



UNIVERSIDADE FEDERAL DA INTEGRAÇÃO LATINO-AMERICANA  
INSTITUTO LATINO AMERICANO DE CIÊNCIAS DA VIDA E DA NATUREZA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA APLICADA

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Foz do Iguaçu-Paraná

2018



UNIVERSIDADE FEDERAL DA INTEGRAÇÃO LATINO-AMERICANA  
INSTITUTO LATINO AMERICANO DE CIÊNCIAS DA VIDA E DA NATUREZA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA APLICADA

**Modelagem da dinâmica de machos diplóides: efeitos  
do número de alelos, dispersão por passeio aleatório e  
estruturação espacial simples**

Éder Winkert

*Orientador:* Prof. Dr. Paulo Murilo Castro de Oliveira

*Co-orientador:* Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior

Foz do Iguaçu-Paraná

2018

Modelagem da dinâmica de machos diplóides: efeitos do número  
de alelos, dispersão por passeio aleatório e estruturação espacial  
simples

Éder Winkert

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física Aplicada da Universidade Federal da Integração Latino-Americana (PPGFISA-UNILA) como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de Mestre em (Física).

Orientador: Prof. Dr. Paulo Murilo Castro de Oliveira

Co-orientador: Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior

Banca Examinadora

---

Prof. Dr. Paulo Murilo Castro de Oliveira (Orientador)

---

Prof. Dra. Jeferson Jacob Arenzon (Membro Externo)

---

Prof. Dr. Eduardo do Carmo (Membro Interno)

Foz do Iguaçu-Paraná

2018

Catálogo elaborado pelo setor de Tratamento da Informação da Biblioteca Latino-Americana  
Catálogo de Publicação na Fonte. UNILA - BIBLIOTECA LATINO-AMERICANA

W774

Winkert, Éder.

Modelagem da dinâmica de machos diplóides: efeitos do número de alelos, dispersão por passeio aleatório e estruturação espacial simples / Éder Winkert. - Foz do Iguaçu, PR, 2018.

44 f.: il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal da Integração Latino-Americana. Instituto Latino Americano de Ciências da Vida e da Natureza. Programa de Pós-Graduação em Física Aplicada. Foz do Iguaçu-PR, 2018.

Orientador: Paulo Murilo Castro de Oliveira.

Coorientador: Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior.

1. Himenóptero. 2. Insetos - comportamento. 3. Passeio aleatório (matemática). I. Oliveira, Paulo Murilo Castro de. II. Faria Junior, Luiz Roberto Ribeiro. III. Universidade Federal da Integração Latino-Americana. IV. Título.

CDU 595.7:004.925.84

## Resumo

Modelagem da dinâmica de machos diplóides: efeitos do número de alelos, dispersão por passeio aleatório e estruturação espacial simples

Éder Winkert

*Orientador:* Prof. Dr. Paulo Murilo Castro de Oliveira

*Co-orientador:* Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior

Resumo da Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física Aplicada da Universidade Federal da Integração Latino-Americana (PPGFISA-UNILA) como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de Mestre em Física.

Insetos na ordem Hymenoptera, como vespas, formigas e abelhas, exibem um sistema haplodiplóide de determinação sexual em que as fêmeas se originam de ovos fecundados e os machos de ovos não fecundados. As fêmeas são diplóides e machos são haplóides. No entanto, a descoberta de machos diplóides em situação de endocruzamento na espécie de vespa *Habrobracon juglandi* levou à formulação da hipótese de um sistema complementar de determinação do sexo, conhecido como CSD. No caso usual, o sexo é determinado por múltiplos alelos em um único locus (sl-CSD), no qual os heterozigotos se desenvolvem como fêmeas diplóides, os homozigotos como machos diplóides e os hemizigotos como machos haplóides. Enquanto fêmeas e machos haplóides são considerados férteis, o oposto ocorre para machos diplóides, então a produção significativa de machos diplóides (MD) pode levar a população a um cenário de extinção chamado “vórtice do macho diplóide”. No presente trabalho, investigamos a dinâmica de populações de um organismo com sl-CSD sob várias combinações de três parâmetros: habilidades de voo

dos machos, número de alelos sexuais e concentração de zonas proibidas em um terreno representado por uma rede quadrada. Os locais desta rede foram escolhidos aleatoriamente como proibidos, onde os indivíduos não podiam passar, de modo que o terreno era dividido em ilhas de vários tamanhos onde os indivíduos estavam confinados. Após uma dada simulação, o número de MD foi medido. Os principais resultados de nossas simulações são:

- i. o número MD depende mais do número de passos aleatórios no voo do macho do que do número de alelos;
- ii. a frequência de MD nos pequenos fragmentos da rede torna-se a mesma que em toda a rede quando o limite de percolação é atingido;
- iii. o número de passos aleatórios explica a diferença entre o número de MD encontrado no fragmento maior e nos pequenos fragmentos da rede quando o limite de percolação é atingido.

Foz do Iguaçu-Paraná

2018

---

*Abstract*

Modelling diploid male dynamics: effects of the number of alleles,  
dispersal by random walk and simple spatial structuring

Éder Winkert

*Orientador:* Prof. Dr. Paulo Murilo Castro de Oliveira

*Co-orientador:* Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior

*Abstract* da Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física Aplicada da Universidade Federal da Integração Latino-Americana (PPGFISA-UNILA) como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de Mestre em Física).

insects in the order Hymenoptera, such as wasps, ants and bees, exhibit a haplodiploid system of sexual determination in which females originate from fertilized eggs and males from unfertilized eggs. Females are diploid and males are haploid. However, the discovery of diploid males in inbreeding situations in the wasp species *Habrobracon juglandi* led to the formulation of the hypothesis of a complementary system of sex determination, known as CSD. In the usual case, sex is determined by multiple alleles at a single locus (sl-CSD), in which heterozygotes develop as diploid females, homozygotes as diploid males and hemizygotes as haploid males. While females and haploid males are regarded to be fertile, the opposite occurs for diploid males, so the significant production of diploid males (MD) may lead a population to an extinction scenario called the “diploid male vortex”. In the present work, we investigate the dynamics of populations of an organism with sl-CSD under various combinations of three parameters: male flight skills, number of sexual alleles and concentration of prohibited zones in a terrain represented by a square lattice. Sites of this lattice were randomly chosen as prohibited, where individuals could not pass, so the terrain was divided into islands of various sizes where individuals were confined.

After a given simulation, the number of DM was measured. The main results that come from our simulations are:

- i. the MD number depends more on the number of random steps in the male flight than on the number of alleles;
- ii. the frequency of MD in the small fragments of the network becomes the same as in the whole network when the percolation limit is reached;
- iii. the number of random steps explains the difference between the number of MD found in the largest fragment and in the small fragments of the network when the percolation limit is reached.

Foz do Iguaçu-Paraná

2018



*“Dedico este trabalho à minha Família, que tanto apoiou e incentivou o meu crescimento profissional. À minha Láury, com quem amo partilhar a vida. Com você tenho me sentido mais vivo. Obrigado pelo amor, carinho, a paciência e por sua capacidade de me trazer luz. ”*

*Se eu vi mais longe, foi por  
estar sobre ombros de gigantes  
Isaac Newton*

## Agradecimentos

Gostaria de agradecer a minha família e amigos pelo apoio incondicional que me deram, especialmente da minha mãe Inês de Oliveira Winkert e do meu pai Jorge Winkert Júnior por todo apoio, confiança e toda dedicação prestada para que eu pudesse chegar até aqui e saber que sempre estarão ao meu lado apoiando minhas escolhas e, aos meus irmãos por todo o carinho e apoio na realização de mais essa conquista.

Ao meu amor Láury Rochely Vieira Jardim Ramirez, por sempre estar ao meu lado, me pondo para cima e me fazendo acreditar que posso mais. Agradeço também a paciência e compreensão pelos momentos longe de ti, dedicados a essa pesquisa. Devido a sua amizade, companheirismo, paciência, apoio, alegria e amor, este trabalho pôde ser concretizado. Obrigado por ter feito do meu sonho o nosso sonho!

Agradeço ao Professor Orientador Paulo Murilo Castro de Oliveira e ao Professor Co-orientador Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior pela confiança, paciência e, acima de tudo, por todo comprometimento e dedicação nesse projeto. Obrigado pela infinita disponibilidade, por todos os ensinamentos e pela impecável condução deste trabalho.

Quero agradecer também aos professores que contribuíram para a minha formação e tive o privilégio de conviver durante esses dois anos, em especial aos Professores Marcelo Gonçalves Hönnicke, Abraão Jesse Capistrano de Souza, Eduardo do Carmo, Juan de Dios Garrido Arrate, Luciano Calheiros Lapas, Márcio de Sousa Góes e os já citados aqui.

Durante esse curso de Pós-Graduação em Física Aplicada conheci pessoas com quem tive o privilégio de estudar junto e de uma forma ou de outra me ajudaram a atingir esse objetivo, por isso, quero deixar aqui também meus agradecimentos ao Guilherme Ribeiro Gonçalves Barrocas, Paola Terezinha Seidel, Rudney Bostel, Samah Ellakkis e Sergio Andrés Arguello pelo apoio e colaboração.

# Sumário

<b>Introdução</b>	<b>9</b>
<b>Objetivos</b>	<b>12</b>
Objetivo Geral . . . . .	12
Objetivo Específicos . . . . .	12
<b>1 REFERENCIAL TEÓRICO</b>	<b>13</b>
1.1 Sistema Haplodiplóide dos insetos da ordem Hymenoptera . . . . .	13
1.2 Sistemas Complexos, Passeio Aleatório e Teoria da Percolação . . . . .	16
<b>2 MATERIAIS E MÉTODOS</b>	<b>20</b>
2.1 Modelo computacional da dispersão do macho por raio de voo em uma rede sem sítios proibidos . . . . .	20
2.2 Modelo computacional da dispersão do macho por passeio aleatório em uma rede com diversas concentrações de sítios proibidos . . . . .	24
<b>3 RESULTADOS E DISCUSSÃO</b>	<b>26</b>
3.1 Resultados . . . . .	26
3.2 Discussão . . . . .	33
<b>Considerações Finais</b>	<b>37</b>

# Introdução

A determinação do sexo nos insetos da ordem Hymenoptera (Himenópteros) de uma forma geral ocorre primordialmente através da partenogênese arrenótoca, onde as fêmeas se originam de ovos fecundados e os machos de ovos não fecundados [1]. Este Sistema é conhecido como haplodiplóide, onde as fêmeas são diplóides e machos são haplóides. No entanto, não é o processo de fecundação em si que determina o sexo. A descoberta de machos diplóides em situação de endocruzamento na espécie de vespa *Habrobracon juglandi* levou à formulação da hipótese de um sistema complementar de determinação do Sexo, conhecido como CSD [2]. No caso usual, sl-CSD (determinação complementar do sexo por um único locus), o sexo é determinado por múltiplos alelos em um único locus, no qual os heterozigotos se desenvolvem como fêmeas diplóides, os homozigotos como machos diplóides, enquanto os hemizigotos, indivíduos haplóides, são machos férteis [3, 4]. Como uma característica biológica importante, os machos diplóides são considerados inférteis na maioria dos casos (por exemplo [5]). Evidências filogenéticas sugerem CSD como o mecanismo ancestral para a determinação do sexo em Hymenoptera, mas as evidências atuais não permitem distinguir entre a polaridade dos sistemas sl-CSD e ml-CSD (determinação complementar do sexo por múltiplos locus) [6]. O sl-CSD é observado, embora frequentemente as evidências sejam indiretas, em cerca de 65 espécies [7].

Espera-se que os machos diplóides ocorram em populações naturais de Hymenoptera como consequência do mecanismo de determinação sexual [8], principalmente sob sl-CSD [1]. A fim de reduzir os efeitos da produção de macho diplóide (MD), algumas adaptações comportamentais, incluindo dispersão ativa de manchas natais, segregação temporal e espacial da prole masculina e feminina ocorrem em diferentes espécies de Hymenoptera [7]. No entanto, machos diplóides adultos facilmente são encontrados, mesmo em espécies sociais [3]. De acordo com [1], a produção de MD é classificada em cinco cenários de acordo com a sua viabilidade e capacidade reprodutiva:

- i. MD são inviáveis ou mortos;
- ii. MD não se acasalam;
- iii. MD não transferem genes;
- iv. MD geram prole triplóide e estéril; ou
- v. MD geram prole diplóide.

Até o momento há pouco registro de MD totalmente fértil, capaz de produzir fêmeas férteis e diplóides, em *Cotesia glomerata* [9] e *Euodynerus foraminatus* [10]. Assim, embora a esterilidade dos MDs ser assumida como padrão principal [11], esses relatos recentes enfraquecem a generalização.

Em populações naturais, a fração de MD é geralmente baixa, em grande parte devido à alta variabilidade de alelos no locus sl-CSD, variando de 9 a 86 alelos [12, 11, 7]. No entanto, a frequência de produção de MD não depende somente do número de alelos que determina o sexo da prole na população, pois essa frequência também é influenciada pelo coeficiente de endogamia [13], ou seja, a frequência de produção de MD também depende da probabilidade de um indivíduo nascer com dois alelos idênticos, devido o parentesco dos pais. Desta forma, os machos diplóides ainda podem ser produzidos em altas frequências em populações de reprodução aleatória que são empobrecidas no locus de determinação do sexo [14, 15, 16]. Do ponto de vista populacional, os machos diplóides representam tentativas fracassadas de produção feminina, de modo que os altos níveis de produção de MD reduzem tanto o número de fêmeas reprodutoras quanto a produção reprodutiva líquida, o que, por sua vez, diminui a taxa de crescimento intrínseco das populações e pode resultar na extinção de pequenas populações isoladas [17, 18, 5, 19, 20]. Assim, como resultado do aumento da produção de MD em espécies com sl-CSD e a consequente perda sucessiva de fêmeas em cada geração, as tendências negativas da população são inevitáveis, exacerbando ainda mais os efeitos da deriva e da estocasticidade demográfica e ambiental [5]. Este “vórtice do macho diplóide” pode levar a população à extinção [5].

Além da variabilidade genética, existem vários mecanismos para evitar a endogamia, incluindo a dispersão de machos recém-nascidos que se afastam de seus locais de nascimento [11], já que o maior risco de produzir MD está em acasalamento de irmãos [7], o que torna evidente que a presença de MD nas populações é muito onerosa [8], prejudica o investimento sexual feminino [21] e pode levar as populações à extinção [5], de modo que se espere uma forte seleção

---

para maximizar a heterozigosidade no locus *sl-CSD* em Hymenoptera [22, 19]. Desta forma, este trabalho pretende explorar um *trade-off* entre um número crescente de alelos e um aumento na dispersão de machos, inseridos em ambientes com diversas concentrações de locais impeditivos e isoladores, como mecanismos para promover a manutenção da heterozigose em populações de Hymenoptera sob *sl-CSD*.

# Objetivos

A seguir são apresentados o objetivo geral e os objetivos específicos.

## Objetivo Geral

Analisar qualitativamente os resultados do modelo computacional da dinâmica de produção de machos diplóides em insetos com sistema complementar de determinação do sexo com um único locus (sl-CSD) em função da dispersão dos machos por passeio aleatório, concentração de sítios proibidos na rede quadrada e variação do número de alelos.

## Objetivos Específicos

- Elaborar o modelo computacional para a dinâmica estudada;
- Implementar o passeio aleatório e os sítios proibidos na rede ao modelo computacional;
- Verificar a qualidade e fidelidade dos dados obtidos;
- Analisar a relação dos dados obtidos pela modelagem com a literatura.



# Capítulo 1

## REFERENCIAL TEÓRICO

### 1.1 Sistema Haplodiplóide dos insetos da ordem Hymenoptera

A ordem Hymenoptera constitui um dos maiores grupos dentre os insetos, compreendendo as vespas, abelhas e formigas. Seu nome é derivado do grego (*hymen* = membrana; *ptera* = asas), com as espécies apresentando dois pares de asas onde as anteriores são maiores do que as posteriores. Possui cerca de 115.000 espécies descritas e são extremamente variáveis em estrutura, fisiologia e comportamento [23], distribuídas em 99 famílias taxonômicas [24]. Em relação à determinação do sexo esses insetos apresentam um sistema haplodiplóide que ocorre primordialmente através da partenogênese arrenótoca, onde os machos se originam de ovos não fecundados e as fêmeas de ovos fecundados [1]. As fêmeas são diplóides, ou seja, são compostas por dois conjuntos de cromossomos e os machos férteis, por sua vez, são haplóides e são compostos por um conjunto de cromossomos herdado da mãe (ver Figura 1.1). No entanto, não é somente o processo de fecundação em si que determina o sexo, a descoberta de machos diplóides em situação de endocruzamento na espécie de vespa *Habrobracon juglandi* levou à formulação da hipótese de um sistema complementar de determinação do sexo, conhecido como CSD (“Complementary Sex Determination”) [2]. Essa hipótese sugere que a informação genética para a determinação sexual está contida em um único locus multialélico, onde os indivíduos heterozigotos para esse locus se tornam fêmeas e os indivíduos hemizigotos ou homozigotos, machos [2]. Esses machos

diplóides são majoritariamente inférteis. A Tabela 1.1 e a Figura 1.2 são exemplos para diferentes quantidades de alelos no locus sexual e suas possibilidades.

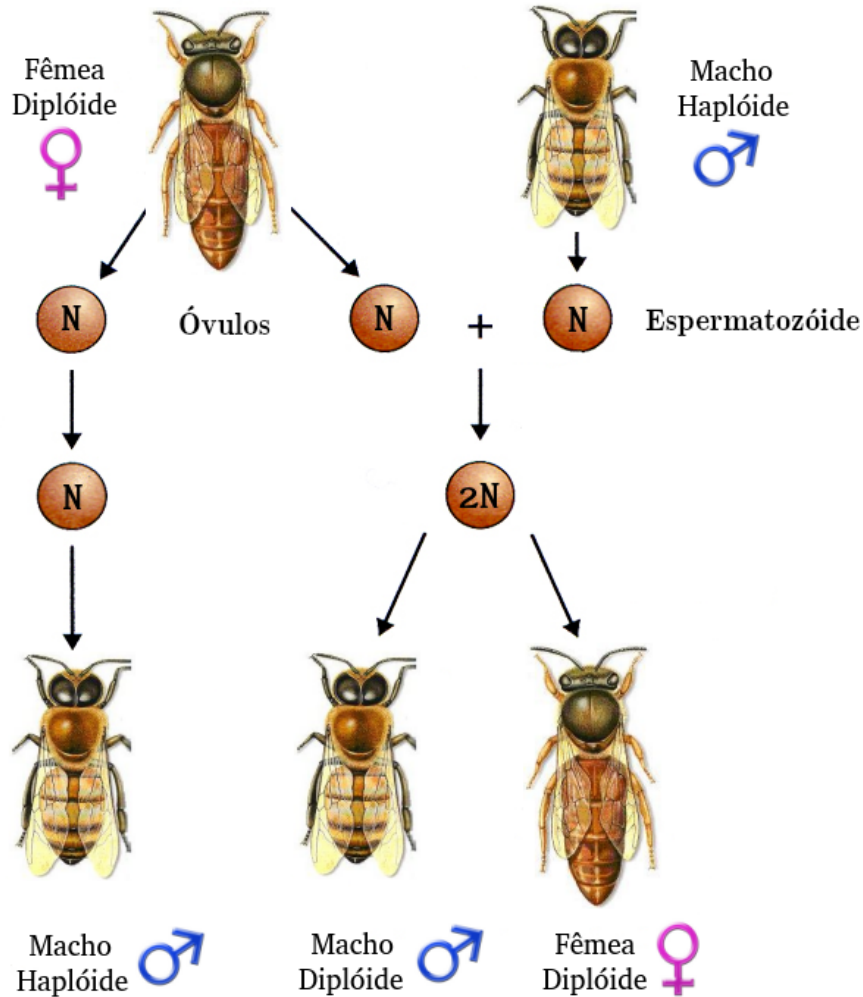


Figura 1.1: Sistema Haplodiplóide dos insetos da ordem Hymenoptera

Recentemente uma abordagem filogenética verificou que o CSD parece ser o mecanismo ancestral de determinação sexual em Hymenoptera [6]. Considera-se que o sl-CSD ocorre em cerca de 65 espécies, muitas vezes através de evidências indiretas [7]. A existência de machos diplóides e outras evidências empíricas da presença de um locus de múltiplos alelos, como sinal primário da determinação do sexo, já foi demonstrada em várias espécies de abelhas [7].

Tabela 1.1: Sistema Haplodiplóide (sl-CSD)

Haplóide	Diplóide	Diplóide
$a, b$ ou $c$	$aa, bb$ ou $cc$	$ab, ba, ac, ca, bc$ ou $cb$
Machos férteis	Machos inférteis	Fêmeas

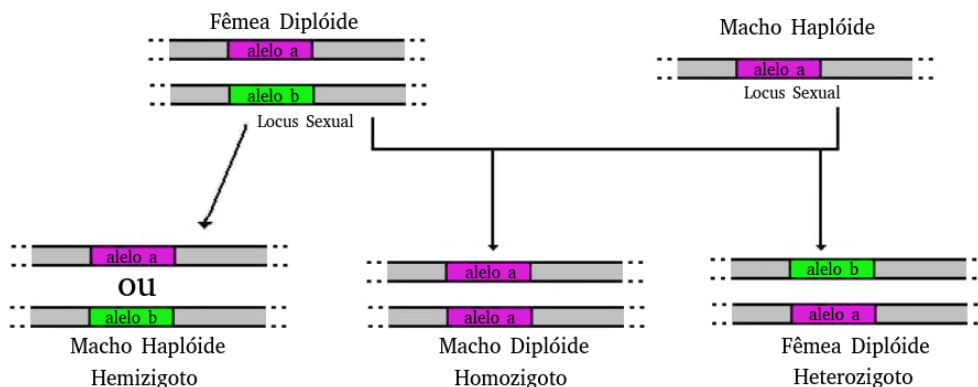


Figura 1.2: Sistema complementar de determinação do sexo com um único locus (sl-CSD), adaptado de [25].

Teoricamente os organismos haplodiploides deveriam possuir uma menor variabilidade genética do que os organismos diploides, devido à rápida eliminação dos alelos deletérios e fixação dos alelos vantajosos via machos [26] e ao seu menor número populacional efetivo [27]. Outra característica que algumas espécies de abelhas possuem, que em teoria pode diminuir sua variabilidade genética, é a eussocialidade. Em espécies eussociais, os indivíduos reprodutivos são apenas as rainhas e os machos. Dessa maneira, por apresentarem menos indivíduos reprodutivos por área, essas espécies possuem menor tamanho populacional efetivo do que espécies de abelhas solitárias [28]. A baixa variabilidade genética é prejudicial às populações por estar relacionada à baixa capacidade adaptativa e ao aumento da sua probabilidade de extinção. Em abelhas, foi descoberto que a baixa variabilidade genética diminui a imunocompetência em *Bombus muscorum* [29] e aumenta a ocorrência de infecções em *Apis* e *Bombus* [29, 30, 31, 32]. Desta forma, esse é mais um processo pelo qual populações com baixa diversidade genética podem diminuir seu tamanho populacional e até se extinguir [33].

Geralmente os fatores que levam as populações ou espécies à extinção podem ser divididos em determinísticos e estocásticos [34]. Os primeiros são aqueles associados à ação humana, tais como desmatamento, poluição, introdução de espécies exóticas, entre outros [34]. Os fatores estocásticos, de acordo com [35], podem ser subdivididos em:

- *Demográficos*: flutuações naturais nas taxas de natalidade, mortalidade e razão sexual;
- *Ambientais*: variação temporal de chuvas, temperatura, predadores, competidores, fontes de comida, entre outros;
- *Catástrofes*: queimadas, secas, inundações, ciclones, invernos rigorosos, entre outros;

- *Genéticos*: perda de variabilidade genética, endogamia e acúmulo de mutações deletérias.

À medida que o tamanho populacional é reduzido o efeito desses fatores aumenta [35]. Extinções ocorrem como resultado da combinação de todos esses fatores, que interagem formando um vórtice de extinção [34]. Além disso, os altos níveis de produção de MD reduzem tanto o número de fêmeas reprodutoras como a produção reprodutiva líquida, o que, por sua vez, reduz a taxa de crescimento intrínseca das populações e, teoricamente, pode resultar na extinção de pequenas populações isoladas [18, 5, 19, 20]. Desta forma, como resultado do aumento da produção de MD em espécies com sl-CSD, a perda sucessiva de fêmeas em cada geração e o consequente aumento das relações sexuais tendenciosas levam a população a um cenário de extinção chamado “vórtice do macho diplóide” [5].

## 1.2 Sistemas Complexos, Passeio Aleatório e Teoria da Percolação

O estudo de sistemas complexos, nomeadamente sistemas de vários indivíduos interagindo de forma não linear, recebeu nos últimos anos um aumento notável no interesse de pesquisadores de várias áreas científicas [36, 37], como física, engenharia, biologia ou ciências sociais.

Ao focar em grandes sistemas que consistem em várias entidades vivas, é muito difícil entendê-los e modelá-los a partir da mera descrição da dinâmica e das interações de algumas entidades individuais localizadas no espaço e no tempo [36]. Em outras palavras, a modelagem da dinâmica individual não leva diretamente a uma descrição matemática dos comportamentos coletivos emergentes.

Entender o papel das interações não lineares é, de fato, um dos maiores desafios no estudo de sistemas complexos, considerando-se que eles estão no centro do surgimento de estados qualitativamente diferentes, a saber, novos estados coletivos que não são combinações simples dos estados das unidades individuais pertencentes ao sistema, ou seja, a dinâmica de cada entidade não é determinada pela dinâmica de todas as outras entidades, mas pela sua ação como um todo [36].

Uma notável dificuldade conceitual decorrente do tratamento do sistema vivo é a falta de paradigmas fundamentais sobre as regras de equilíbrio e conservação [38, 39]. Esta falta de paradigmas impediu vários modelos existentes de fenômenos biológicos, mesmo bem-sucedidos

em muitos aspectos, de gerar uma teoria biológica matemática semelhante às teorias históricas nascidas do encontro entre a matemática e as ciências físicas [36].

Um instrumento matemático que tem aplicação em várias áreas do conhecimento e muito utilizada em modelagem de sistemas complexos é o passeio aleatório, que descreve um caminho através de vários passos sucessivos e aleatórios. Temos como exemplo o caminho de um animal buscando alimento, o caminho traçado por uma molécula de um gás, entre outros. Fugindo do rigor matemático e exemplificando o conceito temos o caso unidimensional, onde uma partícula pode se movimentar em cada passo para frente ou para trás em uma linha reta com uma mesma probabilidade. No caso bidimensional, temos como exemplo uma rede quadrada composta por  $(L \times L)$  sítios, a partícula pode em cada passo se movimentar com a mesma probabilidade para qualquer um dos quatro sítios vizinhos [40]. As áreas de aplicação do passeio aleatório são muito vastas, destacando-se a Física Estatística, Biologia, Ecologia, Química e Computação. Os passeios aleatórios explicam os comportamentos observados em muitos processos dessas áreas e funcionam como um modelo fundamental para o registro de atividades estocásticas [41].

O número de fenômenos naturais que motiva descrevê-los como modelos de passeios aleatórios é considerável. Em física por exemplo, são utilizados como modelos simplificados de movimentos Brownianos, tais como o movimento aleatório de moléculas em líquidos e gases [40]. Em ecologia, usam-se para descrever deslocamentos de animais individualmente e, conseqüentemente, para modelar dinâmicas populacionais. Em genética populacional, descrevem as propriedades estatísticas de deriva genética [42].

Na modelagem de sistemas complexos também é muito utilizada a Teoria da Percolação. O termo percolação vem do latim *percolatio* que significa filtragem e o modelo surge do fenômeno de transporte de um fluido através de um meio poroso (por exemplo, a água em um filtro de areia) e foi formulado por Broadbent e Hammersley em [43]. Eles propuseram um modelo probabilístico de fluxo de um fluido com a aleatoriedade associada ao meio. A teoria da percolação surge como um modelo alternativo aos modelos de fluxo em que a aleatoriedade estava normalmente associada ao fluido [43]. Esses modelos podem ser representados na forma de Autômatos ou de Teoria dos Grafos [44]. Na representação como autômatos, podemos imaginar uma rede suficientemente grande, de modo que os efeitos de fronteiras podem ser negligenciados (rede quadrada). Desta rede quadrada formada por  $(L \times L)$  sítios, temos que se uma certa fração destes sítios está ocupada, aparecerão alguns aglomerados formados por esses sítios ocupados. Esses aglomerados são conhecidos por “clusters” e o estudo da formação destes “clusters” é

chamado de Teoria da Percolação. A Teoria da Percolação é um modelo matemático elaborado para pesquisas de problemas em meios desordenados, tais como modelagem computacional para estudo da propagação de fogo em florestas [44], propagação e difusão de epidemias em uma determinada região, entre outros.

Diferente do que ocorre com outros modelos probabilísticos, tais como processo de difusão ou passeio aleatório, é o meio que é aleatório e não o movimento em si. Assim, já que o modelo de percolação surge do fenômeno de transporte de um fluido através de um meio poroso, ele se preocupa em descrever esse meio que pode ser visto como uma rede de canais aleatórios por onde escoar o fluido, onde podemos sintetizar esse processo supondo que na rede quadrada os sítios são os poros, os canais são os elos entre os sítios e que cada canal esteja aberto ou fechado à passagem do fluido aleatoriamente [44, 45].

Tomando  $p$  como a probabilidade de um certo sítio estar aberto (isto é, acesso permitido), em um modelo de Broadbend e Hammersley [43]  $p$  será a mesma para todos os sítios, ou seja, a probabilidade de ocorrer a permissão da passagem de um certo fluido será a mesma para qualquer local da rede (ver Figura 1.3).

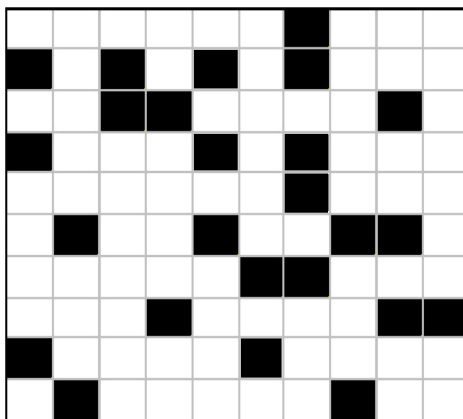


Figura 1.3: Rede quadrada com  $(10 \times 10)$  sítios e preenchidos com probabilidade  $p = 0,25$ .

Ao passo que os sítios vizinhos estejam permitidos ou abertos, estes formarão aglomerados (isto é, farão parte dos aglomerados permitidos) e quando, por exemplo, os dois lados opostos de uma rede quadrada se conectarem pelo caminho criado por esses aglomerados, dizemos que a rede percolou [43]. O correspondente aglomerado é chamado de aglomerado percolante (ver Figura 1.4).

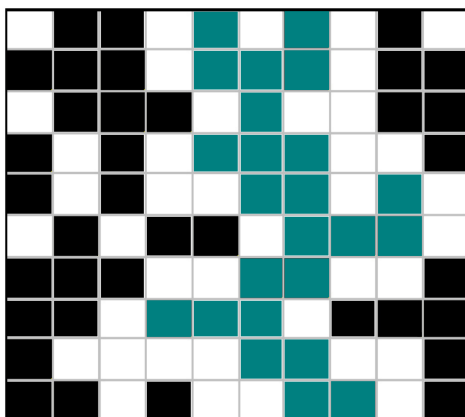


Figura 1.4: Rede quadrada com  $(10 \times 10)$  percolada com  $p_c = 0,6$  e com o aglomerado percolante destacado em azul.

Em uma rede quadrada, à medida que  $p$  aumenta os sítios abertos formarão aglomerados, ou seja, no processo de percolação, o tamanho dos aglomerados depende de  $p$ . Para  $p = 0$  todos os sítios estarão fechados e para  $p = 1$  todos estarão abertos [44]. No entanto, há um certo valor mínimo de  $p$  que resulta em um aglomerado de tamanho infinito ou da rede, denotado por  $p_c$  [44]. Esse valor de  $p_c$  é conhecido como a probabilidade crítica no limiar de percolação ou limite de percolação. O limite de percolação depende da dimensionalidade da estrutura estudada, do seu formato bem como da simetria das partículas, por exemplo em uma grande rede quadrada temos que  $p_c = 0,592746$  ou  $p_c = 59,27\%$  [46]. A tabela 1.2 apresenta os limites de percolação para diversos formatos de estruturas físicas, conforme [44].

Tabela 1.2: Valores do limite de percolação  $p_c$  para diversos formatos e estruturas físicas.

Rede	$p_c$
Hexagonal	0,696200
Quadrada	0,592746
Triangular	0,500000
Cúbica Simples	0,311600

# Capítulo 2

## MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1 Modelo computacional da dispersão do macho por raio de voo em uma rede sem sítios proibidos

Visto que o aparecimento de machos diplóides inférteis está relacionado à endogamia, uma estratégia possível para diminuir essa ocorrência, além do grande número de alelos sexuais e melhorar a diversidade genética é a dispersão de machos haplóides férteis. Desta forma, uma linha de raciocínio é que quanto maior a amplitude de voo, maior a diversidade local em alguma área pequena e menor a frequência de MD. Seguindo esse raciocínio, a referência [47] apresenta um modelo computacional no qual a distribuição geográfica da população é levada em consideração, a fim de estudar a dinâmica populacional de um organismo sl-CSD sob várias combinações de dois parâmetros: habilidades de voo do macho e o número de alelos sexuais.

O modelo [47] considera uma grande rede quadrada  $L \times L$  (tomando  $L = 1024$ ), com uma fêmea e um macho vivendo em cada sítio  $e$ , desta forma, definem a população em  $N = L^2 = 1.048.576 \sim 10^6$ , para cada sexo. Inicialmente, existem apenas machos haplóides, com alelos aleatórios. As fêmeas também inicialmente possuem genótipos heterozigotos diplóides aleatórios. O número total de possíveis alelos sexuais é denotado por  $A$ .

A dinâmica evolutiva começa e em cada passo de tempo  $N$  fêmeas são aleatoriamente lançadas para reproduzir (a mesma fêmea pode ser lançada mais de uma vez ou não). Uma fêmea lançada decide primeiro se produz ou não uma descendência haplóide com probabilidade de 50%,



uma vez que foi definido que a fêmea deveria produzir descendente haplóide ou diplóide indistintamente, como resultado do modelo analítico preliminar no artigo citado. Assim, ela produz um macho haplóide clonando um de seus dois alelos aleatoriamente. Caso contrário, com a mesma probabilidade, uma prole diplóide é testada pelo acasalamento da fêmea com o macho localizado em seu mesmo sítio da rede. Se esse macho é diplóide, nada acontece, a tentativa de reprodução não tem êxito, nenhuma prole é produzida. Caso contrário, se esse macho é haplóide, a fêmea fornece uma cópia de um de seus dois alelos, também tomado aleatoriamente. Combinado com uma cópia do alelo masculino, nascem diplóides. No caso em que essa prole é heterozigoto, será uma fêmea, no caso de ser homozigoto, um macho infértil.

O macho (haplóide ou diplóide) recém-nascido voa para outro sítio aleatório da rede dentro de um raio de voo  $R$  (dentro do disco correspondente, escolhendo aleatoriamente a distância para o local do ninho e o ângulo de voo) e substitui o macho que vive nesse outro local. Define-se ainda que a rede ( $L \times L$ ) é considerada com condições de fronteira periódicas, ou seja, cada borda adjacente à borda oposta, formando um toro. Além disso, o novo parâmetro de controle ( $R < L/2$ ) é medido em unidades da distância entre locais vizinhos da rede (ou a distância média entre as fêmeas vizinhas, um padrão biológico).

Do modelo temos ainda que quando uma fêmea nasce, ela se move para um dos quatro sítios vizinhos na rede, selecionado aleatoriamente e substitui a fêmea que vive lá. Após cada passo de tempo, conta-se o número de machos diplóides, de acordo com a evolução desse número.

Visando medir a diversidade genética em pequenas regiões, foi definida no artigo uma nova quantidade como se segue. Considere uma subrede ( $l \times l$ ) dentro de toda a rede, a pequena região citada hospeda ( $l^2$ ) fêmeas, cada uma com seu próprio genótipo. O número total de possíveis genótipos é  $G = A(A - 1)/2$ .

São contadas quantas fêmeas apresentam cada possível genótipo na região ( $l \times l$ ), obtendo  $G$  inteiros, incluindo zeros na contagem. Uma distribuição Zipf é construída ordenando esses números em ordem decrescente ( $r = 0, 1, 2, \dots, G - 1$ ). O maior número é  $C(r = 0)$ , o segundo maior é  $C(r = 1)$  e assim por diante. O primeiro momento dessa distribuição, ou a classificação média

$$D = \frac{1}{l^2} \sum_{r=0}^{G-1} rC(r)$$

mede a diversidade local. De fato, seu valor é zero no caso em que um único genótipo seja encontrado na região considerada  $C(r = 0) = l^2$ ,  $C(r = 1, 2, \dots, G - 1) = 0$ . Por outro lado,

a diversidade máxima possível é  $D = (G - 1)/2$  quando todos os genótipos possíveis  $G$  são encontrados com a mesma quantidade  $C(r = 0, 1, 2, \dots, G - 1) = l^2/G$ .

Destacou-se ainda que, para pequenas áreas, as estatísticas podem ser melhoradas tomando a média  $D$  em várias regiões  $l \times l$ . Pode-se medir  $D$  em cada uma das  $l \times l$  regiões distintas dentro da rede toda. Por exemplo, com  $L = 1024$  e  $l = 8$  existem 16.384 regiões diferentes  $l \times l$  para efetuar a média.

Seguem os gráficos apresentados no artigo.

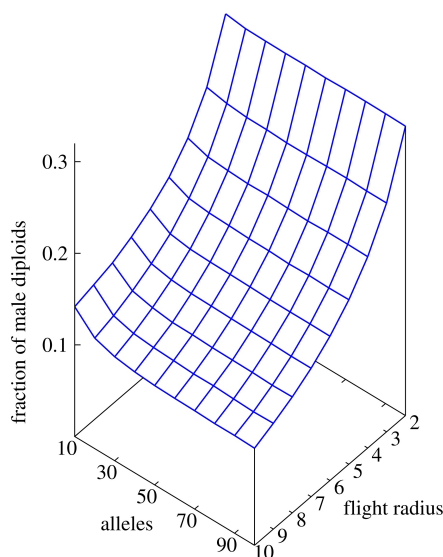


Figura 2.1: Fração de machos diplóides em estado estacionário de equilíbrio. Além de poucas dezenas de alelos ( $A \approx 20$ ), aumentar este número já grande (comparado com o número normal de alelos em outros locos não sexuais) não é mais eficiente na mitigação do aparecimento de machos diplóides. O efeito desse incremento já está saturado nesse intervalo. No entanto, aumentar o raio de vôo do macho ainda é efetivo.

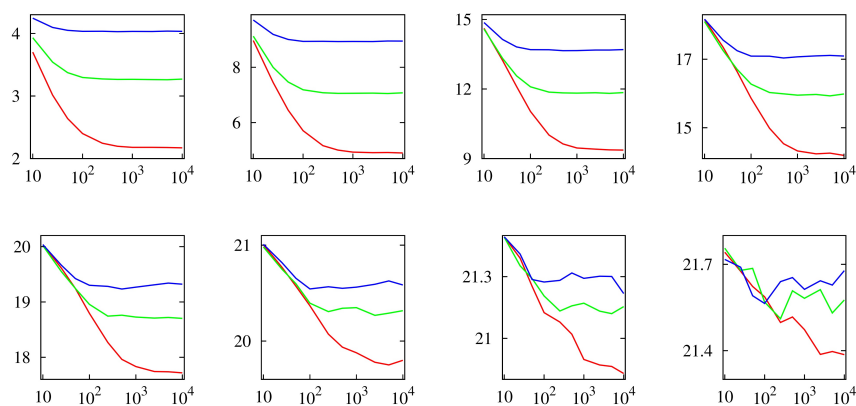


Figura 2.2: Diversidade genética  $D$  (eixos verticais) em função do tempo, para  $A = 10$  alelos sexuais. Esta quantidade  $D$  diminui porque é iniciada em uma configuração aleatória com a máxima diversidade possível. Cada gráfico corresponde a um subrede particular de tamanho  $l \times l$ , com  $l = 4, 8, \dots, 512$  (sequência de leitura normal). Os raios dos voos dos machos são  $R = 2$  (curva inferior),  $R = 5$  (meio) e  $R = 10$  (superior). Ao aumentar  $R$ , obtêm-se menores perdas de diversidade ou menores taxas de endogamia. Observe o efeito maior em pequenas regiões, onde a endogamia é maior.

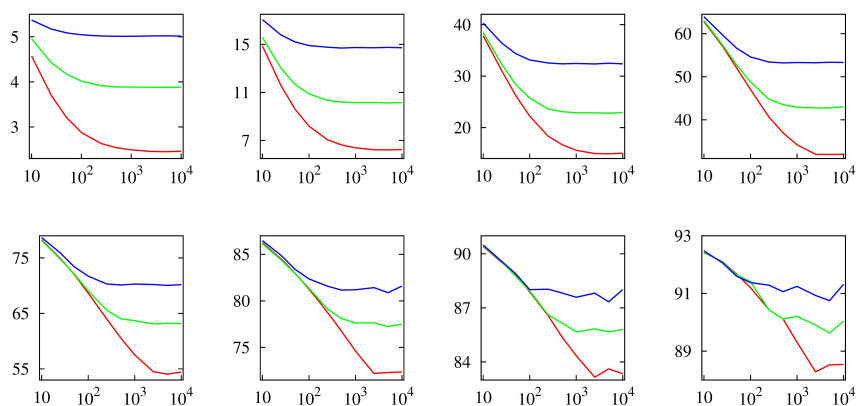


Figura 2.3: Diversidade genética  $D$  (eixos verticais) em função do tempo, para  $A = 20$  alelos sexuais.

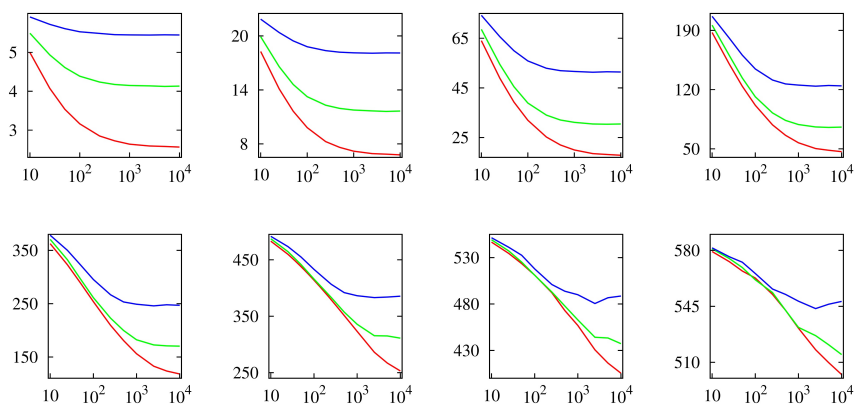


Figura 2.4: Diversidade genética  $D$  (eixos verticais) em função do tempo, para  $A = 50$  alelos sexuais.

## 2.2 Modelo computacional da dispersão do macho por passeio aleatório em uma rede com diversas concentrações de sítios proibidos

No modelo citado anteriormente, a dispersão do macho era dada por um raio  $R$  (dentro do disco correspondente), por toda a rede sem restrição, ou seja, qualquer sítio, escolhido aleatoriamente a distância para o local do ninho e o ângulo de voo, era permitido. Uma mudança significativa foi implementada em nosso modelo, aqui a dinâmica de dispersão de machos recém-nascidos (haplóides ou diplóides) é realizada através de um passeio aleatório, dado um número fixo de passos  $W$  do local de nidificação.

Em cada etapa da caminhada aleatória, um dos quatro sítios vizinhos é escolhido. Se esse local for proibido (veja abaixo), o macho retorna ao local anterior e outro sítio vizinho é lançado novamente. Todo este processo é executado sucessivamente enquanto o número de passos  $W$  não é atingido. Após a conclusão dos  $W$  passos, o macho recém-nascido substitui o macho que habita este local final. A dinâmica da dispersão feminina é, a princípio, a mesma do modelo original. Uma fêmea recém-nascida ocupa um local retirado aleatoriamente dos quatro locais vizinhos da rede e substitui a fêmea encontrada lá. No entanto, se o sítio vizinho escolhido for um sítio proibido (ver abaixo), a fêmea recém-nascida é eliminada.

Outra diferença notável aqui em relação ao modelo de [47] diz respeito à implementação de uma simples estruturação espacial na rede. Uma porcentagem dos sítios proibidos  $C$  é definida aleatoriamente e fixada na rede antes de uma dada simulação, de modo que os organismos não podem ocupá-los durante a dinâmica.

Quando, por exemplo,  $C = 0\%$  toda a rede é permitida (isto é, a mesma situação que [47]) e para  $C = 100\%$  todos os sítios da rede são proibidos, neste caso há nada a fazer.

A implementação de locais proibidos na rede cria áreas isoladas, ou seja, ilhas de vários tamanhos [48, 49], o que permite o estudo de diferentes graus de isolamento e endogamia, uma vez que é razoável supor que quanto menor a área, menor o número de indivíduos e, por sua vez, maior é o grau de endogamia.

Após cada intervalo de tempo, o número de machos diplóides é contado em toda a rede e no fragmento maior (isto é, a ilha continente). A partir destas duas contagens, o número de MD na totalidade das ilhas menores também pode ser levado em consideração (ver Figura 2.5).

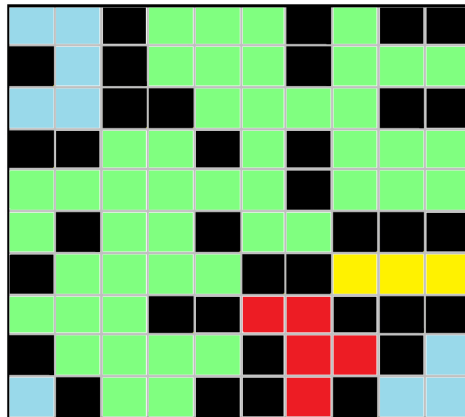


Figura 2.5: Representação de uma rede quadrada ( $10 \times 10$ ) sítios, com concentração de sítios proibidos  $C = 36\%$  (preto), ilha continente (verde) e 3 ilhas pequenas (azul, vermelha e amarela) e com condições de fronteiras periódicas (toro).

# Capítulo 3

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 3.1 Resultados

Inicialmente, apresentamos os resultados referentes ao trade-off entre o aumento do número de alelos e o aumento da dispersão do macho, com uma simples comparação com os resultados de [47]. O raio  $R$  do modelo original deve ser comparado com  $\sqrt{W}$  em nosso modelo sem sítios proibidos, pois o modelo original não implementou essa variável. Assim, é possível perceber que no gráfico gerado por  $C = 0$ , obteve-se um resultado esperado e similar com [47] (Figura 3.1  $\times$  Figura 2.1). Ambos os gráficos sugerem que é irrelevante aumentar  $A$  após um certo valor da ordem de 30 alelos, pois a fração de MD não diminui consideravelmente a partir desse ponto.

A observação de que a quantidade de MD é mais dependente do número de passos aleatórios, ou seja, a dispersão dos machos, que o número de alelos é ainda mais evidente quando a rede começa a se fragmentar. Ao analisar os gráficos correspondentes à rede completa para  $C = 10\%$ ,  $C = 20\%$ ,  $C = 30\%$  e  $C = 42\%$  (Figuras 3.2(a), 3.2(b), 3.2(c) e 3.2(d), respectivamente), pode-se perceber que à medida que aumenta o número de sítios proibidos aleatórios na rede, o aumento no número de alelos torna-se menos relevante. No gráfico de  $C = 30\%$ , verifica-se que a fração de machos diplóides praticamente não se altera além dos valores de  $A$  da ordem de 20 alelos. Além disso, à medida que a concentração de sítios proibidos aumenta, mais acentuado é o gráfico em relação ao número de passos aleatórios e à fração de MD. Em outras palavras, à medida que a concentração de locais proibidos na rede aumenta, a fração de machos diplóides torna-se muito

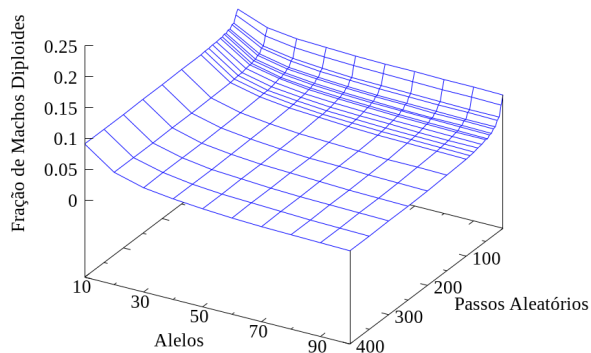


Figura 3.1: Fração de MD em estado estacionário de equilíbrio sem sítios proibidos ( $C = 0$ ), para diferentes números de alelos ( $A$ ) e número de passos ( $W$ ) em passeio aleatório.

mais sensível ao número de passos  $W$  do que ao número de alelos  $A$  (ver Figuras 3.2(a) - 3.2(d) para toda a rede e Figuras 3.3(a) - 3.3(d) para a maior ilha).

As frações de MD encontradas em diferentes concentrações de locais proibidos trazem alguns resultados notáveis. O primeiro e mais óbvio resultado é o aumento da fração de MD no maior fragmento (o continente) e a diminuição nos pequenos fragmentos à medida que a concentração de sítios proibidos avança (Figuras 3.4 e 3.5). A explicação é simples, enquanto a primeira perde área, a segunda ganha área e/ou aumenta o número de pequenas ilhas, bem como seus tamanhos (pedaços da ilha continental são destacados à medida que  $C$  aumenta, formando novas ilhas de tamanhos variados). Apesar disso, as frações de machos diplóides são sempre maiores nos pequenos fragmentos do que na ilha continente. Os dados também revelam uma tendência geral de aumento da fração de MD em toda a rede à medida que ela se torna mais fragmentada (valores mais altos de  $C$ ). Para um valor de  $C = 0$ , o menor valor da fração de MD (para  $A = 100$  e  $W = 400$ , os maiores valores simulados tanto no número de alelos quanto no número de passos) é próximo a 0,026, enquanto aumenta para 0,122 para  $A = 10$  e  $W = 5$ , o menor valor para ambos os parâmetros (veja a Figura 3.1). Quando  $C = 42\%$ , a fração de MD nos mesmos valores de  $A$  e  $W$  aumenta para 0,104 e 0,212 (veja a Figura 3.2(d)). Assim, o maior valor do MD para a configuração sem sítios proibidos é próximo ao valor mais baixo da fração encontrada na configuração com  $C = 42\%$ , sugerindo um aumento significativo no número de machos diplóides na rede fragmentada. A figura 3.6 mostra o comportamento no conjunto de

pequenas ilhas. O mesmo padrão é mostrado nas Figuras 3.7 - 3.9, onde a linha azul (os valores de MD para toda a rede) aumenta consistentemente de  $C = 30\%$  para  $C = 42\%$ .

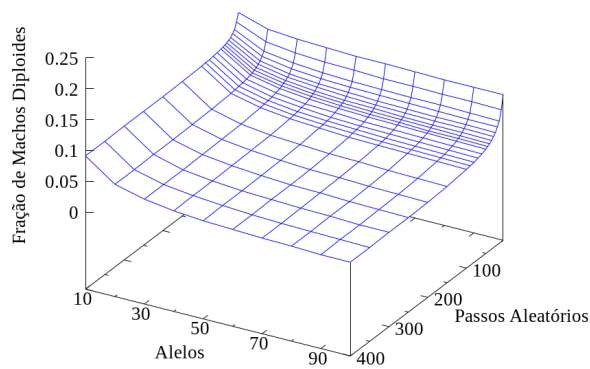
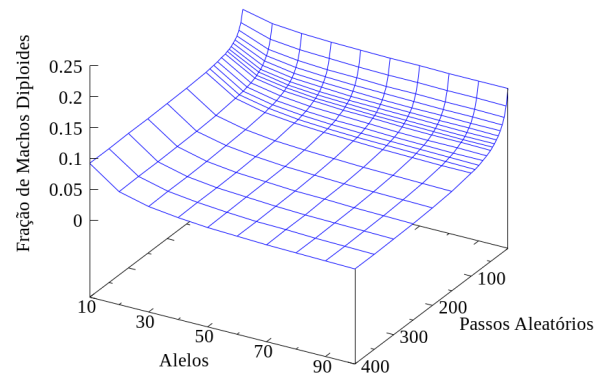
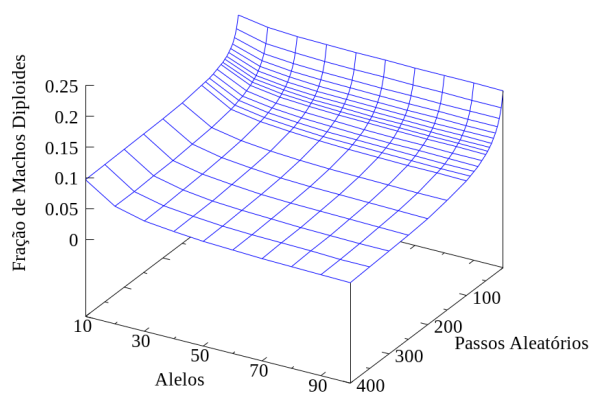
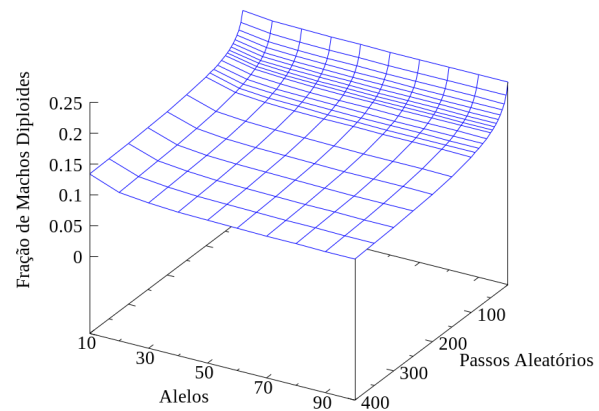
(a)  $C = 10\%$ (b)  $C = 20\%$ (c)  $C = 30\%$ (d)  $C = 42\%$ 

Figura 3.2: Fração do MD em estado estacionário de equilíbrio em toda a rede considerando diferentes números de alelos ( $A$ ), número de passos em passeio aleatório ( $W$ ) e diferentes concentrações de sítios proibidos ( $C$ ).



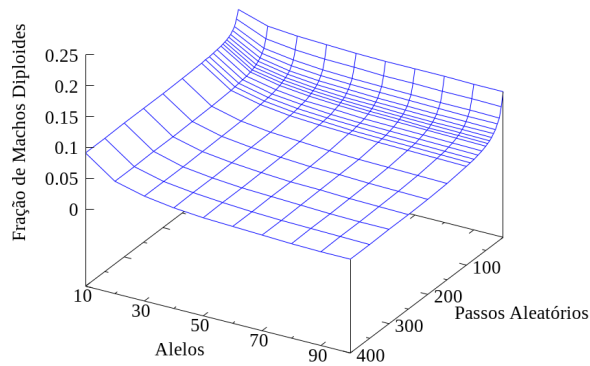
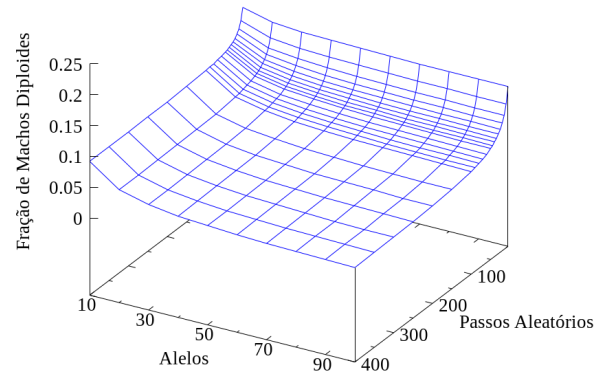
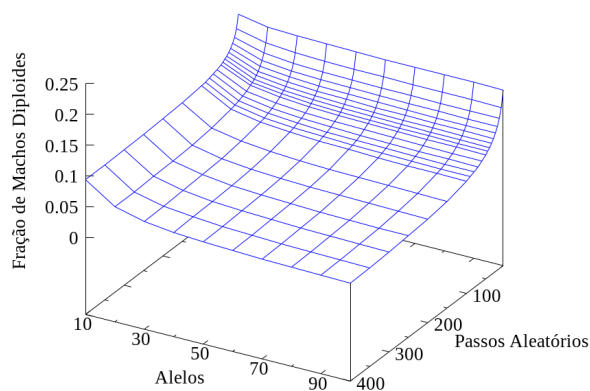
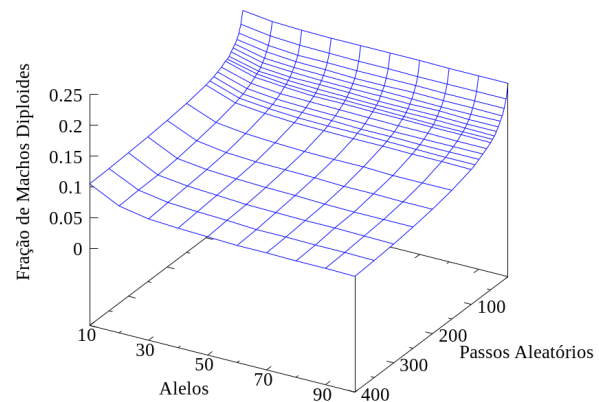
(a)  $C = 10\%$ (b)  $C = 20\%$ (c)  $C = 30\%$ (d)  $C = 42\%$ 

Figura 3.3: Fração do MD em estado estacionário de equilíbrio no maior fragmento considerando diferentes números de alelos, número de passos e diferentes concentrações de sítios proibidos.

Um terceiro padrão é que, no limite de percolação, a fração MD nas pequenas ilhas converge para o valor em toda a rede. Se a concentração de sítios proibidos é baixa, existe uma dessas ilhas muito maior que todas as outras, a ilha continente, ocupando uma fração finita da rede, enquanto os pequenos fragmentos são irrelevantes. Caso contrário, quando  $C$  aumenta e excede o limite de percolação (41% no caso atual de uma rede quadrada), as ilhas se tornam todas pequenas, cada uma contendo uma fração nula de toda a rede no limite termodinâmico de grandes redes

[50, 46, 51, 52] (ver Tabela 3.1). Neste cenário, a fração de machos diplóides nas ilhas menores não é mais insignificante e os valores de MD nas ilhas pequenas se tornam semelhantes aos da rede completa. A comparação das Figuras 3.6 e 3.2(d), respectivamente as frações de MD para os pequenos fragmentos e toda a rede com  $C = 42\%$ , mostra este padrão. A convergência dos valores de MD para pequenos fragmentos e toda a rede considerando vários valores de  $A$  e  $C$  é também representada nas Figuras 3.7 - 3.9.

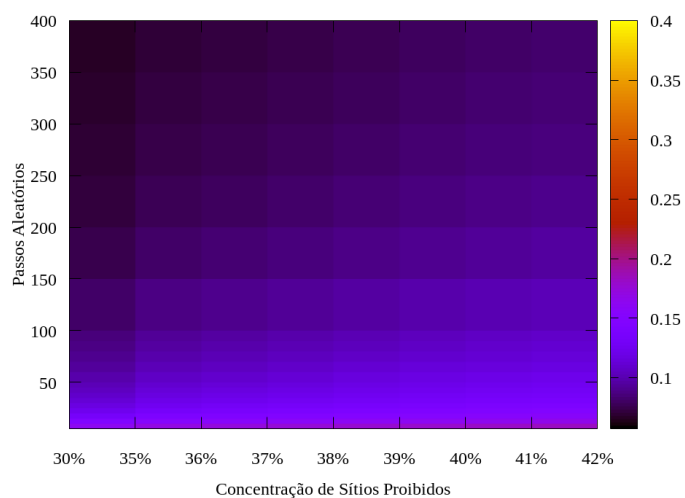


Figura 3.4: Fração de MD na maior ilha considerando diferentes valores de  $W$  e  $C$  e  $A = 20$  (valores encontrados para 200 gerações).

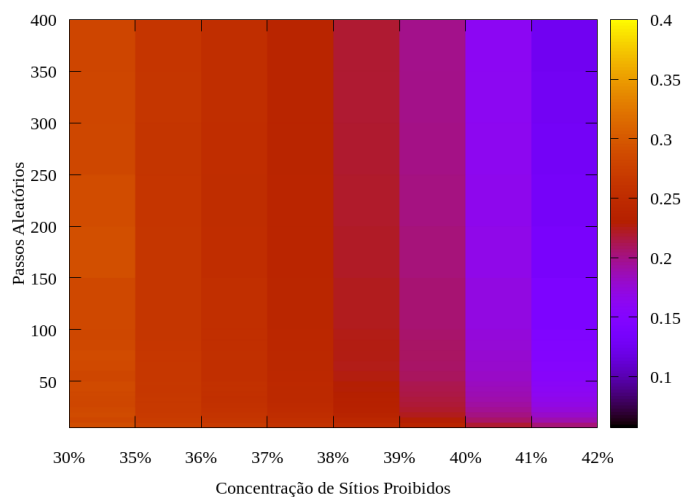


Figura 3.5: Fração de MD nas pequenas ilhas considerando diferentes valores de  $W$  e  $C$  e  $A = 20$  (valores encontrados para 200 gerações).

Mas mesmo que todas as ilhas se tornem pequenas após o limite de percolação, a maior ilha ainda apresenta uma fração menor de MD em comparação com os pequenos fragmentos ou toda a rede. A diferença entre a fração de machos diplóides na maior ilha e os fragmentos pequenos / toda a rede é ainda maior à medida que os valores de  $A$  e  $W$  aumentam (Figuras 3.7 - 3.9). Para  $C = 42\%$ , as frações de MD no fragmento maior, na rede inteira e nos pequenos fragmentos são respectivamente 0,199, 0,212 e 0,213 com  $A = 10$  e  $W = 5$ . Neste caso, o número de MD no fragmento maior representa cerca de 93% do valor em toda a rede. Quando o número de alelos é maior ( $A = 100$ ) e os machos se dispersam muito mais ( $W = 400$ ), os valores de MD caem para 0,063, 0,04 e 0,107, respectivamente. Neste último cenário, a fração de MD no fragmento maior representa apenas cerca de 60% do valor em toda a rede. Quando esta observação é contextualizada sob os resultados de que o aumento de  $W$  é muito mais relevante do que o aumento de  $A$ , parece razoável supor que esta queda diz respeito ao aumento da dispersão do macho.

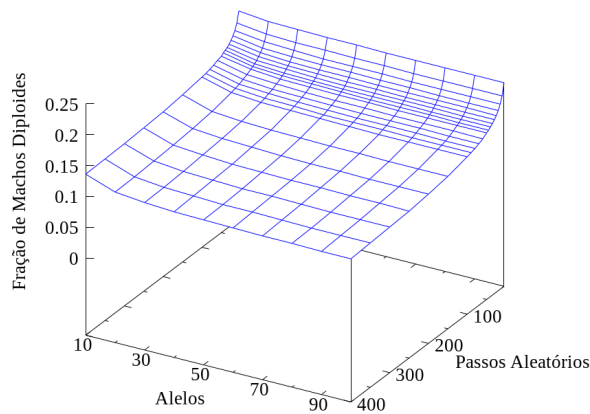


Figura 3.6: Fração de MD em estado estacionário de equilíbrio nas pequenas ilhas considerando diferentes números de alelos ( $A$ ) e número de passos ( $W$ ) em passeio aleatório e 42% de sítios proibidos na rede ( $C = 42\%$ ).

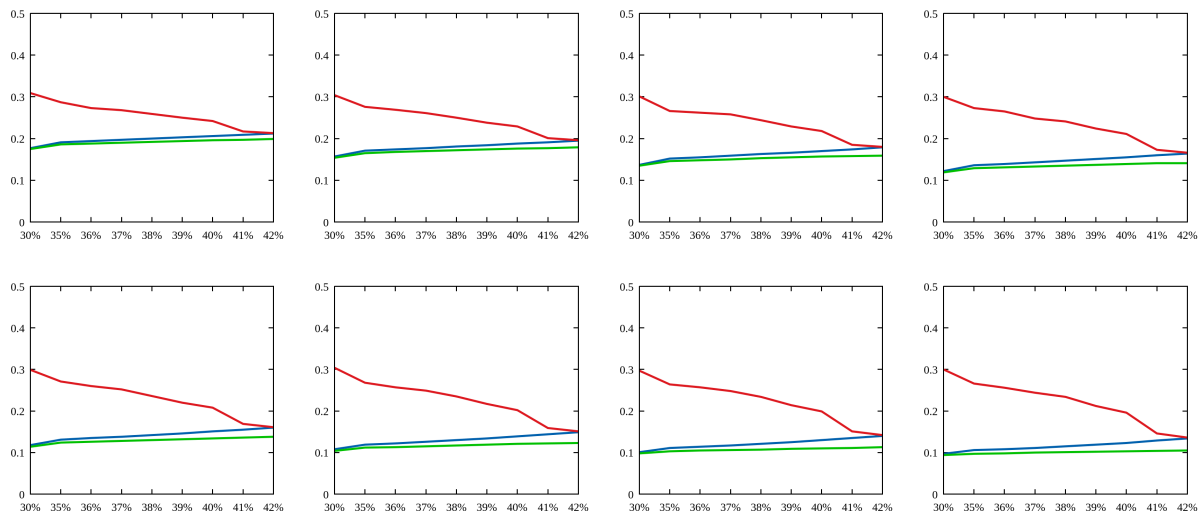


Figura 3.7: Fração de MD para 200 gerações (eixo  $y$ ) em função da concentração de sítios proibidos  $C$  (eixo  $x$ ) e  $A = 10$ . Pequenos fragmentos (vermelho, topo), rede completa (azul, meio) e grande fragmento (inferior verde). Valores de  $W$  da esquerda para a direita: 5, 10, 20, 40, 50, 100, 200 e 400.

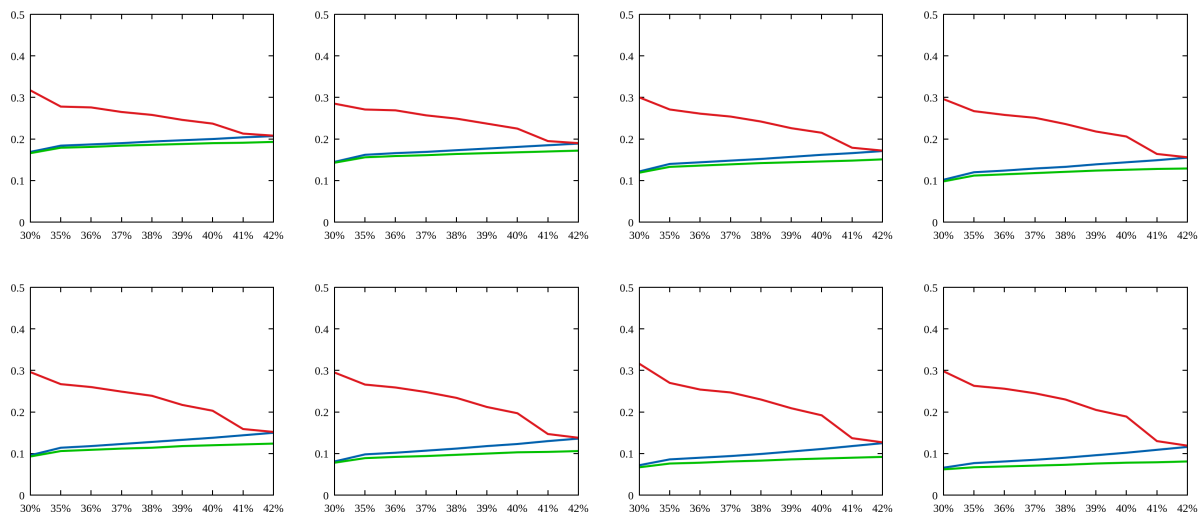


Figura 3.8: Fração de MD para 200 gerações (eixo  $y$ ) em função da concentração de sítios proibidos  $C$  (eixo  $x$ ) e  $A = 20$ .

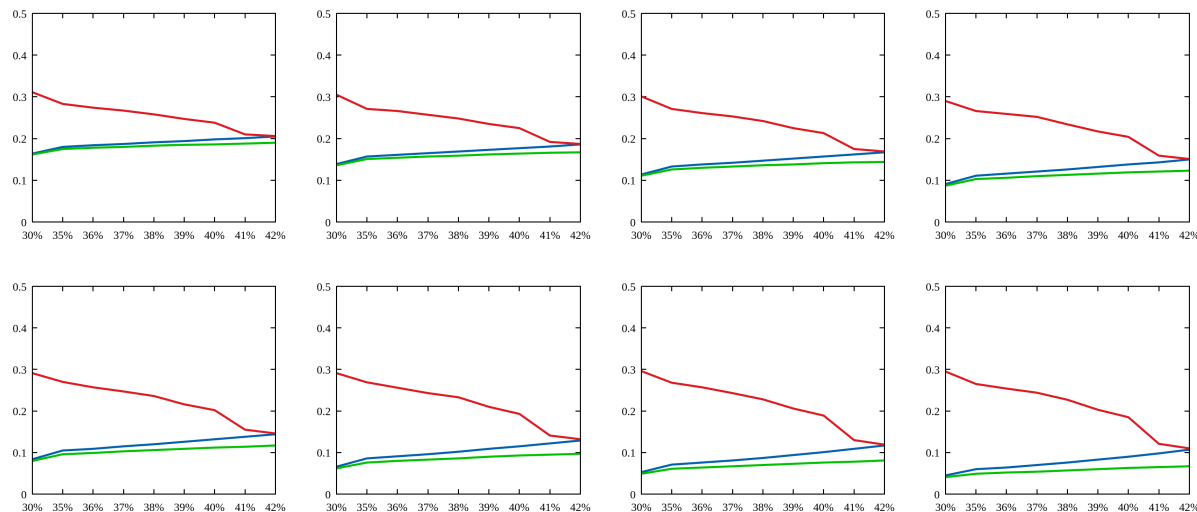


Figura 3.9: Fração de MD para 200 gerações (eixo y) em função da concentração de sítios proibidos  $C$  (eixo x) e  $A = 50$ .

Tabela 3.1: Número de sítios permitidos em relação à concentração de sítios proibidos ( $C$ )

Concentração de Sítios Proibidos	Número de Sítios Permitidos		
	Rede Completa	Ilha Continente	Pequenas Ilhas
30%	734.004	721.549	12.455
35%	681.575	647.765	33.810
36%	671.089	628.550	42.539
37%	660.603	606.242	54.361
38%	650.118	579.017	71.101
39%	639.632	539.022	100.610
40%	629.146	490.405	138.741
41%	618.660	253.287	365.373
42%	608.175	38.563	569.612

## 3.2 Discussão

Os resultados obtidos nas simulações reforçam a maneira pela qual a dispersão dos machos na dinâmica populacional é fundamental. Essa estratégia parece ser essencial para evitar altos graus de endogamia. Os dados também reforçam o efeito deletério da fragmentação na produção de macho diplóide, uma vez que os valores desse parâmetro são sempre maiores em ilhas pequenas

do que no fragmento maior. A detecção de uma mudança qualitativa na dinâmica do macho diplóide após o limite de percolação também é notável. E neste cenário, essa dispersão parece ser de importância adicional. Afinal, a persistência da população em áreas fragmentadas depende do potencial de dispersão e manutenção do fluxo gênico entre fragmentos de habitat.

A dispersão como um processo mais importante do que o investimento no número de alelos reforça os resultados anteriores de estudos de modelagem, tanto para modelos mais simples [47] quanto mais sofisticados [19], além de ser fortemente apoiada por evidências empíricas (por exemplo [53, 54, 55], revisado por [11]). Ainda com relação ao número de alelos, a observação de que a partir de 20 alelos a fração de MD não diminui de forma mais significativa também é apoiada por estudos empíricos, uma vez que o número de alelos de espécies com sl-CSD está concentrado entre 9 e 20 [11].

Entre os principais fatores responsáveis pelo declínio da biodiversidade estão a fragmentação e a perda de habitat [56, 57]. A fragmentação está relacionada com uma perda significativa de espécies de abelhas e vespas (por exemplo [58]), além da erosão massiva da diversidade genética nestes organismos (por exemplo [59, 60]). Esse processo também pode ser assumido como um processo chave na promoção do aumento de MD. Mesmo em modelos teóricos, como sugerido pela maior proporção de MD nas pequenas sub-redes de [47]. Embora a fragmentação seja uma ameaça global, as florestas tropicais são particularmente afetadas por este processo (por exemplo, [61]), aqui incluiu a Mata Atlântica brasileira [62]. Neste último bioma, mais de 80% dos fragmentos são menores que 50 ha, a distância entre eles tende a ser grande e a cobertura das reservas naturais é extremamente limitada [63]. Em pequenos fragmentos, mesmo espécies com alta capacidade de dispersão não se dispersarão muito se não conseguirem atravessar a matriz. Consequentemente, o grau de endogamia em ilhas isoladas aumenta à medida que o tamanho das áreas permitidas diminui, pois os machos não estão muito longe de seu local de nascimento, colaborando com o aumento do grau de endogamia e, eventualmente, levando ao vórtice masculino diplóide [5, 64, 65]. A erosão da variabilidade genética pela fragmentação do habitat é considerada um dos principais responsáveis pela alta produção de MD [66, 67].

Nossa decisão de implementar um modelo onde o organismo simulado é totalmente incapaz de atravessar a matriz (locais proibidos) pode parecer muito restritiva. Mas na natureza podemos encontrar espécies (por exemplo, *Euglossa marianae* [68]) que são realmente restritivas, ocorrendo apenas em grandes fragmentos (maiores que cerca de 6.000 ha) e até mesmo evitando a borda dos fragmentos [68, 69]. A espécie *Euglossa marianae* está provavelmente presa nas

maiores manchas de floresta ao longo de sua distribuição, de modo que a dinâmica proposta aqui pode ser perfeitamente aplicada a ela [68]. As populações das ilhas são mais suscetíveis à extinção do que as do continente, sejam elas ameaçadas pela perda de habitat ou espécies exóticas e possam ser mais sensíveis a fatores genéticos (gargalos e deriva genética) que causam declínio populacional devido à perda de variação genética e endogamia devido ao pequeno tamanho da população [64, 70, 71, 72, 73].

Ainda considerando o modelo apresentado aqui muito simples, assumindo por exemplo que o MD é sempre infértil e que as fêmeas reproduzem apenas uma prole por geração, a proporção de MD encontrada em toda a rede / pequenos fragmentos após a percolação é preocupante. Se considerarmos as espécies de abelhas das orquídeas (Hymenoptera, Apidae, Euglossina), os organismos para os quais este tipo de resultados pode ser aplicado [47], embora alguns estudos sugiram que o número natural de machos diplóides é alto (por exemplo [74]), outros estudos sugerem o contrário [21, 75]. A partir da análise das espécies incluídas nestes diferentes estudos, é possível supor que o maior número de MD foi encontrado em espécies com maior restrição ambiental (por exemplo, a capacidade de atravessar a matriz entre os fragmentos), o que poderia sustentar os resultados aqui apresentados.

Os resultados também apontaram para a importância da dispersão masculina dentro do fragmento maior, mesmo em uma paisagem muito fragmentada, ou seja, a rede após o limite de percolação. Para a maioria das espécies de abelhas, o potencial de dispersão pode estar correlacionado com a distância de forrageamento, essencialmente se as abelhas machos forrageiam e subsequentemente acasalam quando estão longe de seus ninhos [76, 77]. Além disso, quando consideramos que a capacidade de dispersão pode estar relacionada com a distância sobre estes organismos forrageiros, e estes últimos são considerados como positivamente correlacionados com o tamanho do corpo (por exemplo [78]), pode-se esperar uma perda mais pronunciada de espécies de pequeno porte. Em uma paisagem fragmentada, entender a capacidade de voo de abelhas silvestres de diferentes tamanhos é uma importante consideração de conservação [79], e a produção de MD aparece como uma variável importante nesse contexto.

Nossas simulações fornecem resultados adicionais reforçando a importância da dispersão masculina e a produção de machos diplóides. Para todas as implicações de um número elevado de machos diplóides em populações naturais e a posição chave de ambas as vespas, os principais predadores nos ecossistemas tropicais (por exemplo [80]) e abelhas, os polinizadores mais importantes de angiospermas (por exemplo [81]), um número elevado de machos diplóides em

populações naturais deve ser seriamente considerado para todos os possíveis efeitos em cascata na biodiversidade.



# Considerações Finais

Esta dissertação de mestrado assumiu como objetivo analisar os resultados qualitativamente do modelo computacional da dinâmica de produção de machos diplóides em insetos com sistema complementar de determinação do sexo com um único locus (sl-CSD) em função da dispersão dos machos por passeio aleatório, concentração de sítios proibidos na rede quadrada e variação do número de alelos.

Para tal, esta análise apoiou-se num conjunto de variáveis biológicas e espaciais que contemplam a dinâmica de produção de machos diplóides e suas consequências do ponto de vista populacional.

Inicialmente realizou-se revisão de literatura dos conceitos relevantes da biologia perante a dinâmica populacional dos insetos da ordem Hymenoptera, o sistema haplodiplóide, endogamia, entre outros. Em seguida estudou-se programação e modelagem computacional, com auxílio de modelos similares a pesquisa.

Foram realizados vários testes para verificar os algoritmos em nosso modelo. Os primeiros testes foram realizados implementando a dispersão do macho por um raio, conforme apresentou o artigo [47]. Em seguida implementamos o passeio aleatório e após vários testes implementamos os sítios proibidos na rede quadrada.

Com a implementação das zonas proibidas na rede quadrada e do passeio aleatório como dispersão do macho, iniciou-se a fase de coletar os dados obtidos das simulações. Concluindo essa etapa passamos a interpretar esses dados visando explorar um trade-off entre um número crescente de alelos e um aumento na dispersão de machos, inseridos em ambientes com diversas concentrações de sítios proibidos, como mecanismos para promover a manutenção da heterozigose em populações de Hymenoptera sob sl-CSD. Desta forma, os principais resultados obtidos de nossas simulações são:

- i. o número MD depende mais do número de passos aleatórios no voo do macho do que do número de alelos;
- ii. a frequência de MD nos pequenos fragmentos se torna a mesma que toda a rede quando o limite de percolação é atingido;
- iii. o número de passos aleatórios explica a diferença entre o número de MD encontrado no fragmento maior e nos fragmentos pequenos quando o limite de percolação é atingido.

A implementação de sítios proibidos na rede cria ilhas de diversos tamanhos (áreas isoladas), totalmente isoladas umas das outras, ou seja, os insetos ficam confinados, sem possibilidade de acesso às outras ilhas vizinhas e, portanto, em um estudo futuro é interessante verificar se esses resultados procedem para simulações onde é possível o acesso entre ilhas.

Por fim, este estudo mostra como a modelagem é uma excelente ferramenta na pesquisa de diversas áreas do conhecimento que pela complexidade recorre a mecanismo de investigação em Sistemas Complexos, apresentando resultados similares aos encontrados na literatura. Muito há ainda que se percorrer no campo da investigação nesta área, portanto este trabalho constituiu apenas uma contribuição aos estudos correlatos.

# Referências Bibliográficas

- 1 HEIMPEL, G. E.; de Boer, J. G. Sex determination in the Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, v. 53, p. 209 – 230, 2008. ISSN 0066-4170.
- 2 WHITING, P. W. Selective Fertilization and Sex-Determination in Hymenoptera. *Science*, American Association for the Advancement of Science, v. 78, p. 537 – 538, 1933. ISSN 0036-8075.
- 3 COOK, J. M. Sex determination in the Hymenoptera: a review of models and evidence. *Heredity*, The Genetical Society of Great Britain SN, v. 71, p. 421 EP, Oct 1993.
- 4 WU, Z. et al. Single-locus complementary sex determination absent in *Heterospilus prosopidis* (Hymenoptera: Braconidae). *Heredity*, The Genetics Society SN, v. 95, p. 228 EP, Aug 2005.
- 5 ZAYED, A.; PACKER, L. Complementary sex determination substantially increases extinction proneness of haplodiploid populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, National Academy of Sciences, v. 102, p. 10742 – 10746, 2005. ISSN 0027-8424.
- 6 ASPLEN, M. K. et al. Ancestral state reconstruction analysis of hymenopteran sex determination mechanisms. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 22, p. 1762–1769, 2009.
- 7 van Wilgenburg, E.; DRIESSEN, G.; BEUKEBOOM, L. W. Single locus complementary sex determination in Hymenoptera: an “unintelligent” design? *Frontiers in Zoology*, v. 3, p. 1, Jan 2006. ISSN 1742-9994.
- 8 OWEN, R. E.; PACKER, L. Estimation of the proportion of diploid males in populations of Hymenoptera. *Heredity*, v. 72, p. 219 – 227, 1994.
- 9 ELIAS, J.; MAZZI, D.; DORN, S. No Need to Discriminate? reproductive Diploid Males in a Parasitoid with Complementary Sex Determination. *PLOS ONE*, Public Library of Science, v. 4, p. 1 – 7, 06 2009.
- 10 COWAN, D. P.; STAHLHUT, J. K. Functionally reproductive diploid and haploid males in an inbreeding hymenopteran with complementary sex determination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, National Academy of Sciences, v. 101, p. 10374–10379, 2004. ISSN 0027-8424.
- 11 COOK, J. M.; CROZIER, R. H. Sex determination and population biology in the Hymenoptera. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 10, p. 281 – 286, 1995. ISSN 0169-5347.
- 12 ROSS, K. G. et al. Effect of a founder event on variation in the genetic sex-determining system of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Genetics*, Genetics, v. 135, p. 843 – 854, 1993. ISSN 0016-6731.

- 13 HARPUR, B. A.; SOBHANI, M.; ZAYED, A. A review of the consequences of complementary sex determination and diploid male production on mating failures in the Hymenoptera. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, v. 146, p. 156 – 164, 2013.
- 14 ROSS, K. G.; FLETCHER, D. J. C. Diploid Male Production: A Significant Colony Mortality Factor in the Fire Ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera:Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Springer, v. 19, p. 283 – 291, 1986. ISSN 03405443, 14320762.
- 15 BUTTERMORE, R. E. et al. Assessment of the genetic base of Tasmanian bumble bees (*Bombus terrestris*) for development as pollination agents. *Journal of Apicultural Research*, Taylor & Francis, v. 37, p. 23 – 25, 1998.
- 16 ZAYED, A.; CONSTANTIN, S. A.; PACKER, L. Successful Biological Invasion despite a Severe Genetic Load. *PLOS ONE*, Public Library of Science, v. 2, p. 1–6, 09 2007.
- 17 WU, Z. et al. Complementary Sex Determination in Hymenopteran Parasitoids and its Implications for Biological Control. *Insect Science*, v. 10, p. 81–93, 2003.
- 18 ZAYED, A. Effective population size in Hymenoptera with complementary sex determination. *Heredity*, v. 93, p. pp. 627–630–2004 v.93 no.6, 2004.
- 19 HEIN, S.; POETHKE, H.-J.; DORN, S. What stops the ‘diploid male vortex’? a simulation study for species with single locus complementary sex determination. *Ecological Modelling*, v. 220, p. 1663 – 1669, 2009. ISSN 0304-3800.
- 20 WHITEHORN, P. R. et al. Impacts of inbreeding on bumblebee colony fitness under field conditions. *BMC Evolutionary Biology*, v. 9, p. 152, Jul 2009. ISSN 1471-2148.
- 21 TAKAHASHI, N. C. et al. A Reanalysis of Diploid Male Frequencies in Euglossine Bees (Hymenoptera: Apidae). *Evolution*, v. 55, p. 1897 – 1899, 2001.
- 22 WHITING, P. W. Multiple Alleles in Complementary Sex Determination of Habrobracon. *Genetics*, v. 28, p. 365–382, Sep 1943. ISSN 0016-6731. 17247094[pmid].
- 23 GAULD, I. D.; LASALLE, J. Book; Book/Illustrated. *Hymenoptera and biodiversity*. [S.l.]: Wallingford : CAB International, 1993. Includes bibliographies and index. ISBN 085198830X.
- 24 GOULET, H.; HUBER, J. T. Book; Book/Illustrated. *Hymenoptera of the world : an identification guide to families*. [S.l.]: Ottawa, Ontario : Centre for Land and Biological Resources Research, 1993. Issued by: Research Branch. ISBN 0660149338.
- 25 MANOLAKOU, P.; LAVRANOS, G.; ANGELOPOULOU, R. Molecular patterns of sex determination in the animal kingdom: A comparative study of the biology of reproduction. v. 4, p. 59, 02 2006.
- 26 SUOMALAINEN, E. Significance of parthenogenesis in the evolution of insects. *Annual Review of Entomology*, Annual Reviews 4139 El Camino Way, PO Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA, v. 7, n. 1, p. 349–366, 1962.
- 27 CROZIER, R. H. Counter-intuitive property of effective population size. *Nature*, Nature Publishing Group, v. 262, p. 384, 1976.

- 28 PAMILO, P.; Varvio-Aho, S.; PEKKARINEN, A. Low enzyme gene variability in Hymenoptera as a consequence of haplodiploidy. *Hereditas*, Wiley Online Library, v. 88, p. 93–99, 1978.
- 29 WHITEHORN, P. R. et al. Genetic diversity, parasite prevalence and immunity in wild bumblebees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, The Royal Society, v. 278, p. 1195–1202, 2011.
- 30 BAER, B.; Schmid-Hempel, P. Unexpected consequences of polyandry for parasitism and fitness in the bumblebee, *Bombus terrestris*. *Evolution*, BioOne, v. 55, p. 1639–1643, 2001.
- 31 TARPY, D. R. Genetic diversity within honeybee colonies prevents severe infections and promotes colony growth. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, The Royal Society, v. 270, p. 99–103, 2003.
- 32 CAMERON, S. A. et al. Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, National Acad Sciences, v. 108, p. 662–667, 2011.
- 33 FRANCISCO, F. de O. *Estrutura e diversidade genética de populações insulares e continentais de abelhas da Mata Atlântica*. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, 2012.
- 34 FRANKHAM, R.; BALLOU, J. D.; BRISCOE, D. A. *A primer of conservation genetics*. [S.l.]: Cambridge University Press, 2004.
- 35 SHAFFER, M. L. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, American Institute of Biological Sciences Circulation, AIBS, 1313 Dolley Madison Blvd., Suite 402, McLean, VA 22101. USA, v. 31, p. 131–134, 1981.
- 36 COSCIA, V. On the mathematical theory of living systems, I: Complexity analysis and representation. *Mathematical and Computer Modelling*, v. 54, p. 1919 – 1929, 2011. ISSN 0895-7177.
- 37 BELLOMO, N. et al. Mathematics and Complexity in life and Human Sciences. *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*, v. 20, p. 1391–1395, 2010.
- 38 HARTWELL, L. H. et al. From molecular to modular cell biology. *Nature*, Nature Publishing Group, v. 402, p. C47, 1999.
- 39 HERRERO, M. A. On the role of mathematics in biology. *Journal of mathematical biology*, Springer, v. 54, p. 887–889, 2007.
- 40 SALINAS, S. R. d. *Introdução a Física Estatística*. [S.l.]: Edusp, 1997.
- 41 WIRTH, E.; SZABÓ, G.; CZINKÓCZKY, A. Measure Landscape Diversity with Logical Scout Agents. *ISPRS - International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, XLI-B2, p. 491–495, 2016.
- 42 GOEL, N. S.; Richter-Dyn, N. *Stochastic models in biology*. [S.l.]: Elsevier, 2016.
- 43 BROADBENT, S. R.; HAMMERSLEY, J. M. Percolation processes: I. Crystals and mazes. *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, Cambridge University Press, v. 53, p. 629 – 641, 1957.

- 44 STAUFFER, D.; AHARONY, A. *Introduction to percolation theory*. Revised 2nd ed. [S.l.]: CRC press, 2014.
- 45 RESENDE, D. C. *Monte Carlo em redes de Spins aplicado a estruturas percolantes*. Tese (Doutorado) — Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF), 2016.
- 46 NEWMAN, M. E. J.; ZIFF, R. M. Efficient Monte Carlo algorithm and high-precision results for percolation. *Physical Review Letters*, APS, v. 85, p. 4104–4107, 2000.
- 47 FARIA, L. R. R. et al. Diploid male dynamics under different numbers of sexual alleles and male dispersal abilities. *Theory in Biosciences*, v. 135, p. 111 – 119, Sep 2016. ISSN 1611-7530.
- 48 STAUFFER, D.; AHARONY, A. Book. *Introduction to percolation theory*. 2nd ed.. ed. [S.l.]: Taylor & Francis London, 1992. ISBN 0748400273.
- 49 Sá Martins, J. S.; OLIVEIRA, P. M. C. de. Computer simulations of statistical models and dynamic complex systems. *Brazilian Journal of Physics*, SciELO Brasil, v. 34, p. 1077 – 1101, 2004.
- 50 NEWMAN, M. E. J.; ZIFF, R. M. Fast Monte Carlo algorithm for site or bond percolation. *Physical Review E*, American Physical Society, v. 64, p. 016706, Jun 2001.
- 51 OLIVEIRA, P. M. C. de; NÓBREGA, R. A.; STAUFFER, D. Corrections to finite size scaling in percolation. *Brazilian Journal of Physics*, SciELO Brasil, v. 33, p. 616–618, 2003.
- 52 OLIVEIRA, P. M. C. de; NÓBREGA, R. A.; STAUFFER, D. Are the tails of percolation thresholds Gaussians? *Journal of Physics A: Mathematical and General*, IOP Publishing, v. 37, p. 3743, 2004.
- 53 METZGER, M. et al. Does Kin Recognition and Sib-Mating Avoidance Limit the Risk of Genetic Incompatibility in a Parasitic Wasp? *PLOS ONE*, Public Library of Science, v. 5, p. 1–6, 10 2010.
- 54 GU, H.; DORN, S. Mating system and sex allocation in the gregarious parasitoid *Cotesia glomerata*. *Animal Behaviour*, v. 66, p. 259 – 264, 2003. ISSN 0003-3472.
- 55 López-Urbe, M. M. et al. Nest Suitability, Fine-Scale Population Structure and Male-Mediated Dispersal of a Solitary Ground Nesting Bee in an Urban Landscape. *PLOS ONE*, Public Library of Science, v. 10, p. 1–20, 05 2015.
- 56 DOBSON, A. et al. Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology*, Wiley Online Library, v. 87, p. 1915–1924, 2006.
- 57 CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, Nature Publishing Group, v. 486, p. 59, 2012.
- 58 MORATO, E. F.; CAMPOS, L. A. de O. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias em uma área da Amazônia Central. *Revista Brasileira de Zoologia*, SciELO, v. 17, p. 429 – 444, 06 2000. ISSN 0101-8175.
- 59 ELLIS, J. S. et al. Extremely low effective population sizes, genetic structuring and reduced genetic diversity in a threatened bumblebee species, *Bombus sylvarum* (Hymenoptera: Apidae). *Molecular Ecology*, v. 15, p. 4375–4386, 2006.

- 60 LIU, M. et al. Contrasting genetic responses to population fragmentation in a coevolving fig and fig wasp across a mainland–island archipelago. *Molecular Ecology*, v. 22, p. 4384–4396, 2013.
- 61 SKOLE, D.; TUCKER, C. Tropical Deforestation and Habitat Fragmentation in the Amazon: Satellite Data from 1978 to 1988. *Science*, American Association for the Advancement of Science, v. 260, p. 1905–1910, 1993. ISSN 0036-8075.
- 62 RANTA, P. et al. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity & Conservation*, v. 7, p. 385–403, Mar 1998.
- 63 RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, v. 142, p. 1141 – 1153, 2009. ISSN 0006-3207. Conservation Issues in the Brazilian Atlantic Forest.
- 64 FRANKHAM, R. Conservation genetics. *Annual Review of Genetics*, Annual Reviews 4139 El Camino Way, PO Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA, v. 29, p. 305–327, 1995.
- 65 BOFF, S. et al. Island isolation reduces genetic diversity and connectivity but does not significantly elevate diploid male production in a neotropical orchid bee. *Conservation Genetics*, Springer, v. 15, p. 1123–1135, 2014.
- 66 ZAYED, A.; ROUBIK, D. W.; PACKER, L. Use of diploid male frequency data as an indicator of pollinator decline. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, The Royal Society, v. 271, p. S9–S12, 2004. ISSN 0962-8452.
- 67 López-Urbe, M. M.; ALMANZA, M. T.; ORDÓÑEZ, M. Diploid Male Frequencies in Colombian Populations of Euglossine [Bees. *Biotropica*, v. 39, p. 660–662, 2007.
- 68 NEMÉSIO, A. Are orchid bees at risk? First comparative survey suggests declining populations of forest-dependent species. *Brazilian Journal of Biology*, SciELO, v. 73, p. 367 – 374, 05 2013. ISSN 1519-6984.
- 69 COSWOSK, J. A. et al. Responses of Euglossine Bees (Hymenoptera, Apidae, Euglossina) to an Edge-Forest Gradient in a Large Tabuleiro Forest Remnant in Eastern Brazil. *Neotropical Entomology*, v. 47, p. 447–456, Aug 2018. ISSN 1678-8052.
- 70 FRANKHAM, R. Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity*, Nature Publishing Group, v. 78, p. 311, 1997.
- 71 GERLACH, J. Preliminary conservation status and needs of an oceanic island fauna: the case of Seychelles insects. *Journal of Insect Conservation*, Springer, v. 12, p. 293–305, 2008.
- 72 DENNIS, R. L. H. et al. Butterflies of European islands: the implications of the geography and ecology of rarity and endemism for conservation. *Journal of Insect Conservation*, Springer, v. 12, p. 205–236, 2008.
- 73 NEW, T. R. Insect conservation on islands: setting the scene and defining the needs. *Journal of Insect Conservation*, Springer, v. 12, p. 197–204, 2008.
- 74 ROUBIK, D. W.; WEIGT, L. A.; BONILLA, M. A. Population Genetics, Diploid Males, and Limits to Social Evolution of Euglossine Bees. *Evolution*, v. 50, p. 931–935, 1996.

- 75 C.GIANGARELLI, D. et al. Orchid bees: a new assessment on the rarity of diploid males in populations of this group of Neotropical pollinators. *Apidologie*, v. 46, p. 606–617, Sep 2015. ISSN 1297-9678.
- 76 EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, Cambridge University Press, v. 81, p. 117–142, 2006.
- 77 SUNI, S. S.; BROSI, B. J. Population genetics of orchid bees in a fragmented tropical landscape. *Conservation Genetics*, Springer, v. 13, p. 323–332, 2012.
- 78 GREENLEAF, S. S. et al. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, v. 153, p. 589–596, Sep 2007. ISSN 1432-1939.
- 79 WRIGHT, I.; ROBERTS, S.; COLLINS, B. Evidence of forage distance limitations for small bees (Hymenoptera: Apidae). *EJE*, v. 112, p. 303–310, 2015. ISSN 12105759.
- 80 RAW, A. The third trophic level of plant defence: neotropical social wasps' use of odours of freshly damaged leaves when hunting. *Revista Brasileira de Zoologia*, SciELO, v. 15, p. 1075 – 1092, 12 1998. ISSN 0101-8175.
- 81 BAWA, K. S. Plant-Pollinator Interactions in Tropical Rain Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 21, p. 399–422, 1990.