

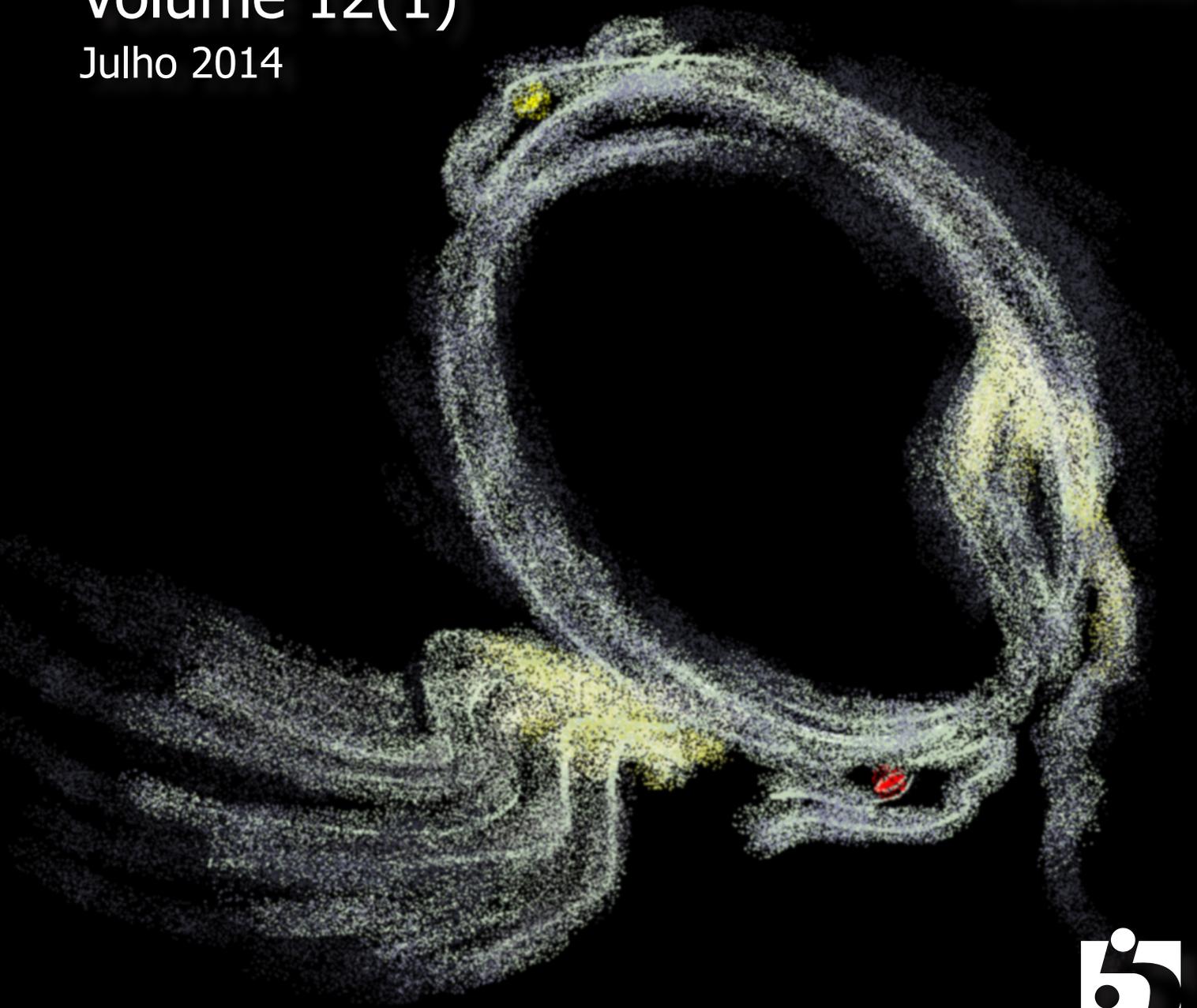
Revista da

# Biologia

Volume 12(1)

Julho 2014

[ib.usp.br/revista](http://ib.usp.br/revista)



Especial  
Biologia Teórica



USP

## Revista da Biologia

Publica textos de todas as áreas da Biologia, abordando questões gerais (ensaios e revisões) e específicas (artigos experimentais originais, descrição de técnicas e resumos expandidos).

Há espaço também para perspectivas pessoais sobre questões biológicas com relevância social e política (opinião).

A Revista da Biologia é gratuita e exclusivamente on-line. Sua reprodução é permitida para fins não comerciais.

**ISSN 1984-5154**

**[www.ib.usp.br/revista](http://www.ib.usp.br/revista)**

## Contato

[revistadabiologia@gmail.com](mailto:revistadabiologia@gmail.com)

### Revista da Biologia

Rua do Matão, trav. 14, 321  
Cidade Universitária, São Paulo  
São Paulo, SP Brasil  
CEP 05508-090

## Volume 12(1)

Publicado em julho de 2014



## Expediente

### Editor Executivo

Carlos Rocha

### Coordenadores

Daniela Soltys  
Eduardo Moretti  
Pedro Ribeiro  
Rodrigo Pavão

### Editor científico

José Guilherme Chaui-Berlinck

### Consultores científicos

Fernando Silveira Marques  
Gustavo Bueno Romero  
Ivan Salles Santos  
José Eduardo Soubhia Natali

### Editores gráficos

Juliana G. Roscito  
Leonardo M. Borges

### Foto da capa: José Guilherme Chaui-Berlinck.

*Oroboros formado por um gavião e um guepardo. Originalmente, o Oroboros é uma figura de um dragão que se alimenta da própria cauda, e, na alquimia, representa a eterna natureza cíclica do universo. Aqui, a representação simboliza o processo intercambiável entre trabalho e calor, a essência da Primeira Lei da Termodinâmica. Ao mesmo tempo, os dois animais são constituídos por uma fumaça que, aos poucos, se esvai pelas asas e pela cauda, representando a tendência da dissipação da qualidade da energia, de acordo com a Segunda Lei da Termodinâmica.*

# Editorial

**José Guilherme Chaui-Berlinck**

*Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo*

O senso-comum diz que corpos maiores caem mais depressa. A observação e o racional científicos mostram que não. O senso-comum diz que a Terra está parada e tudo gira ao seu redor. A observação e o racional científicos mostram que não. O senso-comum garante que as espécies são estáticas, que herdar caracteres adquiridos é possível como regra, que existe uma escala de importância biológica, com o *Homo sapiens* no topo, sem dúvida. A observação e o racional científicos mostram que não. O senso-comum propala que o experimento e a observação são os elementos de maior valia para o entendimento do universo que nos cerca. O racional científico mostra que não. Ops ...

Por estranho que possa parecer, uma parte significativa de cientistas tem seus olhos voltados para a observação (experimentação) em completo detrimento da teorização. Na verdade, infelizmente, esse conjunto nada desprezível de cientistas tem uma atitude semelhante à do leigo, ou seja, eles aceitam suas observações como “fatos dados do universo”. Em outras palavras, estes cientistas confundem a observação com a interpretação e as transpõem como realidade: senso-comum.

As Ciências Biológicas, em seu quadro geral, tanto no exterior quanto no Brasil, ainda têm arraigado o conceito da “observação pura” como elemento chave no processo científico. A título de exemplo, a grande maioria e a imensa maior parte das revistas científicas da área mantém uma seção de “Material e Métodos”, com origem na “metodologia científica”, supostamente um “algoritmo único de exploração do universo”. Por outro lado, particularmente, nunca me deparei com uma seção de “Teoria e Modelos Subjacentes às Coleta e Análise”. Isto, contudo, vêm mudando. Existe uma certa pressão para que o ensino da biologia passe a ter um caráter de cunho mais teórico, o que irá se refletir, inexoravelmente, no *modus operandi* das pesquisas. Mas, aonde quero chegar? A Ciência não é a observação, a Ciência não é a modelagem. A Ciência depende de um misto destes dois componentes. Por que? Porque ...

Ciência é a experiência que pode ser compartilhada.

Portanto, é óbvio que existe uma necessidade de se ter uma seção de “Material e Métodos”. Isso faz parte do jogo de se dizer o modo como se procedeu uma dada observação. Contudo, sem a seção “Teoria e Modelos Subjacentes”, o mesmo conjunto de dados que serve para discutir processos evolutivos, serve para comprovar o Desenho Inteligente. A seção “Teoria e Modelos Subjacentes” faz parte do jogo de se explicitar a teia desse conhecimento compartilhado, de modo que se possa traçar o caminho percorrido, propor novos e reconhecer erros. Isso é a construção do conhecimento científico, sem magias ou atos de fé. E, se o leitor notar, em nenhum momento coloco a seção “Teoria e Modelos Subjacentes” acima da seção “Material e Métodos” – ambas são complementares. O que não pode ocorrer é esta seção, de “Teoria e Modelos subjacentes”, ficar esquecida nos frascos de formol. Conseruada, é verdade, mas apenas para ser observada de longe, e, de preferência, intocada.

Este volume da Revista da Biologia não pretende ser uma apologia à “teoria”, como o título possa sugerir. Ao contrário, a pretensão é explorar como as abstrações – i.e., os modelos teóricos – são fundamentais para as observações, e como as observações dão movimento às abstrações.

Em seu artigo “Abordagem teórica na ecologia”, Mandai apresenta modelos relacionados à dinâmica de populações, uma faceta de extrema importância na Ecologia. A autora discute como a interpretação dos dados depende do modelo escolhido e como o entendimento dos processos de distribuição de espécies necessita ter um embasamento teórico firme.

No artigo “Modelos de estratégia de busca”, Marques faz uma ampla apreciação do nosso entendimento de como animais podem maximizar suas chances de encontrar alimento ou outros “alvos”. Baseado em suas próprias simulações, o autor discute como uma estratégia extremamente simples de busca pode, de fato, ser o processo subjacente aos percursos adotados pelos organismos.

Natali tem o foco voltado para eventos de comunicação entre indivíduos de uma dada espécie. Em seu artigo, o autor aborda, por uma via termodinâmica, o possível modo de se minimizar a quantidade de processamento de informação quando um conjunto de indivíduos interage continuamente, como, por exemplo, o coro de anuros à beira de lagoas, o trinar de grilos num bosque, os flashes de vagalumes em árvores. Seus resultados indicam que a provável causa da semelhança na emissão de sinais por indivíduos da mesma espécie vai muito além de uma mera semelhança morfofuncional entre os indivíduos.

Como as estruturas têm determinadas formas e padrões não é assunto esclarecido, e novas questões surgem

a todo instante trazendo inúmeros enigmas à Ciência. No artigo “Um modelo de crescimento celular”, Romero faz um apanhado de algumas teorias de desenvolvimento e apresenta seus resultados de simulações com sistemas dinâmicos para tentar entender a relação de proporções entre diferentes tipos celulares em estruturas em desenvolvimento.

Já numa questão de forma do indivíduo, Salles apresenta um intrincado, porém simples, modelo de como ramificações em árvores resultam de um possível balanço entre necessidades estruturais e energéticas. O modelo é elaborado a partir de um grande conjunto de dados de perímetro e comprimento de ramificações, obtidos pelo autor, e ajustados por linearizações, que permite uma importante discussão acerca da estrutura de copas.

Procuramos manter os textos com uma matemática que possa ser acompanhada sem muitas dificuldades. Isso não significa que não haja rigor. E, também, poderá não ser tão simples quanto imaginamos. Contudo, esperamos que os leitores possam desfrutar de diversas abordagens em temas variados, cujo foco central é, sempre, a apreciação de como a modelagem teórica não pode passar ao largo da (ou na) biologia contemporânea.

Para irmos aquecendo os motores e colocando os discos rígidos para rodar, temos um texto jocoso sobre entropia, este pequeno monstro que assombra todos os cantos e recantos da Ciência. A entropia e seu “inexorável” aumento ganharam um status de Lei acima das leis, porém o fato é que poucos, mesmo entre físicos, químicos e engenheiros, têm completa clareza do significado deste ente. A confusão começa ao se assumir entropia como bagunça ...

# Volume 12(1)

## Índice

<b>Abordagem teórica na ecologia: uma visão do mundo através de modelos</b>	<b>1</b>
Theoretical approach in ecology: a worldview through models <i>Camila Yumi Mandai</i>	
<b>Modelos de estratégia de busca: será o passeio de lévy a solução?</b>	<b>6</b>
Searching strategy models: is Lévy walk the answer? <i>Fernando Silveira Marques e José Guilherme Chauí-Berlink</i>	
<b>Um modelo de crescimento celular com base em sistemas dinâmicos</b>	<b>11</b>
A model of cellular growth based on dynamic systems <i>Gustavo Bueno Romero e Ricardo Alves Martins</i>	
<b>Alometria e arquitetura de árvores</b>	<b>17</b>
Allometry and trees architecture <i>Ivan Santos Salles e Marcos Silveira Buckeridge</i>	
<b>Modelagem de minimização de processamento na comunicação</b>	<b>21</b>
Minimization of information processing in communication: a model <i>José Eduardo Soubhia Natali</i>	
<b>Triburgers e a entropia</b>	<b>27</b>
<i>José Guilherme Chaui-Berlinck</i>	

# Abordagem teórica na ecologia: uma visão do mundo através de modelos

Theoretical approach in ecology: a worldview through models

**Camila Yumi Mandai**

*Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil*

Contato do autor: cayumandai@gmail.com

**Resumo.** A aplicação de abordagens teóricas se dá por meio da proposta de modelos. Os modelos são, na maior parte, quantitativos, e podem ser vistos como descrições simplificadas do mecanismo de atuação dos processos estudados. Por explicitarem e isolarem o processo de interesse, um dos objetivos de se trabalhar com modelos é a produção de cenários teóricos que podem ser contrapostos aos dados observados. As discrepâncias entre esperado e observado são utilizadas, então, para rejeitar a teoria subjacente ou refinar premissas. Nesta revisão, eu apresento um exemplo de aplicação da abordagem teórica em uma área da biologia - no caso a ecologia - e discuto de que forma a abordagem influenciou o entendimento dos padrões observados em diversas escalas dentro da disciplina em questão.

**Palavras-chave.** *Teoria; Biologia; Padrões; Processos.*

**Abstract.** The application of the theoretical approach is driven by the proposition of different mathematical models. Currently, such models are mostly quantitative, and can be viewed as a simplified description of the mechanisms underlying the processes in focus. One goal of working with models is to produce expected theoretical scenarios that can be contrasted with empirical data. The discrepancies between the pattern generated by these models and the empirical data can be used to reject the underlying theory or refine the assumptions. In this article, I present an example of application of a theoretical approach in an area of biology, in this case ecology, and I discuss how it influenced the understanding of the empirical patterns in many scales within the area.

**Keywords.** *Theory; Biology; Patterns; Processes.*

Recebido 15fev12

Aceito 23jul12

Publicado 30jul14

## Introdução

Enquanto cientistas empíricistas estudam sistemas reais em laboratório ou em campo, cientistas teóricos estudam sistemas idealizados (Wilson, 2000), em uma imitação simplificada dos sistemas reais (Vincenot et al., 2011). Essa simplificação se dá ao considerar apenas os processos que se acredita serem os determinantes para a construção do cenário observado, assumindo que outros fatores indesejados e/ou não-controlados não o influenciam. Tal representação teórica do mundo real é denominada modelo e é por meio da construção desses modelos que a abordagem teórica na biologia é aplicada. No caso da biologia, os principais modelos propostos, além de conceituais, são também quantitativos (May, 2004), que é uma forma de tradução ou transformação das abstrações de uma teoria para uma linguagem que permita a aplicação e o teste das mesmas (Sheiner e Willig, 2011).

Como exemplos de aplicação de modelos quantitativos em áreas da biologia, podemos citar: a construção dos modelos de dinâmica de populações (Gotelli, 2007) e comunidades (May, 1975); modelos em genética de populações com base na teoria qualitativa de Darwin (Fisher,

1958), e modelos epidemiológicos na previsão e controle de epidemias (Nowak e May, 2000). As previsões desses modelos podem ser comparadas a dados empíricos, cujas divergências são utilizadas no aprimoramento dos modelos e das teorias de origem (Hardin, 1960). O refinamento dos modelos se dá a partir da alteração das premissas dos mesmos (Gotelli, 2007).

O objetivo das propostas de modelos, porém, pode ir além dos testes experimentais de suas previsões. Eles são importantes também na construção dos possíveis cenários biológicos que os processos de interesse podem produzir. O estudo desses cenários permite explorar uma variedade de “mundos possíveis”, provocando *insights* pouco intuitivos que trazem maior organização de pensamento e raciocínio (May, 2004), e, acelerando, portanto, o progresso das diferentes áreas do conhecimento em que os modelos são aplicados.

Esses modelos quantitativos podem ser grosseiramente separados em duas grandes categorias: (1) analíticos e (2) estocásticos. Os modelos analíticos são os mais tradicionais e são frequentemente baseados na formulação dos sistemas em termos de equações diferenciais, que permitem a realização de análises de estabilidade e busca de

pontos de equilíbrio, resultando em representações gráficas, dos possíveis cenários do sistema. Por esse motivo, os modelos analíticos são comumente chamados de modelos determinísticos, porque o intuito é poder prever a trajetória do sistema em questão, independente das condições iniciais. Entretanto, os modelos analíticos representam uma visão muitas vezes simplificada demais da realidade, em que apenas poucos processos podem ser considerados. Isto porque, ao se considerar simultaneamente um número grande de processos, os modelos se tornam matematicamente intratáveis, tornando a construção das previsões impossível ou muito dependentes das condições iniciais.

Muitos dos sistemas biológicos, entretanto, não são tão previsíveis e apresentam um componente estocástico importante. Os eventos estocásticos, por definição, são aqueles que estão associados a uma probabilidade de ocorrência. Neste sentido, eles podem ou não ocorrer dependendo desta probabilidade, o que é o oposto a um evento em um modelo determinístico, em que o acaso nunca exerce qualquer papel. Processos biológicos inerentemente estocásticos são, por exemplo, as taxas de nascimentos: o fato de os indivíduos de uma população terem, em média, 3 filhos por ano não significa que cada um dos indivíduos gerará exatamente 3 filhos em um ano.

Em vista do papel fundamental que os modelos quantitativos têm no avanço conceitual em muitas áreas da biologia, alguns autores têm destacado a necessidade de um incremento de disciplinas quantitativas nos currículos de graduação em biologia (Nowak e Sigmund, 2004). Gotelli (2007) reforça a ideia para os ecólogos em seu livro *A primer to ecology* e diz que, apesar da reconhecida repugnância dos biólogos em relação aos métodos quantitativos, para atuar na área de ecologia é necessário encarar um pouco de matemática, uma vez que esta é uma aliada essencial para entender os processos ecológicos. Neste artigo, pretendo mostrar de que maneira modelos quantitativos podem ser aplicados à biologia, utilizando como exemplo modelos tradicionais estudados na ecologia, cujas concepções modificaram e criaram a ecologia como a conhecemos atualmente.

### Exemplo de abordagem teórica na biologia

Um dos principais objetivos da ecologia de populações é identificar: (1) o que determina a abundância média das espécies; (2) o que gera as flutuações ao redor deste número e (3) qual o papel das interações entre as espécies na regulação das populações (May e McLean, 2007). A abundância de uma espécie em um estudo de populações é, portanto, a variável-chave a ser modelada (Gotelli, 2007), ou seja, aquela sobre a qual as leis serão aplicadas para prever sua dinâmica (i.e. variação no tempo).

Entre os modelos matemáticos mais simples e tradicionais na biologia estão os modelos de dinâmica populacional, em que o intuito é descrever a variação do número de indivíduos nas populações biológicas com a inclusão de alguns processos, como por exemplo, competição e predação (Renshaw, 1991). Tais dinâmicas são, em geral, descritas por equações diferenciais que retornam valores previstos para a variação nas abundâncias em um curto

intervalo de tempo. A solução das equações diferenciais descrevem, portanto, a variação da abundância da população de interesse no tempo contínuo.

A proposta de um desses modelos foi crucial para formalizar uma das constatações observacionais/experimentais mais fundamentais da ecologia: o princípio da exclusão competitiva, também conhecida como Lei de Gause, em referência ao primeiro autor a obter uma corroboração experimental do princípio (Gause, 1934). O princípio diz que uma população de uma espécie tende a crescer rapidamente quando sua abundância é pequena, e conforme ela aumenta, por competição de indivíduos da própria espécie (i.e. competição intraespecífica), seu crescimento é freado até que sua abundância atinja um valor máximo (Figura 1), limitada pelo suprimento alimentar. Esse tipo de crescimento é previsto pelo modelo de crescimento logístico. Além disso, se indivíduos de duas espécies consumirem o mesmo recurso limitante e ocuparem o mesmo local, e por isso competirem entre elas (i.e. competição interespecífica), aqueles que pertencerem à espécie que for uma competidora superior sempre prevalecerão e suprimirão a outra espécie até a extinção (Grinnell, 1904). O modelo matemático que previu tal observação entre seus cenários foi o denominado modelo de competição de Lotka-Volterra, cujo processo subjacente é a competição.

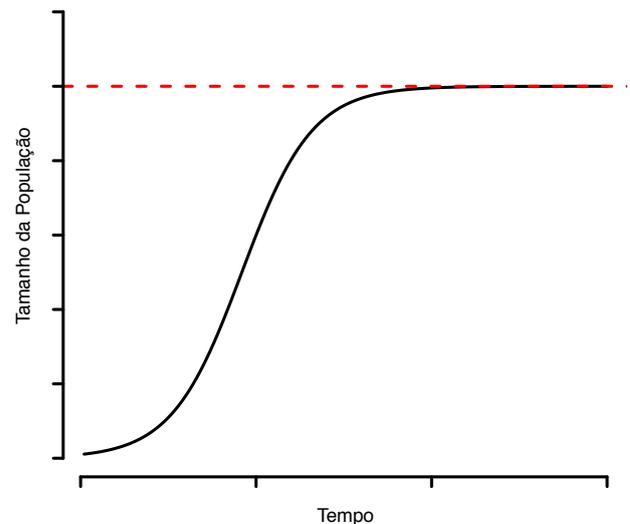


Figura 1. Crescimento populacional segundo o previsto pelo modelo de crescimento logístico com apenas uma espécie. No período inicial em que a abundância é baixa, o crescimento é rápido (i.e. inclinação da curva é maior). À medida que o tamanho da população aumenta, a taxa de crescimento reduz até chegar a zero, quando a população atinge o tamanho máximo que o ambiente suporta (- - -). A esse tamanho máximo dessa população, suportado pelo ambiente, é dado o nome de capacidade de suporte do ambiente, conhecido na literatura pela letra K.

O modelo de competição de Lotka-Volterra é o que há de mais simples para descrever interações competitivas em forma de equações (Gotelli, 2007). Este prevê a variação nas abundâncias de duas espécies competidoras, em que cada espécie é limitada pela abundância da outra espécie, que é sua única competidora, e também pela sua própria abundância. Logo, tanto a competição interespe-

cífica quanto a intraespecífica são consideradas, respectivamente. O modelo é composto por um sistema de duas equações, uma para cada espécie, em que, na ausência da espécie competidora, a outra cresce até atingir um limite (capacidade de suporte do ambiente), e vice-versa. Na presença da competidora, entretanto, o crescimento da espécie diminui com o aumento da outra espécie sob uma certa taxa. Essa taxa pode ser compreendida como uma medida do efeito competitivo de uma espécie sobre a outra. Assim, se uma espécie A suprime o crescimento de uma espécie B com uma taxa maior do que a espécie B suprime A, então a primeira espécie pode ser considerada uma competidora superior.

Na maior parte dos cenários previstos pelo modelo, uma espécie exclui a outra, sobretudo quando as duas espécies são muito parecidas, ou então, muito assimétricas competitivamente. Neste último caso, a espécie que apresenta a maior medida de efeito competitivo (i.e a espécie melhor competidora) prevalece enquanto a espécie pior competidora é extinta (Figura 2). Neste modelo, a coexistência só é possível quando a razão entre a capacidade de suporte de uma espécie e o efeito competitivo da outra espécie sobre ela for maior que a capacidade de suporte da espécie competidora. Essa relação deve valer para ambas as espécies para que haja coexistência.

Embora o princípio da exclusão competitiva tenha surgido de padrões observados na natureza, o seu estabelecimento se deu apenas após a proposta do modelo matemático, uma vez que ele incorporou o processo atuante e gerou previsões condizentes com as observações. Em vista dessa concordância do previsto com o observado, Gause (1934) reconheceu seu experimento como uma mera constatação empírica da teoria dos dois autores independentes: Vito Volterra (1926) e Alfred Lotka (1932).

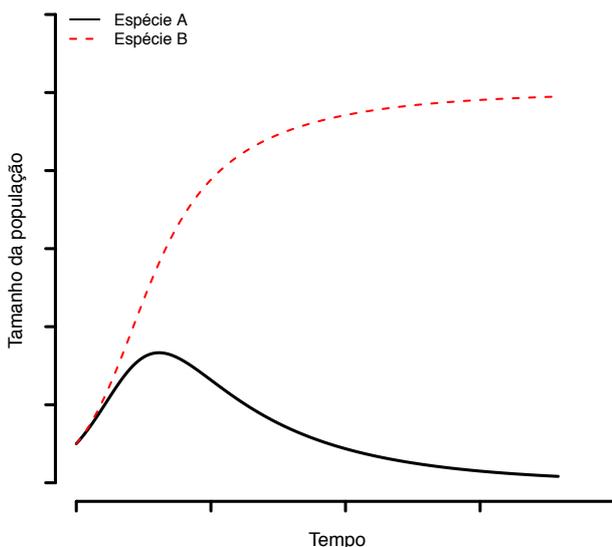


Figura 2. Uma das previsões do modelo de competição de Lotka-Volterra entre duas espécies (A e B), que prevê o Princípio da exclusão competitiva. Neste cenário, a princípio, quando as abundâncias são baixas, ambas as espécies aumentam. Depois, a espécie competitivamente inferior vai decaindo até ser extinta.

## Consequências dos modelos populacionais na escala da comunidade

O princípio de exclusão competitiva entre populações leva ao raciocínio de que as comunidades deveriam ser formadas por uma única espécie superdominante, uma vez que esta excluiria as demais (Dybzinski e Tilman, 2009). Entretanto, nas comunidades, em geral, há muitas espécies coexistindo no mesmo ambiente, embora utilizem um mesmo recurso limitado. Tal contradição entre as previsões do modelo e o observado levou os biólogos a se fazerem a seguinte pergunta: *Assumindo que em quase todos os ambientes os recursos são limitados, de que modo, então, poderia haver coexistência entre espécies competidoras?* A teoria predominante seguiu a escola clássica de Hutchinson (1959), utilizando como ponto de partida o conceito de nicho ecológico (MacArthur e Levins, 1967), o qual estabeleceria os limites de condições ambientais necessárias para a persistência de uma espécie em um determinado local. A partir dessa propriedade específica, Hutchinson (1959) e MacArthur e Levins (1972) atribuíram a possibilidade de coexistência à diferenciação de nicho. Isso ocorreria quando duas espécies utilizam o mesmo recurso, porém de formas distintas, de modo que a competição é reduzida. Assim, a coexistência de espécies pela diferenciação de nichos se daria da mesma maneira que as peças de um quebra-cabeça se encaixam em um enquadramento limitado, em que para formar o desenho, cada peça tem seu próprio e único espaço (Gotelli, 2007).

Nesta lógica, as comunidades seriam capazes de comportar muitas espécies que utilizam os mesmos recursos limitantes porque cada uma tem seu nicho, o que diminuiria a pressão competitiva entre elas, evitando, consequentemente, a exclusão competitiva. Dado que a partilha de nichos é resultado da competição, as espécies melhores competidoras seriam mais abundantes, enquanto as competitivamente inferiores seriam raras (May, 1975). Assim, no quebra cabeça imaginário, as peças teriam diferentes tamanhos, cujas medidas são proporcionais às suas habilidades competitivas. No contexto de que abundâncias maiores seriam definidas pelo potencial competitivo da espécie, um padrão bastante curioso foi observado nas comunidades: a maior parte das espécies são raras e poucas são abundantes (i.e. um padrão de alta dominância, Figura 3), independente do ambiente, seja terrestre ou aquático, temperado ou tropical (Magurran, 2004).

Tal padrão estimulou a proposição de vários modelos teóricos que descrevem processos que estruturariam as comunidades com poucas espécies dominantes (e.g. modelos de partição de nicho de Motomura, 1932, e da vara quebrada de MacArthur, 1957). E foi utilizando-se dos conceitos de nicho e da competição como processo subjacente que foram propostos os modelos teóricos na escala da comunidade. A ideia básica por trás desses modelos é a de que nas comunidades há um único recurso limitante que deve ser partilhado entre as espécies, e a fração que cada espécie utiliza esse recurso determina sua abundância (May, 1975). A fração de recurso destinada a cada espécie é determinada pela ordem de chegada das espécies, sendo que a variação entre os modelos propostos refere-se

basicamente a diferenças entre o tipo de relação estabelecida entre a ordem de chegada e a fração destinada do recurso (para mais detalhes, ver May, 1975). Esses modelos simples, com apenas a competição como processo estruturador das comunidades, resultaram em previsões de comunidades com alta dominância e, por isso, se mostraram satisfatórios para descrever o padrão observado. Assim, a competição, mais uma vez, foi colocada como o principal processo que estruturava as comunidades (Tilman, 2004).

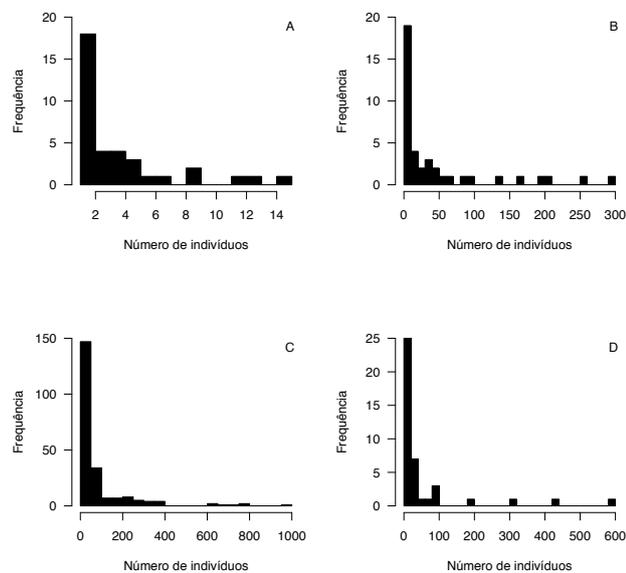


Figura 3. Distribuições de frequência de número de espécie por classe de abundância em amostras de (A) Aves capturadas por redes de neblina em um fragmento de 92 hectares da Mata Atlântica - SP (Banks 2010); (B) Besouros Scarabaeinae capturados em armadilhas de queda na Serra do Japi/ SP (Hernández e cols. 2009); (C) Árvores com DAP > 10 cm em 50 parcelas permanentes de um hectare na Ilha de Barro Colorado, Panamá (Condit e cols. 2002); (D) Larvas de Chironomidae (Diptera) coletadas em substrato artificial, em um gradiente de complexidade estrutural, em sistema lótico em Mimoso de Goiás, GO (Gustavo Rincón Mazão, com. pes.).

Apesar da competição ser capaz de gerar o padrão de alta dominância, ainda estava incerto se, de fato, as espécies na comunidade estavam competindo. A competição pode ser bastante difícil de ser detectada, porém uma vez que ela teoricamente força a diferenciação entre nichos, a medição das diferenças entre nichos seria uma evidência essencial, e de mais fácil acesso, de que haveria ou já houve competição (Begon et al., 2007). Assim, era esperado que, nas comunidades, as espécies apresentassem nichos diferenciados. Porém, em medições de nicho em comunidades megadiversas, como florestas tropicais (Wills et al., 2006) e ambientes aquáticos (Hutchinson, 1961), foram encontrados nichos muito similares (Hubbel, 2001). Tal contradição ficou conhecida como o “paradoxo do plâncton”, termo cunhado por Hutchinson em seu trabalho clássico de 1961, no qual ele observou uma diversidade muito grande de espécies em comunidades de plâncton ocupando aparentemente o mesmo nicho (mais detalhes em Hutchinson, 1961).

Na época, Hutchinson assumiu que a coexistência era permitida principalmente por perturbações ambien-

tais periódicas e estocásticas que impediriam as comunidades de atingirem o equilíbrio previsto pelo modelo. Seria como se as tais variações estocásticas influenciassem o valor de um ou mais parâmetros, como, por exemplo, a capacidade de suporte do ambiente quando há uma entrada ou saída súbita de nutrientes. Assim, era necessário alterar algumas premissas do modelo relacionadas a estabilidade ambiental e temporal. Entretanto, incluir variáveis temporais e ambientais em modelos ecológicos que consideram a competição os tornaram matematicamente intratáveis, levando alguns autores a procurar soluções mais simplificadas, entre elas a exclusão da competição interespecífica e a inclusão de alguns processos estocásticos.

Modelos teóricos alternativos surgiram, então, assumindo que a coexistência seria mediada não pela diferenciação das espécies, mas pela similaridade entre elas, descartando, assim a competição interespecífica. Esses modelos são ditos modelos neutros, pois assumem igualdade competitiva entre as espécies. Desta maneira, a comunidade é estruturada por uma dinâmica estocástica de nascimentos e mortes, cuja diversidade seria gerada e mantida apenas pelos processos de imigração e de especiação (e.g. Caswell, 1976, Hubbel, 2001). Tais modelos neutros parecem descrever satisfatoriamente as abundâncias das espécies em diversas comunidades e têm sido vastamente testados empiricamente (Condit et al., 2002, McGill et al., 2006, Ricklefs, 2006). E, embora os modelos neutros e de nicho tivessem sido colocados como hipóteses mutuamente excludentes, atualmente há um consenso de que tanto a dinâmica neutra quanto a de nicho devem atuar nas comunidades, seja em estágios distintos ou simultaneamente (Tilman, 2004, Adler et al., 2007, Cadotte, 2007).

## Discussão e Conclusão

O objetivo da abordagem teórica é expor, na forma de leis básicas, como os fenômenos naturais podem funcionar. Diferente do que estamos acostumados a lidar na biologia, que tem um caráter fortemente experimental, o produto da abordagem teórica não são observações de padrões ou resultados experimentais, mas sim ideias. A aplicação da abordagem teórica na biologia é baseada na observação inicial de padrões, que, por fim, induzem a perguntas sobre os processos geradores, cujas tentativas de explicação são o que denomina-se teorias.

Neste contexto, a abordagem teórica na biologia é, atualmente, aplicada com o uso de modelos que são frequentemente formalizados quantitativamente (May, 2004) para descreverem os processos estudados. Desta forma, os resultados esperados provenientes dos modelos podem então ser comparados com o observado ou testados experimentalmente. No seu artigo “Use and Abuses of Mathematics in Biology”, May (2004) avalia de que forma Darwin poderia ter se beneficiado quando propôs a teoria da evolução, em 1859, caso tivesse desdobrado matematicamente os resultados obtidos por Mendel em 1865, cujo trabalho lhe é contemporâneo. Segundo May, se Darwin tivesse um embasamento teórico mais sólido, ele teria sido capaz de rebater as principais críticas ao seu trabalho, re-

lacionadas a necessidade da variabilidade individual nas populações para que a seleção natural pudesse atuar. Isso porque, na sua época, o consenso geral era de que a hereditariedade se dava com a mistura das características maternas e paternas, e que por isso a variabilidade não poderia persistir a longo prazo, uma vez que a tendência era a homogeneização após algumas gerações. A crítica à manutenção da variabilidade entre indivíduos persistiu por quase meio século e só foi rebatida em definitivo após a retomada dos trabalhos de Mendel, sob uma abordagem teórica (Hardy, 1908).

No exemplo de aplicação teórica na ecologia apresentado aqui, destaquei um modelo que deu origem a várias hipóteses que constituem o corpo teórico da ecologia moderna. Isso porque o modelo em questão tornou possível descrever o mecanismo de um processo biológico que produziu cenários esperados condizentes com as observações. Tais processos estimularam a proposição de hipóteses em outra escala (i.e. comunidade), que, por fim, deram origem a novos modelos teóricos. Nesta abordagem, então, é possível testar a validade dos supostos processos atuantes. Porém, para avaliar se o processo estudado é o que está criando os cenários observados são necessários, sobretudo, os estudos experimentais. Assim, biólogos experimentais, em geral, são - ou deveriam ser - biólogos teóricos, uma vez que em estudos experimentais ou observacionais, a teoria é fundamental para os delineamentos experimentais e para escolha das hipóteses a serem testadas e geradas; em um ciclo teoria-observação-teoria.

## Agradecimentos

Agradeço ao professor José Guilherme Chaui-Berlink pelo convite para participar dessa edição da Revista da Biologia, à Julia Astegiano e ao Gustavo Requena pela leitura crítica e valiosas sugestões, ao Gustavo Rincón Mazão pelos dados de abundância de larvas de Chironomidae (Diptera); à Paula Condé pela referência e organização dos dados de besouros, e à Tatiana Kawamoto, Tiago Carrijo e Carlos E. D. Sanhudo pela leitura crítica.

## Referências

- Adler PB, Hillerislambers J, Levine JM. 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters* 10: 95-104.
- Banks-Leite C. 2010. Conservação da comunidade de aves de sub-bosque em paisagens fragmentadas da Floresta Atlântica. Tese (Doutorado). Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2007. *Ecologia de Indivíduos a Ecossistemas*. Porto Alegre: Artmed.
- Cadotte MW. 2007. Concurrent niche and neutral processes in the competition-colonization model of species coexistence. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 274:2739-2744.
- Caswell H. 1976. Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs* 46:327-354.
- Condit R, Pitman N, Leigh EG, Chave J, Terborgh J, Foster RB, Núñez PV, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau H, Losos E, Hubbell SP. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666- 669.
- Darwin C. 1859. *The origin of species (by means of natural selection)*. London: John Murray.
- Dybszinski R, Tilman D. 2004. Competition and coexistence in plant communities. In: Levin SA, editor. *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press p186-195.
- Fisher RA. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. New York:Dover Publications.
- Gause GF. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore: The Williams & Wilkins company.
- Gotelli NJ. 2007. *Ecologia*. Londrina: Editora Planta.
- Grinnell J. 1904. The origin and distribution of the chestnut-backedchickadee. *Auk* 21: 364-382.
- Hardin G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131:1292-1297.
- Hardy GH. 1908. Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28:49-50.
- Hernández MIM, Vaz-de-Mello FZ. 2009. Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae s. str.) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 53(4): 607-613.
- Hubbell SP. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- Hutchinson GE. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 245-249.
- Hutchinson GE. 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist* 95: 137-145.
- Magurran AE. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Science.
- MacArthur R, Levins R. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101(921): 377-385.
- Macarthur RH. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proceedings of National Academy of Science* 43:293-295.
- May RM. 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: Cody ML, Diamond JM, editors. *Cambridge: Harvard University Press* p81-120.
- May RM. 2004. Uses and abuses of mathematics in biology. *Science* 303: 790-793.
- May RM, Mclean A. 2007. *Introduction in theoretical ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- Mcgill BJ, Maurer BA, Weiser MD. 2006. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology* 87(6): 1411-1423.
- Motomura I. 1932. A statistical treatment of associations. *Jpn. J. Zool.* 44: 379-383.
- Nowak MA, May RM. 2000. *Virus Dynamics: Mathematical Principles of Immunology and Virology*. Oxford: Oxford University Press.
- Nowak MA, K Sigmund. 2004. Evolutionary dynamics of biological games. *Science* 303: 793-799.
- Scheiner SM, Willig MR. 2011. A general Theory of Ecology. In: Scheiner SM, Willig MR, editors. *The Theory of Ecology*. The University of Chicago Press p3-18.
- Renshaw E 1991. *Modelling Biological Populations in Space and Time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ricklefs RE 2006. The unified neutral theory of biodiversity: Do the numbers add up? *Ecology* 87(6):1424-1431.
- Tilman D 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceeding of the National Academy of Science* 101:10854-10861.
- Wills C, Harms KE, Condit R, King D. 2006. Nonrandom processes maintain diversity in tropical forests. *Science* 311: 527-531.
- Wilson W. 2000. *Simulating ecological and evolutionary systems in C*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Vincenot CE, Giannino F, Rietkerk M, Moriya K, Mazzoleni S. 2011. Theoretical considerations on the combined use of System Dynamics and individual-based modeling in ecology. *Ecological Modelling* 222(1): 210-218.

# Modelos de estratégia de busca: será o passeio de Lévy a solução?

Searching strategy models: is Lévy walk the answer?

**Fernando Silveira Marques e José Guilherme Chauí-Berlink**

*Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil*

Contato dos autores: fernando.silveira.marques@usp.br e jgbc@usp.br

**Resumo.** Na natureza, muitos animais lidam com o problema de encontrar parceiros, comida e abrigo. A estratégia de busca que orienta um organismo pode revelar aspectos importantes do seu comportamento, então, modelos são propostos para tratar deste problema. O passeio de Lévy é o modelo mais discutido, possui algum suporte empírico. Nosso objetivo foi comparar deslocamentos em linha reta com o passeio de Lévy e o movimento Browniano, considerando sobrevivência e probabilidade de recompensa. Os resultados mostram o deslocamento em linha reta com desempenho superior nos ambientes que criamos. Discutimos que a estratégia linha reta deveria ser considerada a mais provável estratégia de busca considerando os argumentos que dão suporte ao passeio de Lévy, contudo, ela não é vista como estratégia.

**Palavras-chave.** *Simulação numérica; Modelo baseado no indivíduo; Forrageio.*

**Abstract.** In nature, many organisms must cope with the problem of finding mates, food and shelter. The strategy of search that drives an organism can reveal important aspects of its behavior; models have been proposed to address this problem. Lévy walk is the most discussed model and it has some empirical support. Our aim was to compare straight line displacements against Lévy walk and Brownian motion in terms of survival and probability of reward. Our results show that straight line displacements have better performance in all environments we created. We discuss that straight line movements should be considered more probable as a search strategy considering the arguments that support Lévy walk, however, it is not seen like a strategy.

**Keywords.** *Numeric simulation; Individual-based model; Foraging.*

Recebido 15fev12

Aceito 23jul12

Publicado 30jul14

Qualquer organismo possui reserva energética limitada que é continuamente consumida. Para manter essa reserva dentro de limites adequados para a sobrevivência, muitos organismos necessitam buscar por fontes de energia.

Memória, pistas e referências espaciais são muito importantes durante o forrageio (Brown et al. 1997; Horey et al. 2000; Warburton e Mason 2003; Saleh e Chittka 2007), pois indicam regiões com maior probabilidade de ter alimento. Contudo, as pistas não estão sempre localizadas no raio de detecção do organismo e nem sempre há alimento em lugares já visitados. Nessas circunstâncias, a busca por novas fontes de energia pode ser uma tarefa desafiadora e boas estratégias podem aumentar as chances de localizar alimento.

Conhecer essas estratégias pode revelar detalhes importantes do comportamento do animal e de sua relação com o ambiente. Descrevê-las é uma tarefa quantitativa e, por vezes, controversa, como veremos adiante.

A partir de dados empíricos, são desenvolvidos ou adotados modelos teóricos que tratam da maneira com a qual os animais se deslocam no ambiente durante o forrageio. A relevância de um ou outro modelo está relacio-

nada com sua capacidade de mimetizar a movimentação real dos animais e, além disso, ser eficiente no que se diz respeito à busca- oferecer boas chances de se encontrar o alimento.

O movimento Browniano, um modelo usado para descrever a dispersão espacial de populações (Turchin 1998), é um exemplo de modelo teórico usado como paradigma de deslocamento durante o forrageio. Num movimento Browniano, as direções e sentidos tomados por um objeto não possuem viés e, além disso, o tamanho do deslocamento numa dada direção e sentido é uma variável aleatória normalmente distribuída (figura 1.a). Contudo, esse modelo não traduz os padrões de deslocamento de muitas espécies.

De acordo com estudos de campo, durante o comportamento de forrageio é comumente observado o padrão de movimentação no qual o tamanho de cada deslocamento numa dada direção e sentido é bem representado por uma distribuição de lei de potência em que a frequência de deslocamentos cada vez maiores diminui como uma função de potência negativa do tamanho dos deslocamentos (i.e., Ramos-Fernandez et al., 2004), simplificalamen-

te, clusters de movimentos curtos em diferentes direções e sentidos que se alternam com raros movimentos longos numa dada direção e sentido (Figura 1b).

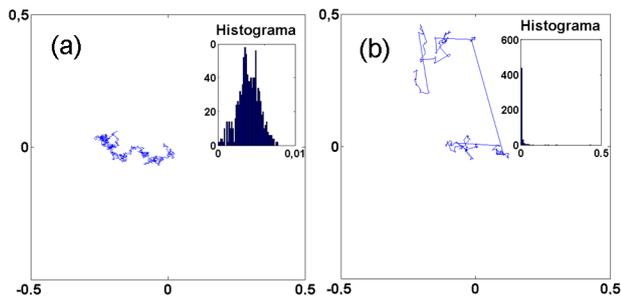


Figura 1. Trajetória de passeios aleatórios. (a) movimento Browniano; (b) Passeio de Lévy com  $\mu = 2$ .

Muitos artigos afirmam que essa distribuição de deslocamentos é aproximada por uma distribuição de Lévy, então, apresentou-se o modelo conhecido por passeio de Lévy ou vôo de Lévy (Lévy walk ou Lévy flight - o passeio de Lévy está relacionado com o passeio aleatório comum, no qual as mudanças de ângulos da direção não apresentam correlação, e o vôo de Lévy com a distribuição dos tamanhos dos deslocamentos (Benhamou, 2007), entretanto, essas duas denominações são comumente tratadas como sinônimos na literatura (Reynolds, 2008)).

O passeio de Lévy possui uma característica importante da distribuição de Lévy: a cauda longa, sendo assim, uma distribuição na qual não é negligenciável a probabilidade de passos de tamanho muito acima da mediana.

Isso mostra a preocupação do passeio de Lévy com a frequência dos deslocamentos longos e não apenas com a distribuição dos passos curtos (Edwards, 2008). A ocorrência dos deslocamentos num passeio de Lévy segue a função de densidade de probabilidade  $f(l)$ , da forma:

$$(1) \quad f(l) \sim l^{-\mu}$$

Na expressão (1), o símbolo  $\sim$  indica que a probabilidade de deslocamentos longos diminui como uma lei de potência, mas a expressão (1) não está precisamente definida. Defini-la implica na igualdade abaixo:

$$(2) \quad f(l) = Cl^{-\mu}$$

$C$  é a constante de normalização, calculada pela integral em (3) e apresentada em (4). Essa constante garante que a função  $f(l)$  é uma função de densidade de probabilidade (fdp). Pelo cálculo da integral (3) é ainda possível averiguar que  $\mu > 1$ .

$$(3) \quad \int_z^{\infty} Cl^{-\mu} dx = 1$$

$$(4) \quad C = (\mu - 1) z^{\mu-1}$$

Para que essa função represente uma distribuição de cauda longa,  $\mu$  deve ser tal que  $1 \leq \mu \leq 3$  e  $z > 0$  correspondendo ao menor deslocamento possível numa dada direção e sentido.

Esse modelo se tornou popular, pois alguns artigos

demonstram que ele é capaz de otimizar, sob determinadas circunstâncias, o número de alvos localizados quando o  $\mu = 2$  (Viswanathan et al., 1999; Reynolds e Bartumeus, 2009) e, além disso, alguns artigos mostram que dados experimentais se ajustam bem ao passeio de Lévy (i.e., Ramos-Fernandez et al., 2004; Atkinson et al., 2002). Ou seja, animais executando o passeio de Lévy estariam maximizando o número de alvos encontrados e, por isso, esse modelo deveria ser recorrente na natureza, considerando a premissa que as melhores estratégias são as mais prováveis de terem sobrevivido durante o processo evolutivo.

Contudo, o passeio de Lévy teve alguns reveses, no que se refere à estratégia utilizada pelos animais. Logo notaram que não eram adequados os métodos utilizados para ajustar o passeio de Lévy aos dados experimentais. Os primeiros métodos se utilizavam da categorização dos dados, que carrega viés em suas estimativas, então, novos métodos foram empregados, por exemplo, o estimador de máxima verossimilhança. Concluiu-se que muitos alguns dados anteriormente analisados não apresentavam forte evidência de serem passeios de Lévy (Edwards, 2008; Sims et al., 2007).

Uma vez que muitos dados experimentais não são passeios de Lévy, Mostraremos neste artigo, outro ponto fraco do passeio de Lévy: outras estratégias podem ter melhor desempenho. Considerando que os deslocamentos longos numa direção parecem ser comuns em diferentes forrageadores, então, comparamos o passeio de Lévy ao simples movimento em linha reta. Mostramos que a linha reta supera o passeio de Lévy num ambiente 2-D com baixa densidade de alvos. Utilizamos um modelo computacional, no qual indivíduos possuem reserva energética limitada e competem por fontes de energia, comparamos o número de encontro de alvos e o número de sobreviventes que se utilizam de uma das três estratégias: movimento browniano (MB), passeio de Lévy (PL) e linha reta (LR).

## Metodologia

Os trabalhos sobre estratégias de busca, de maneira geral, idealizam o ambiente e o comportamento de seus componentes da seguinte maneira: se um alvo estiver no raio  $P$  de percepção do buscador, então, o buscador se move na direção do alvo, caso contrário, ele escolhe uma direção e sentido de maneira aleatória e percorre uma distância  $l_1$ , a uma velocidade constante. Ao final dessa distância, se nenhum alvo for encontrado, nova direção e sentido são escolhidos e buscador percorre uma nova distância  $l_2$ . A distância  $l_n$  é escolhida obedecendo algum modelo de busca, seja ele o passeio de Lévy ou qualquer outro. Os alvos são distribuídos de maneira aleatória no ambiente.

Assumimos esta estrutura, porém a estendemos. Num primeiro experimento, testamos se um buscador é capaz de encontrar alimento, num ambiente 2-D de tamanho ilimitado, antes de sua reserva energética se esgotar. Nestas simulações, o buscador executa uma das três estratégias: MB, PL e LR, e inicia a busca numa posição qualquer do ambiente, onde a comida é espalhada aleatoriamente. Cada estratégia foi testada 1000 vezes, frente a cinco diferentes densidades de comida. Registramos su-

cesso para cada vez que o buscador acha um alvo antes de sua reserva se esgotar.

Num segundo experimento, consideramos 100 buscadores simultaneamente num ambiente 2-D limitado, para contar com o efeito da competição entre indivíduos que assumem a mesma estratégia. Os buscadores executam um dos três diferentes tipos de busca: MB, PL e LR; e enfrentam três ambientes com baixa densidade de fontes de energia (alvos), decidimos pela baixa densidade, pois é mais desafiador para estratégias de busca, considerando o ambiente que simulamos numericamente. Ainda assim, usamos a terminologia: alta densidade de alvos, média densidade de alvos e baixa densidade de alvos, para representar os ambientes. Uma vez consumido, o alvo reaparece de forma aleatória no ambiente, dessa maneira, mantendo constante a sua densidade. Avaliamos o número de sobreviventes ao final das simulações, sendo que cada estratégia foi simulada 100 vezes.

Para os dois experimentos, utilizamos o método de inversão, para gerar o passeio de Lévy. Basicamente, determina-se o inverso da função acumulada da fdp (2) e, assim, temos a transformação (5) que produz números aleatórios com as características da função (2).  $b$  é um número aleatório de uma distribuição uniforme no intervalo (0,1).

$$(5) \quad l \sim b^{\frac{1}{1-\mu}}$$

**Resultados**

Do primeiro experimento, a tabela 1 apresenta o número de sucessos  $r$  para cada estratégia sob diferentes densidades de comida. A tabela 3 mostra o tempo médio  $t$  para o sucesso para cada estratégia. A figura 2 combina os resultados da tabela 1 e 2: contém a razão  $r/t$  como uma função da densidade de alimento. O significado dessa razão é que ela dá a probabilidade de sucesso da busca para a próxima unidade de tempo (ou, equivalentemente, a probabilidade de sucesso para a próxima unidade de energia gasta). A importante e relevante mensagem aqui é o sempre superior desempenho da estratégia LR sobre as outras duas estratégias, dada pela relação linear obtida.

Tabela 1. Número de sucessos para cada estratégia de busca.

Densidade de alvos	LR	PL	MB
Extra alta	0,999	0,754	0,488
Alta	0,91	0,503	0,263
Media	0,715	0,291	0,162
Baixa	0,463	0,169	0,097
Extra baixa	0,268	0,078	0,03

Tabela 2. Tempo médio de sucesso para cada estratégia.

Densidade de alvos	LR	PL	MB
Extra alta	86,89	128,01	109,79
Alta	144,35	155,59	128,75
Media	171,96	168,14	147,37
Baixa	198,42	180,14	149,89
Extra baixa	215,01	190,08	150,17

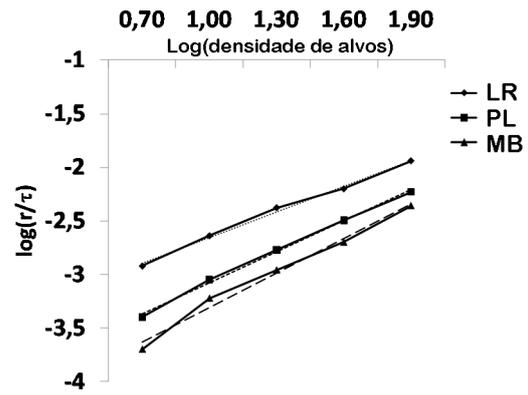


Figura 2. A razão  $r/t$  como função da densidade de alvos para as três estratégias testadas, em escala log-log. O gráfico deixa claro o desempenho superior da estratégia LR. Ainda, as retas traçadas no gráfico correspondem as retas: (LR)  $y = 0,2401x - 3,1354$  ( $R^2 = 0,9947$ ); (PL)  $y = 0,2888x - 3,654$  ( $R^2 = 0,9968$ ); (MB)  $y = 0,3208x - 3,9493$  ( $R^2 = 0,9863$ ). Linear regressions obtained by least-square.

Os resultados do segundo experimento estão nas figuras 3 e 4.

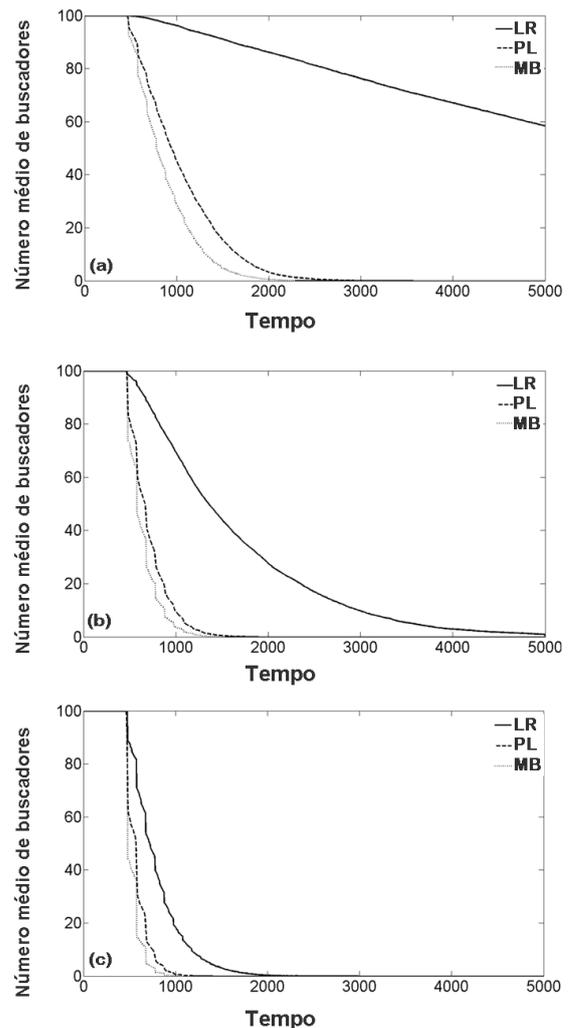


Figura 3. Número médio de buscadores vivos em função do tempo de simulação. (a) Alta densidade de alvos; (b) Média densidade de alvos; e (c) Baixa densidade de alvos.

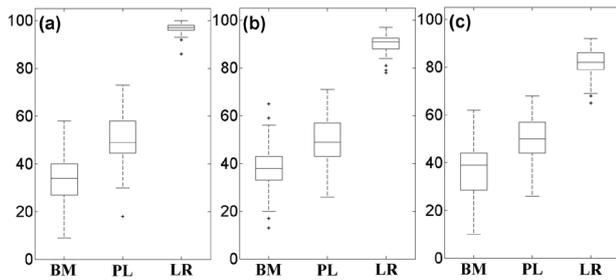


Figura 4. Boxplots do número de buscadores vivos. (a) Alta densidade de alvos; (b) Média densidade de alvos; e (c) Baixa densidade de alvos. Os dados correspondem ao tempo no qual 50% dos consumidores que executam o PL estão vivos.

## Discussão

Os buscadores deste trabalho não apresentam memória, contam apenas com sua percepção e estratégia de busca para encontrar os alvos, estes que são escassos e distribuídos aleatoriamente pelo ambiente. Sob estas condições, mostramos que os buscadores obtêm melhores resultados com a estratégia LR: o número médio de buscadores vivos é sempre maior do que o das duas outras estratégias (Figura 3), o que fica mais claro quando comparamos os boxplots das estratégias de busca (Figura 4), somado aos resultados do primeiro experimento, resumido na figura 2.

Não só no cenário aqui testado a LR tem melhor desempenho, mas também tem melhor desempenho em outros cenários teóricos (Duvall et al. 1997; Bénichou et al. 2006; James et al. 2008; Reynolds e Bartumeus, 2009). Além disso, num estudo de campo, machos de cascavéis que executam mais movimentos em linha reta acasalam com mais fêmeas do que aqueles que executam trajetórias mais tortuosas (Duvall e Schuett 1997).

Sob a premissa enunciada na introdução, de que as melhores estratégias são as mais prováveis de terem sobrevivido durante o processo evolutivo, primeiro, precisamos considerar que as condições ambientais podem variar significativamente e organismos tenham que enfrentar diferentes desafios, ou seja, mais de uma estratégia de busca pode existir. Entretanto, se a premissa for considerada, é de se esperar que uma estratégia LR seja observada na natureza mais do que o próprio passeio de Lévy, por conta do seu desempenho e simplicidade,

Curiosamente, apesar do seu desempenho e algumas evidências empíricas, o modelo LR não é tratado como uma estratégia de busca utilizada pelos animais. Os movimentos em linha reta ora são relacionados a outros modelos de busca, ora a cognição e a consciência espacial, i.e., deslocamento objetivo-direcionado (Wilson 2002; Brooks e Harris 2008), ou seja, mesmo que a linha reta esteja presente em outros fenômenos, ela não é apresentada como uma estratégia de busca no completo sentido do termo.

O resultado do modelo teórico apresentado aqui nos faz questionar: por que assumir o passeio de Lévy e não LR ou qualquer outro?

De qualquer maneira, assumir um modelo de estratégia de busca necessita que esse modelo seja testado num arranjo experimental competente - leve em conta que num problema de busca, adição de informação resulta em no-

vos valores de probabilidade condicional, então, mudanças no ambiente pode emergir como mudanças nos padrões de movimento (Shlesinger, 2006) - o que não significa diferentes estratégias, pois diferentes processos podem gerar o mesmo padrão de acordo com a maneira a qual o animal interage com o ambiente (Benhamou, 2007; Plank e James, 2008).

Assim, o passeio de Lévy, embora seja um bom modelo, ainda não é uma resposta definitiva ao problema de estratégias de busca.

## Agradecimentos

Agradecemos os comentários e revisão de Breno Texeira Santos, José Eduardo Soubhia Natali e Vitor Hugo Rodrigues e o auxílio concedido pela agência FAPESP.

## Referências

- Atkinson, R. P., Rhodes, C. J., Macdonald, D. W., Anderson, R. M. 2002. Scale-free dynamics in the movement patterns of jackals. *Oikos* 98:134-140.
- Benhamou S. 2007. How many animals really do the Lévy Walk? *Ecology* 88:1962-1969.
- Bénichou, O., Coppey, M., Moreau, M. e Voituriez, R. 2006. Intermittent search strategies: When losing time becomes efficient. *Europhysics Letters* 75:349-354.
- Boyer, D., Ramos-Fernández, G., Miramontes, O., Mateos, J. L., Cocho, G., Larralde, H., Ramos, H. e Rojas, F. 2006. Scale-free foraging by primates emerges from their interaction with a complex environment. *Proceedings of The Royal Society B* 273:1743-1750.
- Brooks, C. J. e Harris, S. 2008. Directed movement and orientation across a large natural landscape by zebras, *Equus burchelli antiquorum*. *Animal Behaviour* 76:277-285.
- Brown, M. F., Moore, J. A., Brown, C. H. e Langheld, K. D. 1997. The existence and extent of spatial working memory ability in honeybees. *Animal Learning and Behavior* 25:473-484.
- Duvall, D. e Schuett, G. W. 1997. Straight-line movement and competitive mate searching in prairie rattlesnakes, *Crotalus viridis viridis*. *Animal Behaviour* 54:329-334.
- Duvall, D., Chiszar, D., Mintzer, R. e Roster, N. 1997. Experimental simulation in behavioral ecology: a multimedia approach with the spatial searching simulation rattlesnake©. *Experimental Biology Online* 2:1-11.
- Edwards, A. 2008. Using likelihood to test for Lévy flight search patterns and for general power-law distributions in nature. *Journal of Animal Ecology* 77:1212-1222.
- Howery, L. D., Bailey, D. W., Ruyle, G. B. e Renken, W. J. 2000. Cattle use visual cues to track food locations. *Applied Animal Behaviour Science* 67:1-14.
- James, A., Plank, M. J. e Brown, R. 2008. Optimizing the encounter rate in biological interactions: Ballistic versus lévy versus brownian strategies. *Physical Review E* 78:1-5.
- Plank, M. e James, A. 2008. Optimal foraging: Levy pattern or process? *The Journal of The Royal Society Interface* 5:1077-1086.
- Ramos-Fernandez, G., Mateos, J., Miramontes, O., Cocho, G., Larralde, H. e Ayala-Orozco, B. 2004. Lévy walk patterns in the foraging movements of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55:223-230.
- Reynolds, A. M. 2008. Optimal random lévy-loop searching: New insights into the searching behaviours of central-

- place foragers. *Europhysics Letters* 82:1-6.
- Reynolds, A. M. e Bartumeus F. 2009. Optimising the success of random destructive searches: Lévy walks can outperform ballistic motions. *Journal of Theoretical Biology* 260:98-103.
- Saleh, N. e Chittka, L. 2007. Traplining in bumblebees (*Bombus impatiens*): a foraging strategy's ontogeny and the importance of spatial reference memory in short-range foraging. *Oecologia* 151:719-730.
- Shlesinger, M. F. 2006. Search research. *Nature* 443:281-282.
- Sims D. W., Righton D. e Pitchford J. W. 2007. Minimizing errors in identifying Lévy flight behaviour of organisms. *Journal of Animal Ecology* 76:222-229.
- Turchin, P. 1998. *Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. Sinauer Associates Inc.
- Viswanathan, G. M., Afanasyev, V., Buldyrev, S. V., Murphy, E. J., Prince, P. A. e Stanley, H. E. 1996. Lévy flight search patterns of wandering albatrosses. *Nature*, 381, 413-415.
- Viswanathan, G. M., Buldyrev, S. V., Havlin, S., da Luzk, M. G. E., Raposok, E. P. e Stanley, H. E. 1999. Optimizing the success of random searches. *Nature*, 401, 911-914.
- Warburton, H. e Mason, G. 2003. Is out of sight out of mind? the effects of resource cues on motivation in mink, *Mustela vison*. *Animal Behaviour*, 65,755-762.
- Wilson, R. P. 2002. Movements in Adélie penguins foraging for chicks at Ardley Island, Antarctica; circles within spirals, wheels within wheels. *Polar Bioscience*, 15, 75-87.

# Uma abordagem do crescimento celular via sistemas dinâmicos

A dynamical systems approach to cell growth

**Gustavo Bueno Romero\* e Ricardo Alves Martins**

*Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil*

Contato do autor: [gustavo.romero@usp.br](mailto:gustavo.romero@usp.br)

**Resumo.** Este artigo possui dois objetivos. Primeiramente, fazemos uma breve introdução aos elementos conceituais inerentes à embriogênese. Para tanto, dois dos principais modelos matemáticos relacionados, o modelo mecânico de Murray e o modelo de reação-difusão de Turing, são discutidos e suas diferenças conceituais explicitadas. Uma vez feito, propomos um novo modelo utilizando sistemas dinâmicos para representar o crescimento celular. Este novo modelo proposto é estendido de maneira a considerar o desenvolvimento de um tecido composto por duas classes de células. Finalmente, são discutidas as consequências subjacentes a este tipo de abordagem na Biologia.

**Palavras-chave.** *Sistemas dinâmicos; Reação-difusão; Modelo de Murray; Crescimento celular; Modelagem matemática; Proporção celular.*

**Abstract.** This article has two objectives. Firstly, we conduct a brief introduction to the conceptual elements of embryogenesis. In this context, two of the most important mathematical models in Developmental Biology, the mechanical model of Murray and Alan Turing's reaction-diffusion model, are discussed and their conceptual differences made explicit. Furthermore, we propose a new model based on Dynamical Systems to represent cellular growth. This new model is extended in order to consider the development of a tissue comprised of two cell types. Finally, we discuss the strengths and weaknesses of this approach in Biology.

**Keywords.** *Dynamical systems; Reaction-diffusion system; Cellular growth; Murray model; Cellular proportion.*

Recebido 15fev12

Aceito 23jul12

Publicado 30jul14

## Introdução

Os organismos apresentam uma imensa riqueza de formas e padrões estruturais. O estabelecimento dos padrões e das formas ocorre a partir do desenvolvimento de uma única célula, durante o desenvolvimento do embrião em animais e durante toda vida nos vegetais. Neste período de desenvolvimento do organismo, novas e variadas estruturas morfológicas são formadas por uma seqüência de processos celulares que seguem, aparentemente, um plano determinado.

Ainda não se sabe como este plano de desenvolvimento é estabelecido, nem se conhece exatamente o(s) mecanismo(s) capaz(es) de gerar(em) o padrão espacial necessário para a construção dos diversos órgãos, e como a informação genética é fisicamente traduzida nos padrões e nas formas necessárias ao correto funcionamento do ser vivo, permanece uma questão aberta e instigante na biologia.

Embora o mecanismo por certo seja geneticamente determinado (Lawrence, 2001), os genes por si só não são capazes de criarem os padrões observados. Os genes, evidentemente, são cruciais no controle da formação de

padrões e formas, mas a genética pouco nos diz sobre o mecanismo real envolvido neste processo. Aparentemente, o código genético apenas fornece o plano para a morfogênese ao invés de uma descrição detalhada desta (Wolpert, 1977).

A determinação da forma, como já foi sugerido por D'Arcy Thompson em 1917 no seu livro "On Growth and Form", encontra-se intimamente relacionada ao crescimento celular. Utilizando as palavras de Thompson, "a forma de um organismo é determinada pela sua taxa de crescimento em várias direções. Portanto, a taxa de crescimento deve ser estudada como uma necessidade preliminar ao estudo teórico da forma" (Thompson, 1992).

Uma abordagem fenomenológica da formação de padrões e da diferenciação celular denominada "Informação Posicional" foi proposta por Wolpert na década de 60. Na tentativa de formalizar estas questões, Wolpert introduziu o The French Flag Problem (FFP) (Wolpert, 1969; Wolpert, 1971; Wolpert, 1981).

O FFP pode ser dividido em duas perguntas que abordam a questão dos padrões e da proporção celular: (a) como células contidas em um espaço retangular podem se diferenciar em bandas adjacentes, compostas por um ter-

ço de células azuis, um terço de células brancas e um terço de células vermelhas, formando algo semelhante à bandeira francesa, e (b) como esse padrão pode ser restabelecido, caso uma parte das células seja removida, formando novamente a proporção entre os três tipos celulares de 1:1:1. O problema apresentado por Wolpert desta forma coloca implicitamente a questão da formação de padrões biológicos e do crescimento celular como processos associados. De fato, para a regeneração de uma estrutura dotada de certo padrão como o sugerido por Wolpert é necessário que haja crescimento celular de tipos celulares diferentes (no caso, azuis, brancos e vermelhos) nas posições corretas e que atinjam as proporções originais.

Contudo, embora tanto a formação de padrões (como Wolpert sugere) quanto a determinação da forma estão associados ao problema das proporções celulares, este último pode ser tratado de forma distinta em relação aos dois primeiros. Como nota Slack (Slack, 2000), o problema da regulação das proporções celulares existe mesmo quando o órgão não tem forma ou padrão precisamente definido, ao menos macroscopicamente, como no caso do fígado. Assim, o problema da regulação entre a quantidade de diferentes tipos celulares que se estabelecem para gerar uma estrutura orgânica, tal como tecidos e órgãos, pode ser pensado separadamente da questão de como os padrões e as formas ocorrem. Nesse sentido, o foco do presente artigo é um modelo matemático para a formação de proporções celulares e a manutenção destas proporções num tecido formado por dois tipos de células.

### Modelos Matemáticos

Os modelos matemáticos constituem uma linguagem para a formulação mais precisa de conceitos e permitem levantar questões mais claras a respeito do fenômeno que se investiga, uma vez que a dedução em linguagem comum freqüentemente envolve pressupostos não explícitos, mas que estão envolvidos e não são evidentes.

Alguns modelos matemáticos foram propostos e dão uma indicação do papel da modelagem matemática na tentativa de elucidar os mecanismos básicos envolvidos no desenvolvimento.

A abordagem por meio da "Informação Posicional", proposta por Wolpert e já citada, sugere que as células são pré-programadas para reagir a certas concentrações químicas e se diferenciam de acordo com o gradiente em diferentes tipos de célula, como células da cartilagem, por exemplo. O artigo geral introdutório de Wolpert (Wolpert, 1977) dá uma descrição muito clara e não técnica do desenvolvimento de padrões em animais e o dos conceitos e aplicações do modelo de "Informação Posicional".

O modelo de Wolpert para a embriogênese separa o processo de desenvolvimento em vários passos. O primeiro passo é a criação de um padrão espacial de distribuição das concentrações químicas, a formação de um gradiente químico ou, como é geralmente referido, a formação de um gradiente de morfógeno. Desta forma, a idéia da informação posicional apóia-se sobre uma especificação química, a partir da qual a célula é capaz de ler sua posição, encontrar sua coordenada e então diferenciar-se

de acordo, sofrendo as alterações apropriadas na forma, migrando de acordo com tal gradiente, ativando genes específicos, etc.

É interessante notar que o modelo da "Informação Posicional" não depende dos mecanismos específicos que geram o padrão espacial do gradiente de morfógeno. Isto significa que este modelo não trata dos mecanismos capazes de criar primeiramente o gradiente utilizado pelas células como guia, deixando esta questão aberta.

Um dos modelos mais importantes na biologia do desenvolvimento foi formulado por Alan Turing, envolvido na construção dos primeiros computadores não-mecânicos da história e responsável pela quebra da encriptação da máquina nazista Enigma, durante a Segunda Guerra Mundial. O modelo de reação-difusão, como é conhecido, apresenta um mecanismo teórico possível para o surgimento de padrões em seres vivos. O modelo de Turing é um modelo matemático formulado por meio de equações diferenciais e busca um mecanismo físico-químico capaz de gerar um gradiente que sirva como guia inicial para a morfogênese. As bases dessa teoria foram lançadas por Turing no seu clássico trabalho, "The Chemical Basis of Morphogenesis" (Turing, 1990). Levin e Segel (Levin e Segel, 1985) dão uma descrição breve e clara sobre essa teoria e suas generalizações.

O modelo de reação-difusão de Turing envolve duas substâncias. Uma substância hipotética P promove a produção de mais substância P e também de uma outra substância hipotética S. A substância S, entretanto, inibe a produção da substância P. O sistema de equações diferenciais criados por Turing para descrever esse modelo demonstra que se a substância S difunde mais rapidamente que a substância P, haverá formação de picos de concentrações diferentes para a substância P, ao invés da formação de um meio completamente homogêneo. Isso quer dizer que, sob certas condições, substâncias químicas podem reagir de forma a produzirem um padrão espacial heterogêneo. A difusão até então era considerada um processo estabilizador, daí a grande novidade da idéia proposta por Turing.

O sistema de reação-difusão proposto por Turing não é o único modelo matemático existente na embriologia. De modo geral, as duas visões prevaletentes sobre a geração de padrões que dominaram o pensamento dos embriologistas nos últimos anos são o modelo de reação-difusão de Turing e o modelo mecanoquímico proposto por Oster e Murray, sendo este mais recente do que aquele. Descrições gerais desse último modelo foram feitas por Murray e Maini (Murray e Maini, 1986), por Oster e Murray (Oster e Murray, 1989) e por Murray, Maini e Tranquillo (Murray et al., 1988).

O modelo mecanoquímico leva em consideração, entre outras coisas, o papel que as forças mecânicas exercem durante o processo de morfogênese e sobre a geração de padrões. Uma justificativa para a necessidade de tal abordagem mecânica do desenvolvimento de padrões em termos celulares pode ser inferida a partir de Wolpert, em 1977; "É claro que a célula ovo não contém uma descrição do adulto, mas sim um programa para a sua construção, e tal programa pode ser mais simples do que a descrição.

Forças celulares simples podem dar origem a mudanças complexas na forma de uma estrutura; parece que é mais simples especificar como fazer formas complexas do que descrevê-las”.

Estas duas visões são completamente diferentes. No modelo de reação-difusão, a formação de padrões e a morfogênese acontecem seqüencialmente. Primeiro, o padrão de concentração química é estabelecido, então as células interpretam este padrão químico e diferenciam-se de acordo. Portanto, nessa abordagem, a morfogênese é essencialmente um processo subordinado determinado somente após um padrão químico ter sido formado. As alterações na forma que ocorrem durante a embriogênese não estão incorporadas nesse modelo, sendo este um dos principais problemas desse modelo. Não existe, contudo, qualquer dúvida a respeito do papel crucial desempenhado pelas substâncias químicas durante o desenvolvimento. Já o modelo mecanoquímico de Oster e Murray considera a formação de padrões e a morfogênese como um único processo simultâneo. Neste modelo, o padrão químico e os movimentos celulares das células que formam os tecidos no embrião interagem de forma simultânea para produzir o padrão espacial observado. Desta maneira, um ponto particular a favor desse modelo é que o mecanismo aí proposto tem o potencial de auto-correção.

O desenvolvimento do embrião é geralmente um processo muito estável e pode se ajustar a várias perturbações externas. O modelo de desenvolvimento baseado em padrões químicos pré-formados que servem de guia para a morfogênese não tem a capacidade de auto-correção, o que inviabiliza os ajustes necessários que o embrião deve fazer durante o desenvolvimento.

Apesar das diferenças conceituais entre o modelo de Turing e o modelo de Oster e Murray, ambos são formulados matematicamente utilizando sistemas de equações diferenciais. Desta forma, os dois modelos são sistemas cuja dinâmica dos elementos envolvidos (concentração de células e substâncias, número de células, etc.) é obtida pela resolução das equações diferenciais, que podem ser solucionadas tanto numérica quanto analiticamente, de acordo com a conveniência e complexidade de cada modelo. A forma matemática que é utilizada para a descrição e manipulação destes sistemas é, portanto, a mesma.

## Modelagem e Resultados

O crescimento de células que têm a taxa de divisão alterada por certas substâncias pode ser representado por um sistema de equações diferenciais. Esta forma de representar interações entre elementos que atuam uns sobre os outros pode ser encontrada na Ecologia, por exemplo, onde é utilizada para descrever a dinâmica de populações. Um modelo muito utilizado para descrever a interação entre presa e predador, por exemplo, é o modelo de Lotka-Volterra, que é um sistema dinâmico formado por equações diferenciais no qual a oscilação do número de presas e predadores pode ser observada nas soluções desse sistema.

Por exemplo, o sistema 1.1 de equações diferenciais representa um modelo de crescimento para um único

tipo celular. As células aí representadas produzem uma substância hipotética que estimula a divisão celular, aqui chamada de morfógeno. Algumas perguntas interessantes podem ser formuladas a respeito desse sistema, tais como: a população de células nesse modelo atinge um tamanho determinado, ou seja, há um ponto de equilíbrio ou a população cresce indefinidamente?; e se há um ponto de parada para o crescimento, que característica do modelo interfere na quantidade máxima de células que esta população pode atingir?

O sistema 1.1 é uma formulação matemática e não ambígua do modelo acima descrito. A análise desse sistema pode responder de forma precisa às perguntas aqui levantadas.

Neste sistema, a quantidade de células num dado instante é dada por  $x(t)$ .  $\dot{x}$  é a taxa de variação instantânea de  $x(t)$ , ou seja, é quanto a população celular está variando num dado instante e pode adotar tanto valores positivos, no caso de um aumento no número de células, quanto negativos, no caso de haver diminuição na quantidade de células. A concentração de morfógeno, em unidades arbitrárias, é dada por  $y(t)$  e sua variação instantânea no tempo é dada por  $\dot{y}$ , sendo que esta concentração é alterada quando há interação de moléculas de morfógeno com células, isto é, quando há consumo de morfógeno.

$$(1.1) \quad \begin{aligned} \dot{x} &= ax - bx^2 + cxy \\ \dot{y} &= G(x) - dxy - ey \end{aligned}$$

As taxas que envolvem a interação entre células e morfógenos presentes no meio são  $bxy$  e  $-dxy$ . Os coeficientes que definem o ganho dessa interação para a taxa de variação do número de células e para a taxa de variação da concentração de morfógeno são diferentes e têm sinais contrários. Isso acontece porque a ligação de um morfógeno a um receptor celular inutiliza a molécula e simultaneamente induz a divisão celular. O coeficiente  $b$  determina o ganho da interação entre morfógeno e célula para a taxa de variação da quantidade de células no sistema, enquanto que o coeficiente  $d$  determina o ganho dessa mesma interação para a taxa de variação da concentração de morfógeno no sistema.

Como nesse modelo o morfógeno liberado pelas células não permanece indefinidamente no meio e se degrada após certo tempo, o parâmetro  $e$  determina a perda de morfógeno devido à degradação natural deste no meio.

As células, as quais poderiam definir um tecido, por exemplo, podem sofrer tanto morte quanto crescimento celular natural, que são processos controlados por mecanismos inerentes à própria célula e independentes da presença de morfógeno respectivamente definidos em termos médios pelos parâmetros  $c$  e  $a$ .

A análise da estabilidade do sistema é realizada sem a definição explícita da função  $G(x)$ . Essa função é responsável pela taxa de produção de morfógeno pelas células em um dado instante de tempo e depende exclusivamente da concentração celular no meio. Esta função reflete, em termos médios, os mecanismos aqui não explicitados, de síntese do morfógeno, podendo se aproximar de qualquer função matemática, como uma função exponencial, loga-

rítmica, polinomial, etc. Entretanto, a análise dos critérios de estabilidade realizada com  $G(x)$  não definida explicitamente permite determinar as propriedades que  $G(x)$  deve ter para tornar o sistema de células estável. Isso possibilita, talvez, uma busca por biomoléculas em dados empíricos com propriedades que satisfaçam esses critérios teóricos, a fim de testar a validade do modelo criado. De qualquer maneira, ao menos duas premissas existem em relação à função  $G(x)$ : se não há células presentes (i.e.,  $x = 0$ ), então  $G(x=0) = 0$ , ou seja, na ausência de células não há produção de morfógenos; e  $G(x) \geq 0$ , ou seja,  $G$  é, sempre, uma função positiva.

Os pontos de equilíbrio são obtidos pela resolução do sistema quando não há mais variação na concentração das células e dos morfógenos.

Assim, pela resolução do sistema 1.2, obtemos os seguintes pontos de equilíbrio:

$$\begin{aligned} 0 &= ax - bx^2 + cxy \\ 0 &= G(x) - dxy - ey \end{aligned} \quad (1.3)$$

$$\left( 0, \frac{G(x^*)}{dx^* + e} \right) \quad (1.2a)$$

$$\left( \frac{(ad - ce) + \sqrt{\Delta}}{2cd}, \frac{G(x^*)}{dx^* + e} \right) \quad (1.2b)$$

$$\left( \frac{(ad - ce) - \sqrt{\Delta}}{2cd}, \frac{G(x^*)}{dx^* + e} \right) \quad (1.2c)$$

onde,  $\Delta = (ce - ad)^2 + 4cd(ae + bG(x^*))$ . Como  $G(0) = 0$ , o ponto de equilíbrio (1.2a) fica igual a

$$(0, 0) \quad (1.2d)$$

Além disso, para este modelo não faz sentido uma concentração de células negativas. Então, como  $(ad - ce)$  é menor que  $\sqrt{\Delta}$ , o valor de  $x^*$  do ponto 1.2c é negativo e este ponto de equilíbrio não convém.

Uma vez que os pontos de equilíbrio foram determinados, os critérios de estabilidade são obtidos em função dos sinais dos autovalores,  $\lambda$ , que devem todos ter parte real negativa para que o ponto seja estável.

Os autovalores são as raízes do polinômio característico, obtido da seguinte equação matricial:  $\det(J - \lambda I) = 0$ , onde  $J$  é a matriz de coeficientes das equações linearizadas, denominada Jacobiana, e  $I$  é a matriz identidade.

Assim, substituindo na equação 1.3 os pontos de equilíbrios válidos para nosso modelo, isto é, os pontos 1.2a e 1.2b, é possível obter o polinômio característico e proceder com a análise dos critérios de estabilidade.

$$\begin{vmatrix} (a + by^* - 2cx^*) - \lambda & bx^* \\ -dy^* + \frac{\partial G}{\partial x} & -dx^* - e - \lambda \end{vmatrix} = 0 \quad (1.3)$$

O ponto de equilíbrio 1.2a  $(0,0)$  é sempre instável, pois um dos autovalores vale  $a$ , ou seja, é positivo. Já o outro ponto de equilíbrio, 1.2b, pode ser estável sob certos critérios.

Para que o ponto 1.2b seja estável é necessário que os autovalores do polinômio característico associado a este sejam negativos na sua parte real. Para tanto, as ine-

quações 1.3a e 1.3b devem ser satisfeitas. A condição da inequação 1.3a é sempre satisfeita, pois suas incógnitas sempre têm valores nulos ou positivos. Assim, basta analisarmos a inequação 1.3b para obtermos os critérios de estabilidade dos pontos em questão.

$$\mathbb{B} = (d + c)x^* + e > 0 \quad (1.3a)$$

$$\begin{aligned} \mathbb{C} &= adx^* + ae + bG(x^*) + bdx^*y^* \dots \\ &- bx^* \frac{\partial G(x^*)}{\partial x} > 0 \end{aligned} \quad (1.3b)$$

Um critério suficiente para que  $\mathbb{C}$  seja sempre maior que zero é obtermos uma função  $G(x)$  cuja derivada parcial neste ponto de equilíbrio seja negativa, ou seja,  $\delta G(x^*)/\delta x$  seja negativa. Esta é uma característica que a função  $G(x)$  deve ter para tornar o sistema estável, já que o ponto de equilíbrio em questão é o único que pode apresentar estabilidade.

O critério acima mencionado é apenas suficiente. Isso significa que uma  $\delta G(x^*)/\delta x$  positiva também pode resultar em um sistema estável para um certo conjunto de parâmetros. Tendo em vista isso, uma análise numérica pode ser realizada com a intenção de determinar a possível distribuição destes parâmetros que tornam o sistema estável mesmo quando a derivada em questão for positiva. O resultado desta simulação está no gráfico da Figura 1, que relaciona o valor assumido por  $\mathbb{C}$  para diferentes valores de  $\delta G(x^*)/\delta x$ . Note que, para valores negativos de  $\delta G(x^*)/\delta x$  sempre obtemos valores de  $\mathbb{C}$  positivos.

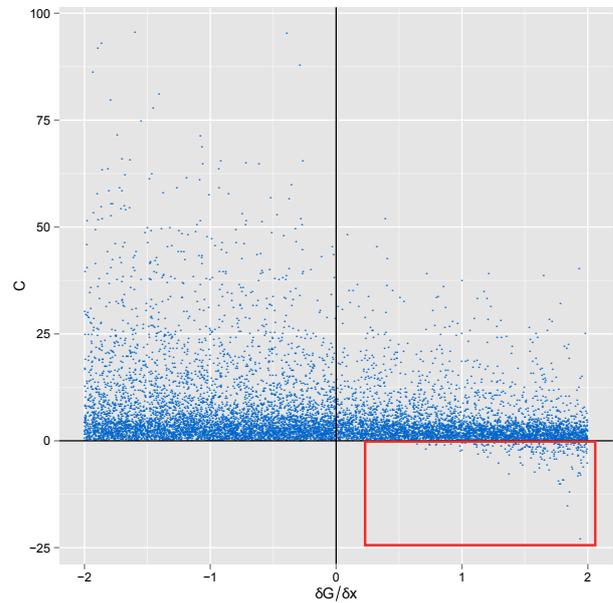


Figura 1. Valores de  $\mathbb{C}$  versus  $\delta G/\delta x$ , obtidos por simulação numérica das equações 1.3a e 1.3b com valores aleatórios dados para os parâmetros do sistema 1.1. Note que a região de  $\delta G/\delta x < 0$  está associada, somente, a valores positivos de  $\mathbb{C}$ , garantindo a estabilidade do ponto de equilíbrio. Por outro lado, a região  $\delta G/\delta x > 0$  pode gerar valores de  $\mathbb{C}$  menores do que zero (retângulo vermelho de realce), representando pontos de equilíbrio instáveis.

É claro que o sistema 1.1 não é muito interessante devido ao fato de nele existir apenas um tipo de célula. O sistema 2.1 representa um modelo mais interessante que envolve dois tipos celulares e desta maneira permite a aná-

lise de questões relacionadas à proporção celular.

Este segundo modelo é constituído pelo sistema de equações diferenciais de primeira ordem 2.1. A taxa de variação das concentrações celulares neste sistema está representada por  $\dot{x}$  e  $\dot{z}$ .  $x(t)$  e  $z(t)$  representam a quantidade de células que existem num determinado instante no sistema, portanto.  $\dot{y}$  e  $\dot{w}$  representam a taxa de variação instânea dos morfógenos, sendo que  $y(t)$  e  $w(t)$  indicam a concentração de morfógenos num certo instante.

O morfógeno  $y$  é produzido pelas células do tipo  $x$  e, desta maneira, tem a sua taxa de variação afetada pela função  $G(x)$  que depende da concentração de células do tipo  $x$ . Já o morfógeno  $w$  é produzido por células do tipo  $z$  e sua taxa de variação é afetada pela função  $H(z)$ .

Estas funções que afetam a concentração dos morfógenos ( $G(x)$  e  $H(z)$ ) e são dependentes da concentração celular, semelhante ao que ocorre com a função  $G(x)$  do sistema 1.1, devem ter certas características para o sistema ser estável, embora não tenham sido definidas explicitamente. Assim, considera-se que tanto  $G(x)$  como  $H(z)$  valuem zero quando não há células no sistema, ou seja,  $G(x^*) = 0$  para  $x^* = 0$  e  $H(z^*) = 0$  para  $z^* = 0$ . Além disso, estas duas funções nunca assumem valores negativos, pois estão associadas exclusivamente à produção de morfógeno.

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ax + bxw - cx^2 \\ \dot{y} &= G(x) - dy \\ \dot{z} &= ez + fzy - kz^2 \end{aligned} \quad (2.1)$$

$$\begin{aligned} \dot{w} &= H(z) - mw \\ 0 &= ax + bxw - cx^2 \\ 0 &= G(x) - dy \\ 0 &= ez + fzy - kz^2 \\ 0 &= H(z) - mw \end{aligned} \quad (2.2)$$

$$J = \begin{bmatrix} a + bw^* - 2cx^* & 0 & 0 & bx^* \\ \frac{\partial G(x^*)}{\partial x} & -d & 0 & 0 \\ 0 & fz^* & e + fy^* - 2kz^* & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\partial H(z^*)}{\partial z} & -m \end{bmatrix} \quad (2.3)$$

Quando não há mais variação tanto no número de células quanto na concentração dos morfógenos o sistema 2.1 está em equilíbrio. Esta situação é representada pelo sistema 2.2. Assim, os pontos de equilíbrio de 2.1 são obtidos pela solução do sistema 2.2. Os pontos de equilíbrio, portanto, são:

$$(0, 0, 0, 0) \quad (2.3a)$$

$$\left(0, 0, \frac{e}{k}, \frac{H(z^*)}{m}\right) \quad (2.3b)$$

$$\left(\frac{a}{c}, \frac{G(x^*)}{d}, 0, 0\right) \quad (2.3c)$$

$$\left(\frac{a + bw^*}{c}, \frac{G(x^*)}{d}, \frac{e + fy^*}{k}, \frac{H(z^*)}{m}\right) \quad (2.3d)$$

O polinômio característico é o seguinte para este sistema:

$$\begin{aligned} &(a + bw^* - 2cx^* - \lambda) (-d - \lambda) \dots \\ &(e + fy^* - 2kz^* - \lambda) (-m - \lambda) \dots \\ &-bf \left[ \left( \frac{\partial G(x^*)}{\partial x} \right) \left( \frac{\partial H(z^*)}{\partial z} \right) \right] x^* y^* = 0 \end{aligned} \quad (2.4)$$

Os autovalores são obtidos diretamente pela substituição dos pontos de equilíbrio em 2.4. Autovalores positivos indicam instabilidade, enquanto que autovalores negativos estabilidade.

O ponto 2.3a é instável pelos autovalores positivos  $\lambda = a$  e  $\lambda = e$ ; o ponto 2.3b é instável pelo autovalor positivo  $\lambda = a + bH(z^*)/m$ ; o ponto 2.3c é instável pelo autovalor positivo  $\lambda = e + fG(x^*)/d$ . Quanto ao ponto 2.3d, embora não se possa obter diretamente os autovalores, a condição para que este ponto seja estável pode ser obtida apropriadamente. A condição que torna estável este ponto é:

$$\frac{\partial G(x^*)}{\partial x} \frac{\partial H(z^*)}{\partial z} < \frac{cdkm}{bf} \quad (2.5)$$

Esta relação, uma vez obedecida, garante a estabilidade do sistema 2.1. Além disso, como neste sistema há participação de dois tipos celulares, é possível, uma vez conhecida a estabilidade do ponto de equilíbrio 2.3d, estabelecer a relação de proporção entre os tipos celulares quando o sistema atinge o equilíbrio. Isto é importante uma vez que o foco é justamente o estudo dos parâmetros que influenciam na formação das proporções celulares, bem como dos parâmetros que estão relacionados com manutenção destas proporções. A relação de escala entre os dois tipos celulares presentes no sistema 2.1 é, então:

$$\frac{x^*}{y^*} = \frac{ka + kb \frac{H(z^*)}{m}}{ce + cf \frac{G(x^*)}{d}} \quad (2.6)$$

Uma grande quantidade de modelos dinâmicos podem ser formulados de maneira semelhante aos sistemas 1.1 e 2.1. Entretanto, a possibilidade de formulação de um modelo desta maneira não garante que a análise do sistema resultante seja direta. Isto quer dizer que o sistema obtido pode ser de difícil análise e resolução, no qual as condições de estabilidade dos pontos de equilíbrio, por exemplo, sejam tão difíceis de obter que mesmo a análise numérica das condições de equilíbrio não revelará qualquer propriedade significativa sobre o modelo. Além disso, a formulação de um modelo conceitual nesta linguagem matemática de forma alguma assegura qualquer grau de veracidade ao modelo conceitual. Desta forma, a formulação matemática funciona como uma linguagem mais exata e clara para o tratamento do modelo conceitual e das implicações deste.

## Discussão e Conclusão

Modelos matemáticos tais como o modelo de reação-difusão de Turing fazem parte dos esforços iniciais para criar uma explicação sobre a emergência das formas biológicas no período anterior ao ano 1953, quando a estrutura do DNA ainda não tinha sido elucidada por Watson e Crick. Estes esforços apostavam não em análises experimentais realizadas em sistemas biológicos, nem em conceitos biológicos, mas sobretudo em modelos físicos e matemáticos baseados em conceitos exclusivamente físicos e químicos.

O fato é que nenhum destes esforços teve um efeito notável no que subsequente emergiu como a estrutura explicativa dominante da biologia (Keller, 2002). Tal estrutura explicativa, como todos sabem, é fornecida pela genética. Nenhum dos modelos aqui apresentados incorpora os genes como uma base para a explicação dos fenômenos relacionados ao desenvolvimento. Assim, de uma perspectiva atual, apenas esse fato coloca estas primeiras tentativas num período histórico diferente e talvez dificulte a aceitação dessa abordagem por parte dos biólogos experimentais (Keller, 2002).

Entretanto, apesar dos avanços significativos no estudo do transcriptoma e do surgimento de novas ferramentas moleculares, a biologia molecular ainda não é capaz de fornecer um modelo explicativo de como a informação contida nos genes é traduzida nos padrões e nas formas estruturais necessárias ao funcionamento dos seres vivos.

Certamente, existe ao longo da história uma dificuldade e uma resistência na aceitação de qualquer explicação mais geral em termos tanto molecular quanto físico-químicos para o desenvolvimento. Cada uma dessas duas abordagens tem atraído a atenção da comunidade científica, mas nenhuma delas foi capaz de criar um modelo de ampla aceitação na biologia do desenvolvimento.

O cálculo e as equações diferenciais são as principais ferramentas para a aplicação da matemática à Biologia, da mesma forma como ocorre na Física, e não devem ser entendidas de maneira alguma como algo melhor para a abordagem dos problemas naturais. Os modelos matemáticos constituem uma linguagem artificial para a formulação mais precisa de conceitos e permite levantar questões mais claras a respeito do modelo que se investiga, uma vez que a dedução em linguagem comum frequentemente envolve pressupostos não explícitos, mas que estão envolvidos e não são evidentes.

A vantagem de utilizarmos símbolos artificiais ao invés de palavras reside na brevidade e clareza das formulações simbólicas. Uma sentença que é extensa se escrita em linguagem comum (e, portanto, a clareza é afetada) pode ser representada simbolicamente e tornar-se muito mais sintética. Brevidade e clareza facilitam a manipulação, comparação e inferência num grau extraordinário. Essas duas vantagens aparecem nas formulações matemática, como nos sistemas aqui apresentadas. Se os matemáticos tivessem ficado confinados a palavras e não utilizado os números e outros símbolos especiais, o desenvolvimento da matemática até o nível atual não teria sido apenas mais

difícil, mas humanamente impossível. Para apreciar essa questão, é preciso apenas uma tentativa de traduzir para linguagem comum uma fórmula tão elementar quanto  $(x+y)^3 = \dots$  (dois números arbitrários somados e elevados ao cubo...).

O método simbólico deu aos matemáticos uma vantagem na investigação sobre as propriedades dos números, conjuntos, funções numéricas, etc. O papel dos modelos matemáticos na Biologia talvez seja exatamente este, isto é, juntamente com a experimentação, ajudar a testar os limites de um modelo.

## Referências

- Keller EF. 2002. Making sense of life : explaining biological development with models, metaphors, and machines. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Lawrence PA. 2001. Morphogens: how big is the big picture? *Nat Cell Biol* 3, E151-4.
- Levin SA, Segel LA. 1985. Pattern Generation in Space and Aspect. *SIAM Review* 27, 45-67.
- Murray JD, Maini PK. 1986. A new approach to the generation of pattern and form in embryology. *Sci Prog* 70, 539-53.
- Murray JD, Maini PK, Tranquillo RT. 1988. Mechanochemical models for generating biological pattern and form in development. *Physics Reports* 171, 59-84.
- Oster GF, Murray, JD. 1989. Pattern formation models and developmental constraints. *J Exp Zool* 251, 186-202.
- Slack J. 2000. In: Problems of Development: The Microcosm and the Macrocosm. On Growth and Form: Spatio-temporal Pattern Formation in Biology. *Mathematical & Computational Biology*.
- Thompson DW. 1992. On growth and form. New York: Dover.
- Turing AM. 1990. The chemical basis of morphogenesis. 1953. *Bull Math Biol* 52, 153-97; discussion 119-52.
- Wolpert L. 1969. Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation. *J Theor Biol* 25, 1-47.
- Wolpert L. 1971. Positional information and pattern formation. *Curr Top Dev Biol* 6, 183-224.
- Wolpert L. 1977. The development of pattern and form in animals. Burlington, N.C.: Carolina Biological Supply Co.
- Wolpert L. 1981. Positional information and pattern formation. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 295, 441-50.

# Alometria e arquitetura de árvores

## Allometry and trees architecture

Ivan Santos Salles e Marcos Silveira Buckeridge

Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil

Contato do autor: ivanss7@gmail.com e msbuck@usp.br

**Resumo.** O sucesso de uma planta depende de sua capacidade de maximizar o ganho energético e a eficiência reprodutiva sem comprometer sua estabilidade estrutural. Este jogo entre resistência estrutural, balanço energético e capacidade reprodutiva tem sido um grande desafio para as plantas desde a saída destas do meio aquático, e agrava-se com o aumento do porte dos indivíduos. Neste trabalho pretendemos apresentar uma visão geral sobre relações alométricas e, baseadas em medidas diretas dos ramos, propor algumas novas idéias de como tais relações influenciam a arquitetura da copa e como ao mesmo tempo são influenciadas pelo ambiente.

**Palavras-chave.** *Alometria; Arquitetura de copa; Acúmulo de biomassa.*

**Abstract.** The success of a plant is dependent of its capability in maximizing the energy gain and in increasing the reproductive efficiency without compromising the structural stability. This dynamic involving structure, energy efficiency and reproductive efficiency became an important issue especially after the event of plants conquering the terrestrial environment, and have been increasing in importance with the growth of the overall size of individuals. In this work we are going to present an overview of allometry and present some new ideas showing the influence of allometry over the canopy architecture and how it can be affected by the environment.

**Keywords.** *Allometry; Canopy architecture; Biomass accumulation.*

Recebido 15fev12  
Aceito 23jul12  
Publicado 30jul14

Financiamento:  
Eletronorte

## Introdução

### Alometria

O termo alometria foi cunhado em 1936 por Huxley e Teissier. Naquela época foi proposto que tal termo seria aplicado para definir as relações encontradas em situações nas quais alterações em proporções relativas de um corpo se refletiam em alterações nas dimensões totais do organismo (Gayon 2000).

Posteriormente o conceito de alometria foi dividido em quatro subgrupos (Gould 1966), sendo eles:

- Alometria ontogenética; refere-se a mudanças de proporção que ocorrem durante o desenvolvimento do organismo.
- Alometria filogenética; refere-se à análise das razões de crescimento entre linhagens distintas.
- Alometria intraespecífica; refere-se a comparações de características entre indivíduos (em um mesmo estágio ontogenético) de uma dada espécie ou população.
- Alometria interespecífica; refere-se ao mesmo conjunto de fenótipos analisados em comparações entre espécies, normalmente próximas filogeneticamente.

Após este trabalho uma tendência crescente de generalização do termo é vista na literatura. Em oposição ao

trabalho de 1966 de Gould, os trabalhos seguintes passaram a propor definições que abrangessem todas as subdivisões anteriormente propostas.

Mosimann e James em 1979 redefiniram alometria como sendo a associação entre o tamanho e a forma dos organismos de uma dada população. Em 1985, Bookstein et al. definiram alometria como o estudo das consequências do tamanho sobre a forma.

Já em 1988 Levinton simplifica ainda mais o conceito, definindo alometria como sendo a inter relação entre alterações das dimensões totais do organismo. Isto torna a definição amplamente aplicável e passível de ser usada em diversos âmbitos, de estudos interespecíficos à análise de um único indivíduo.

### Relações alométricas em plantas

As plantas são submetidas a um aumento de diversas forças mecânicas (p.e. as geradas pelo vento e gravidade), com o aumento da parte aérea ao longo do desenvolvimento. Este contexto ontogenético impõe à planta uma crescente necessidade de investimentos em biomassa destinada à sustentação (Waller, 1986). Por sua vez, o investimento em biomassa também deve compreender um aumento em área fotossinteticamente ativa, pois a planta necessita manter um balanço energético positivo entre fonte e dreno (O'Brien et al., 1995).

O aumento em área fotossintética gera, novamente,

um aumento estrutural e, conseqüentemente, uma intensificação das forças mecânicas às quais estes ramos estão submetidos (Niklas, 1994).

Da mesma forma, a eficiência reprodutiva também está associada ao aumento das forças de tração às quais os ramos são submetidos. Isso porque, a arquitetura da copa influencia diretamente a eficiência reprodutiva, uma vez que, um maior tamanho, assim como uma maior área, facilita a dispersão e captação de pólen e a dispersão das sementes (Niklas, 1994).

Esta relação, portanto, pode ser descrita por uma equação simples, na qual podemos definir a capacidade adaptativa ( $\omega$ ) das plantas de acordo com a eficiência de captação energética ( $E$ ), a eficiência reprodutiva ( $R$ ) e a tração mecânica gerada pelos processos anteriormente citados ( $M$ ), onde a capacidade adaptativa é a média geométrica entre a eficiência de captação energética e a eficiência reprodutiva, dividida pela tração mecânica gerada,  $\omega = [(E)(R)]^{1/2} M^{-1}$  (Niklas, 1994).

Esta equação apresenta, de forma simplificada, os três grandes grupos de características selecionáveis ao longo da evolução, e nos mostra a dinâmica de interdependência estrutural e fisiológica das plantas.

O equilíbrio delicado entre o aumento do ganho energético, eficiência reprodutiva e o conseqüente aumento das forças mecânicas se agravou ao longo da história evolutiva das plantas desde a saída destas para o ambiente terrestre.

De fato, ao analisarmos os registros fósseis encontramos evidências de uma série de caracteres estruturais sendo gradualmente selecionados. Estudos alométricos feitos em fósseis de esporófitas, do período Siluriano, revelaram que as primeiras ocorrências destes organismos apresentavam estrutura de ramificações aproximadamente simétricas e bifurcações simples. A capacidade de desenvolvimento assimétrico foi adquirida posteriormente e só é evidente em registros fósseis mais recentes.

A assimetria pode ter sido um passo importante na evolução deste grupo, tornando os organismos mais plásticos em suas respostas às variações do meio, isso porque a possibilidade de um crescimento assimétrico permite investir isoladamente em determinadas características (como altura e ramificações laterais), aumentando assim a variabilidade morfológica entre organismos. Conseqüentemente gerando uma nova gama de arquiteturas de copa, possibilitando a adaptação das plantas a novos ambientes.

No contexto científico atual, a maioria dos trabalhos alométricos desenvolvidos em plantas visam à determinação da massa total de árvores (Kohiama e Hotta 1990, Alvarez-Buylla e Martinez-Ramos 1992, Claussem e Maicoock 1995, O'Brien et al., 1995, Coomes e Grub 1998, Sterck e Bongers 1998, Yamada et al., 2000, Sposito e Santos 2001), já que tais trabalhos apresentam um óbvio fim comercial.

Com isso, muitas relações alométricas foram definidas objetivando estimar a massa total da árvore (principalmente utilizando diâmetro e altura). (Alvarez-Buylla e Martinez-Ramos 1992, Sposito e Santos 2001, O'Brien et al., 1995, Sterck e Bongers 1998). Mas a real influência da

arquitetura da copa em sua dinâmica energética é sonhada nestes trabalhos.

O presente trabalho busca compreender a organização estrutural da formação da copa e como esta seria influenciada pelo ambiente e pela constante necessidade de captação luminosa.

## Modelagem e Resultados

### Estruturação da copa

Ao considerarmos todos os perímetros ao longo de uma copa é fácil inferir que estes diminuem quanto mais distantes da base. No entanto, o que não é tão óbvio é que ao compararmos os perímetros dos ramos após uma bifurcação com o perímetro do ramo anterior à mesma ramificação encontramos um padrão linear ao longo da copa. Ou seja, existe uma razão constante entre os perímetros dos ramos de uma mesma bifurcação, padrão que se mantém ao longo de toda a copa (os dados que geraram as equações neste artigo serão colocados em uma publicação que se encontra em preparação).

Assim, considerando  $P_0$  o perímetro inicial (neste caso, consideramos o tronco, mas o mesmo se aplica a um ramo isolado) os perímetros subseqüentes seriam uma componente de  $P_0$  em uma razão constante, a qual chamaremos de  $a$ , como representado na figura 1.

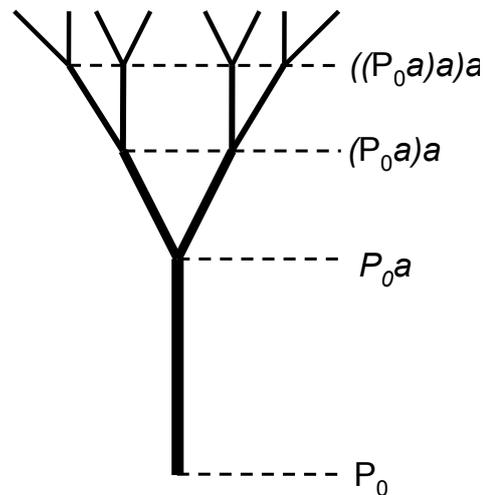


Figura 1. Ilustração representando o perímetro relativo a cada estrato de ramificação da árvore.

Neste caso temos uma copa simétrica. Em uma copa assimétrica, as proporções relativas dos perímetros após uma ramificação (ramos  $P_1$  e  $P_2$ ) podem ser representadas por uma proporção entre os mesmos, a qual chamaremos de  $\alpha$ .

$$aP_i = (P_1 + P_2)_{1+i} = (P_1 + \alpha P_1)_{1+i}$$

$$aP_i = [P_1(1 + \alpha)]_{1+i}$$

Assim, para valores de  $\alpha$  diferentes de 1 teremos uma copa assimétrica, como representado pela figura 2.

Poderíamos considerar que os comprimentos dos ramos se comportam de forma similar aos perímetros, a

única ressalva é que os comprimentos não seguem um padrão linear, a relação entre os comprimentos segue uma escala logarítmica.

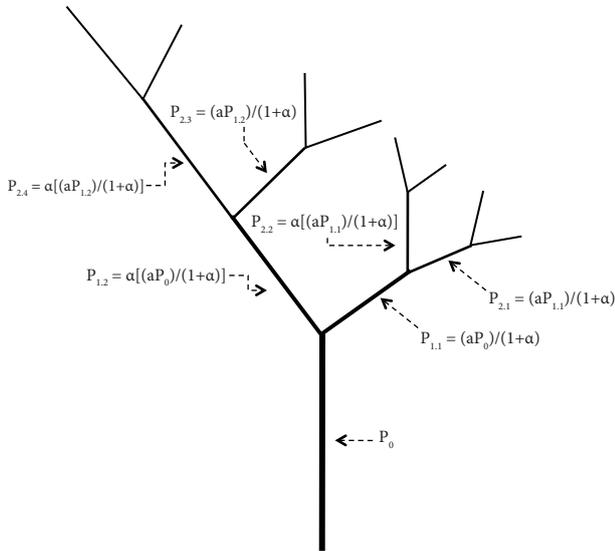


Figura 2. Representação gráfica da distribuição dos perímetros em uma copa assimétrica.

Assim, considerando que os comprimentos dos ramos são funções dos ramos anteriores podemos desenhar um gráfico cruzando os valores de comprimento de um ramo pela soma dos comprimentos dos ramos diretamente subsequentes à ramificação. Tomando este gráfico e sendo  $x$  o comprimento inicial,  $h$  o ponto de intersecção da curva com o eixo  $y$  e  $z$  a inclinação da curva, temos:

$$\log(x_1 + x_2)_{i+1} = \log h + \log x_i^z$$

$$(x_1 + x_2)_{i+1} = hx_i^z$$

No caso de uma assimetria em comprimentos teremos:

$$x_1 + \beta x_1 = x_1(1 + \beta) = \frac{h}{1 + \beta} x_0^z$$

Onde, para uma copa assimétrica em termos de comprimentos,  $\beta$  deve ser diferente de 1 (assim como  $\alpha$  no caso dos perímetros).

Com isso, podemos fazer previsões sobre o volume total o qual a copa desenvolverá se multiplicarmos as bases dos ramos (derivadas das previsões de perímetros) pelos comprimentos. Portanto, podemos descrever o volume após uma ramificação como:

$$(V_{i,1} + V_{i,2}) = a^2 P_{i-1}^2 h x_{i-1}^z \left[ \frac{1 + \alpha^2 \beta}{(1 + \alpha)^2 (1 + \beta)} \right]$$

Adotando,

$$\left[ \frac{1 + \alpha^2 \beta}{(1 + \alpha)^2 (1 + \beta)} \right] = F$$

Temos:

$$(V_{i,1} + V_{i,2}) = a^2 P_{i-1}^2 h x_{i-1}^z (4\pi)^{-1} F$$

Com base nesta equação, podemos definir que uma copa simétrica apresentará  $F = 0,25$ . Valores diferentes de  $F$  gerarão copas assimétricas. Sendo que, quanto maior o valor de  $F$  mais assimétrica a copa.

Outra consequência de valores diferentes de  $F = 0,25$  é visto na mudança do volume dos ramos. Um incremento nesse valor também aumenta o volume total da copa, assim como, valores inferiores a este representam uma diminuição de volume (Figura 3).

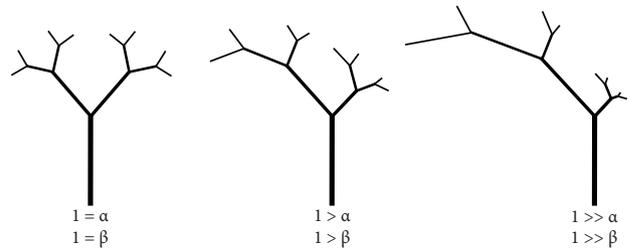


Figura 3: Representação gráfica de copas com alterações no valor de  $\alpha$  e  $\beta$  quanto mais diferente de 1 maior a assimetria.

**Discussão e Conclusão**

Através deste modelo podemos ver que a conformação da copa é influenciada por  $F$  (ou por sua decomposição em “ $\alpha$ ”s e “ $\beta$ ”s), por  $a$ ,  $h$  e  $z$ . Sendo todos os ramos de uma copa interdependentes.

O que podemos imaginar é que cada uma dessas variáveis é influenciada por um conjunto de fatores ambientais, quase todos relacionados a trações mecânicas.

Por exemplo, “ $a$ ” provavelmente é dependente da resistência da madeira, já que um aumento no perímetro gera um aumento quadrático no volume do ramo.

“ $z$ ” por sua vez, estaria diretamente relacionada à “ $a$ ” (e, portanto, à resistência do ramo), já que o crescimento do ramo é limitado pela resistência do mesmo, a qual é influenciada por seu perímetro.

Provavelmente “ $F$ ” é a componente a qual sofre a influência menos intuitiva. No modelo proposto, “ $F$ ” poderia ser influenciado diretamente pela direção da luz. Uma vez que um feixe de luz atinge a copa esta tende a se posicionar de forma a maximizar a absorção da mesma.

O crescimento desigual dos ramos seria um mecanismo eficiente na formação da arquitetura da copa (Figura 4).

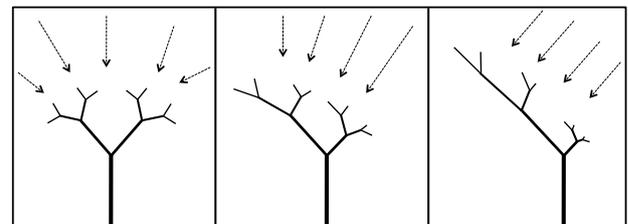


Figura 4: Representação gráfica de copas com alterações na arquitetura da copa devido à direção de incidência luminosa.

Outro ponto importante a ser ressaltado é a respostas modular dos vegetais, ou seja, cada ramo isoladamente pode responder a um tipo de estímulo. Assim, podemos encontrar disposições diversas de ramos ao longo da copa,

cada um com uma composição entre  $\alpha$  e  $\beta$  diferente, dependendo da condição luminosa a qual este ramo está submetido.

Estes padrões, no entanto, não são uma simples resposta ao meio, existem padrões básicos definidos geneticamente, e as variações destes padrões seriam definidas pela plasticidade do organismo. Analisando esses dados podemos notar que “a” e o valor final de “F” apresentariam uma menor plasticidade com relação às demais variáveis, já que modificações nestes padrões geram grandes impactos sobre o volume e, conseqüentemente, resistência do ramo.

Muitas questões referentes às conformações das copas ainda estão em aberto. Pouco se sabe, por exemplo, da influencia da angulação dos ramos sobre a resistência total da planta, apesar de sabermos ser um processo importante na modificação da copa e na maximização da captação energética.

Outra questão a ser estudada seria o papel do nicho sobre a arquitetura. Existem, é claro, padrões óbvios, como altura das copas em diferentes estratos florestais. No entanto, há uma carência de informação sobre plasticidade estrutural e maximização energética que mereceriam mais atenção.

## Referências

- Alvarez-Buylla, E. R. & Martinez-Ramos, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, neotropical pioneer tree – an avaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical forests. *Journal of Ecology* 80: 275-290
- Bookstein, F.L., Chernoff, B., Elder R., Humphriers, J., Smith, G., & Strauss, R. 1985. *Morphometrics in Evolutionary Biology*. Philadelphia, The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Special Publication no. 15, 277p
- Claussem, J. W. & Maicock, C. R. 1995. Sten allometry in a north Queensland tropical rain forest. *Biotropica* 27(4): 421-426
- Coomes, D. A. & Grub, P. J. 1998. A comparison of 12 trees of Amazonian caatinga using growth rates in gaps and understorey, and allometric relationships. *Functional Ecology* 12: 426-435.
- Gayon, J. 2000. History of the Concept of Allometry. *American Zoologist*, 40:748-758
- Gould, S. J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* 41, 587-640.
- Kohiama & Hotta 1990. Significance of allometry in tropical samplings. *Functional Ecology* 4: 515-521
- Levinton JS. 1988. *Genetics, paleontology, and macroevolution*. New York: Cambridge University Press.
- Lorenzi, H. 2002. *Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil.*, vol. 1, 4. ed. , Instituto Plantarum, Nova Odessa, SP.
- Mosimann, J. E. & James, F. C. 1979. New statistical methods for allometry with application to Florida redwinged blackbirds. *Evolution* 33, 444-459.
- Niklas, K.J., 1994 *Plant allometry: the scaling of form and process*. The University of Chicago Press.
- O'Brien, S.T., Hubbell, S.P., Spiro, P., Condit, P., Foster, R.B. 1995 Diameter, height, crown, and age relationship in eight neotropical tree species. *Ecology* 76(6): 1926-1939.
- Salles I. S., Chaui-Berlinck J. G. & Buckeridge M. S. (Artigo submetido) Energetic allometry in trees. *Trees - Structure and Function*
- Sposito, T.C. & Santos F. A. M. 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany* 88(5): 939-949
- Sterck, F. J. & Bongers, J. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 85(2): 266-272
- Waller, D.M. 1986. The dynamics of growth and form. In *Plant Ecology* Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 291-320
- Yamada, T. Yamakura, T. & Lee, H. S. 2000 Architectural and allometric differences among *Schaphium* species are related to microhabitat preference. *Functional Ecology* 14: 731-737.1

# Modelagem de minimização de processamento na comunicação

Minimization of information processing in communication: a model

**José Eduardo Soubhia Natali**

*Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil*

Contato do autor: jesnatali@gmail.com

**Resumo.** Dado que existe uma capacidade limitada para processar sinais vindos do ambiente, é interessante supor que exista uma tendência à minimização do processamento associado à comunicação, de modo a liberar recursos para outros eventos. Para testar essa hipótese, consideramos os organismos como osciladores, sendo a comunicação definida como o acoplamento entre estes. A geração de entropia ( $\sigma$ ) foi o critério de minimização, e o cálculo foi realizado comparando-se situações de osciladores de parâmetros idênticos com aquelas de parâmetros diferentes. Os resultados obtidos indicam que osciladores idênticos minimizam  $\sigma$ . Dessa maneira, podemos concluir que a melhor estratégia, em termos evolutivos, para minimizar  $\sigma$  numa troca continuada de sinais é manter uma alta semelhança intraespecífica entre os animais que se comunicam num dado ambiente.

**Palavras-chave.** *Processamento; Osciladores; Sistemas dinâmicos.*

**Abstract.** Since there is a limited capacity to process inputs, it is interesting to assume a trend to minimize the information processing associated with communication in order to redirect resources to other events. To test this hypothesis, we considered the organisms as oscillators, where communication was defined as their coupling. Entropy generation ( $\sigma$ ) was the minimization criterion and computations were performed comparing oscillators with identical and non-identical parameters. The results obtained indicate that identical oscillators minimize  $\sigma$ . We are lead to the conclusion that the best strategy, in evolutionary terms, to minimize the entropy generation in a long-lasting exchange of signals is to keep a high intraspecific similarity among the animals that communicate in a given environment.

**Keywords.** *Information processing; Oscillators; Dynamical systems.*

Recebido 15fev12  
Aceito 23jul12  
Publicado 30jul14

## Introdução

A comunicação entre indivíduos da mesma espécie é observada em todos os táxons conhecidos. Ela ocorre em uma grande gama de contextos, desde a comunicação bioquímica até complexas redes em insetos eusociais ou mamíferos. Ubíqua, está desde a simples sinalização de presença até os processos culturais humanos.

Focando-nos na comunicação sonora, é notório que a sinalização é fortemente conectada com os sinais recebidos de outros indivíduos da mesma espécie, como pode ser observado em anuros (Brozka e Obert, 1980; Wells, 1988; Gehardt e Schwartz, 2001).

O uso de osciladores para o estudo da comunicação (não necessariamente sonora) é bem difundido na biologia. Alguns benefícios dessa abordagem podem ser encontrados em estudos envolvendo a comunicação celular (Ishimatsu et al., 2007), a comunicação entre salpas (Anderson e Bone, 1980), comunicação luminosa entre vaga-lumes (e.g. Buck, 1988; Ávilla et al., 2011) e até entre mamíferos (Fitch et al., 2002, para exemplos). É inte-

ressante ressaltar ainda, que a regulação dessas formas de sinalização esteja provavelmente associada a um oscilador neural (Greenfield, 1994).

Entre os casos nos quais existe uma modelagem matemática formalmente explicitada, é possível observar uma grande ênfase no estudo do processo de sincronização. Para entendermos melhor esse processo, é importante observar que o sincronismo pode ser classificado de diferentes formas. Se considerarmos que a atividade de um sistema é dada, genericamente, por uma função  $x$  de um tempo  $t$  (entendido como  $x(t)$ ) e a de um segundo sistema por uma função  $y$  do mesmo tempo  $t$  (i.e.  $y(t)$ ) temos, segundo Monteiro (2010), que o sincronismo completo, ou idêntico, é caracterizado pela manutenção de  $x(t) = y(t)$ . O sincronismo generalizado ocorre quando temos a conservação de  $x(t) = f(y(t))$ . O sincronismo atrasado ou antecipado ocorre quando temos  $x(t) = y(t \pm \tau)$ . Por último, ainda segundo Monteiro, temos a definição clássica, onde dois sistemas estão sincronizados quando apresentam a mesma frequência.

Em termos mais concretos, o estudo do sincronis-

mo começou com as observações de C. Huygens (1929-1695) dos relógios de pêndulo em 1665 (Bennet et al., 2002; Monteiro, 2010). Nesse estudo, que visava melhorar a precisão desses relógios usados em navegação marítima, Huygens começou a perceber que relógios colocados próximos um do outro se influenciavam a ponto de sincronizarem. Suas experiências foram o ponto de partida para o estudo de osciladores acoplados, sistemas comumente encontrados na natureza como: células cardíacas de nó sino-atrial geradoras de impulsos elétricos; células pancreáticas que secretam insulina ou redes de neurônios relacionados a processos cognitivos (Monteiro, 2010).

O estudo de osciladores passou a ter uma abordagem analítica com Winfree (1967) que, ao propor algumas simplificações importantes, como a amplitude constante e o acoplamento fraco, foi capaz de descrever o comportamento dos osciladores com foco em uma única variável de estado, a fase. Dessa maneira a equação diferencial de um oscilador, em um grupo de  $N$  osciladores, pode ser descrita como:

$$\frac{d\phi_i}{dt} = \omega_i + \frac{q}{N} \sum_{j=1}^N I(\theta_j)R(\theta_i) \quad i = 1, \dots, N$$

onde  $\omega$  é a frequência natural,  $q/N$  é a intensidade de acoplamento,  $I$  representa a influência dos outros osciladores e  $R$  media o efeito dessa influência. Analisando esse modelo, Winfree descobriu que as populações de osciladores eram capazes de transitar entre uma situação assíncrona para uma sincronia (definição clássica) global se o acoplamento for alto em relação às diferenças entre as frequências iniciais.

Uma variação do modelo de Winfree historicamente importante é o modelo de Kuramoto (para revisão e aplicações biológicas conferir Acebrón et al., 2005). Incluindo a diferença de fases nas equações diferenciais, Kuramoto propôs a seguinte variação:

$$\frac{d\phi_i}{dt} = \omega_i + \frac{q}{N} \sum_{j=1}^N \sin(\theta_j - \theta_i) \quad i = 1, \dots, N$$

De maneira semelhante, temos que a sincronização de uma população depende da relação entre as frequências naturais, dado o acoplamento (Strogatz, 2000; Monteiro, 2010). Existem, ainda, variantes mais recentes dos modelos descritos acima associados com a atividade neural. Monteiro et al. (2003) obtiveram sincronismo total e parcial para um grupo de três osciladores descritos pelas seguintes equações diferenciais:

$$\begin{cases} \frac{d\phi_1}{dt} = \omega_1 + k\sin(\theta_2 - \theta_1) - k\sin(\theta_3 - \theta_1) \\ \frac{d\phi_2}{dt} = \omega_2 + k\sin(\theta_1 - \theta_2) - k\sin(\theta_3 - \theta_2) \\ \frac{d\phi_3}{dt} = \omega_3 + k\sin(\theta_1 - \theta_3) - k\sin(\theta_2 - \theta_3) \end{cases}$$

Segundo os autores, enquanto o sincronismo é interessante para integrar informações provenientes de entradas sensoriais distintas, sinais referentes a diferentes objetos físicos (alvos dos órgãos dos sentidos) devem ser dessincronizados para evitar ambigüidades. O modelo proposto é capaz de obter a sincronização de dois osciladores enquanto o terceiro oscila de maneira não sincronizada. Esse resultado aponta para uma relação similar à encontrada entre diferentes regiões do córtex (sincronizadas) e o tálamo (não sincronizado). Esse trabalho é um exemplo da contribuição do estudo de osciladores no estudo da atividade neural.

É importante ressaltar que, apesar de esses modelos terem uma grande importância para o estudo de osciladores, eles são limitados em alguns aspectos que motivam a formulação de um novo modelo. Primeiramente, os modelos descritos focam no estudo do processo de sincronização, o que compreende apenas uma pequena fração dos comportamentos observados na comunicação (e.g. sincronização em vaga-lumes e anuros). Além disso, devido a sua formulação (e.g. acoplamento de fase) e seu objetivo principal, esses modelos são melhores estudados dentro de suas condições de sincronização, associadas com um alto acoplamento comparado com a distribuição inicial de frequências, condições essas que tentaremos ampliar.

Uma vez tendo em mão um arcabouço de opções de modelagem, é interessante partir para alguns aspectos fisiológicos pertinentes ao nosso estudo. Dessa maneira, é possível destacar que um ponto importante associado com a comunicação é a quantidade de energia gasta nesse processo. É conhecido que, por exemplo, a vocalização de anuros é uma das atividades com maior gasto energético entre vertebrados ectotérmicos (Prestwich et al., 1989; Wells e Taigen, 1989). Assim como em qualquer processo que respeita as leis da termodinâmica, parte dessa energia é perdida através de processos dissipativos. Se nos focarmos nos neurônios, fundamentais para a emissão de sinais (e.g. ativação muscular na sinalização de anuros), podemos considerar que essa energia perdida está indiretamente (já que existe uma preparação prévia) associada com os potenciais de ação (e.g. efeito joule devido à resistência dos neurônios).

Essa energia dissipada caracteriza um decréscimo na energia útil do sistema e está associada com a geração de entropia ( $\sigma$ ) (Bejan, 2002), a qual pode ser calculada como o produto da diferença do fluxo pela diferença de potencial instalada, corrigida pela temperatura (Glansdorff e Prigogine, 1971). Esse estudo considerou a energia gasta (incluindo essa necessária energia perdida) pelo sistema nervoso como processamento.

Dessa maneira, o objetivo desse trabalho foi observar em quais situações a geração de entropia descrita acima (i.e. processamento, segundo nossa interpretação) é minimizada em osciladores para, dessa maneira, tentar inferir tendências evolutivas na comunicação de sistemas biológicos não acessíveis por métodos experimentais.

**Modelo**

Os módulos envolvidos na comunicação foram definidos como sistemas receptor/emissor hipotéticos. Para tanto, esses sistemas foram modelados como osciladores definidos abaixo. É importante ressaltar que, conforme será visto adiante, o modelo proposto é de fase indefinida, o que, apesar de ser uma limitação, não tira a validade dos resultados.

Dessa maneira, cada oscilador possui, como variáveis de estado, uma frequência de oscilação (definido como um fluxo em um círculo),  $\omega$ ; uma diferença de fases,  $\phi$ , definida como uma diferença entre a fase atual do oscilador e uma fase intrínseca, na qual ele permanece na ausência de interações. Essa fase é considerada a partir do seu seno para que, uma vez que a frequência é definida como um fluxo em um círculo, a fase esteja restrita ao mesmo círculo.

Temos ainda uma variável de estado  $A$ , associada com a geração de frequência, e uma variável de estado  $B$ , associada com a geração da fase. Dessa maneira, o sistema de equações diferenciais de um oscilador  $i$ , parte de um grupo de  $N$  osciladores, é dado por:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\phi_i}{dt} = \frac{A_i}{C_i} - \omega_i \\ \frac{d\omega_i}{dt} = A_i + B_i - C_i\omega_i \\ \frac{dA_i}{dt} = K_{1_i}(\omega_{0_i} - \omega_i) + \frac{K_{3_i}}{N-1} \sum_{1,j \neq i}^N \omega_j \\ \frac{dB_i}{dt} = K_{2_i} \sin \phi_i - K_{4_i} \sin \left( \frac{\sum_{1,j \neq i}^N \phi_j}{N-1} \right) - m_i B_i \end{array} \right. \quad (2.1)$$

O parâmetro  $C$  é um amortecimento de frequência, o parâmetro  $m$  é um amortecimento da variável de estado  $B$  e o parâmetro  $\omega_0$ , por sua vez, é uma referência interna da frequência. Ademais, a comparação entre as frequências é mediada pelos parâmetros  $K_1$  e  $K_3$ , enquanto a comparação entre as fases é mediada pelos parâmetros  $K_2$  e  $K_4$ . Note ainda que o acoplamento, de fase e frequência, é dado pela média das fases e frequências dos outros osciladores envolvidos na interação. Nosso modelo, então, possui tanto elementos do modelo de Kuramoto, que leva em conta a diferença de fases, como elementos do modelo de Winfree, no qual existem parâmetros associados ao efeito de outros osciladores e parâmetros associados à reação a tais efeitos, podendo, portanto, ser considerado uma variação desses dois modelos.

O modelo descrito acima foi analisado (conforme será explicado adiante) nas três seguintes situações:

- Um oscilador (i.e. os parâmetros  $K_3$  e  $K_4$  são iguais a zero).
- Dois osciladores (i.e.  $N = 2$ ).
- Osciladores iguais (i.e. todos osciladores possuem parâmetros iguais).

**Caixa 1**

Dois aspectos importantes do estudo de sistemas dinâmicas são o ponto de equilíbrio (P.E.) e a estabilidade. O ponto de equilíbrio (cuja notação será um asterisco sobrescrito à variável de estado) é um vetor com valores nos quais o sistema para de variar, ou seja, quando as equações diferenciais são igualadas a zero. A estabilidade desse ponto de equilíbrio pode, em linhas gerais, ser obtida se afastarmos o sistema do ponto de equilíbrio: caso ele volte ao mesmo P.E., o sistema é assintoticamente estável, caso contrário, ele não é assintoticamente estável. A generalidade do processo descrito acima (afastamento e retorno ao P.E.) define, ainda, se a estabilidade é global ou local. Caso o sistema retorne ao seu ponto de equilíbrio independente de quanto (ou para onde) o afastamos, ele será considerado globalmente estável; caso isso não ocorra em alguma condição, o P.E. é localmente estável.

Essas características podem ser exemplificadas com o modelo de crescimento populacional de T.R. Malthus. Nesse modelo, o tamanho de uma população ( $x$ ) aumenta com nascimentos ( $n$ ) e diminui com mortes ( $m$ ). Se considerarmos  $k = n - m$ , temos a seguinte equação diferencial:  $dx/dt = kx$ . O P.E. é obtido a partir de  $kx^* = 0 \rightarrow x^* = 0$ , ou seja, o tamanho da população para de variar quando tivermos zero indivíduos. A estabilidade por ser calculada de diversas maneiras e, no exemplo em questão, é definida pelo parâmetro  $k$ . No caso de  $k > 0$  (nascem mais pessoas do que morrem), temos que o sistema é instável e o tamanho da população tende ao infinito; caso  $k < 0$  (morrem mais pessoas do que nascem), o sistema é globalmente estável e sempre tenderá ao seu ponto de equilíbrio (i.e. zero).

**Análise do modelo**

Os modelos foram analisados através da obtenção dos pontos de equilíbrio (P.E.) e da estabilidade (para maiores informações, ver Caixa 1). A estabilidade foi obtida analiticamente por meio dos autovalores para o caso de um único oscilador e estimada, dada a complexidade do sistema, para a situação com dois osciladores, a partir de simulações numéricas em Simulink/Matlab 7.10 (The Mathworks Inc., Natick, MA, EUA). A estabilidade para a situação com osciladores iguais foi inferida da estabilidade com osciladores diferentes, já que a segunda é uma versão mais geral da primeira.

*Geração de entropia ( $\sigma$ )*

Como dito anteriormente, a geração de entropia de um sistema é dada pelo produto da diferença de potencial pelo fluxo. Assim, o presente estudo considera a generalização desse cálculo através do produto da frequência  $\omega$  (representando o fluxo obtido) pelo termo  $A$  (representando a diferença de potencial instalada no sistema para gerar o fluxo). É importante ressaltar que estamos considerando condições de temperatura constante e fixa entre todas as situações. Portanto, no cálculo de  $\sigma$ , não levamos em conta o termo  $T^{-1}$  no produto do fluxo pela diferença de potencial. Além disso, o cálculo está sendo feito no P.E., dessa maneira a geração de entropia será representada por  $\hat{\sigma}_i^*$

Temos então que a geração de entropia é dada por:

$$\hat{\sigma}_i^* = \omega_i^* A_i^* \quad (2.2)$$

### Minimização da geração de entropia

A geração de entropia foi comparada em duas situações. Em um primeiro momento, de um oscilador isolado foi comparado com o de dois osciladores acoplados. Em seguida, a geração de entropia dos modelos com osciladores diferentes foi comparada com o modelo que possui osciladores idênticos para verificar qual situação minimiza. Essa comparação foi feita explorando os limites das funções e através de variações numéricas dos parâmetros.

## Resultados

### Um oscilador isolado

O ponto de equilíbrio para um oscilador isolado é dado por:

$$\omega^* = \omega_0 \quad (3.1)$$

$$\phi^* = 0 \quad (3.2)$$

$$A^* = C\omega_0 \quad (3.3)$$

$$B^* = 0 \quad (3.4)$$

Temos então, conforme esperado para um oscilador isolado, que o valor da frequência no ponto de equilíbrio é igual à frequência natural do oscilador ( $\omega_0$ ) enquanto o valor da fase no P.E. vale zero. Temos também que a variável de estado  $A^*$  está relacionada com a frequência natural e, finalmente, a variável de estado  $B^*$  vale zero, já que o oscilador está na sua fase natural.

O ponto de equilíbrio é globalmente assintoticamente estável quando respeitadas as seguintes condições:

- 1)  $C^2m + K_1C + Cm^2 > 1$
- 2)  $C^2m + K_1C + Cm^2 > K_2 \left( 3 + \frac{m}{C} - \frac{C^2}{K_1} - \frac{C}{K_1} + \frac{K_2}{mK_1} \right)$

### Dois osciladores diferentes com acoplamento

O P.E. para o sistema com dois osciladores diferentes é:

$$\omega_1^* = \left( \omega_{01} + \frac{K_{31}}{K_{11}} \omega_{02} \right) \left( \frac{K_{11}K_{12}}{K_{11}K_{12} - K_{31}K_{32}} \right) \quad (3.5)$$

$$\omega_2^* = \left( \omega_{02} + \frac{K_{32}}{K_{12}} \omega_{01} \right) \left( \frac{K_{11}K_{12}}{K_{11}K_{12} - K_{31}K_{32}} \right) \quad (3.6)$$

$$A_1^* = C_1 \left( \omega_{01} + \frac{K_{31}}{K_{11}} \omega_{02} \right) \left( \frac{K_{11}K_{12}}{K_{11}K_{12} - K_{31}K_{32}} \right) \quad (3.7)$$

$$A_2^* = C_2 \left( \omega_{02} + \frac{K_{32}}{K_{12}} \omega_{01} \right) \left( \frac{K_{11}K_{12}}{K_{11}K_{12} - K_{31}K_{32}} \right) \quad (3.8)$$

$$B_1^* = 0 \quad (3.9)$$

$$B_2^* = 0 \quad (3.10)$$

É interessante observar que (pelas equações 3.5 e 3.6) o modelo permite obtermos uma interação entre dois osciladores que, apesar de acoplados, possuem frequências distintas entre si e em relação às frequências naturais.

Os valores das fases no P.E. podem ser obtidos partindo de:

$$\sin \phi_1^* = \frac{K_{41}}{K_{21}} \sin \phi_2^*$$

$$\sin \phi_2^* = \frac{K_{42}}{K_{22}} \sin \phi_1^*$$

e

$$\sin \phi_{1/2}^* = \frac{K_{41}K_{42}}{K_{21}K_{22}} \sin \phi_{1/2}^* \quad (3.11)$$

Como resultado, se evitarmos o caso específico

$$\frac{K_{41}K_{42}}{K_{21}K_{22}} = 1$$

onde, o valor das duas fases no P.E. será zero (i.e. a solução trivial).

A estabilidade do ponto de equilíbrio do modelo com dois osciladores não pôde ser obtida analiticamente, porém em simulações numéricas foi possível estimar que o P.E. obtido é localmente estável se:

$$K_{11}K_{12} > K_{31}K_{32} \quad (3.12)$$

### Osciladores iguais

O ponto de equilíbrio obtido para o modelo com um oscilador é:

$$\omega^* = \omega_0 \left( \frac{K_1}{K_1 - K_3} \right) \quad (3.13)$$

$$A^* = C\omega_0 \left( \frac{K_1}{K_1 - K_3} \right) \quad (3.14)$$

$$B^* = 0 \quad (3.15)$$

Em relação à fase temos que:

$$\sin \phi^* = \frac{K_4}{K_2} \sin \phi^* \quad (3.16)$$

De maneira similar ao obtido no modelo com osciladores diferentes, não levaremos em conta o caso específico  $K_4/K_2 = 1$  onde e, portanto, consideraremos que  $\phi^* = 0$ .

A estabilidade foi mais uma vez estimada e, dessa maneira, o sistema é globalmente assintoticamente estável quando:

$$K_1 > K_3 \quad (3.17)$$

### Minimização da geração de entropia

De acordo com a seção 2.2.2, a situação que minimiza a geração de entropia foi obtida através da exploração dos limites das funções. No entanto, é importante ressaltar que  $\sigma$  apresenta um comportamento não linear, tendendo ao infinito quando houver uma igualdade entre os parâmetros  $K_1$  e  $K_3$ . Como esse comportamento, o qual nos referiremos como singularidade, está associado com uma geração de entropia (i.e. processamento, segundo nossa interpretação) tendendo ao infinito (e contra o processo de minimização a ser estudado), assumiremos que todo oscilador/organismo tentará evitar essa situação e, portanto, não a levaremos em conta em nossa análise.

**Um oscilador versus dois osciladores**

A geração de entropia para um único oscilador, a partir das equações 2.2, 3.1 e 3.3, é dada por:

$$\sigma^* = \omega_0^2 C_i \tag{3.18}$$

Por outro lado, as gerações de entropia para dois osciladores diferentes, a partir das equações 2.2, 3.5, 3.6, 3.7 e 3.8, são descritas como:

$$\sigma_1^* = \left( \omega_{01} + \frac{K_{31}}{K_{11}} \omega_{02} \right)^2 \left( \frac{K_{11}K_{12}}{K_{11}K_{12} - K_{31}K_{32}} \right)^2 C_1 \tag{3.19}$$

$$\sigma_2^* = \left( \omega_{02} + \frac{K_{32}}{K_{12}} \omega_{01} \right)^2 \left( \frac{K_{11}K_{12}}{K_{11}K_{12} - K_{31}K_{32}} \right)^2 C_2 \tag{3.20}$$

Focando-nos no parâmetro  $K_i$ , podemos exemplificar o que foi realizado para todos os parâmetros. Quanto este parâmetro tende ao infinito é possível observar que:

$\sigma$  de um oscilador isolado  
 $\rightarrow \omega_0^2 C$

$\sigma$  do primeiro de dois osciladores diferentes  
 $\rightarrow \omega_{01}^2 C_1$

$\sigma$  do segundo de dois osciladores diferentes  
 $\rightarrow \left( \omega_{02} + \frac{K_{32}}{K_{12}} \omega_{01} \right)^2 C_2$

Por outro lado, se o parâmetro  $K_i \rightarrow 0$ , temos que:

$\sigma$  de um oscilador isolado  
 $\rightarrow 0$

$\sigma$  do primeiro de dois osciladores diferentes  
 $\rightarrow \frac{\omega_{02}^2 K_{12}^2 C_1}{K_{32}^2}$

$\sigma$  do segundo de dois osciladores diferentes  
 $\rightarrow 0$

Dessa maneira, é possível inferir que, em relação ao parâmetro  $K_i$ ,  $\sigma$  é menor ou igual nas situações com um oscilador isolado.

Levando em conta todos os parâmetros, essas equações nos permitem afirmar que osciladores acoplados possuem  $\sigma$  maior do que osciladores isolados. As únicas exceções surgem quando  $K_i \rightarrow 0$  (como visto acima) ou  $K_3 \rightarrow \infty$ , no entanto essas situações desrespeitam a condição de estabilidade e, portanto, não são relevantes para as nossas análises.

**Osciladores diferentes versus osciladores iguais**

Como a geração de entropia para dois osciladores diferentes já foi descrita na seção anterior, seguiremos para o modelo com osciladores iguais, o qual pode ser definido a partir das equações 2.2, 3.13 e 3.14 como:

$$\sigma^* = \frac{A^2(1 + E)}{C(1 - E)} \tag{3.21}$$

Comparando os dois modelos, da mesma maneira exemplificada anteriormente, é possível observar que a situação com osciladores iguais minimiza a geração de entropia. Da mesma maneira que o observado acima, essa afirmação só não é válida quando  $K_i \rightarrow 0$  ou  $K_3 \rightarrow \infty$ , circunstâncias que desrespeitam as condições de estabilidade.

É possível observar ainda, considerando a situação com os osciladores iguais, alguns comportamentos específicos que são importantes para discussões futuras. Entre esses podemos destacar a informação de que a geração de entropia é minimizada quando  $K_i \gg K_3$ , ou seja, quando a sua própria frequência possui um peso maior do que a frequência dos outros osciladores.

**Discussão**

A primeira conclusão desse estudo é que a interação com um segundo sistema aumenta o processamento dos organismos envolvidos na comunicação. Esse aumento de processamento pode ser explicado pelo fato do sistema de comunicação precisar lidar, agora, com sinais novos. Essa conclusão, por si só, não é totalmente inesperada já que a interação pode ser facilmente associada com um aumento na demanda neural; por outro lado é importante observar que o modelo proposto conseguiu com sucesso se aproximar de resultados iniciais esperados para sistemas biológicos.

No entanto, a segunda conclusão está longe de ser trivial. De acordo com nossas simulações podemos afirmar que a situação com osciladores iguais minimiza a geração de entropia, ou seja, se comunicar em frequências diferentes é uma estratégia mais custosa. Isso implica que é mais interessante, evolutivamente, manter uma baixa variabilidade intraespecífica entre animais que emitam sinais de um mesmo ambiente. Isso nos leva a esperar que os animais evitem sinais diferentes, o que pode ser obtido através de isolamento geográfico ou com um acoplamento seletivo. Focando-nos no segundo caso (i.e. aspecto fisiológico), temos que o acoplamento seletivo está presente em algumas espécies de anuros e está associada a uma seleção preferencial fisiológica/anatômica aos sons emitidos por indivíduos da mesma espécie, negligenciando, assim, o resto (Gerhardt e Schwartz, 2001). Um exemplo mais característico é o caso do anuro *Amolops tormotus*; essa espécie possui adaptações anatômicas que permitem a comunicação em ultra-som, diminuindo muito a interação com animais de outras espécies (Feng e Narins, 2008). Dessa forma, nosso estudo sugere que essas adaptações estão relacionadas a uma minimização da geração de entropia (i.e. processamento, segundo nossa interpretação) na comunicação.

Da mesma maneira, temos que a sincronia completa (fase e frequência), observada em algumas espécies de anuros (Well, 1977) e vagalumes (Strogatz e Stewart, 1985; Buck, 1988; Moiseff e Copeland, 2000), também pode ser justificada pela minimização de  $\sigma$  (vide Buck, 1988; Greenfield e Roizen, 1993; Greenfield, 1994, para outras possíveis justificativas para a comunicação em uníssono).

É importante ressaltar que, embora a situação que minimize a geração de entropia seja a com osciladores iguais, não esperamos que todos animais envolvidos nesses processos tenham que necessariamente ser idênticos. Dessa maneira, se levarmos em conta que a geração de entropia é uma função do conjunto  $P$  dos parâmetros dos sistemas envolvidos na comunicação,  $\sigma = F(P)$ , podemos considerar que:

$$\lim_{P \rightarrow P_{iguais}} F(P) = \sigma_{mínimo} \quad (4.1)$$

Assim, temos que quanto mais semelhantes os indivíduos forem, menor será o processamento. A demonstração do limite exposto acima permitiria generalizar o papel da potência dissipada nos processos de comunicação, porém acreditamos ser um trabalho a ser realizado no futuro.

Por último, a relação  $K_1 \gg K_3$  nos permite inferir que mesmo uma população de indivíduos que emite sinais em uníssono valoriza mais suas referências internas do que sinais de outros indivíduos. Assim, diferentemente do esperado (conf. Strogatz e Stewart, 1985), essa sincronia completa surge não por um alto acoplamento, mas sim devido a uma alta semelhança entre características (parâmetros) dos sistemas envolvidos na comunicação. Essa população estaria, então, mais próxima do limite apresentado na equação (4.1).

## Agradecimentos

Agradeço a Revista da Biologia pelo convite à elaboração do texto, ao José Guilherme Chauí-Berlinck pela ajuda no desenvolvimento do trabalho e a FAPESP pelo auxílio financeiro.

## Referências

- Acebrón J A, Bonilha LL, Vicente CJP, Ritort, F. 2005. The Kuramoto model: A simple paradigm for synchronization phenomena. *Reviews of Modern Physics* 77:137–185.
- Ávilla GMR, Deneubourg JL, Guisnet, JL, Wessel N, Kurths J. 2011. Firefly courtship as the basis of the synchronization-response principle. *Europhysics Letters* 94:60007p1-p6.
- Anderson PVA, Bone Q. 1980. Communication between individuals in salp chains. *Proceedings of the Royal Society of London B* 210:559–574.
- Bejan A. 2002. Fundamentals of exergy analysis, entropy generation minimization, and the generation of flow architecture. *International Journal of Energy Research* 26:545–565.
- Bennett M, Schatz ME, Rockwood H, Wiesenfeld K. 2002. Huygens's clocks. *Proceedings of the Royal Society of London A* 458:563–579.
- Brozka J, Obert WHJ. 1980. Acoustic signals influencing the hormone production of the testes in the grassfrog. *Journal of Comparative Physiology* 140:25–29.
- Buck J. 1988. Synchronous flashing of fireflies ii. *Quarterly Review of Biology* 63:263–281.
- Feng AS, Narins PM. 2008. Ultrasonic communication in concave-eared torrent frogs (*Amolops tormotus*). *Journal of Comparative Physiology A* 194:159–167.
- Fitch WT, Neubauer J, Herzog H. 2002. Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Animal Behavior* 63:407–418.
- Gerhardt H, Schwartz J. 2001. Auditory tuning and frequency preferences in anurans. In: Ryan MJ, editor. *Anuran communication*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press p73-85.
- Glansdorf P, Prigogine I. 1971. *Structure, Stabilité et Fluctuations*. Paris: Masson et Cie.
- Greenfield MD. 1994. Cooperation and conflict in the evolution of signal interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:97–126.
- Greenfield MD, Roizen I. 1993. Katydid synchronous chorusing is an evolutionarily stable outcome of female choice. *Nature* 364:618–620.
- Ishimatsu K, Horikawa K, Takeda H. 2007. Coupling cellular oscillators: A mechanism that maintains synchrony against developmental noise in the segmentation clock. *Developmental Dynamics* 236:1416–1421.
- Moisef A, Copeland J. 2000. A new type of synchronized flashing in a North American firefly. *Journal of Insect Behavior* 13:597–612.
- Monteiro LHA. 2010. *Sistemas dinâmicos complexos*. São Paulo: Editora Livraria da Física.
- Monteiro LHA, Canto NCF, Chauí-Berlinck JG, Orsatti FM, Piqueira JRC. 2003. Global and Partial Synchronism in Phase-Locked Loop Networks. *IEEE Transactions on Neural Networks* 14:1572-1575.
- Prestwich K, Brugger K, Topping M. 1989. Energy and communication in three species of hylid frogs: Power input, power output and efficiency. *Journal of Experimental Biology* 144:53–80.
- Strogatz S. 2000. From Kuramoto to Crawford: exploring the onset of synchronization in populations of coupled oscillators. *Physica D: Nonlinear Phenomena* 143: 1-20.
- Strogatz S, Stewart I. 1985. Coupled oscillators and biological synchronization. *Scientific American* 6:102–109.
- Wells KD. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behavior* 25:666–693.
- Wells KD. 1988. The effect of social interactions on anuran vocal behavior. In: Fritsch B, Ryan MJ, Wilcynsky W, Hetherington TE, Walkowiak W, editors. *The evolution of the amphibian auditory system*. New York: John Wiley p433-454
- Wells KD, Taigen T. 1989. Calling energetics of a neotropical treefrog, *Hyla microcephala*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25:13–22.
- Winfree AT. 1967. Biological rhythms and the behavior of populations of coupled oscillators. *Journal of Theoretical Biology* 16:15–42.



incomensurável incômodo: os Países Altos estavam sendo roubados. Ele telefona (ou, talvez, skypeie) para seus amigos do governo, os quais, por sua vez, telefonam aos amigos do governo dos Países Baixos e, ao final da noite, o primo bilionário é informado de que não há roubo algum, que todos os impostos são legais entre os países, que a taxa de conversão está correta, e que o preço dos Triburques acompanha as economias locais. E que se ele quer continuar a ser um filantropo, não há outra saída senão injetar os 450Q para manter o ciclo. E, afinal, estes 450Q não estão desaparecendo, como ele mesmo já constatara.

Conformado, porém chateado, pois algo ainda o incomoda, o primo bilionário chama, na tarde seguinte, um grande amigo, pensador inútil de nome bizarro, para ver se este consegue esclarecer o incômodo do qual padece o bilionário.

O pensador inútil examina, rapidamente, o quadro, e chega à seguinte conclusão. Não basta fazer um balanço de \$\$\$. Existe uma outra propriedade no ciclo que necessita ser definida. Que propriedade é essa, quer saber o bilionário. Mais algum tempo, e o pensador retorna com a explicação.

Ele notou que existe uma propriedade, que assim como o \$\$\$ também é conservada, e que também tem um balanço. Ou seja, o que ele vai descrever ao bilionário é uma propriedade, tão propriedade quanto o \$\$\$, mas que não é tão óbvia quanto o \$\$\$\$. É uma propriedade cujo balanço será nulo, mas que tem conseqüências diferentes das do balanço nulo de \$\$\$.

E, assim, o pensador dispara: “Como você vê, são os seus 450Q que, no final das contas, são transformados em Triburques nos Países Baixos. Ou seja, no fundo, de toda essa transação, a única coisa que resta, de fato, são esses 450Q, convertidos em 1.800q, a serem utilizados para obter Triburques por lá. O seu incômodo vem do seguinte fato. Aqui, seus 450Q valem 45 Triburques. Lá, os 1.800q valem 36 Triburques. Assim, temos uma propriedade, que chamaremos de sumiço, S, definida como \$\$\$ dividido por Triburques. O balanço de S é, portanto, o seguinte (e, como você verá, não há ninguém roubando nada)”:

$S_{\text{Injetados}}$	450Q/10	= - 45T
$S_{\text{Obtidos}}$	1.800q/50	= + 36T
$S_{\text{Transformados}}$	(450Q/10)/5	= + 9T
<b>Balanço de S no ciclo</b>		<b>0</b>

Sendo que o denominador “5”, que surge no último termo, diz respeito à degradação do potencial de obtenção de Triburques dos Países Altos que ocorre nos Países Baixos.

Assim, o pensador inútil definiu  $S = Q/T$  (ou  $q/T$ ) e mostrou que esse negócio, S, apesar de não muito evidente, é uma propriedade do ciclo, com balanço nulo e que permite aos trocadores de \$\$\$ entenderem o que ocorre, que vai além do balanço de \$\$\$, somente.

Mas, a pior mensagem ainda estava por vir. Numa outra noite, o bilionário, já mais conformado, telefonou ao pensador inútil e perguntou se havia algum outro jeito dele ser um filantropo. O pensador inútil explicou que

não. Caso ele quisesse obter algum trabalho útil, alimentado carentes nos Países Baixos (já que, nos Altos, não há nem como nem porque se fazer isso), ele teria que injetar um potencial de Triburques maior do que o que seria obtido. Ou seja, para realizar algum trabalho útil, o sumiço S se fará, sempre, presente, através de uma *transformação com perda no potencial de obtenção* de Triburques.

Saindo dos países das fábulas maravilhosas e retornando ao nosso Universo sem graça, parece que a maior dificuldade das pessoas é entender a entropia (entropia) S como uma propriedade de um sistema<sup>1</sup>. Há sempre a utilização equivocada de “entropia = bagunça”. Isto é equivocado pois, como vimos acima, a entropia é uma propriedade física de um sistema, a qual é obtida “fisicamente” através de um balanço num ciclo, exatamente como a energia. Não é preciso se pensar em bagunça para se definir entropia. O que se deve pensar é no seguinte: *a obtenção de trabalho útil sempre é associada, de maneiras diretas ou indiretas, à transferência de energia entre um reservatório quente a um reservatório frio, e tal transferência é, sempre, acompanhada por uma perda de potencial para realização de mais trabalho útil.*

Esta propriedade, de perda de trabalho útil, é caracterizada através da entropia, cuja variação é dada por  $T \times dS = dQ$ , e a entropia é, fisicamente, a propriedade que zera um dos balanços presentes num ciclo.

A associação bagunça - entropia surge da formulação de Boltzmann a qual associa a entropia ao número de estados acessíveis num sistema (logo, quanto mais estados acessíveis, maior a entropia e, dado o maior número de estados possíveis, maior a “bagunça”). Contudo, note o problema que surge ao se levar bagunça como entropia. Como as transformações espontâneas são aquelas nas quais há aumento de entropia, e como o número de estados possíveis é maior a altas temperaturas, então, os sistemas *deveriam* se aquecer, espontaneamente ! Mas, se um sistema aumenta sua temperatura espontaneamente, então há um maior potencial de troca com um reservatório frio e, portanto, *poder-se-ia* obter trabalho útil vindo do nada !!! Haveria muitas exclamações para um texto científico e *motos contínuos*<sup>2</sup> poderiam ser construídos. Qual o impedimento?

Como deve ter sido notado, o impedimento está na *interpretação* que se está fazendo do significado do aumento da propriedade entropia, ao associar este aumento com “bagunça” (maior número de estados acessíveis). Há um aumento de estados acessíveis no reservatório frio, mas uma diminuição no reservatório quente. Desta forma, o “estado final” será aquele no qual não mais seja possível transferir energia do reservatório quente ao reservatório

<sup>1</sup> S não tem nada a ver com sumiço (mas ajuda), e sim com o termo grego significando evolução (mudança). Ao que consta “na lenda”, Clausius e Boltzmann foram inspirados na obra de Charles Darwin ao nomear a esta propriedade.

<sup>2</sup> Chamados “motus contínuos do segundo tipo”, pois ferem a Segunda Lei da Termodinâmica na medida em que há surgimento “espontâneo” de trabalho útil. Os do primeiro tipo ferem a Primeira Lei, ou seja, são aqueles que não são possíveis pois não há conservação de energia.

frio, ou seja, a impossibilidade de se obter trabalho útil, e o número de estados acessíveis será menor do que o número no reservatório quente inicial (portanto, deste ponto de vista, houve uma “diminuição na bagunça”).

Moto contínuo, “never more” - tenha isso em mente e não mais se iluda. A entropia é uma propriedade física, tanto quanto a energia, e sua mensuração não diz respeito à bagunça. Todo trabalho útil somente é obtido através do aumento de entropia em algum lugar do universo, isto é o fato ... e, portanto,

$$T \times dS \geq dQ_{\text{reversível}}$$

é a regra, ou seja, o aumento de entropia é sempre maior ou igual ao calor trocado de maneira reversível num sistema (dividido pela temperatura, óbvio, pois entropia não é energia).

José Guilherme Chaui-Berlinck  
23 de julho de 2012

Agradeço aos Drs. Daniela Tathiana Soltys e Pedro Leite Ribeiro por terem chamado minha atenção, e sugerido a maneira, quanto à necessidade de melhor apresentar o termo S transformados no balanço feito.

#### **Para saber melhor:**

Dugdale JS. (1996) Entropy and its physical meaning. Taylor & Francis.

Chaui-Berlinck JG, Martins RA. 2013. As duas primeiras leis. Editora da UNESP.