{x}, \bar{y})$ para serem comparadas com os valores do ponto de equilíbrio do modelo 3.15, $v_T = (u^*, z^*)$.

O erro é avaliado fazendo-se $E(s, \theta) = \|v_E - v_T\|_2 / \|v_E\|_2$, ou seja o desvio relativo em norma 2. Nas figuras 4-a) e 4-b) apresentamos um exemplo de comparação de média simulada e calculada pelo modelo e o mapeamento do erro relativo. Basicamente, o que se observa é que, dentro da região de estabilidade do ponto P_3 , a fórmula apresenta uma boa aproximação para a média numérica calculada através do modelo 3.15.

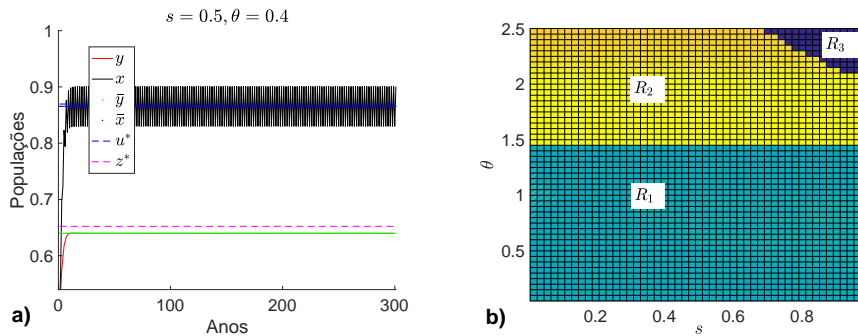


Figura 4: Para calcular o erro relativo, compara-se a média das simulações do modelo 3.7, (\bar{x}, \bar{y}) , com as coordenadas do ponto de equilíbrio P_3 , (u^*, z^*) , do modelo 3.15. a) Gráfico com as a trajetória completa das populações x_k, y_k , as médias \bar{x}, \bar{y} e os equilíbrios u^* e z^* . b) Erro relativo na forma $\|(\bar{x}, \bar{y}) - (u^*, z^*)\|_2 / \|(\bar{x}, \bar{y})\|_2$. R_1 representa uma região de erros “pequenos” (entre 0.01 % e 5%), R_2 temos erros elevados (até 100%) e R_3 é uma região em que o modelo original apresenta valores negativos de populações, perdendo o significado biológico.

4 Observações sobre o caso $M = 13$

Para o caso $M = 13$, é possível mostrar, usando as mesmas ideias do caso bidimensional que a dinâmica da média do modelo original 2.4 pode ser aproximada por:

$$\Delta_p \bar{N}_i = \frac{sp}{i} \bar{N}_i \left(1 - \bar{N}_i - \theta \sum_{j \neq i} \frac{\text{MDC}(i, j) \bar{N}_j}{j} \right) + \mathcal{O}(s^2); i = 1, \dots, M \quad (4.16)$$

onde p é o período utilizado para fazer a média (idealmente, $p = \text{MMC}(1, \dots, M)$).

A equação 4.16, acima, pode levar facilmente a resultados caóticos ou populações negativas, dado que sp/i pode facilmente ultrapassar a unidade. Entretanto, vale notar que o ponto de equilíbrio do modelo com todas coordenadas positivas levando em conta somente os termos da ordem de s é independente do valor de p . Assim como no caso bidimensional podemos utilizar o ponto de equilíbrio da dinâmica das médias (N^* ponto fixo de 4.16) e compará-lo com a média dos últimos p períodos de simulação das populações do modelo 2.4 (\bar{N}). Se calculamos o erro relativo médio pela norma 2, $\|\bar{N} - N^*\|_2 / \|\bar{N}\|_2$, em função dos parâmetros θ e s , obtemos resultados muito similares àqueles da figura 4-b) feita para o caso bidimensional. Isso ilustra que o comportamento do modelo original pode, para diversas combinações de parâmetros, ser analisado através do equilíbrio da dinâmica aproximada das médias.

Essencialmente, nos interessa determinar se o desempenho das populações de período primo é superior àquelas com período composto. Para tanto, realizamos simulações para diversos valores de θ e s utilizando tanto o modelo original 2.4 quanto a dinâmica das médias 4.16. O período p das médias utilizado foi de 100 iterações e o número total de iterações foi de $T = 10000$. Para cada simulação calculamos o valor de \bar{N} e N^* , em seguida, para cada população N_1, N_2, \dots, N_{13} determinamos sua posição em comparação com as outras, quando o vetor é colocado em ordem *crescente*. Assim, a maior população recebe como posição o valor 13, enquanto que a menor recebe como posição o valor 1. Quando as populações apresentavam um valor inferior a 10^{-5} o valor 0 era atribuído às suas posições.

Com isso é possível verificar, em termos dos parâmetros θ e s quais populações são as mais abundantes na populações e quando vão extintas. Nas figuras 5-a) e 5-b) apresentamos os resultados para os dois modelos, com $s = 0.1$ e $\theta \in [0.05, 1.4]$. Nas figuras 6-a) e 6-b) resultados análogos para $s = 0.7$. É fácil notar que, em ambos modelos, o desempenho das populações com período primo

é superior aos desempenhos das populações de período composto. Além disso, observa-se um comportamento qualitativo muito similar de ambos modelos, com populações trocando de posição na população ou sendo extintas para o mesmo a valor crítico de θ em ambos modelos.

Na seção seguinte apresentamos uma demonstração de que, para o caso $M = 13$, as populações de equilíbrio para os períodos primos é superior às populações de equilíbrio de períodos compostos.

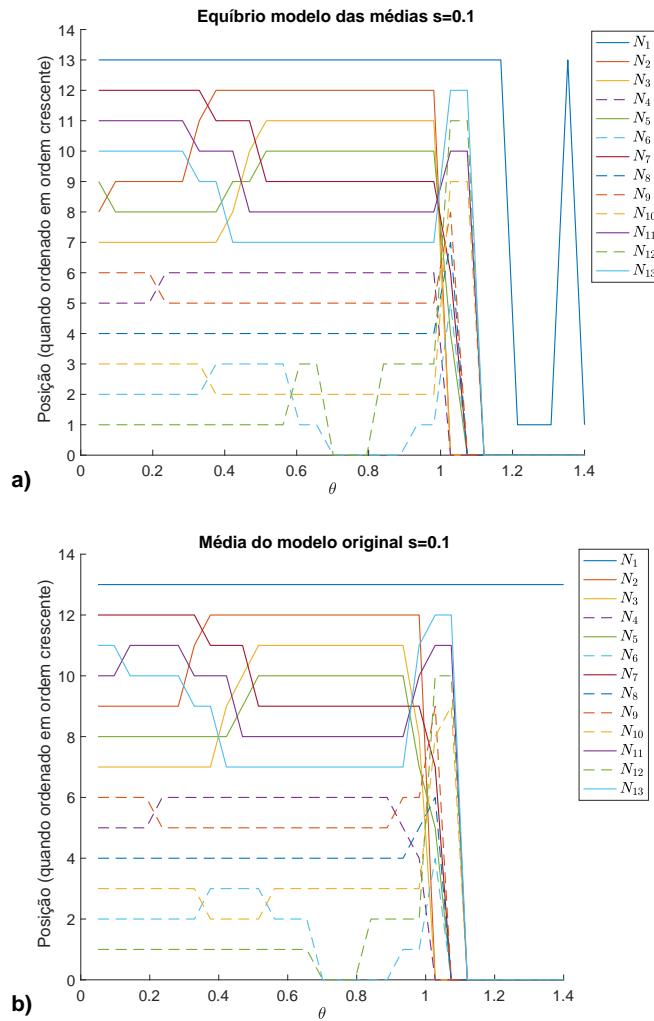


Figura 5: Comparação dos comportamentos dos modelos 2.4 e 4.16 $p/s = 0.1$.

As populações são ordenadas em ordem crescente e sua posição é apresentada em função do parâmetro θ . Uma posição igual a 0 significa que a população chegou a valores inferiores a 10^{-5} .

a) Resultados para os valores de N^* do modelo 4.16. Os períodos primos possuem vantagem sobre compostos.

b) Resultados para os valores de médias do modelo 2.4. Os períodos primos

possuem vantagem sobre compostos.

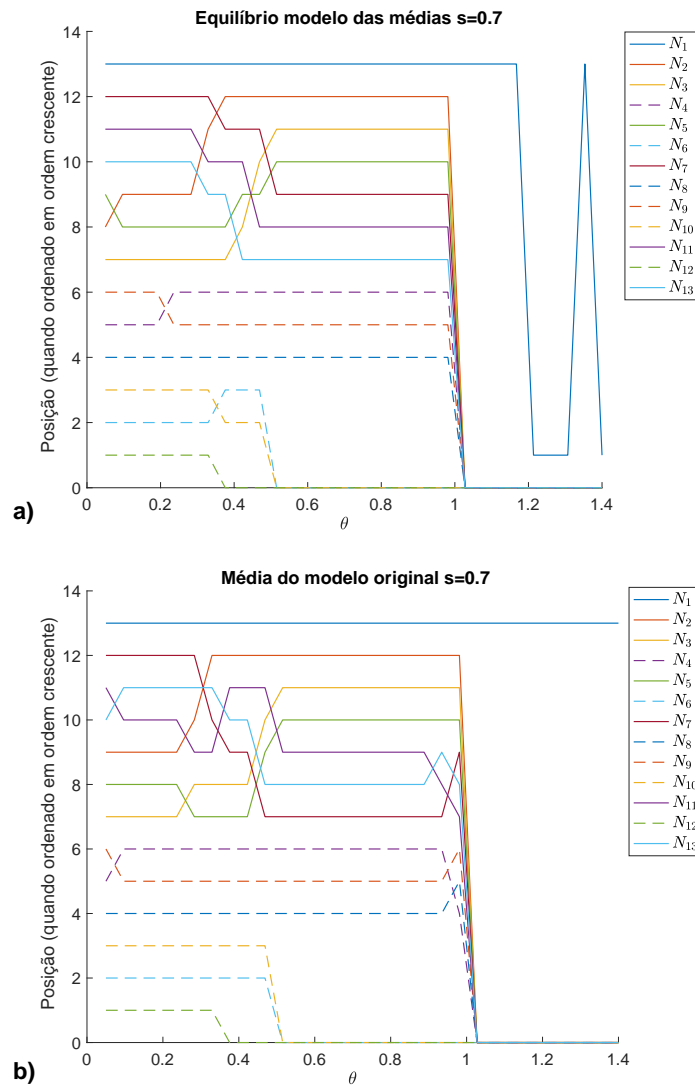


Figura 6: Comparação dos comportamentos dos modelos 2.4 e 4.16 para $s = 0.7$.

As populações são ordenadas em ordem crescente e sua posição é apresentada em função do parâmetro θ . Uma posição igual a 0 significa que a

população chegou a valores inferiores a 10^{-5} .

a) Resultados para os valores de N^* do modelo 4.16. Os períodos primos possuem vantagem sobre compostos.

b) Resultados para os valores de médios do modelo 2.4. Os períodos primos possuem vantagem sobre compostos.

4.1 Demonstração de $N_p^* > N_c^*$ para o caso $M = 13$

Proposição 1 *Suponha que o sistema (2.5) esteja em equilíbrio com $N_i^* > 0, \forall i \in I_M = \{1, \dots, M\}$, com $0 < \theta < 1$. Então para $q, k \in I_M$, com k divisível por q , distintos, temos $N_q^* > N_k^*$.*

Demonstração: Por hipótese $N_i^* > 0, \forall i \in I_M$, são pontos de equilíbrio de (2.5). Portanto

$$1 - N_i^* - \theta \sum_{\substack{j \neq i \\ j \in I_M}} \frac{\text{MDC}(i, j) N_j^*}{j} = 0, \quad \forall i \in I_M. \quad (4.17)$$

Dados $q, k \in I_M$, podemos reescrever suas equações, a partir de (4.17), como segue

$$1 - N_k^* - \theta \left(\frac{\text{MDC}(k, q) N_q^*}{q} + \sum_{\substack{j \neq k \\ j \neq q}} \frac{\text{MDC}(k, j) N_j^*}{j} \right) = 0 \quad (4.18)$$

$$1 - N_q^* - \theta \left(\frac{\text{MDC}(q, k) N_k^*}{k} + \sum_{\substack{j \neq q \\ j \neq k}} \frac{\text{MDC}(q, j) N_j^*}{j} \right) = 0. \quad (4.19)$$

Efetuando a diferença entre (4.19) e (4.18), observando que k é divisível por q , ou seja, $\text{MDC}(k, q) = q$ e $\text{MDC}(k, j) \geq \text{MDC}(q, j), \forall j \in I_M$, obtemos

$$N_q^* - N_k^* - \theta q \left(\frac{N_q^*}{q} - \frac{N_k^*}{k} \right) = \theta \sum_{\substack{j \neq q \\ j \neq k}} (\text{MDC}(k, j) - \text{MDC}(q, j)) \frac{N_j^*}{j} \geq 0. \quad (4.20)$$

Portanto,

$$N_q^* - N_k^* - \theta q \left(\frac{N_q^*}{q} - \frac{N_k^*}{q} + \frac{N_k^*}{q} - \frac{N_k^*}{k} \right) \geq 0, \quad (4.21)$$

ou seja,

$$(1 - \theta) (N_q^* - N_k^*) \geq \theta q N_k^* \left(\frac{1}{q} - \frac{1}{k} \right) > 0, \quad (4.22)$$

de onde segue o resultado. \blacksquare

Proposição 2 *Suponha as hipóteses da Proposição 1, com $M = 13$. Então para todo $p \in \{1, 2, 3, 5, 7, 11, 13\}$ e $k \in \{4, 6, 8, 9, 10, 12\}$, temos $N_p^* > N_k^*$.*

Demonstração: A demonstração consiste na comparação entre as populações do primeiro conjunto de índices com as do segundo. Para diminuir o número de casos, iniciamos mostrando que $N_4^* > N_i^*, \forall i \in \{6, 8, 10, 12\}$. Este fato, permite nos ater apenas as comparações com as populações N_4^* e N_9^* do segundo conjunto de índices.

Considerando as equações do sistema em equilíbrio, calculando a diferença entre as equações apropriadas, obtemos

$$N_4^* - N_6^* = \theta \left(\frac{2}{3} N_3^* + \frac{1}{2} N_4^* - \frac{1}{3} N_6^* - \frac{1}{4} N_8^* + \frac{2}{9} N_9^* + \frac{1}{6} N_{12}^* \right)$$

$$N_4^* - N_{10}^* = \theta \left(\frac{1}{2} N_4^* + \frac{4}{5} N_5^* - \frac{1}{4} N_8^* - \frac{1}{5} N_{10}^* - \frac{1}{6} N_{12}^* \right)$$

Portanto,

$$N_4^* - N_6^* = \theta \left(\frac{1}{3} N_3^* + \frac{1}{4} N_4^* + \left(\frac{1}{3} N_3^* - \frac{1}{3} N_6^* \right) + \left(\frac{1}{4} N_4^* - \frac{1}{4} N_8^* \right) + \frac{2}{9} N_9^* + \frac{1}{6} N_{12}^* \right)$$

$$N_4^* - N_{10}^* = \theta \left(\frac{1}{12} N_4^* + \frac{3}{5} N_5^* + \left(\frac{1}{4} N_4^* - \frac{1}{4} N_8^* \right) + \left(\frac{1}{5} N_5^* - \frac{1}{5} N_{10}^* \right) + \left(\frac{1}{12} N_4^* - \frac{1}{6} N_{12}^* \right) \right).$$

A Proposição 1 garante que as diferenças do lado direito das equações anteriores são positivas, portanto $N_4^* > N_6^*$ e $N_4^* > N_{10}^*$. Os casos $N_4^* > N_8^*$ e $N_4^* > N_{12}^*$ é consequência imediata da Proposição 1.

Vamos a demonstração do resultado principal. Para $p = 1$ o resultado segue da Proposição 1.

No caso $p = 2$, temos da Proposição 1 que $N_2^* > N_4^*$, assim basta mostrar que $N_2^* > N_9^*$. De forma análoga ao desenvolvido anteriormente, obtemos

$$N_2^* - N_9^* = \theta \left(\frac{1}{2} N_2^* + \frac{2}{3} N_3^* - \frac{1}{4} N_4^* + \frac{1}{6} N_6^* - \frac{1}{8} N_8^* - \frac{1}{9} N_9^* + \frac{1}{10} N_{10}^* + \frac{1}{12} N_{12}^* \right)$$

$$= \theta \left(\left(\frac{1}{4} + \frac{1}{8} + \frac{1}{10} + \frac{1}{40} \right) N_2^* + \left(\frac{1}{9} + \frac{5}{9} \right) N_3^* - \frac{1}{4} N_4^* + \frac{1}{6} N_6^* - \frac{1}{8} N_8^* - \frac{1}{9} N_9^* - \frac{1}{10} N_{10}^* + \frac{1}{12} N_{12}^* \right)$$

$$> 0.$$

Observe que para $p = 3$, temos que fazer apenas a comparação com $k = 4$ e para os demais valores de p , faremos as duas comparações, listadas abaixo:

$$\begin{aligned} N_3^* - N_4^* &= \theta \left(\frac{1}{2}N_2^* + \frac{1}{3}N_3^* - \frac{1}{4}N_4^* - \frac{1}{6}N_6^* + \frac{3}{8}N_8^* - \frac{2}{9}N_9^* + \frac{1}{10}N_{10}^* + \right. \\ &\quad \left. + \frac{1}{12}N_{12}^* \right) \\ N_5^* - N_4^* &= \theta \left(\frac{1}{2}N_2^* + \frac{3}{4}N_4^* + \frac{1}{5}N_5^* + \frac{1}{6}N_6^* + \frac{3}{8}N_8^* - \frac{3}{10}N_{10}^* + \frac{1}{4}N_{12}^* \right) \\ N_7^* - N_4^* &= \theta \left(\frac{1}{2}N_2^* - \frac{1}{4}N_4^* + \frac{1}{6}N_6^* + \frac{1}{7}N_7^* + \frac{3}{8}N_8^* + \frac{1}{10}N_{10}^* + \frac{1}{4}N_{12}^* \right) \\ N_{11}^* - N_4^* &= \theta \left(\frac{1}{2}N_2^* - \frac{1}{4}N_4^* + \frac{1}{6}N_6^* + \frac{3}{8}N_8^* + \frac{1}{10}N_{10}^* + \frac{1}{11}N_{11}^* + \frac{1}{4}N_{12}^* \right) \\ N_{13}^* - N_4^* &= \theta \left(\frac{1}{2}N_2^* - \frac{1}{4}N_4^* + \frac{1}{6}N_6^* + \frac{3}{8}N_8^* + \frac{1}{10}N_{10}^* + \frac{1}{4}N_{12}^* + \frac{1}{13}N_{13}^* \right) \end{aligned}$$

e

$$\begin{aligned} N_5^* - N_9^* &= \theta \left(\frac{2}{3}N_3^* + \frac{1}{5}N_5^* + \frac{1}{3}N_6^* - \frac{1}{9}N_9^* - \frac{2}{5}N_{10}^* + \frac{1}{6}N_{12}^* \right) \\ N_7^* - N_9^* &= \theta \left(\frac{2}{3}N_3^* + \frac{1}{3}N_6^* + \frac{1}{7}N_7^* - \frac{1}{9}N_9^* + \frac{1}{6}N_{12}^* \right) \\ N_{11}^* - N_9^* &= \theta \left(\frac{2}{3}N_3^* + \frac{1}{3}N_6^* - \frac{1}{9}N_9^* + \frac{1}{11}N_{11}^* + \frac{1}{6}N_{12}^* \right) \\ N_{13}^* - N_9^* &= \theta \left(\frac{2}{3}N_3^* + \frac{1}{3}N_6^* - \frac{1}{9}N_9^* + \frac{1}{6}N_{12}^* + \frac{1}{13}N_{13}^* \right). \end{aligned}$$

Rearranjando os termos de forma apropriada e utilizando a Proposição 1 o resultado segue. \blacksquare

5 Conclusões

Nossos resultados mostram que, de fato, no caso de simples competição entre as populações de diferentes períodos, aquelas com período primo apresentariam uma vantagem sobre as de períodos compostos. Isso se daria através de uma menor chance de extinção provocada por maior valores médios de população. Essa hipótese é interessante no sentido que não necessita nem de efeitos negativos de hibridização ou a suposição da existência de predadores periódicos para explicar a emergência de períodos primos para tais insetos. O fato de que a população de período 1 é ainda superior não apresenta nenhuma contradição, uma vez que a maior parte das espécies de cigarras possui ciclo de vida anual.

Naturalmente, o modelo apresentado é extremamente simples e pelo menos duas direções de aperfeiçoamento podem ser indicadas. Em primeiro lugar, é de esperar que as populações que possuem períodos mais longos são descendentes de populações de períodos mais curtos. Dessa forma, seria interessante propor um modelo que incluísse mutações entre populações de períodos distintos e que iniciasse somente com uma população de período 1. Em segundo lugar, as populações reais estão divididas em “cepas” que surgem periodicamente, mas todos os anos. Isto é, em todos os anos temos a presença de populações com

períodos 13, por exemplo, cujas larvas foram concebidas há 13 anos. O modelo apresentado considera como 0 a população nos anos múltiplos do período.

Finalmente, os resultados do modelo indicam que, se fosse possível manipular alguma espécie com ciclo reprodutivo curto e periódico (dias, horas ou minutos) seria possível se observar que as variedades que possuem ciclo de reprodução primo se apresentariam com maior abundância. Em tal caso, teríamos uma comprovação experimental do efeito e forte evidência de que os ciclos primos apresentados pelas espécies de cigarras são produto de seleção por valor adaptativo.

Agradecimentos

Raul Abreu de Assis, agradece o apoio da FAPEMAT, Edital Universal 005-2015, processo número 2044271/2015.

Referências

- Alexander, R. D. e Moore, T. E. (1962). The evolutionary relationships of 17-year and 13-year cicadas, and three new species. In *Miscellaneous Publications Museum of Zoology*, páginas 1–59. University of Michigan, Ann Arbor.
- Behncke, H. (2000). Periodical cicadas. *Mathematical Biology*, 40:413–431.
- Dybas, H. S. e Lloyd, M. (1966). The periodical cicada problem ii. evolution. *Evolution*, 20:466–505.
- Edelstein-Keshet, L. (1988). *Mathematical Models in Biology*. McGraw-Hill Inc., New York.
- Edelstein-Keshet, L. (1998). A mathematical approach to cytoskeletal assembly. *Eur Biophys J*, 24:521–531.
- Gould, S. J. (1977). Of bamboos, cicadas, and the economy of Adam Smith. In *Ever Since Darwin: Reflections in Natural History*, páginas 97–102. W.W.Norton, N.York.
- Gould, S. J. e Vrba, E. S. (1982). Exaptation—a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8(01):4–15.

- Grant, P. R. (2007). The priming of periodical cicada life cycles. *Trends in Ecology and Evolution*, 100:433–438.
- Karban, R. (1982). Increased reproductive success at high densities and predator satiation for periodical cicadas. *Ecology*, 63:321–328.
- Karban, R. (1984). Opposite density effects of nymphal and adult mortality for periodical cicadas. *Ecology*, 65:1656–1661.
- Karban, R. (1997). Evolution of prolonged development: a life table analysis for periodical cicadas. *The American Naturalist*, 150(4):446–461.
- Lloyd, M. e White, J. A. (1976). Sympatry of periodical cicada broods and the hypothetical four-year acceleration. *Evolution*, 30:786–801.
- Martin, A. P. e Simon, C. (1988). Anomalous distribution of nuclear and mitochondrial DNA markers in periodical cicadas. *Nature*, 336:237–239.
- Soper, R. S., Delyzer, A. J., e Smith, L. F. R. (1976). The genus massospora entomopathogenic for cicadas. part. ii. biology of massospora levispora and its host okanagana rimosa, with notes on massospora cicadina on the periodical cicadas. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 29:89–95.
- Tielbörger, K. e Petrucci, M. (2010). An experimental test for effects of the maternal environment on delayed germination. *Journal of Ecology*, 98:1216–1223.
- Webb, G. F. (2001). The prime number periodical cicada problem. *Discrete and Continuous Dynamical Systems - Series B*, 1:387–399.
- Whitham, T. G. (1980). The theory of habitat selection: examined and extended using *Pemphigus* aphids. *American Naturalist*, 115:449–466.
- Williams, K. S. e Simon, C. (1995). The ecology, behavior and evolution of periodical cicadas. *Annu. Rev. Entomol.*, 40:269–295.
- Yoshimura, J., Hayashi, T., Tanaka, Y., Tainaka, K., e Simon, C. (2008). Selection for prime-number intervals in a numerical model of periodical cicada evolution. *Evolution*, 63:288–294.