



Rodrigo Pasti

COMPUTAÇÃO BIOGEOGRÁFICA:  
FUNDAMENTOS, ESTRUTURA CONCEITUAL E  
APLICAÇÕES

Campinas

2013





Universidade Estadual de Campinas

Faculdade de Engenharia Elétrica e de Computação

# COMPUTAÇÃO BIOGEOGRÁFICA: FUNDAMENTOS, ESTRUTURA CONCEITUAL E APLICAÇÕES

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Elétrica da Faculdade de Engenharia Elétrica e de Computação da Universidade Estadual de Campinas para a obtenção do título de Doutor em Engenharia Elétrica, na área de concentração: Engenharia de Computação.

Orientador: Prof. Dr. Fernando José Von Zuben

Co-orientador: Prof. Dr. Leandro Nunes de Castro  
Silva

Este exemplar corresponde à versão final da tese defendida por Rodrigo Pasti, e orientada pelo Prof. Fernando José Von Zuben.

---

Campinas

2013

iii

Ficha catalográfica  
Universidade Estadual de Campinas  
Biblioteca da Área de Engenharia e Arquitetura  
Rose Meire da Silva - CRB 8/5974

P268c Pasti, Rodrigo, 1980-  
Computação Biogeográfica : fundamentos, estrutura conceitual e aplicações /  
Rodrigo Pasti. – Campinas, SP : [s.n.], 2013.

Orientador: Fernando José Von Zuben.  
Coorientador: Leandro Nunes de Castro Silva.  
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Faculdade de  
Engenharia Elétrica e de Computação.

1. Computação natural. 2. Ecossistemas. 3. Biogeográfica. I. Von Zuben,  
Fernando José, 1968-. II. Silva, Leandro Nunes de Castro. III. Universidade  
Estadual de Campinas. Faculdade de Engenharia Elétrica e de Computação. IV.  
Título.

Informações para Biblioteca Digital

**Título em inglês:** Biogeographic Computation : foundations, conceptual framework and applications

**Palavras-chave em inglês:**

Natural computation

Ecosystems

Biogeographic

**Área de concentração:** Engenharia de Computação

**Titulação:** Doutor em Engenharia Elétrica

**Banca examinadora:**

Fernando José Von Zuben [Orientador]

Renato Krohling

Pedro Paulo Balbi

Romis Ribeiro de Faissol Attux

Guilherme Palermo Coelho

**Data de defesa:** 18-03-2013

**Programa de Pós-Graduação:** Engenharia Elétrica

## COMISSÃO JULGADORA - TESE DE DOUTORADO

**Candidato:** Rodrigo Pasti

**Data da Defesa:** 18 de março de 2013

**Título da Tese:** "Computação Biogeográfica: Fundamentos, Estrutura Conceitual e Aplicações"

Prof. Dr. Fernando José Von Zuben (Presidente): Fernando José Von Zuben

Prof. Dr. Renato Antonio Krohling: Renato Krohling

Dr. Pedro Paulo Balbi: Pedro Paulo Balbi

Prof. Dr. Romis Ribeiro de Faissol Attux: Romis Ribeiro de Faissol Attux

Prof. Dr. Guilherme Palermo Coelho: Guilherme Palermo Coelho



*Dedico esta tese aos meus pais Luiz e Maria  
e à minha esposa Francine*



## *Agradecimentos*

Com a conclusão desta tese vieram muitos aprendizados, e um deles foi que conceber uma tese não é uma tarefa de apenas alguns anos, é algo que se constrói ao longo de toda uma vida. Neste sentido, devo destacar as pessoas com as quais estão presentes desde o meu nascimento: meus pais. Deram-me todo o amor, apoio e incentivo necessário para chegar até aqui. Sem eles não estaria escrevendo este agradecimento agora.

Durante os anos de tese, descobri que um verdadeiro amor pode dar um novo sentido à vida. Grande parte do que sou devo à minha companheira para todo (e de todo) sempre: minha esposa Francine (minha Coisica). Nem precisaria dizer que ela foi fundamental para que eu conseguisse elaborar esta tese.

Amizade, compreensão, paciência, humildade, motivação, conhecimento, autocrítica, filosofia, paixão pelo que faz. Estas palavras resumem bem o que representa para mim meus amigos e orientadores Leandro e Fernando. Meu agradecimento é eterno e seguirei muito bem seus ensinamentos.

Poderia escrever um livro a respeito da experiência fantástica e única que é ter a amizade de um ser de outra espécie. Ele não sabe ler, e tampouco sabe da existência de uma tese, mas deixo aqui um agradecimento ao meu gatinho Luan. Sua inocência, seu amor e seu companheirismo me deram paciência e inspiração para a escrita da tese.

Quero deixar um agradecimento ao meu grande amigo do sertão de Minas Gerais: Renato Dourado Maia. Pelos trabalhos publicados juntos. Pela companhia nas viagens aos congressos. Pelas inúmeras ajudas com a tese. Pelas inúmeras filosofias e risadas.

Ao amigo Juan Manuel Adán Coello por ter me dado oportunidade de ser professor.

Ao amigo Guilherme Palermo Coelho, por ter ajudado a escrever o artigo de ensembles de redes neurais. Esse deu trabalho!

Um agradecimento especial a todos os amigos do LBiC e LCoN pelo companheirismo, ajuda e opiniões sobre a tese. Aos professores Paulo Augusto Valente Ferreira, Rafael Santos Mendes, Romis Ribeiro de Faissol Attux, Fernando José Von Zuben e Akebo Yamakami pelos ensinamentos nas disciplinas, os quais foram muito valiosos para a concepção da tese. Agradeço também a todos os membros da comunidade da FEEC, em especial do DCA e da secretaria de pós-graduação, que sempre me ajudaram prontamente quando precisei.

O que seria dessa tese sem todo o conhecimento que me foi passado? O que seria de uma tese sem os primeiros passos? Por isso sempre terei comigo meu agradecimento a todos os professores que tive ao longo da vida.

A complexidade da natureza me fascina. Fico deslumbrado ao estudá-la, entendê-la e “descobri-la”. Por fim, um agradecimento a quem criou a natureza, a qual me permite pensar e raciocinar.



## Resumo

Existem muitas formas de se entender e descrever a natureza, sendo que a Computação Natural parte do princípio de que sistemas naturais são processadores de informação, ou seja, realizam computação. Esta tese recorre aos mecanismos da Computação Natural para o entendimento das computações realizadas em um sistema natural específico: os ecossistemas. O primeiro passo está fundamentado na ciência da Biogeografia, que estuda os ecossistemas e seus padrões emergentes. Na Biogeografia, é possível identificar elementos, relações entre eles e processos. A principal contribuição desta tese está na formalização computacional da Biogeografia, dando origem à Computação Biogeográfica. A proposta da Computação Biogeográfica é desenvolvida em várias frentes. A primeira delas promove a formalização do metamodelo, definido como uma estrutura conceitual que busca contextualizar a existência de ecossistemas artificiais e seus processos espaço-temporais. Em seguida, para ilustrar a aplicação do metamodelo, são propostas definições de computação de ecossistemas em superfícies adaptativas fenotípicas. Essas definições resultam em um conjunto de relações e processos, os quais são aplicáveis à construção de ecossistemas artificiais. Estes, por sua vez, permitem o entendimento de dinâmicas e padrões de ecossistemas e também podem contribuir para a resolução de problemas computáveis. Na etapa final da tese, será proposto um algoritmo de radiação adaptativa que exhibe padrões similares aos encontrados em ecossistemas reais e que se mostra competitivo para otimização multimodal em espaços contínuos. Por fim, perspectivas futuras são apresentadas visando indicar caminhos para se consolidar a Computação Biogeográfica como um novo ramo da Computação Natural.

**Palavras-chave:** Computação Natural, Computação de Ecossistemas, Computação Biogeográfica, Superfícies Adaptativas, Otimização em Espaços Contínuos.



## **Abstract**

There are several attempts to understand and describe nature, and Natural Computing is founded on the principle that natural systems are information processors, in the sense that they perform computation. This thesis makes use of Natural Computing mechanisms for the understanding of the computation taking place in a specific natural system: the ecosystems. The first step is based on the science of Biogeography, devoted to the study of ecosystems and their emerging patterns. In Biogeography, it is possible to identify elements, relations among them, and processes. The main contribution of this thesis resides in the computational formalization of Biogeography, thus establishing the research area of Biogeographic Computation. The proposal of Biogeographic Computation is introduced in several fronts. The first front promotes the metamodel formalism, which defines a conceptual framework focused on contextualizing the existence of artificial ecosystems and their spatio-temporal processes. After that, aiming at illustrating the application of the metamodel, definitions of ecosystems computing in phenotypic adaptive surfaces are proposed. These definitions proceed to a set of relations and processes directly applicable to the proposition of artificial ecosystems. These artificial ecosystems promote the understanding of natural ecosystems dynamics and patterns, and can also contribute to the resolution of computable problems. At the final stage of the thesis, it is presented an adaptive radiation algorithm exhibiting patterns which are similar to the ones found in real ecosystems, and also proving to be competitive for multimodal optimization in continuous spaces. To conclude, some perspectives for the further steps of the research are outlined with the purpose of indicating some routes to consolidate Biogeographic Computation as a new branch of Natural Computing.

**Keywords:** Natural Computing, Ecosystems Computing, Biogeographic Computation, Adaptive Surfaces, Optimization in Continuous Spaces.



## LISTA DE DEFINIÇÕES, RELAÇÕES E PROCESSOS

---

### Capítulo 3

#### Definições

<b>Definição 3.1.</b> <i>Metamodelo da Computação Biogeográfica</i> .....	40
<b>Definição 3.2.</b> <i>Ecosistema</i> .....	40
<b>Definição 3.3.</b> <i>Biota</i> .....	40
<b>Definição 3.4.</b> <i>Indivíduo</i> .....	40
<b>Definição 3.5.</b> <i>Espaço geográfico</i> .....	40
<b>Definição 3.6.</b> <i>Habitat</i> .....	40
<b>Definição 3.7.</b> <i>Conjunto de relações</i> .....	41
<b>Definição 3.8.</b> <i>Grafo de relações entre elementos de um ecossistema</i> .....	41
<b>Definição 3.9.</b> <i>Espécies de indivíduos sexuais</i> .....	43
<b>Definição 3.10.</b> <i>Indivíduos híbridos</i> .....	43
<b>Definição 3.11.</b> <i>Nicho ecológico</i> .....	43
<b>Definição 3.12.</b> <i>Processos</i> .....	43
<b>Definição 3.13.</b> <i>Conjunto de processos</i> .....	44

#### Relações

<b>Relação 3.1.</b> <i>Ocupação de habitats</i> .....	41
<b>Relação 3.2.</b> <i>Adaptação</i> .....	41
<b>Relação 3.3.</b> <i>Seleção sexual</i> .....	42
<b>Relação 3.4.</b> <i>Compatibilidade genética</i> .....	42
<b>Relação 3.5.</b> <i>Isolamento biológico</i> .....	42
<b>Relação 3.6.</b> <i>Vizinhança de habitats</i> .....	42
<b>Relação 3.7.</b> <i>Barreira ecológica</i> .....	42
<b>Relação 3.8.</b> <i>Isolamento geográfico</i> .....	42
<b>Relação 3.9.</b> <i>Relação trófica</i> .....	42
<b>Relação 3.10.</b> <i>Relação de ancestralidade</i> .....	42

#### Processos

<b>Processo 3.1.</b> <i>Dispersão</i> .....	44
<b>Processo 3.2.</b> <i>Mudanças ambientais</i> .....	45
<b>Processo 3.3.</b> <i>Reprodução sexuada</i> .....	46
<b>Processo 3.4.</b> <i>Seleção natural</i> .....	46
<b>Processo 3.5.</b> <i>Extinção</i> .....	47
<b>Processo 3.6.</b> <i>Especiação simpátrica</i> .....	47
<b>Processo 3.7.</b> <i>Especiação alopátrica</i> .....	47

<b>Processo 3.8.</b> <i>Especiação peripátrica</i> .....	48
<b>Processo 3.9.</b> <i>Especiação competitiva</i> .....	48
<b>Processo 3.10.</b> <i>Fusão de espécies</i> .....	48

## Capítulo 4

### Definições

<b>Definição 4.1</b> <i>Superfície adaptativa fenotípica</i> .....	59
<b>Definição 4.2.</b> <i>Zona adaptativa</i> .....	59
<b>Definição 4.3.</b> <i>Vale adaptativo</i> .....	60
<b>Definição 4.4.</b> <i>Pseudodiferencial de adaptação</i> .....	63
<b>Definição 4.5.</b> <i>Ganho de adaptação</i> .....	65
<b>Definição 4.6.</b> <i>Distribuição assimétrica de variação de fenótipos</i> .....	66
<b>Definição 4.7.</b> <i>Monotonicidade adaptativa entre dois indivíduos</i> .....	71
<b>Definição 4.8.</b> <i>Zona adaptativa (definição alternativa)</i> .....	76
<b>Definição 4.9.</b> <i>Espécies em superfícies adaptativas</i> .....	77
<b>Definição 4.10.</b> <i>Distribuição de adaptação entre indivíduos</i> .....	80
<b>Definição 4.11.</b> <i>Distribuição de adaptação entre espécies</i> .....	82

### Relações

<b>Relação 4.1.</b> <i>Relação de adaptação</i> .....	59
<b>Relação 4.2.</b> <i>Isolamento biológico</i> .....	74
<b>Relação 4.3.</b> <i>Relação de pressão seletiva</i> .....	84

### Processos

<b>Processo 4.1.</b> <i>Reprodução sexuada</i> .....	89
<b>Processo 4.2.</b> <i>Seleção natural</i> .....	89
<b>Processo 4.3.</b> <i>Especiação simpátrica</i> .....	89
<b>Processo 4.4.</b> <i>Fusão de espécies</i> .....	90
<b>Processo 4.5.</b> <i>Extinção</i> .....	91

## LISTA DE FIGURAS

---

<b>Figura 2.1</b> .....	24
<b>Figura 2.2</b> .....	25
<b>Figura 2.3</b> .....	25
<b>Figura 2.4</b> .....	29
<b>Figura 2.5</b> .....	29
<b>Figura 2.6</b> .....	33
<b>Figura 3.1</b> .....	36
<b>Figura 4.1</b> .....	54
<b>Figura 4.2</b> .....	57
<b>Figura 4.3</b> .....	60
<b>Figura 4.4</b> .....	61
<b>Figura 4.5</b> .....	62
<b>Figura 4.6</b> .....	63
<b>Figura 4.7</b> .....	64
<b>Figura 4.8</b> .....	67
<b>Figura 4.9</b> .....	67
<b>Figura 4.10</b> .....	70
<b>Figura 4.11</b> .....	72
<b>Figura 4.12</b> .....	75
<b>Figura 4.13</b> .....	76
<b>Figura 4.14</b> .....	77
<b>Figura 4.15</b> .....	81
<b>Figura 4.16</b> .....	83
<b>Figura 4.17</b> .....	85
<b>Figura 4.18</b> .....	86
<b>Figura 4.19</b> .....	86
<b>Figura 4.20</b> .....	88
<b>Figura 4.21</b> .....	95
<b>Figura 4.22</b> .....	96
<b>Figura 5.1</b> .....	106
<b>Figura 5.2</b> .....	107
<b>Figura 5.3</b> .....	108
<b>Figura 5.4</b> .....	111
<b>Figura 5.5</b> .....	114
<b>Figura 5.6</b> .....	115
<b>Figura 5.7</b> .....	116
<b>Figura 5.8</b> .....	119
<b>Figura 5.9</b> .....	119

<b>Figura 5.10</b> .....	120
<b>Figura 5.11</b> .....	121
<b>Figura 5.12</b> .....	123
<b>Figura 5.13</b> .....	125
<b>Figura 5.14</b> .....	126
<b>Figura 5.15</b> .....	127
<b>Figura 5.16</b> .....	128
<b>Figura 5.17</b> .....	128
<b>Figura 5.18</b> .....	129
<b>Figura 5.19</b> .....	130
<b>Figura 5.20</b> .....	131
<b>Figura 5.21</b> .....	131
<b>Figura 5.22</b> .....	132
<b>Figura 5.23</b> .....	132
<b>Figura 5.24</b> .....	136
<b>Figura 5.25</b> .....	136
<b>Figura 5.26</b> .....	145

## LISTA DE TABELAS

---

<b>Tabela 5.1</b> .....	112
<b>Tabela 5.2</b> .....	117
<b>Tabela 5.3</b> .....	124
<b>Tabela 5.4</b> .....	134
<b>Tabela 5.5</b> .....	135
<b>Tabela 5.6</b> .....	137
<b>Tabela 5.7</b> .....	139
<b>Tabela 5.8</b> .....	140
<b>Tabela 5.9</b> .....	141
<b>Tabela 5.10</b> .....	142
<b>Tabela 5.11</b> .....	143
<b>Tabela 5.12</b> .....	148
<b>Tabela 5.13</b> .....	148
<b>Tabela 5.14</b> .....	148
<b>Tabela 5.15</b> .....	149
<b>Tabela 5.16</b> .....	150
<b>Tabela 5.17</b> .....	151
<b>Tabela 5.18</b> .....	152
<b>Tabela 5.19</b> .....	153
<b>Tabela 5.20</b> .....	154
<b>Tabela 5.21</b> .....	155
<b>Tabela 5.22</b> .....	156
<b>Tabela 5.23</b> .....	157
<b>Tabela 5.24</b> .....	157
<b>Tabela 5.25</b> .....	158
<b>Tabela 5.26</b> .....	159
<b>Tabela 5.27</b> .....	159
<b>Tabela 5.28</b> .....	160
<b>Tabela 5.29</b> .....	161
<b>Tabela 5.30</b> .....	162



## LISTA DE SÍMBOLOS

---

### Padrão de Notação Matemática

Para qualquer expressão matemática e referências a variáveis dos algoritmos uma padronização foi adotada:

- Expressões em negrito e subíndices em itálico correspondem a vetores e matrizes. Exemplos:  $\mathbf{i}_j$ ,  $\mathbf{h}_z$ . O subíndice pode ser uma variável de incremento, por exemplo,  $\mathbf{i}_j$  para  $j = 1, \dots, o$ ;
- Expressões em maiúsculo e itálico são conjuntos e superfícies. Exemplos:  $Z$ ,  $F$ ;
- Expressões em itálico, com ou sem subíndices em itálico, são escalares, que podem ou não representar elementos de vetores. Exemplos:  $p$ ,  $i_{jl}$ ;
- Expressões com superíndices em parênteses representam elementos no tempo, ou elementos pertencentes a outros elementos. Exemplos:  $\mathbf{h}_z^{(t)}$ ,  $\mathbf{i}_j^{(f)}$ .

### Elementos de Ecossistemas Artificiais

$I$ : espaço gerador de indivíduos.

$\mathbf{i}_j$ : indivíduos /

$i_{jl}$ : atributos de indivíduos.

$p$ : número de atributos de  $\mathbf{i}_j$ .

$o$ : número de indivíduos na biota.

$H$ : espaço gerador de indivíduos.

$\mathbf{h}_z$ : Habitat /  $h_{zj}$ : atributos dos habitats.

$r$ : número de atributos de  $\mathbf{h}_z$ .

$q$ : número de habitats no espaço geográfico.

$S_f$ : espécies.

$o_f$ : número de indivíduos de uma espécie.

$S_{BI}$ : conjunto de espécies.

### Relações entre Elementos de Ecossistemas Artificiais

$\rho_{HO}$ : ocupação de habitats.

$\rho_A$ : adaptação.

$\rho_{SS}$ : seleção sexual.  
 $\rho_{GC}$ : compatibilidade genética.  
 $\rho_{BI}$ : isolamento biológico.  
 $\rho_{HN}$ : vizinhança de habitats.  
 $\rho_{EB}$ : barreira ecológica.  
 $\rho_{GI}$ : isolamento geográfico.  
 $\rho_{TR}$ : relação trófica.  
 $\rho_{AR}$ : relação de ancestralidade.  
 $\rho_{SP}$ : pressão seletiva.

## Processos de Ecossistemas

$\xi_D$ : dispersão.  
 $\varphi_{EC}$ : mudanças ambientais.  
 $\mu_R$ : reprodução sexuada.  
 $\mu_{NS}$ : seleção natural.  
 $M_E$ : extinção.  
 $M_{SS}$ : especiação simpátrica.  
 $M_{AS}$ : especiação alopátrica.  
 $M_{PS}$ : especiação peripátrica.  
 $M_{CS}$ : especiação competitiva.  
 $M_{SF}$ : fusão de espécies.

## Referentes às Superfícies Adaptativas

### Funções

$\psi_l(i_{jl}, i_{gl})$ : pseudodiferencial de adaptação entre fenótipos.  
 $A_G$ : ganho de adaptação.  
 $\Delta$ : distribuição assimétrica de variação de fenótipos.  
 $f_S$ : equilíbrio de adaptação entre espécies ( $f_S^{(ref)}$ : equilíbrio de adaptação de referência);  
 $f_I$ : equilíbrio de adaptação entre indivíduos.

## Conjuntos, superfícies, vetores e escalares

$F$ : superfície adaptativa. Definida pela relação de adaptação  $\rho_A$ .

$Z$ : conjunto de indivíduos (pontos) que compõe uma zona adaptativa.

$V$ : conjunto de indivíduos (pontos) que compõe um vale adaptativo.

$\mathbf{i}^{(Z^*)}$ : pico adaptativo.

$\Lambda$ : conjunto que representa a amostragem de pontos em um salto de evolução.

$A$ : cardinalidade de  $\Lambda$ .

$\mathbf{i}_a$ : elementos de  $\Lambda$ .

$\alpha_l$  e  $\beta_l$ : correspondem aos valores de desvio padrão da distribuição para a cauda negativa e positiva de  $\Delta$  para cada atributo fenotípico  $l$ .

$P_{hd}$ : probabilidade de qualquer indivíduo gerado por  $\Delta$  conter algum atributo fenotípico com alta variação em relação a dois indivíduos.

$\mathbf{i}^{(f^*)}$ : indivíduo de melhor adaptação de uma espécie  $S_f$ .

$\sigma_G$ : limiar de estabilização de ganho  $A_G$ .

$w$ : tamanho da janela de observação de  $A_G$ .

$k$ : instante de tempo.

$K$ : capacidade de carga que a melhor zona adaptativa pode fornecer.

$s_1, s_2$ : parâmetros da função  $f_j$ . Modificam sua conformação.

$SP_{\text{ref}}$ : definição do problema que transforma a obtenção dos parâmetros  $s_1, s_2$  para a definição de  $f_S^{(\text{ref})}$  (equilíbrio de adaptação de referência).

## Referentes ao Algoritmo de Radiação Adaptativa

$\omega$ : geração de indivíduos no algoritmo.

$m_{\text{max}}$ : número máximo de espécies.

$\omega_{\text{max}}$ : número máximo de gerações.

$\sigma_f^{\text{eq}}$ : equilíbrio populacional.

$d_{\text{shannon}}$ : índice de Shannon.

$d_{\text{pd}}$ : divergência de fenótipos.



# SUMÁRIO

---

## **Capítulo 1: A Computação Natural dos Ecossistemas**

1.1	Introdução e Motivação .....	1
1.2	Objetivos e Contribuições da Tese .....	3
1.2.1	Capítulo 2: A Ciência da Biogeografia.....	3
1.2.2	Capítulo 3: Fundamentos da Computação Biogeográfica .....	4
1.2.3	Capítulo 4: Computação de Ecossistemas em Superfícies Adaptativas Fenotípicas.....	4
1.2.4	Capítulo 5: Radiação Adaptativa e Problemas de Otimização .....	4
1.2.5	Capítulo 6: Dos Ecossistemas Para a Computação de Ecossistemas e Além...	5

## **Capítulo 2: A Ciência da Biogeografia**

2.1	Introdução .....	7
2.2	Breve Histórico Sobre a Pesquisa em Biogeografia .....	9
2.3	Conceitos Básicos .....	13
2.3.1	Definição de Espécies.....	13
2.3.2	Ecossistema .....	14
2.3.3	Evolução .....	15
2.3.4	Adaptação .....	16
2.4	Diversidade Interespecífica.....	17
2.5	Diversidade Intraespecífica.....	19
2.6	Taxonomia dos Processos da Biogeografia .....	20
2.7	Processos Geográficos e Ecológicos.....	21
2.7.1	Vicariância e Dispersão .....	22
2.7.2	Mudanças Ambientais .....	23
2.8	Processos Microevolutivos .....	23
2.8.1	Reprodução.....	24
2.8.2	Variação Genética.....	25
2.8.3	Seleção Natural.....	26

2.8.4	Fluxo Gênico .....	27
2.8.5	Efeito do Fundador .....	27
2.9	Processos Macroevolutivos.....	28
2.9.1	Especiação Alopátrica e Peripátrica .....	30
2.9.2	Especiação Simpátrica.....	30
2.9.3	Especiação Parapátrica ou Competitiva .....	31
2.9.4	Seleção de Espécies: Extinção e Fusão .....	31
2.10	Espécies em Anel .....	32

### **Capítulo 3: Fundamentos da Computação Biogeográfica**

3.1	Introdução: A Computação de Ecossistemas e a Biogeografia .....	35
3.2	Ecossistemas Artificiais .....	36
3.3	Frentes de Pesquisa da Computação Biogeográfica .....	37
3.3.1	Teoria da Computação Biogeográfica .....	38
3.3.2	Da Teoria à Aplicação .....	39
3.4	Metamodelo da Computação Biogeográfica.....	39
3.4.1	Definições que Permitem Caracterizar um Ecossistema Artificial .....	40
3.4.2	Contextualizando Espécies .....	43
3.4.3	Definições que Permitem Caracterizar a Computação de Ecossistemas .....	43
3.4.4	Processos da Computação Biogeográfica.....	44
3.4.5	Radiação Adaptativa: Relações e Processos do Metamodelo em Uma Síntese Computacional.....	49

### **Capítulo 4: Computação de Ecossistemas em Superfícies Adaptativas Fenotípicas**

4.1	Introdução .....	51
4.2	Superfícies Adaptativas e Ecossistemas .....	52
4.2.1	Superfícies Adaptativas de Fenótipos .....	53
4.2.2	Dinâmicas de Superfícies Adaptativas de Fenótipos.....	55
4.3	Fundamentos da Computação em Superfícies Adaptativas.....	58
4.3.1	Caracterização de um Indivíduo .....	58

4.3.2	Relação de Adaptação e Superfícies Adaptativas.....	59
4.3.3	Zonas, Vales e Picos Adaptativos.....	59
4.3.4	Saltos de Evolução e Suas Curvas de Adaptação.....	61
4.3.5	Pseudodiferencial de Adaptação entre Fenótipos.....	62
4.3.6	Ganho de Adaptação.....	64
4.3.7	Variação de Fenótipos e Superfícies Adaptativas .....	65
4.3.8	Estimação de Fenótipos Favoráveis à Adaptação.....	68
4.3.9	Estimação de Escaladas de Zonas Adaptativas .....	71
4.4	Relação de Isolamento Biológico .....	73
4.4.1	Zonas Adaptativas Por Meio de Isolamento Biológico.....	76
4.4.2	Definição de Espécies.....	77
4.4.3	Indivíduos Híbridos e Hibridização de Espécies.....	78
4.5	Pressão Seletiva em Superfícies Adaptativas de Fenótipos.....	78
4.5.1	Distribuição de Adaptação entre Indivíduos de uma Espécie .....	80
4.5.2	Distribuição de Adaptação entre Espécies.....	82
4.5.3	Definição da Relação de Pressão Seletiva.....	84
4.6	Definições de Processos Biogeográficos .....	88
4.6.1	Processo de Reprodução.....	88
4.6.2	Seleção Natural.....	89
4.6.3	Especiação Simpátrica.....	89
4.6.4	Fusão de Espécies.....	90
4.6.5	Processo de Extinção.....	90
4.7	Uma Visão Geral: Da Teoria à Aplicação .....	91
4.8	Testes Empíricos de Algumas Definições .....	91
4.8.1	Teste do Ganho de Adaptação.....	92
4.8.2	Análise Empírica do Conjunto $A$ .....	95

## Capítulo 5: Radiação Adaptativa e Problemas de Otimização

5.1	Introdução .....	97
5.2	Algoritmo de Radiação Adaptativa.....	98
5.2.1	Análise de Custo Computacional .....	99

5.2.2	Obtendo Diferentes Dinâmicas do Algoritmo de Radiação Adaptativa.....	100
5.3	Superfícies Adaptativas e Problemas de Otimização .....	101
5.4	Metodologia Experimental .....	103
5.4.1	O Problema da Avaliação de Algoritmos.....	103
5.4.2	Proposição de uma Metodologia de Avaliação para o Algoritmo de Radiação Adaptativa.....	104
5.5	Identificação de Padrões Emergentes em Ecossistemas Naturais e Artificiais....	105
5.5.1	Relação entre Capacidade de Carga e Equilíbrio Populacional .....	107
5.5.2	Diversidade Temporal de Espécies.....	108
5.5.3	Divergência de Fenótipos .....	109
5.6	Definição das Superfícies Adaptativas a Serem Investigadas .....	109
5.7	Padrões Emergentes de Ecossistemas em Superfícies Adaptativas.....	111
5.7.1	Especiação e Hibridização em Superfícies Adaptativas.....	112
5.7.2	Equilíbrio Populacional em Superfícies Adaptativas .....	117
5.7.3	Ciclo Populacional.....	122
5.7.4	Padrões Temporais de Especiação e Extinção.....	123
5.8	Padrões de Ecossistemas em Superfícies Adaptativas e Otimização de Funções no Espaço $\mathcal{R}^p$ .....	133
5.8.1	<i>Trade-off</i> entre Diversidade Inter e Intraespecífica.....	134
5.8.2	Aumento do Número de Espécies e Convergência de Adaptação.....	138
5.8.3	Efeito da Diversidade Intraespecífica.....	139
5.8.4	Algoritmo Sem Pseudodiferencial.....	141
5.8.5	Fixando um Número Máximo de Chamadas à Função-Objetivo .....	142
5.8.6	Ganho de Adaptação e Convergência de Adaptação.....	143
5.9	Visão Geral dos Resultados .....	146
5.10	Resultados Tabulados.....	147

## **Capítulo 6: Dos Ecossistemas para a Computação de Ecossistemas e Além**

6.1	Síntese da Computação Biogeográfica .....	165
6.2	Perspectivas Futuras da Computação Biogeográfica.....	166
6.2.1	Computação de Ecossistemas e Metamodelo.....	166

6.2.2	Computação de Ecossistemas em Superfícies Adaptativas .....	167
6.2.3	Algoritmo de Radiação Adaptativa .....	168
6.3	Novas Hipóteses Para Uma Nova Fronteira: Os Grandes Desafios da Computação Biogeográfica.....	168

## **Referências Bibliográficas**

.....	171
-------	-----



# CAPÍTULO 1

## A COMPUTAÇÃO NATURAL DOS ECOSISTEMAS

---

*Nature is about the perpetual pursuit of novelty - Alfred North Whitehead*

A natureza pode ser estudada, entendida, formalizada e aplicada por meio dos fundamentos da Computação Natural. Isso permite investigar a natureza sob uma nova perspectiva, aquela que a define como composta por agentes processadores de informação. Tal cenário sugere que sistemas naturais são sistemas computacionais nos quais seus elementos variam no espaço e tempo. Esta tese está fundamentada nesta premissa e este capítulo introduzirá seus objetivos centrais, que terão como objeto de estudo os ecossistemas, um tipo muito particular de sistema natural. O resultado final se apresentará na forma de uma nova linha de pesquisa, que abre diversas frentes de estudo que vão desde a teoria de ecossistemas até a resolução de problemas.

### 1.1 Introdução e Motivação

A computação atual, de forma abrangente, está saindo do contexto em que a Ciência da Computação a insere, está rompendo paradigmas e dando origem a novas definições do termo computação. Dentre esses novos paradigmas, têm-se aqueles relacionados ao entendimento da natureza, o que pode levar à seguinte conclusão: a natureza computa ou, em outras palavras, processa informação. Alguns pesquisadores enxergam a computação como uma ciência natural, visto que os processos informacionais têm sido percebidos na essência de vários fenômenos naturais. David Baltimore cita no livro *The Invisible Future* (Denning, 2001): “Biologia é hoje uma ciência da informação”. Mas se a computação estuda processamento de informação, o que seria então a computação da natureza? Ou seja, em que sentido ela processa informação? Uma definição consistente é dada por Seth Lloyd (Lloyd, 2002): “todo sistema físico registra informação e por evoluir no tempo, operando em seu contexto, muda informação, transforma informação ou, caso prefira, processa informação”. Informação aqui é uma medida de organização e de ordem, uma medida universal aplicável a qualquer estrutura, a qualquer sistema (Lloyd, 2006). Entender a natureza como um sistema processador de informação fornece um novo conceito ao termo computação e uma nova maneira de entender a natureza, e é exatamente isso que permeia os fundamentos da Computação Natural (de Castro *et al.*, 2011; de Castro, 2007; de Castro,

2006). Diversos pesquisadores, em variadas ciências, já estudam a natureza neste contexto, tendo os seguintes sistemas naturais como exemplos de processadores de informação:

- *Sistemas imunológicos* (Cohen, 2009; Hart *et al.*, 2007; de Castro & Timmis, 2002);
- *Ecossistemas* (Gavrilets & Losos, 2009; De Aguiar, *et al.* 2009; Gavrilets & Vose, 2005);
- *Abelhas* (Maia & de Castro, 2012; Lihoreau, *et al.*, 2010);
- *Formigas* (Vittori *et al.*, 2006; Pratt *et al.*, 2002; Dorigo *et al.*, 1996);
- *Genes* (Kauffman, 1993; Holland, 1992);
- *Dinâmica de Formação e Evolução de Galáxias* (Benítez-Llambay *et al.*, 2013; Vogelsberger *et al.*, 2012; Sijacki *et al.*, 2012);
- *Cérebro* (Eliasmith *et al.*, 2012);
- *Bactérias* (Karr *et al.*, 2012, Xavier *et al.*, 2011; Mehta, 2009);
- *Leis básicas da natureza* (Dowek, 2012);
- *Origem da vida* (Walker & Davies, 2012);
- *Todo o Universo* (Lloyd, 2006);

Dentre muitos outros, como, por exemplo, Deutsch (2012); Zenil (2012a,b); Gelende (2011); Crnkovic (2011a,b); Mitchel (2011); Crnkovic (2010); Schwenk *et al.* (2009); de Castro (2007); Denning (2007); de Castro (2006); e Brent & Buck (2006).

A partir do estudo da natureza por meio dos fundamentos da Computação Natural, é possível identificar elementos fundamentais, auto-organização, emergência e processos computacionais que alteram tais sistemas em espaço e tempo. Tal cenário permite obter uma vasta aplicabilidade de seus conceitos, que vão desde o entendimento de um sistema natural até a aplicação de suas computações na resolução de problemas (de Castro *et al.*, 2011; de Castro, 2007; de Castro, 2006). Esta característica multidisciplinar da Computação Natural é um dos principais motivadores para o estudo e para a concepção desta tese.

Partindo de um sistema natural qualquer, como os citados acima, é possível identificar seus elementos fundamentais, as relações entre eles e a computação existente. O objeto de estudo dessa tese são os ecossistemas, os quais são sistemas naturais compostos de regiões geográficas e organismos. O ponto de partida para a definição da computação de ecossistemas é o entendimento desses e, para entendê-los, fazem-se necessários estudos fundamentados em diversas ciências que vão desde o estudo da geologia e do clima de habitats, até estudos morfológicos, comportamentais e genéticos de indivíduos. Em todo este contexto reside a ciência da Biogeografia, a qual se ocupa em entender e documentar padrões de ecossistemas utilizando métodos empíricos e teóricos (Brown & Lomolino, 2006; Hubbel, 2001; Hengeveld, 1990). Estudar os ecossistemas, não apenas pode responder questões a respeito do seu funcionamento, mas também levar à conclusão de que seus padrões emergentes são únicos na natureza. Tal fato abre uma vasta gama de opções que se estendem desde questões teóricas até aplicações práticas, como, por exemplo, o entendimento da diversidade de espécies e a resolução de problemas de engenharia.

## 1.2 Objetivos e Contribuições da Tese

Esta tese é construída a partir do conhecimento da Biogeografia e dos fundamentos da Computação Natural. Possui como objetivo principal a proposta de uma nova linha de pesquisa denominada Computação Biogeográfica, formalizada para o entendimento da computação de ecossistemas baseada em modelos computacionais espaço-temporais que representam abstratamente os ecossistemas reais. Esta tese representa, portanto, uma iniciativa inovadora, que consiste em demonstrar que os padrões únicos de ecossistemas são um diferencial para a Computação Natural, tanto em teoria quanto na prática.

Para a construção da proposta da Computação Biogeográfica esta tese é composta de 5 capítulos, além desta introdução. A construção gradual da proposta da Computação Biogeográfica passará, portanto, por cinco estágios distintos que podem ser vistos como diferentes níveis de abstração da proposta, indo desde uma estrutura conceitual até a aplicação em problemas de otimização. O primeiro deles, o Capítulo 2, possui o objetivo de levantar os principais conceitos a respeito de ecossistemas. Na sequência, os conceitos do Capítulo 2 são empregados na formalização da Computação Biogeográfica como linha de pesquisa, tendo como ponto de partida uma estrutura conceitual que permite identificar os elementos básicos e as computações de ecossistemas. A partir da proposta do Capítulo 3, o Capítulo 4 explora os conceitos por trás das superfícies adaptativas e expõe diversas definições de computações, cujas aplicações se estendem a modelos e problemas que admitem representações em espaços contínuos. O Capítulo 5 faz uso dos conceitos do Capítulo 4 para a formalização de um algoritmo de otimização no espaço dos reais que exhibe padrões de ecossistemas reais. Por fim, o Capítulo 6 apresenta uma síntese da proposta e explora as perspectivas de pesquisas fundamentadas em contribuições desta tese. Nas subseções seguintes, é feito um resumo de cada capítulo e suas respectivas contribuições.

### 1.2.1 Capítulo 2: A Ciência da Biogeografia

Neste capítulo, é feita a síntese de alguns dos principais conceitos da ciência da Biogeografia. O objetivo é apresentar os fundamentos básicos que permitem formalizar a Computação Biogeográfica como uma nova linha de pesquisa da Computação Natural por meio do entendimento de ecossistemas reais. Dentre esses conceitos é possível destacar aqueles que definem elementos básicos de ecossistemas, relações entre esses elementos e processos biogeográficos que são os responsáveis pela dinâmica espaço-temporal de habitats.

---

### 1.2.2 Capítulo 3: Fundamentos da Computação Biogeográfica

Uma premissa importante da Computação Natural é a existência de alguma forma de computação ou processamento de informação acontecendo na natureza, e que a capacidade de computação pode ser entendida, modelada, abstraída e usada para diferentes objetivos em diferentes contextos. O Capítulo 3 propõe não apenas a formalização de uma linha de pesquisa voltada aos ecossistemas reais e artificiais, mas também cuida da proposição de uma linguagem capaz de descrever e permitir a compreensão dos ecossistemas como a união de fenômenos de computação, trazendo uma perspectiva de processamento de informação para estes sistemas naturais. Para isso, uma estrutura conceitual, denominada *metamodelo*, será proposta com o objetivo de identificar elementos fundamentais e computações que permeiam ecossistemas.

### 1.2.3 Capítulo 4: Computação de Ecossistemas em Superfícies Adaptativas Fenotípicas

O conceito de superfícies adaptativas é largamente utilizado em trabalhos teóricos e empíricos de ecossistemas, bem como no campo da engenharia. As superfícies adaptativas possuem diversas definições distintas na literatura. Basicamente, descrevem a adaptação de indivíduos e espécies em nichos ecológicos e habitats ocupados. Entender e propor dinâmicas espaço-temporais de ecossistemas em superfícies adaptativas é o objetivo deste capítulo. Com um estudo sobre conceitos fundamentais, a definição de indivíduos por meio de fenótipos e suas relações com ecossistemas, será proposto um conjunto de definições elementares, relações e processos que terão como finalidade a construção de modelos e algoritmos computacionais, onde o objeto de estudo em questão pode ser representado por meio de superfícies adaptativas. O resultado final se apresenta na forma de um maior entendimento de superfícies adaptativas sob um ponto de vista espaço-temporal. Neste caso, a abrangência do capítulo se estende desde modelos teóricos até algoritmos para a resolução de problemas.

### 1.2.4 Capítulo 5: Radiação Adaptativa e Problemas de Otimização

Para mostrar padrões de ecossistemas na resolução de problemas será proposto um algoritmo que utiliza as computações de superfícies adaptativas para a resolução de problemas de otimização no espaço dos reais. Tais problemas representam uma clara analogia com superfícies adaptativas, onde a superfície de otimização nada mais é do que uma superfície de adaptação. Assim como os padrões de ecossistemas são únicos na natureza, os resultados obtidos evidenciam que tais padrões também se mostram únicos na resolução de problemas.

### **1.2.5 Capítulo 6: Dos Ecossistemas Para a Computação de Ecossistemas e Além**

Partindo da Biogeografia, passando pela proposta da Computação Biogeográfica, até chegar à proposta de um algoritmo de otimização, este capítulo faz uma síntese das principais contribuições da tese e as destaca como um produto da inovação advinda dos ecossistemas e da formalização destes como processadores de informação. Por fim, este capítulo destacará as perspectivas que se abrem com a síntese da pesquisa realizada ao longo da tese.

---



# CAPÍTULO 2

## A CIÊNCIA DA BIOGEOGRAFIA

---

*Há grandeza nesta concepção de que a vida, com suas diferentes forças, foi alentada pelo Criador num curto número de formas ou numa só, e que, enquanto este planeta foi girando segundo a constante lei da gravitação, desenvolveram-se e se estão desenvolvendo, a partir de um princípio tão singelo, infinidades de formas as mais belas e portentosas – Charles Robert Darwin, Origem das Espécies, Editora Escala, p. 445, 2009*

Neste capítulo será introduzida a ciência da Biogeografia. Embora muito ampla, aqui serão descritos a teoria básica, processos e mecanismos que a Biogeografia usa para descrever padrões espaço-temporais de ecossistemas ao longo da existência da vida no planeta Terra. Todo o arcabouço presente neste capítulo pode ser considerado extremamente restrito frente à teoria completa da Biogeografia. Entretanto, foram tidas aqui como suficientes para a concepção da Computação Biogeográfica e para a familiarização com essa ciência multidisciplinar.

### 2.1 Introdução

Os seres vivos são multiformes. A diversidade de organismos presentes no planeta Terra é grande: estima-se que existam até 50 milhões de espécies, incluindo animais, plantas e microorganismos (Brown & Lomolino, 2006). Em quase todas as regiões do planeta, desde os desertos gelados da Antártida, passando pelas regiões abissais dos oceanos até as florestas quentes e úmidas, pode-se encontrar uma grande variedade de seres vivos, cada qual adaptado às condições impostas pelos seus respectivos habitats. Nenhuma espécie é capaz de viver em todos os tipos de habitats, sendo que a maioria está, de fato, confinada em pequenas regiões geográficas. Outro aspecto importante e relacionado à diversidade é a questão da hereditariedade. Espécies compartilham ancestrais comuns, muitas vezes já extintos. Um exemplo clássico citado por Brown e Lomolino (2006) é que todas as espécies de plantas existentes compartilham um ancestral comum: uma alga verde que viveu há aproximadamente 500 milhões de anos. Embora a Biogeografia seja capaz de responder a inúmeras perguntas, a principal delas, e que está relacionada com as demais, pode ser formulada dessa maneira: como se deu o processo de distribuição dos organismos sobre a superfície terrestre e ao longo da história da Terra?

Uma definição possível foi apresentada por Brown e Lomolino (2006):

*Biogeografia é a ciência que se ocupa em documentar e compreender modelos espaciais de biodiversidade. É o estudo da distribuição dos organismos, tanto no passado quanto no presente, e dos padrões de variação ocorridos na Terra, relacionados à quantidade e aos tipos de seres vivos.*

Outra definição que merece destaque é dada por Hegenveld (1990):

*Biogeografia é a análise e compreensão de fenômenos biológicos em termos de fatores e processos passados e presentes.*

Já Simmons (1982) não acredita que seja possível dar uma simples definição de Biogeografia, devido à grande amplitude da área, mas de uma maneira comum pode-se resumir como segue:

*Biogeografia é o estudo da distribuição de plantas e animais ao longo da superfície da Terra.*

Destaca-se o caráter multidisciplinar da Biogeografia e seu amplo campo de investigação científica, embora ainda seja considerada um ramo da biologia. É uma ciência fundamentada em teorias e dados da ecologia, biologia de populações, sistemática, biologia evolutiva e ciências da Terra. Dada essa extensa fundamentação, os biogeógrafos costumam se especializar em sub-áreas, dando origem, por exemplo, à **Biogeografia Histórica**, cujo enfoque é o estudo e reconstrução de padrões baseados em fósseis, ou ainda, à **Biogeografia Ecológica**, que, em contrapartida, estuda padrões de espécies atuais. Seja qual for o objetivo final do biogeógrafo, essencialmente são investigadas as relações entre padrões e processos. Um padrão na natureza pode ser alguma organização não aleatória e repetitiva. A ocorrência de padrões implica que tenham sido causados por algum processo. Na Biogeografia, geralmente os padrões são descobertos, segue-se a proposição de processos e mecanismos que expliquem as suas causas. É exatamente nesses padrões e processos naturais que residem as abstrações da computação biogeográfica, a serem propostas nesta tese.

Uma dificuldade da proposição intrínseca à concepção de processos na Biogeografia é o fato dos padrões naturais estudados serem em grande maioria eventos de grande escala temporal, muitas vezes na ordem de milhares e até milhões de anos, como, por exemplo, o surgimento de novas espécies. Para ocorrer uma especiação, necessita-se de muito tempo. Como reproduzir artificialmente tal processo para entendê-lo melhor? Os biogeógrafos costumam usar padrões distintivos de plantas e animais observados ao longo do planeta. Essencialmente busca-se desenvolver e avaliar com rigor as teorias biogeográficas por meio de procedimentos lógicos usados por pesquisadores distintos, de modo que possa se chegar a um consenso, formulando assim teorias que podem ser atestadas em diferentes situações. Embora essa seja a metodologia mais lógica a ser aplicada, existem alguns casos de sucesso em que biogeógrafos usaram técnicas experimentais para manipular pequenos sistemas. Por exemplo, Simberloff e Wilson (1969, 1970) testaram a recolonização de pequenas ilhas artificiais e, com isso, mostraram um padrão comportamental bem definido. Esse

comportamento será melhor explicado quando forem discutidos os padrões de diversidade de espécies, mais adiante.

Dadas as definições da Biogeografia, este capítulo visa apresentar e fundamentar os conceitos básicos da Biogeografia. Para isso faz-se necessário revisar conceitos mais básicos como espécies, habitats e ecossistemas. Em seguida, entra-se na teoria da Biogeografia em si, com os seus processos, definições e padrões. Antes disso, entretanto, será apresentado um breve histórico de pesquisas na área e como surgiu a formalização dessa ciência relativamente recente.

## 2.2 Breve Histórico Sobre a Pesquisa em Biogeografia

Em todo o histórico de pesquisa da Biogeografia, os cientistas sempre se fizeram, basicamente, o mesmo conjunto de perguntas: como surgiu a vida, como ela se diversificou e como se espalhou pelo globo? As primeiras indagações de que se tem notícia partem da Grécia antiga com Aristóteles, que já oferecia uma visão profética de uma Terra dinâmica de modo a explicar a variação no mundo natural (Brown & Lomolino, 2006). Obviamente, para responder essas perguntas, a ciência necessitaria avançar. Sendo assim, agora será feito um salto temporal até a época dos exploradores e naturalistas europeus em suas longas jornadas desbravando terras desconhecidas. Naturalistas esses que hoje podem ser chamados de biogeógrafos. Considera-se, assim, o século XVIII como o alvorecer da Biogeografia e, os últimos séculos, foram presenciando o seu amadurecimento.

As diferenças climáticas, muitas vezes severas, deixavam os naturalistas perplexos e sem entender como era possível a sobrevivência de alguns exemplares de espécies. Também surpreendia a diversidade de espécies existentes. Logo, uma preocupação passou a ser como catalogar o elevado número de espécies que crescia demasiadamente. Estima-se que algo em torno de 1% das espécies conhecidas hoje estavam catalogadas no século XVIII (Brown & Lomolino, 2006).

Dentre tantas figuras ilustres no século XVIII destaca-se Comte de Buffon (1707-1788) o qual deu uma explicação bem plausível para a diversidade na época. Buffon deduziu que a vida surgiu no extremo norte do globo e as espécies assim foram se espalhando de cima para baixo ocupando as demais regiões. Ele sugeriu que as condições climáticas eram mais uniformes em uma época anterior e considerou que a massa continental do norte estabelecia contato com o novo e velho mundo. Durante essa migração, as massas de espécies foram separadas entre os continentes, de modo que cada uma delas se adaptou às diferentes condições climáticas. Embora para os dias de hoje isso pareça ingênuo, esta foi uma importante contribuição para a época, pois Buffon conjecturou que regiões distantes, porém ambientalmente similares, podiam abrigar espécies distintas e isoladas, sendo esse o primeiro princípio da Biogeografia, conhecido como **lei de Buffon**. Pela primeira vez foi relatado que as espécies e climas não são imutáveis. Os seguidores de Buffon continuaram

---

seu trabalho ao longo do século e isso resultou em duas importantes consequências: (1) a generalização e ampliação da lei de Buffon, aplicando-a em outras regiões até então não estudadas; (2) o desenvolvimento de um conhecimento mais amplo e completo sobre a complexidade do mundo natural, conjecturando outros padrões biogeográficos além da lei de Buffon.

Ainda nessa época, cabe destacar um dos colaboradores de Buffon, Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, Cavaleiro de Lamarck (1744-1829), um naturalista francês que desenvolveu a **teoria dos caracteres adquiridos**, uma teoria da evolução agora desacreditada. Lamarck personificou as ideias pré-darwinistas sobre a evolução. Foi ele que, de fato, introduziu o termo biologia e invertebrados, por exemplo. O mecanismo evolutivo proposto por Lamarck pode ser assim explicado: (1) variações do meio ambiente levam o indivíduo a sentir necessidade de se adaptar; (2) o uso de um órgão desenvolve-o e o seu desuso atrofia-o; e (3) modificações adquiridas pelo uso e desuso são transmitidas aos descendentes. No entanto, como não conseguiu apresentar provas concretas para a sua teoria e como não tinha relações importantes no meio científico, as suas ideias não foram levadas a sério, apesar de alguns dos seus discípulos terem continuado a defendê-las (Ferreira, 2007).

Já no século XIX, muitos foram os avanços na Biogeografia, com padrões de espécies, habitats e biotas sendo documentados e explicados. A cada descoberta a complexidade e variedade, tanto geográfica quanto biológica, aumentavam, sendo os desafios agora muito maiores do que anteriormente. Nessa época, já surgiram padrões biogeográficos que são estudados até hoje: extensões do trabalho de Buffon colocavam um ponto final na teoria de que a Terra e os organismos eram imutáveis, já se acreditava, por fim, que a Terra exibia um comportamento altamente dinâmico. Entretanto, a maior indagação para os cientistas na época era uma pergunta simples e pertinente: Como regiões isoladas, com climas quase idênticos, compartilhavam tão poucas espécies? Para conseguir responder essa pergunta, alguns avanços se faziam necessários: (1) uma maior exatidão para a idade da Terra (até então acreditava-se como idade máxima algo em torno de 60 mil anos); (2) um maior conhecimento das mudanças ambientais; e (3) uma explicação plausível para a diversificação e expansão das espécies (leia-se aqui, principalmente, a então desconhecida teoria da evolução).

Na explicação dos itens 1 e 2 destacaram-se dois importantes cientistas da época: Adolphe Brongniart (1801-1876) e Charles Lyell (1797-1875), considerados os pais da **paleobotânica** e **geologia**, respectivamente (Brown & Lomolino, 2006). Ambos estudaram padrões em registros fósseis, concluindo que muitas regiões já haviam sido diferentes no passado. Descobriram que formas de vida que habitaram regiões temperadas habitavam atualmente regiões tropicais. Lyell forneceu evidências incontestáveis que mostravam a alteração do nível do mar e extinções de espécies devido a mudanças climáticas. Lyell também foi o responsável por dizer, pela primeira vez, que a idade da Terra era muito maior que alguns milhares de anos.

Por fim, para colocar uma resposta definitiva ao item 3, destacam-se dois naturalistas britânicos: Charles Robert Darwin (1809-1882) e Alfred Russel Wallace (1823-1913). Os dois tiveram muita coisa em comum: foram os responsáveis pelos maiores avanços da Biogeografia e biologia evolutiva; ambos estudaram os trabalhos de seus antecessores; tiveram experiências similares como exploradores e naturalistas; e compartilhavam o objetivo comum de registrar a diversidade da vida. Darwin viajou durante cinco anos a bordo do HMS Beagle, visitando as mais diversas regiões do planeta. Darwin se intrigou com as observações feitas durante a viagem, como fósseis de espécies extintas, presença de conchas nas altas elevações dos Andes e ocorrência de formas únicas em ilhas, como verificado nas visitas ao Arquipélago de Galápagos no final do ano 1835. Em seus diários e manuscritos Darwin esboçou uma primeira versão de sua teoria revolucionária em 1845, mas somente alguns anos, em 1859, é que ele finalmente publicou sua obra: *A Origem das Espécies Por Meio Da Seleção Natural*. A obra enunciou a primeira teoria completa da evolução por seleção natural. Darwin viu a história da vida como uma árvore, com cada ramificação a representar um ancestral comum. As folhas representam espécies modernas e os ramos representam os ancestrais comuns partilhados pelas espécies. Para explicar estas relações, Darwin argumentou que todos os seres vivos estão relacionados e descendem de umas poucas formas ou mesmo um único ancestral comum. Com base nesta teoria seria possível também explicar a adaptação dos organismos de acordo com o ambiente, e que indivíduos mais adaptados teriam maiores chances de sobrevivência.

Historicamente, Alfred Russel Wallace também é um dos proponentes desta teoria, sendo que escreveu um ensaio no qual praticamente definia as bases da teoria da evolução e enviou-o a Charles Darwin, com quem mantinha correspondência, pedindo ao colega uma avaliação do mérito de sua teoria, bem como o encaminhamento do manuscrito a Charles Lyell. Os trabalhos foram apresentados simultaneamente à *Linnean Society of London*, o mais importante centro de estudos de história natural da Grã-Bretanha, o que aconteceu dia 1º de julho de 1858. Em seguida, Darwin decidiu terminar e publicar rapidamente sua teoria.

Tendo Darwin como principal proponente da teoria da evolução, pode-se dizer que Wallace é o precursor da Biogeografia de fato, o consagrando como o pai da zoogeografia. Desenvolveu muitos princípios e conceitos básicos da área, adicionando em suas teorias a linha de raciocínio da teoria da evolução e da seleção natural. Wallace então escreveu três livros originais, reunindo suas ideias sobre distribuições espaciais e unindo-as com as de Darwin e dele próprio sobre evolução. Os livros são: *O Arquipélago de Malay*, 1869; *A Distribuição Geográfica de Animais*, 1876; e *Vida Insular*, 1880.

Com as contribuições de Darwin e Wallace, foram estabelecidas as bases para o entendimento das mudanças, adaptações e distribuições dos organismos ao longo do tempo e espaço. Ainda assim, faltava um conceito importante que contribuiria significativamente para a teoria da evolução. A informação faltante para explicar o surgimento de novas características em descendentes foi fornecida pelo trabalho pioneiro em genética de Gregor

---

Johann Mendel (1822-1884), monge agostiniano e botânico. As experiências de Mendel em cruzamentos de ervilheiras demonstraram que a hereditariedade funciona recombinaando fatores (o quais foram posteriormente associados ao conceito de **gene**) durante a reprodução sexuada. É esta recombinação aleatória do código genético que assegura que não há dois indivíduos que sejam cópias exatas um do outro. A fusão da teoria de Darwin com a compreensão da hereditariedade levou a um claro entendimento dos mecanismos que provocam evolução.

Embora atualmente as teorias de Darwin e Wallace sejam amplamente aceitas, demorou um longo tempo até que a comunidade científica em geral as aceitasse. Alguns contemporâneos da época ainda estudavam outras frentes e teorias, como a dos **extensionistas**, que propunham que as dispersões em longas distâncias se deram por pontes continentais ou continentes não mais existentes, por estarem submersos. Essa escola foi representada por grandes nomes da época como Lyell e Joseph Dalton Hooker (1817-1911), amigos de Darwin, mas com opiniões científicas divergentes e muitas vezes conflitantes. Embora alguns erros na linha de pensamento de Hooker tenham sido detectados mais tarde, ele teve um papel fundamental na **teoria da vicariância**, bem como na documentação de diversos padrões de flora e fauna, que se confirmaram mais tarde por outros biogeógrafos já no século XX (Brown & Lomolino, 2006).

Entrando, no século XX existem contribuições de diversas frentes distintas para a Biogeografia. Pode-se destacar a paleontologia por fornecer explicações sobre mudanças da fauna em diversos continentes. Muitos pesquisadores reanimaram a velha discussão de onde teriam surgido as diversas formas de vida, os chamados centros de origem. Dentre muitos pesquisadores de renome, destaca-se Ernest Mayr (1903-2005), que fez importantes descobertas em sistemática e evolução. Também se deve a ele o cunho do conceito de **espécies biológicas**, que será discutido mais adiante.

Houve um enorme debate com o objetivo de explicar como as espécies se espalharam de um continente a outro. Muitos dos resultados propunham as mais diversas teorias, desde pontes continentais, até continentes submersos. Nenhuma delas era, no entanto, suficientemente convincente. A explicação definitiva para a distribuição de espécies pelos continentes teve sua origem com Antonio Snider-Pelligrini (1802-1885), com a ideia da **deriva continental**, fortemente rejeitada por seus contemporâneos. Foi retomada mais tarde por Alfred Lothar Wegener e Frank Bursley Taylor, na primeira metade do século XX. Novamente a teoria foi rejeitada por biogeógrafos da época e só foi aceita no final da década de 1960, quando foram encontradas evidências geológicas incontestáveis (Brown & Lomolino, 2006).

Outro marco importante na tentativa de explicar padrões distributivos de espécies foi a **teoria do equilíbrio de ilhas**, proposto por Robert H. MacArthur e Edward O. Wilson em 1967 (MacArthur & Wilson, 1967).

Apenas nas últimas décadas é que a Biogeografia tomou a forma definitiva que tem hoje, ganhando a identidade de ciência consolidada. Somente nos anos de 1950 e 1960 foi que o termo “Biogeografia” começou a aparecer em artigos e livros (Brown & Lomolino, 2006). Foi em 1973 que surgiu o primeiro periódico dedicado exclusivamente à Biogeografia, intitulado *Journal of Biogeography*. Em 1991, surgiu o *Global Ecology and Biogeography Letters*, uma extensão do primeiro periódico, dessa vez voltada à publicação de artigos menores. Os avanços tecnológicos também permitiram fundamentar novos conceitos e teorias da Biogeografia usando informações provenientes de satélites, computadores, sistemas de informação geográfica, navios submersíveis, dentre outros. Finalmente, a partir dos anos 1980, a Biogeografia ganhou a identidade de disciplina em cursos de graduação e pós-graduação em instituições mundo afora, com o surgimento de livros didáticos.

## 2.3 Conceitos Básicos

Ao adentrar na teoria da Biogeografia existem diversos conceitos de biologia que são fundamentais, tanto para o entendimento dos processos biogeográficos, quanto para a concepção da computação biogeográfica. Entender os mecanismos, processos e padrões da Biogeografia é de fundamental importância para entender como se dá a evolução, adaptação e diferenciação das espécies. O conceito de seleção natural permite entender como as espécies evoluem e se diferenciam, mas somente com a seleção natural não é possível explicar todos os padrões evolutivos. Outros mecanismos e processos são responsáveis pela pressão seletiva exercida pelo meio ambiente diretamente nos seres vivos que o habitam. Também faz parte dessa pressão seletiva interações entre indivíduos de uma espécie (intra-específicas) e entre espécies (inter-específicas). A seguir serão descritos conceitos básicos sobre os seres vivos e o meio ambiente.

### 2.3.1 Definição de Espécies

Os seres vivos tendem a viver em grupo, sendo que essa tendência é ainda maior quando se fala em indivíduos semelhantes. Esses grupos de indivíduos semelhantes estão associados ao conceito de **espécie** e cada entidade da espécie é chamada de **espécime, indivíduo ou organismo**. Pensando dessa maneira, espécies são entidades únicas na natureza, que formam grupos naturais. Espécie é também a unidade básica do sistema taxonômico. Mas o que define exatamente uma espécie? O significado de espécie gera muitas discussões e controvérsias, sendo que ainda hoje não existe um consenso sobre uma definição fechada. Isso porque taxonomistas utilizam todos os tipos de diferença para classificar uma espécie: **morfológicas, comportamentais, genéticas e biológicas** (Brown & Lomolino, 2006; Stearns & Hoekstra, 2003).

Tomando dois casos como exemplo, ficam claros os motivos de tanta controvérsia. Ao analisar morfologicamente duas espécies de mosca, a *Drosophila melanogaster* e a

---

*Drosophila simulans*, constata-se que as fêmeas não possuem diferença alguma e as diferenças nos machos só podem ser notadas por especialistas. Elas são denominadas **espécies irmãs** (Stearns & Hoekstra, 2003), mas são consideradas duas espécies distintas, pois não podem reproduzir entre si. Logo, sob o ponto de vista genético constatam-se as diferenças. Mas o ponto de vista genético também pode causar confusão. Um exemplo clássico é o burro e o cavalo que são espécies distintas, mas conseguem se reproduzir, gerando as mulas, embora essas sejam estéreis. Nesse caso, o produto do cruzamento recebe o nome de **espécie híbrida**. Existem também espécies híbridas que não são estéreis, aqui merece destaque o cruzamento entre tigre e leão, cuja prole feminina é fértil.

Continuando com definições de interesse dessa pesquisa, **subespécies** ou **raças** são caracterizadas pela comprovada existência de linhagens distintas dentro das espécies (subdivisão da mesma). Portanto, para a delimitação de subespécies ou raças a diferenciação genética é uma condição essencial, ainda que não suficiente. Por fim, existe o chamado **complexo de espécies crípticas**: é um grupo de espécies que satisfaz a definição de espécies isoladas reprodutivamente, mas morfologicamente idênticas (fenótipos iguais).

Dado o cenário acima, fica compreensível que o conceito de espécie não é elementar e, muitas vezes, pode depender do contexto em que está sendo aplicado. Porém, uma das definições é a mais aceita e usada por evolucionistas e biogeógrafos: o de espécies **reprodutivamente isoladas** (Brown & Lomolino, 2006; Coyne & Orr, 1999), cuja definição partiu primeiramente de Mayr (1942) e Dobzhansky (1935). Ou seja, dois indivíduos são de espécies diferentes se não podem se reproduzir entre si. As causas deste isolamento podem levar a diferentes tipos de processos de especiação, que serão discutidos na Seção

### 2.3.2 Ecossistema

Em uma visão mais ampla da natureza, **ecossistema** é o conjunto de seres vivos e meio ambiente em que eles vivem, e todas as interações desses organismos com o meio e entre si. São exemplos de ecossistema uma floresta, um rio, um lago ou um jardim. A própria camada ao redor da Terra onde vivem todos os organismos vivos, chamada de **biosfera**, é considerada por alguns cientistas um único e enorme ecossistema. Os ecossistemas apresentam dois componentes básicos: os elementos vivos (**biótico**) e os elementos físicos e químicos do meio (**abiótico**). A parte biótica é formada por plantas, animais e microrganismos que representam o conjunto de todos os seres vivos do ecossistema, denominado de **biota** ou **comunidade ecológica**. A porção abiótica é o conjunto de nutrientes, água, ar, gases, energia e substâncias orgânicas e inorgânicas do meio ambiente, bem como o próprio espaço físico em si. Esse conjunto abiótico é denominado de **habitat**. Por simplificação, pode-se definir o habitat como o meio em que determinado ser vivo habita. Geralmente, as espécies estão confinadas em seu habitat, delimitado por **barreiras ecológicas**. Essas barreiras incluem qualquer meio que impeça a espécie de sair daquele

habitat, sendo que, ao sair, suas condições adaptativas podem não estar preparadas para enfrentar o novo meio (Brown & Lomolino, 2006).

Vale destacar que em um mesmo habitat diferentes espécies podem viver de diferentes maneiras, cada qual adaptada a uma situação distinta conferida pela sua morfologia e interação com o meio. Também é possível destacar que uma única espécie em diferentes habitats pode ter diferentes adaptações de acordo com o habitat ocupado. Sendo assim, cada habitat pode oferecer variadas oportunidades de sobrevivência para uma dada espécie. Tais oportunidades estão no sentido de beneficiar a evolução de uma espécie e são chamadas de **oportunidades ecológicas** (Myers & Burbrink, 2012; Yoder *et al.*, 2010, Losos & Mahler, 2010). Um último elemento que compõe todos os ecossistemas são os **nichos ecológicos**. Eles descrevem a posição relacional de uma espécie ou população em seu ecossistema, definindo o modo de vida de um organismo qualquer ao explorar o elenco de oportunidades ecológicas existentes em seu habitat (Brown & Lomolino, 2006). O conceito de nichos ecológicos pode ser associado a um conjunto de relações que fornecem respostas às interações dos organismos e de organismos e meio ambiente, como em casos de competições por recursos ou competições do tipo presa-predador.

### 2.3.3 Evolução

Evolução é a palavra-chave quando se discute sobre a origem e extinção de espécies. É o resultado de diversos processos naturais aos quais as espécies são submetidas. Segundo Mayr (2001), evolução é o processo continuado de mudança que tem transformado a vida na Terra desde o seu princípio mais simples até a diversidade existente atualmente. A evolução ocorre por meio de mudanças nos genes dos organismos. Quando seres vivos se reproduzem, pequenas mudanças aleatórias nos seus genes fazem com que seus descendentes sejam diferentes. Por vezes, estas mudanças aumentam a probabilidade de um descendente sobreviver o tempo suficiente para se reproduzir e, assim, os genes responsáveis por essa característica são transmitidos aos filhos, tornando-se mais comuns na próxima geração, e por aí em diante nas gerações subsequentes. As mudanças que não ajudam os organismos a se reproduzirem poderão tornar-se mais raras ou serão eventualmente eliminadas da população. Esse mecanismo simples, aliado aos diversos processos naturais, implica na diversificação de espécies, o que significa que novas espécies surgem e espécies deixam de existir.

Dentro do próprio conceito de evolução encontram-se diversos padrões evolutivos distintos. Destaca-se a **evolução convergente**, um fenômeno no qual duas espécies distintas evoluem para características semelhantes. Isso se deve à própria pressão do meio ambiente, desta forma, seres vivos que compartilhem o mesmo habitat, ou os mesmos hábitos de vida, podem desenvolver estruturas similares que os tornam capazes de sobreviver àquelas condições. Como exemplo de estudo recente, têm-se os lagartos brancos de White Sands, no Novo México, onde se encontram casos claros de evolução em andamento (Rosenbluma

---

*et al.*, 2009). Mais um exemplo que mostra claramente o papel da evolução convergente é o caso das lagartas das mariposas do gênero *Hyposmocoma*, que adquiriram funções para respirar tanto na água, quanto fora dela, fazendo dessas espécies as primeiras catalogadas de insetos anfíbios (Rubinoff & Schmitz, 2010). Os pesquisadores encontraram três linhagens distintas que adquiriram características muito similares, de acordo com a mesma pressão do ambiente, no caso, as inundações locais que forçaram as lagartas a adquirirem características anfíbias. Padrões contrários também são comuns, nos quais uma espécie se divide em duas, cada qual adaptada a um meio distinto, nesse caso tem-se a **evolução divergente**. Exemplos de evolução divergente são os próprios processos de especiação, os quais serão discutidos em detalhes mais adiante. Quando duas ou mais espécies evoluem mutuamente, sendo que uma exerce pressão seletiva sobre a outra, tem-se o caso de **coevolução**. Neste último caso encontram-se as **coevoluções competitivas**, como em situações de presa e predador, e as **coevoluções cooperativas**, como casos de simbiose (relação mutuamente vantajosa entre duas ou mais espécies).

#### 2.3.4 Adaptação

A adaptação está relacionada à capacidade e oportunidades de sobrevivência de espécies em determinados ecossistemas. Dadas certas oportunidades ecológicas e dados os fenótipos presentes em indivíduos e espécies, é possível dizer sobre como determinados conjuntos de características podem ser favoráveis ou não a diferentes oportunidades ecológicas e habitats. Fenótipos podem representar, neste caso, desde aspectos comportamentais até mesmo dietas alimentares e/ou outros tipos de interações que um indivíduo pode possuir com o meio ambiente em que habita, os quais compõem o seu nicho ecológico.

O conceito de adaptação está intrinsecamente ligado ao de seleção natural, pois complementa a noção de melhora gradativa, ou seja, de adaptação progressiva. O grau de adaptação ao meio ambiente é o que determina o caminho pelo qual seguirá o processo da seleção natural: uma resposta à seleção ocorre sempre que uma característica herdável está relacionada ao sucesso reprodutivo. O resultado é a melhora de desempenho ao longo de gerações de reprodução e diferenciação. Essa melhora de desempenho é o que define a adaptação por meio da evolução. Neste caso, a adaptação pode ser vista como um processo operando em conjunto com a seleção natural, a qual dá origem à dinâmica de evolução de espécies e indivíduos (Mayr, 1982).

Portanto, a seleção natural evidentemente possui um poder de dar forma às adaptações, operando sempre que há variações em que o sucesso reprodutivo está correlacionado à hereditariedade da característica ou traço em questão. Se a adaptação será um sucesso ou não na produção dos fenótipos que respondem bem ao meio, depende de outros fatores que limitarão a resposta à seleção, como os próprios fatores ambientais do ecossistema. Uma maneira interessante, porém hipotética, para entender a adaptação é medir o grau de

conformidade entre o organismo e o ambiente, que pode ser usado para compor uma superfície de adaptação (Wright, 1932), a qual será objeto de estudo no Capítulo 4.

## 2.4 Diversidade Interespecífica

A **biodiversidade** pode ser entendida simplesmente como a diversidade da vida. De forma mais completa, Hubbel (2001) define a biodiversidade como o sinônimo de riqueza de espécies e abundância relativa de espécies no **tempo** e **espaço**. Riqueza de espécies é o número total de espécies em um determinado espaço em um dado tempo e a abundância relativa de espécies se refere à frequência ou raridade de uma espécie (Hubbel, 2001). A abundância relativa de espécies é de particular interesse e sempre intrigou os pesquisadores, principalmente quando se fala em raridade. Entender as causas da raridade das espécies é importante por dois motivos: (1) a maioria das espécies é incomum ou rara; e (2) implica em uma maior probabilidade de extinção. A diversidade de espécies engloba a variação entre espécies ou outros elementos biológicos, incluindo alelos e complexos genéticos, populações, ecossistemas, dentre outros (Brown & Lomolino, 2006; Coyne & Orr, 2004; Howard & Berlocher, 1998). Pode ser expressa como a variação dentro de uma localidade ou entre elementos constituintes ao longo de escalas **espaciais** e **temporais**.

A variação espacial e temporal da diversidade é dependente de fatores ambientais. Ela varia de acordo com o tamanho da área amostrada e a natureza quantitativa da relação espécies-área é largamente dependente da natureza heterogênea dos habitats (Brown, 1991). Em outras palavras, a diversidade varia de acordo com os tipos de habitat, mais ou menos favoráveis à permanência de vida e sua adaptação, sendo que em regiões onde se encontram mais oportunidades ecológicas a diversidade é maior. Uma floresta tropical possui mais oportunidades ecológicas do que um deserto, por exemplo, e, portanto, sua diversidade é maior.

A variação temporal está intrinsecamente ligada às mudanças climáticas e geográficas, as quais afetam diretamente a diversidade. Por exemplo, em um dado ecossistema, a mudança de algum fator abiótico pode causar a extinção de diversas espécies, bem como causar a readaptação das que sobreviveram. Os eventos de extinção e especiação ligados a esse fenômeno ditam a biodiversidade ao longo do tempo. A diversidade de espécies varia com a escala temporal e espacial na qual é estudada, sendo que as de escalas espaciais são comumente divididas em três categorias convenientes (Brown & Lomolino, 2006):

1. **Diversidade alfa.** Refere-se à diversidade de espécies em uma comunidade ecológica local, um pequeno espaço geográfico, por exemplo, um pequeno habitat delimitado naturalmente;
2. **Diversidade beta.** Refere-se à mudança na composição das espécies ao longo de um pequeno espaço, por exemplo, a diferença na composição de dois habitats distintos, porém adjacentes;

3. **Diversidade gama.** Refere-se à diversidade em uma área geográfica extensa, por exemplo, um ecossistema vinculado a um continente.

Não é possível entender a diversidade usando um único processo ou teoria. Com isso, faz-se necessária a síntese de conceitos determinados por diversos fatores e processos. Logo, o entendimento de padrões de diversidade requer que se entendam diversos processos ecológicos, geográficos, evolutivos, dentre outros (Huston, 1994). Adicionalmente aos comportamentos típicos no espaço-tempo, várias hipóteses ou teorias são propostas na literatura (Coyne & Orr, 2004; Magurran & May, 1999; Howard & Berlocher, 1998; Huston, 1994; Brown, 1991; Shmida & Wilson, 1985). A teoria apresentada neste capítulo é breve e simples, porém suficiente para o entendimento de padrões bem definidos e quais são as causas desses. Entender esses padrões é importante para complementar o entendimento dos processos naturais que regem a causa de especiações e extinções, que resume-se à relação entre processos biogeográficos e evolução. Uma classificação interessante para os tipos de padrões foi dada por Brown (1991). Baseado nessa estrutura serão descritas as hipóteses para o surgimento de padrões de diversidade, ressaltando que elas estão inter-relacionadas.

**Tempo desde uma perturbação.** Baixos padrões de diversidade são geralmente atribuídos a mudanças ecológicas e geográficas em uma determinada região em intervalos curtos de tempo. Esse intervalo curto de tempo pode não ser suficiente para a readaptação ou recolonização de habitats vazios. Note que quantificar o significado de curto prazo pode variar muito em cada situação, mas aqui, obviamente, o objeto de estudo são escalas de tempo relativamente altas, suficientes para o surgimento de processos de extinção e especiação. Em resumo, mudanças bruscas e frequentes nos habitats e ecossistemas desfavorecem a diversidade.

**Heterogeneidade de habitats.** Regiões produtivas, com ecossistemas altamente produtivos, ou seja, com abundância de recursos, favorecem maior diversidade. Diferentes espécies preenchem habitats vazios, mas para isso precisam se especializar. O caminho pode ser a especiação por meio da diferenciação gradual. Em contrapartida, ecossistemas pouco produtivos desfavorecem a diversidade e o aumento populacional. A diversidade de habitats favorece a proliferação de diferentes tipos de espécies (Brown, 1991).

**Oportunidades ecológicas.** Diferentes oportunidades ecológicas podem favorecer o surgimento de novas espécies, pois indivíduos podem ocupar e se estabelecer em diferentes oportunidades, caso seja um benefício para sua sobrevivência. Indivíduos pouco adaptados podem ter sucesso evolutivo ao ocupar uma oportunidade ecológica distinta de sua origem. Tal mecanismo pode se dar por meio do movimento gradual de espécies ao longo de um espaço geográfico, que pode ser o mesmo habitat ou até habitats distantes. Este mecanismo de ocupação de oportunidades ecológicas é essencial para a diversidade de espécies, visto que favorece a especialização em diversos contextos de adaptação (Myers & Burbrink, 2012; Setiadi *et al.*, 2011; Yoder *et al.*, 2010, Losos & Mahler, 2010).

**Competição interespecífica.** A diversidade de habitats favorece também a coexistência de espécies, diminuindo a competição interespecífica e favorecendo ainda mais a sobrevivência e, por consequência, a alta diversidade. Em contrapartida, ao competir por um mesmo habitat algumas espécies podem se extinguir por falta de recursos de sobrevivência ou até por predação.

**Alto grau de adaptação.** Quando uma espécie adquire certa adaptação, faz com que sua taxa de reprodução aumente, ampliando assim suas chances de sobrevivência. Isso é válido para mudanças ecológicas e competições interespecíficas.

**Variabilidade genética.** Alta variação genética dentro da espécie favorece a sobrevivência perante mudanças ecológicas (Hegenveld, 1990). A diversidade dentro de uma determinada espécie pode parecer ruim a priori, pois pode conter organismos pouco adaptados, mas essa mesma variação favorece a especiação.

## 2.5 Diversidade Intraespecífica

Até agora, foi considerada somente a diversidade de espécies. De fato, é comum ver a diversidade biológica como sinônimo de riqueza e abundância de espécies (Rosenzweig, 1995). Entretanto, em estudos recentes o conceito de diversidade biológica tem sido estendido para incluir a diversidade contida dentro das espécies (Magurran, 1999). Esta diversidade está relacionada ao conceito de espécies crípticas, sendo que são fenotipicamente idênticas e genotipicamente distintas. Pode estar relacionada também com pequenas diferenças fenotípicas, como variações de comportamento ou de morfologias (Magurran, 1999), ou ainda pode ser encontrada em casos de hibridizações. Essas diferenças sutis presentes dentro de uma determinada espécie são benéficas, pois aumentam a viabilidade da mesma. Ou seja, a viabilidade está parcialmente relacionada à variabilidade. Adicionalmente, pode-se dizer que diversidade intraespecífica é matéria-prima para a evolução (Magurran, 1999; Mallet, 1996). Espécies com alta variabilidade são, em maior probabilidade, precursoras de novas espécies e estão menos sujeitas à extinção.

O cruzamento entre espécies eventualmente pode ocorrer, sendo casos particulares, dando origem a espécies híbridas. Existem muitos casos em que fenótipos totalmente distintos podem se cruzar e ainda gerar híbridos férteis. Em contrapartida, espécies com pequenas diferenças, muitas vezes observáveis apenas por especialistas, são totalmente isoladas (Barton, 1991). Um terceiro caso, não menos intrigante, ocorre quando duas espécies diferentes geram indivíduos híbridos, todos os três vivendo em simpatria (no mesmo habitat), fazendo com que sejam indistinguíveis e, portanto, formando fenotipicamente apenas uma espécie. Por último, ainda pode-se citar casos em que as espécies se diferenciam apenas pela quantidade diferente de genes, caindo novamente no complexo de espécies crípticas. Tanto Barton (1991) quanto Magurran (1999) mostram estudos de caso para todas as ocorrências citadas acima. Destaca-se o trabalho de Magurran (1999), que

realizou uma excelente revisão sobre esse assunto, usando como estudo de caso um pequeno peixe da espécie *Poecilia reticulata*, um exemplo clássico de evolução em ação.

Distintamente dos casos citados acima, pode-se destacar a diferenciação dentro das espécies em raças ou subespécies. Nesse caso evidenciam-se diferenças genótípicas e fenotípicas, podendo haver cenários em que subespécies se especializam em determinadas situações, como pequenas flutuações de diferenças ecológicas. Um exemplo é o da mosca *Dacus tryoni*, cujas subespécies se especializaram em um gradiente de temperatura ao longo de uma região geográfica (Parsons, 1991).

Qualquer que seja o caso, entre os dois extremos, de espécies não diferenciadas que não procriam entre si e de espécies altamente diferenciadas que procriam livremente, estão muitos casos em que o nível de inter cruzamento real ou potencial é difícil de determinar (Brown & Lomolino, 2006).

## 2.6 Taxonomia dos Processos da Biogeografia

Os processos biogeográficos explicam todos os padrões geográficos, ecológicos e evolutivos, com o objetivo de descrever e entender como as espécies ocupam habitats, migram, surgem, desaparecem, procriam, se diferenciam e se adaptam. Esses processos estão devidamente formalizados e consolidados (Brown & Lomolino, 2006; Stearns & Hoekstra, 2003; Ridley, 2004; Myers & Giller, 1991; Hegenveld, 1990; Simmons, 1982) e implicam na formação de padrões naturais. Podem ser classificados quanto ao seu respectivo tipo:

- **Processos geográficos.** Estão relacionados à superfície terrestre e à distribuição espacial de fenômenos significativos ao longo de ecossistemas. Estão inclusos os fenômenos climáticos, tectônicos, eustáticos, dentre outros;
- **Processos ecológicos.** Estão diretamente relacionados aos organismos, como a dispersão de seres vivos e interações bióticas;
- **Processos evolutivos.** Estão relacionados à evolução dos seres vivos, por exemplo, adaptação, especiação e extinção. Aqui se encontra uma subdivisão em processos **macro** e **microevolutivos**.

Uma única espécie pode explorar vários ecossistemas, transpondo barreiras ecológicas, evoluindo e dando origem a diversas espécies descendentes, que podem ser totalmente distintas geneticamente da espécie ancestral. Ao expandir sua amplitude, uma espécie poderá ou não se adaptar a novos ambientes. Se a adaptação for necessária, vários são os processos evolutivos que permitem a expansão de amplitude. Se a adaptação não for eficiente (ou não ocorrer), a espécie, muito provavelmente, se extinguirá ao longo do tempo. O caminho inverso também é possível: no caso da separação de grupos da mesma espécie através de barreiras, os dois grupos passarão a ser unidades evolutivas

independentes. Um exemplo clássico desse tipo de fenômeno é a separação continental devido à deriva dos continentes.

Tão importante quanto entender os processos naturais é traçar a relação entre a evolução e a Biogeografia. Afinal, a evolução é o mecanismo que as espécies encontram para se adaptarem a novas situações. A evolução pode ser vista como um processo da Biogeografia e também como o resultado de outros processos biogeográficos. Um exemplo que mostra a relação entre meio ambiente e evolução é o da transposição de barreiras ecológicas, como já citado. Ao transpor uma barreira de forma eficiente, com as devidas adaptações, pode-se dizer que a evolução ocorreu e, com isso, descrevem-se os padrões biogeográficos que levaram a ela (Hegenveld, 1990). Segundo Hegenveld (1990), uma perspectiva evolutiva permite observar as propriedades adaptativas das espécies, bem como suas dinâmicas ao longo do tempo. A pressão exercida sobre o ecossistema e os processos geográficos e ecológicos podem fazer com que as espécies necessitem de readaptação às novas condições, precisando evoluir. Para isso, entram em cena os processos evolutivos. Se a readaptação for bem sucedida, então pode haver sucesso no processo de especiação; senão, o resultado final é a extinção.

Embora a categoria de processos evolutivos possua duas subdivisões, há uma relação intrínseca entre as duas (Brown & Lomolino, 2006; Ridley, 2004; Stearns & Hoekstra, 2003). A principal diferença entre as abordagens macro e microevolutivas é a de escala. A microevolução lida com mudanças evolutivas dentro de populações, que ocorrem como resultado de nascimentos e mortes e também na forma de movimentos diferenciais de indivíduos com certas características herdáveis. Tais mudanças podem ocorrer em períodos curtos de tempo e podem acarretar variações geográficas dentro de uma espécie. As mudanças nem sempre são lentas e contínuas, mas raramente apresentam magnitude para gerar, como consequência de um único evento de mudança, uma nova espécie ou a extinção de uma espécie existente. Sob o ponto de vista genético, a microevolução representa pequenas mudanças que ocorrem gradualmente nos cromossomos. Em contrapartida, a macroevolução lida com mudanças frequentemente causadas pela proliferação diferencial e extinção de espécies, de forma que tais mudanças alteram substancialmente a diversidade das linhagens. Em comparação à modesta escala de mudança microevolutiva, essas mudanças são frequentemente grandes, podendo ser observados eventos de especiação, por exemplo.

A explicação de todos os processos de interesse está organizada nas seções seguintes: 2.7, 2.8 e 2.9.

## **2.7 Processos Geográficos e Ecológicos**

Os processos geográficos são aqueles relacionados a eventos na superfície do planeta, enquanto os ecológicos geralmente são relacionados a interações entre organismos e

---

espécies. Embora existam muitos processos dessas naturezas, este capítulo descreverá apenas cinco deles, que são os de interesse para a proposição da computação biogeográfica. As duas categorias foram reunidas em uma única seção devido ao número reduzido de processos e inter-relações entre elas.

### 2.7.1 Vicariância e Dispersão

A vicariância é um processo geográfico e dispersão é um processo ecológico, porém ambos estão relacionados com o conceito de barreiras ecológicas e processos de especiação. Enquanto a vicariância é a divisão de uma espécie pelo surgimento de uma barreira, a dispersão implica na transposição de uma barreira. Em ambos os casos, o isolamento implica em eventos de especiação. Portanto, fica claro o motivo do tema dispersão versus vicariância ser debatido entre os biogeógrafos (Brown & Lomolino, 2006). Ao constatar padrões de especiação indicados por disjunções entre espécies, já se levanta uma questão: A especiação se deu devido ao surgimento de uma barreira ou pela transposição de uma barreira? Em outras palavras: A ocupação de ambas áreas ocorreu antes ou depois do surgimento da barreira? De fato, a dispersão parece ser a explicação mais plausível para a maioria dos casos (Brown & Lomolino, 2006).

Em uma definição mais detalhada, vicariância ou **efeito vicariante** é o mecanismo de fragmentação de uma área biótica, que separa populações de determinadas espécies. Já a dispersão possui uma explicação mais ampla. Todos os organismos possuem alguma capacidade de se mover dos locais de nascimento para novos locais. O movimento da prole para longe dos pais faz parte do ciclo de vida de todos os animais e plantas. Em termos gerais, a dispersão se refere ao movimento dos organismos para fora de seus pontos de origem. Existem grandes evidências de que muitas espécies sofreram dispersão de longa amplitude (Brown & Lomolino, 2006). Essas longas distâncias percorridas possuem a denominação de **salto de dispersão**. Ilhas oceânicas que foram recolonizadas são exemplos de dispersão de longa distância. Brown e Lomolino (2006) citam o exemplo da ilha de Krakatau na Indonésia, onde, no final do século XIX, uma erupção vulcânica dizimou a vida por completo. Apenas 50 anos depois a ilha já estava novamente coberta por uma densa floresta e repleta de diversas espécies de animais.

A dispersão pode ser **ativa** ou **passiva**, se os organismos migram por conta própria ou “de carona” em outros organismos e meios. Certamente, não há dúvidas de que a dispersão desempenhou e ainda desempenha um papel importante na determinação dos padrões de distribuição espacial e temporal de espécies. O espalhamento de indivíduos e espécies de forma gradual, para fora dos limites de seus habitats de origem, pode ser identificado como um processo denominado **difusão**, compreendido em três etapas (Brown & Lomolino, 2006): (1) repetidos eventos de dispersão que levam à ocupação de novos habitats; (2) estabelecimento, através de adaptação, nas novas oportunidades ecológicas; e (3) composição de novas populações que podem dar origem a novas espécies.

As definições de dispersão e difusão levam à definição de rotas de dispersão (Brown & Lomolino, 2006), que nada mais são que tipos de habitats em que as espécies podem se dispersar, baseado em sua adaptação. São três as rotas de dispersão (1) **corredores**: permite que indivíduos e espécies migrem de um habitat de origem a outro sem imposição de fatores limitantes a isso, as população permanecem com um número equilibrado de indivíduos; (2) **filtros**: é uma rota de dispersão mais restrita do que um corredor, bloqueia seletivamente a passagem de indivíduos baseado em suas adaptações, como resultado, os colonizadores tendem a representar um subconjunto de sua população original; (3) **rotas Sweeptake**: são raras dispersões, sendo este um caso específico de filtros, um exemplo clássico é a colonização de ilhas oceânicas isoladas.

### 2.7.2 Mudanças Ambientais

Mudanças ou perturbações ambientais são definidas como qualquer alteração significativa que ocorre no meio ambiente, ecossistemas em geral. Entende-se aqui o termo longa duração como tempo suficiente para que a vida seja afetada por essas mudanças. Cada região possui padrões heterogêneos particulares e uma história biogeográfica imposta pelas condições ambientais e os demais processos biogeográficos. Os regimes de perturbação encontrados em toda superfície são influenciados por um conjunto amplo de fatores ambientais, da ordem de mudanças climáticas, geográficas e ecológicas, dentre outras (Brown & Lomolino, 2006; Huston, 1994), que alteram as oportunidades ecológicas e fazem com que as espécies precisem se readaptar às novas condições. Ao falhar em sua readaptação, a extinção é consequência certa.

As perturbações, pertinentes em um curto espaço de tempo, desfavorecem a diversidade, como já discutido anteriormente. Um dos motivos de padrões de baixa diversidade são as mudanças climáticas repentinas e de alta frequência. Em um curto intervalo de tempo, as espécies podem não se adaptar às novas condições impostas pelo meio ambiente. Seja qual for a situação de estresse que os indivíduos passem, é de consenso que a alta variabilidade genética favorece a readaptação (Hegenveld, 1990).

## 2.8 Processos Microevolutivos

A microevolução é a evolução gradual por meio da sucessiva incorporação de mudanças genéticas relativamente pequenas, como respostas da população às mudanças ambientais. Tais mudanças podem ocorrer em curtos períodos de tempo e são consequência de mecanismos como reprodução, variação genética e seleção natural. A seguir, serão descritos todos os processos que dão origem aos padrões microevolutivos.

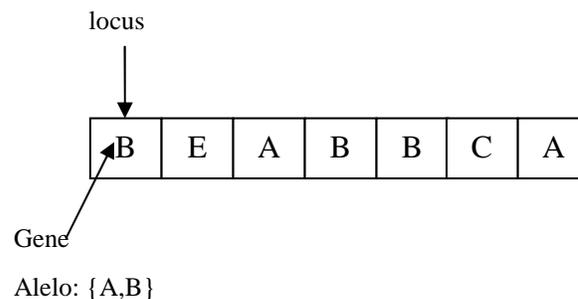
---

### 2.8.1 Reprodução

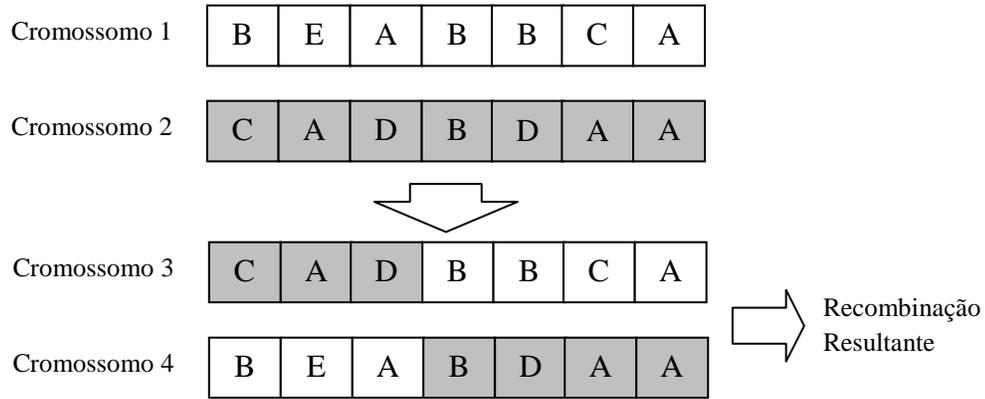
A **reprodução** é o processo por meio do qual todos os seres vivos produzem descendentes, dando continuidade à sua espécie. Pode ser de dois tipos: **assexuada** e **sexuada**. No primeiro caso, a reprodução ocorre sem a partilha de material genético entre dois indivíduos. Um exemplo desse caso é a própria divisão celular por meio da mitose. Já no outro caso, os descendentes são um resultado do compartilhamento de material genético entre dois indivíduos distintos da mesma espécie, denominados de macho e fêmea.

Ao falar em reprodução, a genética não pode deixar de ser explicada, sendo essa um complemento para o entendimento dos processos microevolutivos. A genética é o ramo da biologia que estuda a forma com que se transmitem as características biológicas de geração para geração. Os primeiros estudos de genética se devem a Mendel, que estabeleceu pela primeira vez os padrões de hereditariedade de algumas características existentes em ervilheiras, mostrando que elas obedeciam a regras estatísticas simples. Os experimentos realizados por Mendel consistiram em fazer cruzamentos entre diferentes espécies de ervilhas, verificando que as características dos pais são passadas pelas gerações por meio dos fatores individuais de Mendel, que hoje são denominados de genes.

Sabe-se, atualmente, que cada célula do nosso organismo possui em seu núcleo o material genético contido nos cromossomos e responsável pela definição das características fenotípicas do indivíduo. Os cromossomos são formados por genes, sendo que conjuntos de genes contribuem para a formação de uma determinada característica. Os genes, por sua vez, são constituídos pelo DNA (ácido desoxirribonucleico). Cada gene está localizado em uma posição (**locus**) do cromossomo e os **alelos** são variações de genes que ocupam um mesmo locus. O cromossomo então é uma estrutura nucleoproteica formada por uma cadeia de DNA que compõe o genoma do indivíduo. Um modelo simplificado é ilustrado na Figura 2.1. O genótipo representa o conjunto específico de genes do genoma e o fenótipo é a manifestação do genótipo no indivíduo, ou seja, a aparência e funções que esse possui, transcritas pelo seu código genético. A troca do material genético entre dois organismos, sob o ponto de vista genético, é denominada de **recombinação** (Stearns e Hoekstra, 2003; Ridley, 2004). A Figura 2.2 ilustra o processo.



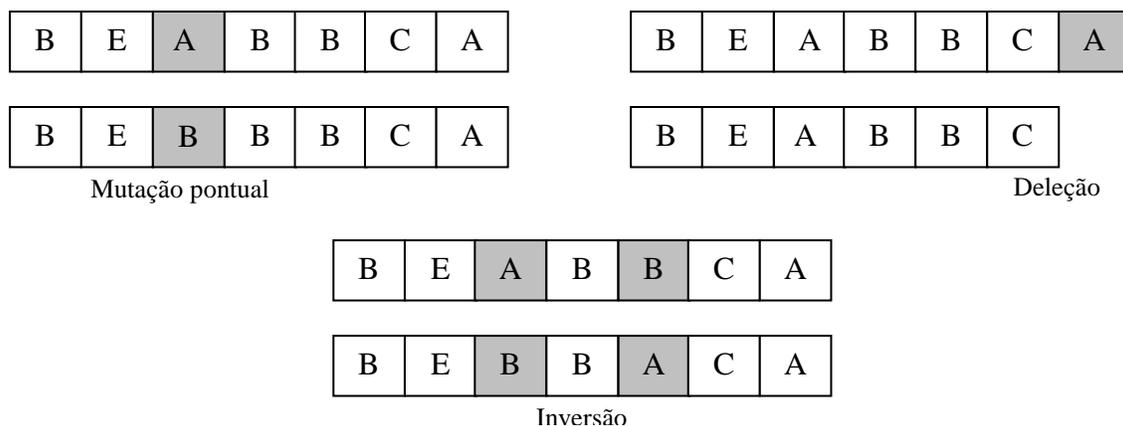
**Figura 2.1.** Ilustração pictórica de um cromossomo. Cada espaço (locus) é preenchido por um gene.



**Figura 2.2.** Representação pictórica da recombinação genética entre dois cromossomos, produzindo outros dois cromossomos.

### 2.8.2 Variação Genética

O principal mecanismo de variação genética é a **mutação**, definida como qualquer alteração no material genético de um organismo. É considerada como um dos mecanismos fundamentais da seleção natural. Mutações desfavoráveis podem ter sua frequência reduzida na população por meio da seleção natural, enquanto mutações favoráveis podem se acumular, resultando em mudanças evolutivas adaptativas. As causas das mutações são as mais diversas, como, por exemplo, erros na duplicação celular e exposição à radiação (Stearns e Hoekstra, 2003; Ridley, 2004). Pode abranger a alteração de um único nucleotídeo do DNA (**mutação pontual**) ou vários (**mutação cromossômica**) ou ainda a **deleção** e até **rearranjo cromossômico**. Alguns tipos de mutação são exemplificados na Figura 2.3.



**Figura 2.3.** Representação pictórica de alguns exemplos de mutação.

### 2.8.3 Seleção Natural

O conceito básico de seleção natural é que características hereditárias favoráveis tornam-se mais comuns em gerações sucessivas de uma população de organismos que se reproduzem, e que características hereditárias desfavoráveis tornam-se menos comuns. A seleção natural age no fenótipo, ou nas características observáveis de um organismo, de tal forma que indivíduos com fenótipos favoráveis têm mais chances de sobreviver e reproduzir-se do que aqueles com fenótipos menos favoráveis. Se esses fenótipos apresentam uma base genética, então o genótipo associado ao fenótipo favorável terá sua frequência aumentada na geração seguinte. As populações tendem a divergir caso exista variação suficiente no ambiente para selecionar características diferentes que permitem lidar com condições ambientais distintas, podendo resultar na emergência de novas espécies.

As populações são conservativas quando não se encontram sob seleção. Porém, sob forte seleção, elas podem rapidamente produzir genes que parecem improváveis. Um exemplo interessante, embora meramente ilustrativo, que mostra a ação da seleção natural é dado por Stearns & Hoekstra (2003). Dada uma sequência de letras, por exemplo, YAXBC, fazendo um paralelo com o código genético utilizando todas as letras do alfabeto, existem  $26^5$  possibilidades de cromossomos codificados dessa maneira. Suponha que, para uma dada adaptação a certo ambiente, exista uma combinação de genes que seja a correta. A seleção natural provoca o aumento da frequência de combinações gênicas favoráveis e a replicação preserva tais aumentos, como se fosse uma lembrança do que ocorreu. Gradativamente, e ao longo de diversas gerações, as repetições favoráveis serão tais que pode se chegar à combinação que fornece uma melhor adaptação.

Diversos são os fatores que determinam a ação da seleção natural sobre espécies e indivíduos, dentre os quais é possível destacar a baixa adaptação, decorrência de fenótipos que não proporcionam um benefício para as oportunidades ecológicas existentes. Além da adaptação em si, é possível destacar aquelas relacionadas a interações de indivíduos, que mesmo adaptados ao seu meio, podem ter sua sobrevivência ditada pela competição exercida por membros de sua espécie (competições intraespecífica) e até mesmo de outras espécies (competições interespecíficas). Quando se fala em **competição** por recursos, essa competição está diretamente relacionada ao processo de seleção natural, no qual as espécies mais adaptadas ao meio terão maiores probabilidades de sobrevivência

Os principais tipos de interações ecológicas entre as espécies são competição, predação e mutualismo (Schoener, 1991). Na competição pelo uso de recursos naturais com ambas as espécies explorando a mesma oportunidade ecológica, ou habitat, é muito provável que uma das espécies saia favorecida ao final, e a escassez de recursos para a espécie desfavorecida poderá ser um fator crucial na determinação da sua sobrevivência ou não. As espécies com maior grau de adaptação ao meio em que vivem são as candidatas a serem vitoriosas ao final do processo competitivo.

A interação intraespecífica é resultado da interação entre indivíduos da mesma espécie. Indo um pouco mais além, Simmons (1982) diz que a competição intraespecífica é uma força que exerce pressão seletiva na população, promovendo a **divergência** dentro da espécie. Outro tipo de interação intraespecífica é a seleção sexual, a qual pode também ser considerada um componente da seleção natural associada ao sucesso no encontro de parceiros sexuais. A seleção sexual pode se dar pela disputa entre indivíduos na conquista por parceiros, ou pela escolha de determinados parceiros para a reprodução. Tais escolhas poderão ditar a tendência evolutiva e de adaptação de indivíduos e espécies (Stearns & Hoekstra, 2003; Hall & Halliday, 1998). Ambos os sexos podem escolher parceiros e ambos os sexos podem competir por eles, mas geralmente as fêmeas escolhem os machos e os machos competem pelas fêmeas (Stearns & Hoekstra, 2003).

#### 2.8.4 Fluxo Gênico

Os indivíduos que migram para uma nova área carregam consigo seus genes e, se subsequentemente têm reprodução bem sucedida, introduzem-nos na população local. O **fluxo gênico** pode agir contra a adaptação das espécies a determinados locais, pois indivíduos externos podem introduzir genes que desfavorecem a especialização aos habitats da espécie local, produzindo até mesmo hibridizações pouco adaptadas.

#### 2.8.5 Efeito do Fundador

Novas populações, muitas vezes, são fundadas por um pequeno grupo de indivíduos de alguma determinada espécie, seja por migração ou por qualquer outro evento que tenha causado o isolamento do subconjunto de indivíduos. A frequência genética desse grupo, geralmente bem menor que a população toda, difere consideravelmente da frequência da população parental. Alguns alelos raros na população parental podem adquirir frequências muito altas na nova população, simplesmente porque estavam presentes nos indivíduos que a formaram. Esse processo é denominado de **efeito do fundador** e os indivíduos que constituem a nova população, isolada da população parental, são denominados de fundadores. Esse processo é responsável pelas diferenças aparentemente aleatórias entre populações de pássaros em diferentes ilhas, onde cada uma foi derivada de alguns poucos colonos bem sucedidos (Brown & Lomolino, 2006).

Evidências experimentais sugerem que o efeito do fundador pode exercer um importante papel na especiação, porque essas amostras genéticas, inicialmente aleatórias, têm efeitos na subsequente diferenciação genética de pequenas populações colonizadoras. De maneira similar, quando a população de uma espécie é acometida por alguma catástrofe e alguns poucos indivíduos sobrevivem, então existe novamente apenas um subconjunto de genes que estavam presentes na população original, denominado de **gargalo genético**. O efeito do fundador é geralmente interpretado como um caso particular de gargalo genético.

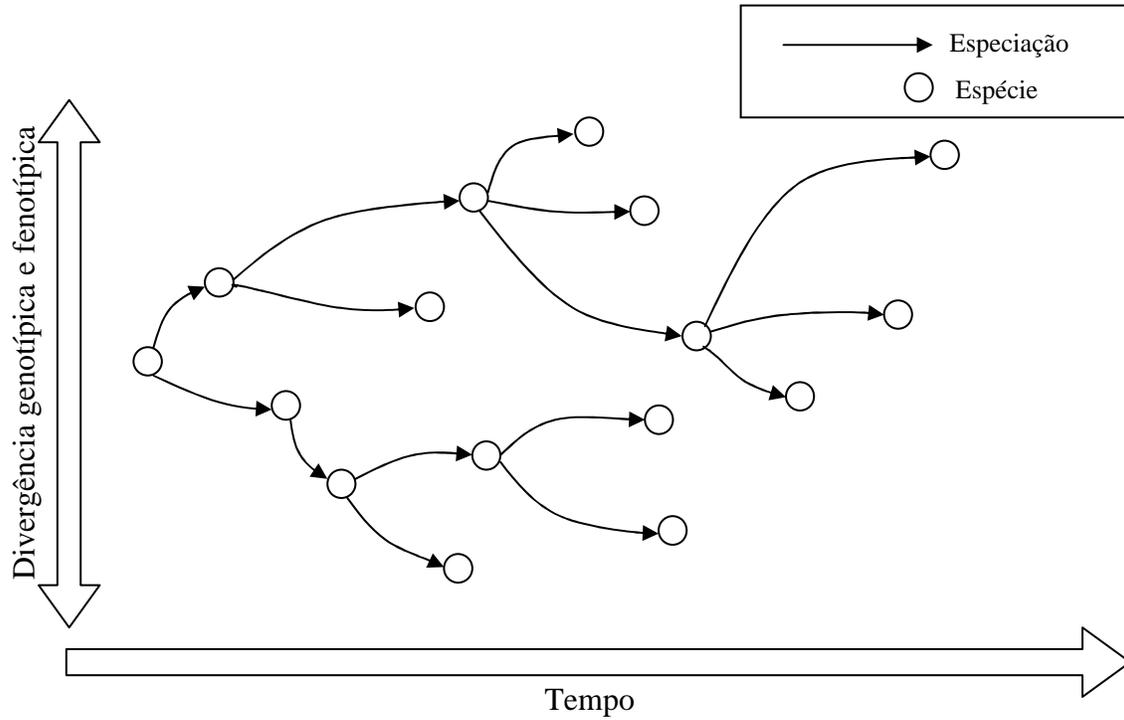
---

## 2.9 Processos Macroevolutivos

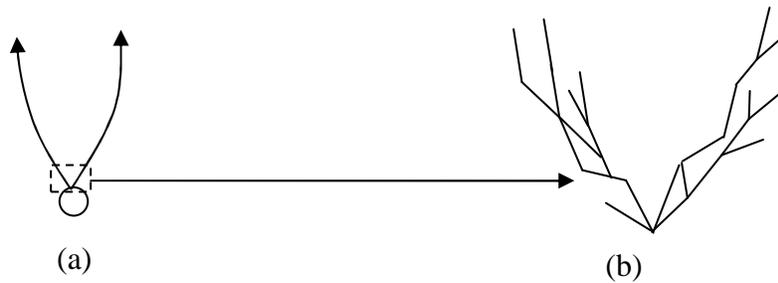
As perspectivas macro e microevolutivas são complementares, sendo que ambas são necessárias para compreender a influência dos processos ecológicos e geográficos na evolução e distribuição dos organismos. Todavia, é mostrado que uma profunda compreensão dos processos macroevolutivos também requer uma perspectiva microevolutiva acerca de como as populações respondem às mudanças ambientais no tempo e no espaço (Brown & Lomolino, 2006). A macroevolução lida com mudanças frequentemente causadas pela proliferação diferencial e extinção de espécies, de forma que tais mudanças alteram substancialmente a diversidade das linhagens. Em comparação com a modesta escala de uma mudança microevolutiva, essas mudanças macroevolutivas são frequentemente grandes e ocorrem geralmente de forma abrupta e pontuada, isso quando se considera o longo intervalo de tempo necessário para a consolidação de eventos evolutivos.

A **radiação adaptativa** é a diversificação das espécies para preencher uma ampla variedade de habitats e oportunidades ecológicas. Ela ocorre quando uma única espécie ancestral dá origem, ao longo de repetidos episódios de especiação, a numerosos descendentes que se tornam ou permanecem em simpatria (mantêm contato e não estão isolados). Essas espécies tendem a divergir na utilização de oportunidades ecológicas e na ocupação de outros habitats. Existe também a possibilidade dessas espécies virem a ser separadas por barreiras (por eventos vicariantes, por exemplo) e se tornarem alopátricas (separadas por barreiras), podendo ainda assim até ter trocas genéticas por meio de fluxo gênico. Novas oportunidades ecológicas são criadas por uma inovação adaptativa ou por uma mudança ambiental, como a colonização de uma nova área. Essas oportunidades são exploradas à medida em que uma forma ancestral sofre repetidas especiações, diversifica-se e especializa-se para preencher numerosas oportunidades ecológicas. A Figura 2.4 ilustra o processo de radiação adaptativa. Um exemplo clássico de radiação adaptativa é o fato já mencionado de que todas as espécies de plantas verdes terrestres que já viveram até o presente compartilham um ancestral comum: uma simples alga verde que viveu há 500 milhões de anos (Brown & Lomolino, 2006).

É interessante notar que, embora os processos de especiação pareçam ser pontuais e abruptos, o que acontece na realidade é uma mudança gradual ao longo do tempo, envolvendo diversas linhas de descendência. É o que se chama de múltiplas linhas de bifurcação (Barton, 1991). A Figura 2.5 representa uma observação mais detalhada de uma bifurcação que levou à origem de duas espécies. De fato a diferenciação intraespecífica e gradual pode levar à especiação, como discutido anteriormente.



**Figura 2.4.** Surgimento de espécies ao longo do tempo, fruto da radiação adaptativa. A partir de uma única espécie ancestral, os processos de especiação fazem com que as divergências deem origem a novas espécies.



**Figura 2.5.** Na figura (a) observa-se a divisão de uma espécie em duas, como uma mudança abrupta. Entretanto, o que ocorre numa escala menor é um emaranhado de linhas de descendência (b). As linhas representam a ligação entre subespécies ou até organismos individuais (Adaptado de Barton (1991)).

Sabe-se que a especiação não se dá apenas por isolamento de subpopulações. Diversos são os mecanismos e suas formas de ação conjunta que podem levar ao surgimento de uma nova espécie. O surgimento de uma nova espécie é um grande passo evolutivo, mas nada garante o futuro de espécies recém-formadas (Myers & Giller, 1991).

### 2.9.1 Especiação Alopátrica e Peripátrica

A **especiação alopátrica** é um dos processos de especiação mais simples e frequentes (Brown & Lomolino, 2006). Ocorre quando as populações são geograficamente isoladas, a tal ponto que o fluxo gênico entre elas é quase todo ou inteiramente interrompido. Assim, essas populações isoladas que vivem em regiões (habitats) distintas tendem a se diferenciar. Se o ambiente é heterogêneo e as populações regionais forem suficientemente isoladas, tal que o fluxo gênico seja totalmente interrompido ou drasticamente reduzido, elas se tornarão unidades evolutivas completamente independentes. Sem nenhum contato, as populações isoladas tendem a divergir. A divergência é mais rápida conforme for maior a diferença entre os ambientes, pois os isolados estão sujeitos a uma maior pressão seletiva (Brown & Lomolino, 2006).

Pode-se distinguir duas maneiras de ocorrer o isolamento. A primeira delas é pelo surgimento de barreiras, ou seja, por efeito vicariante. Neste caso, o isolamento pode se dar em populações grandes, ou seja, ambas as populações isoladas possuem um número grande de indivíduos. A segunda maneira é por dispersão, onde se dá o efeito do fundador. Neste caso, o número de isolados migrantes pode dar origem a um caso particular da especiação alopátrica, denominado de processo de **especiação peripátrica**. Vale ressaltar que, em ambos os casos, após o isolamento e especiação e um possível desaparecimento da barreira, as duas espécies podem voltar a ter contato. Se esse for o caso, o fluxo gênico entre elas poderá ser restabelecido, dando origem a indivíduos híbridos.

### 2.9.2 Especiação Simpátrica

A especiação não ocorre apenas quando há isolamento geográfico. Ela pode, frequentemente, ocorrer dentro de populações espacialmente contíguas. Em outras palavras, a espécie começa a divergir dentro do mesmo habitat. A especiação simpátrica pode ocorrer por meio de alterações cromossômicas e mutações. Durante o processo de fertilização ou de desenvolvimento do embrião, existe uma chance de ocorrer rearranjo do material genético. Indivíduos que sofreram especiação simpátrica são mutantes em relação aos pais (Brown & Lomolino, 2006). Esses indivíduos mutantes geralmente têm fertilidade prejudicada quando se acasalam com um indivíduo que possui o arranjo genético original e, às vezes, podem estar restritos ao cruzamento apenas com indivíduos do novo arranjo. Se uma população que apresenta o novo arranjo se estabelecer, será geneticamente isolada de sua população original e pode divergir rapidamente para uma nova espécie. Adicionalmente, a especiação simpátrica pode decorrer também por outros fatores, como a ocupação de oportunidades e nichos ecológicos que de alguma maneira pode levar ao isolamento reprodutivo (Coyne & Orr, 2004), um exemplo clássico é a seleção sexual, onde a escolha de fêmeas pode levar a condições que fragmentam populações em diferentes nichos ecológicos, os quais podem dar origem a novas espécies (Coyne & Orr, 2004).

### 2.9.3 Especiação Parapátrica ou Competitiva

Fortes pressões seletivas fazem com que uma determinada população se adapte a duas ou mais oportunidades ecológicas distintas. A **especiação competitiva** (Rosenzweig, 1995) ou **parapátrica** (Brown & Lomolino, 2006) é a expansão de uma espécie de um único habitat para outro habitat, ou ainda em oportunidades ecológicas específicas em um mesmo habitat. A expansão ocorre devido à falta de competição para usar a oportunidade ecológica inexplorada. A separação em duas espécies ocorre devido à grande pressão competitiva nos indivíduos, entre aqueles que são melhores em explorar a velha e a nova oportunidade. Nas regiões de ocupação entre as oportunidades podem existir indivíduos híbridos, que são pouco adaptados. Essa é a chamada **zona de hibridização**. Ao longo de diversas gerações as populações tendem a se isolar gradualmente com o desaparecimento dos indivíduos híbridos, o que pode levar a um total isolamento biológico, separando a espécie original em duas.

### 2.9.4 Seleção de Espécies: Extinção e Fusão

A sobrevivência diferencial e a proliferação de espécies no tempo geológico foram denominadas **seleção de espécies**, por analogia à sobrevivência e reprodução diferenciais dos organismos, que tradicionalmente foi considerado o mecanismo primário de mudança evolutiva da seleção natural. Um das consequências da seleção de espécies é o processo de extinção, que inclui o total desaparecimento de espécies, subespécies ou grupos de espécies. O **processo de extinção** pode ser visto como a eliminação de uma espécie devido a diversos fatores, como baixa adaptação às condições ambientais ou ainda competição entre espécies por um mesmo habitat. Uma mudança brusca das condições ambientais pode ocasionar a extinção em massa de espécies, pois estas podem não conseguir se adaptar às novas condições em tempo hábil. A extinção de espécies pode implicar na desocupação dos habitats e suas oportunidades ecológicas abrindo possibilidades de reocupações futuras.

Outra consequência da seleção de espécies, que leva também ao desaparecimento dessas é o **processo de fusão**. Em geral, a fusão de espécies é fruto da existência de híbridos que podem reproduzir com mais de uma espécie (Gompert, 2006; Seehausen, 2004; Seehausen *et al.*, 1997). A existência de zonas de hibridização pode ocorrer em espécies vivendo em simpatria ou não (Seehausen, 2004; Barton, 1991). Ao longo do tempo, por meio de zonas de hibridização, pode ocorrer que não exista mais um isolamento biológico entre os indivíduos das espécies, o que leva a fusão dessas em uma única espécie, que pode ou não ser considerada diferente das ancestrais.

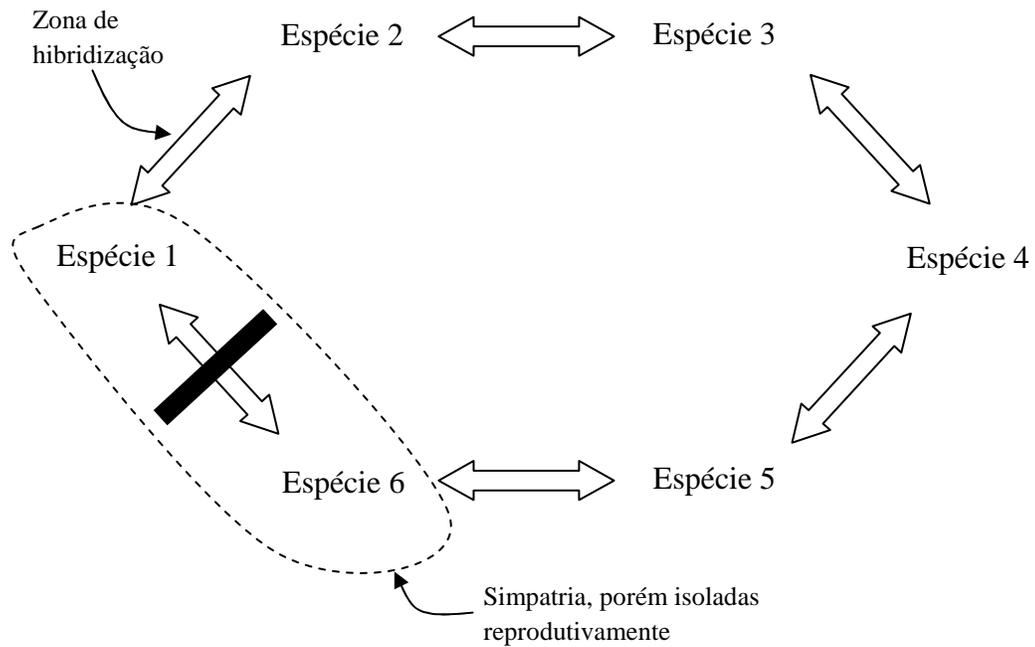
## 2.10 Espécies em Anel

Para estudar a evolução e entender os processos de especiação, pesquisadores lançam mão de métodos inferidos a partir de padrões observáveis na natureza e nos registros de fósseis. Assim, observar um processo macroevolutivo, como o de especiação, ocorrendo em sua plenitude se torna impossível, dada a escala enorme de tempo que se tem para sua ocorrência. Portanto, é complicado encontrar padrões que expliquem a evolução, como determinada espécie surgiu e qual ou quais são suas ancestrais, muitas vezes já extintas.

Um dos mais poderosos argumentos empregados para explicar padrões de diversidade, especiação, hibridização e relação entre descendentes e ancestrais é o raro fenômeno conhecido como **espécies em anel** (Ridley, 2004; Irwin, *et al.*, 2001; Wake, 2001). Isso ocorre quando uma única espécie se torna geograficamente distribuída em um padrão circular em uma grande área. Populações imediatamente adjacentes ou vizinhas da espécie variam pouco e podem se cruzar, mas, nos extremos da distribuição, as pontas opostas do padrão apresentam tantas diferenças entre as populações que elas se tornam isoladas, mesmo que haja contato espacial entre indivíduos das espécies extremas. Em uma explicação detalhada, Ridley (2004) relata: “imagine espécies distribuídas geograficamente mais ou menos em uma linha reta no espaço, por exemplo, de leste para oeste. Poderia acontecer que as formas do leste e no oeste fossem tão diferentes que seriam incapazes de se intercrossarem, mas é improvável saber isso, pois as formas não se cruzam. Agora imagine essa linha sendo curvada para formar um círculo, de modo que os pontos extremos se sobreponham no espaço; se as espécies dos extremos se intercrossarem então se pode dizer que se formou um anel de espécie. Entretanto, as espécies em anel não se cruzam nos extremos. Uma espécie em anel possui um conjunto quase contínuo de intermediários entre duas espécies distintas”. A Figura 2.6 ilustra uma situação hipotética de espécies em anel: entre duas espécies próximas existe uma zona de hibridização, mas nas pontas que ligam formando o anel as espécies vivendo em simpatria podem apresentar isolamento biológico total entre si.

As espécies em anel fornecem importantes evidências para a evolução, pois elas mostram que diferenças intraespecíficas podem ser grandes o suficiente para produzirem novas espécies e ocupações de novas oportunidades ecológicas. A variação acontece em todos os graus. Num nível mais baixo, estão as pequenas diferenças entre os indivíduos. Num nível intermediário observam-se diferenças entre toda a população de uma espécie. E num nível mais alto, a diferença é marcante entre espécies, que são reprodutivamente isoladas. Ocasionalmente, pode-se considerar o “rompimento” do anel, devido à extinção de algumas das espécies. Outras evidências importantes que as espécies em anel fornecem são aquelas ligadas às múltiplas linhas de bifurcação, diferenças graduais, divergências intraespecíficas, divergências interespecíficas e pontes entre a micro e a macroevolução (Irwin, *et al.*, 2001). Vários exemplos de espécies em anel estão documentados. Dentre eles, pode-se destacar a da salamandra *Ensatina*, que povoa quase toda a Califórnia, nos Estados Unidos. Ao longo

da região encontram-se sete espécies distintas e suas zonas de hibridização, sendo que duas delas vivem em simpatria e não se cruzam. A relação entre as espécies, tanto de distribuição geográfica quanto genética, forma um anel homogêneo (Alexandrino, *et al.*, 2005; Ridley, 2004).



**Figura 2.6.** Distribuição espacial e/ou genética de um exemplo genérico e simplificado de espécies-anel, onde espécies próximas vivendo em simpatria podem ter indivíduos híbridos e espécies simpátricas podem ser reprodutivamente isoladas, em particular no fechamento do “anel”.



# CAPÍTULO 3

## FUNDAMENTOS DA COMPUTAÇÃO

### BIOGEOGRÁFICA

---

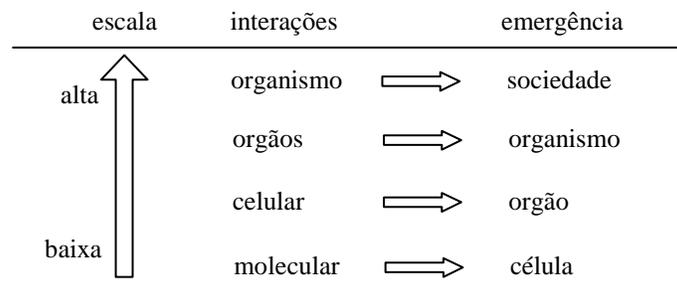
*Biology is today an information science. The output of the system, the mechanics of life, are encoded in a digital medium and read out by a series of reading heads. Biology is no longer solely the province of the small laboratory. Contributions come from many directions. – David Baltimore no livro The Invisible Future, 2001*

O tema central deste capítulo se vincula à premissa de que a natureza realiza computação ou, em outras palavras, processa informação, o que representa o fundamento da Computação Natural. Partindo deste princípio, será introduzida a Computação Biogeográfica como uma linha de pesquisa da Computação Natural, tendo por objetivo estudar a computação de ecossistemas. O primeiro passo para a formalização da Computação Biogeográfica será dado por meio da definição do metamodelo, uma estrutura conceitual concebida para promover a geração de modelos que realizam a computação entre elementos de um ecossistema. Este metamodelo fornece também a resposta de como esta computação pode ser realizada em computadores atuais.

### **3.1 Introdução: A Computação de Ecossistemas e a Biogeografia**

Assim como na Biogeografia, o objeto da proposta desta tese são os ecossistemas: indivíduos, espécies e meio ambiente. Partindo da premissa de que a natureza realiza processamento de informação, o objetivo principal deste capítulo é propor uma nova linha de pesquisa, com o propósito de estudar a computação de ecossistemas fundamentada na ciência da Biogeografia e na Computação Natural. Ao se estudar um ecossistema, constata-se a existência de um elevado número de variáveis definidas no espaço e tempo, alta dependência entre elas e variação temporal em todos os seus componentes, sejam eles bióticos ou abióticos. Ecossistemas são ambientes altamente complexos e dinâmicos (Provata *et al.*, 2008; Harel, 2003; Milne, 1998; Kauffman, 1993; Jorgensen *et al.*, 1992). Em geral, estudam-se sistemas dessas categorias com base no entendimento de suas partes fundamentais e leis universais, como é o caso do estudo da dinâmica de sistemas solares (Cohen, 2000), em que forças como a gravidade são usadas para explicar a emergência de seus comportamentos.

A composição de ecossistemas obedece às leis da física e da química (Cohen & Harel, 2007). A aplicação de métodos reducionistas para entender o funcionamento de sistemas vivos é uma metodologia amplamente utilizada, embora apresente limitações evidentes quando se quer extrair leis universais para explicar esses sistemas (Cohen & Harel, 2007; Fleck, 1979). É possível identificar uma escala de emergência partindo de simples moléculas até um organismo completo. O enfoque da Biogeografia reside na emergência de sociedades de seres vivos (indivíduos e espécies), representando o mais alto nível da Figura 3.1.



**Figura 3.1.** Emergência de comportamentos e entidades em diferentes escalas. (Adaptado de Cohen, 2007).

É possível propor uma definição formal para a Computação Biogeográfica da seguinte forma:

*Computação Biogeográfica (CB) é uma linha de pesquisa da Computação Natural que possui o objetivo de investigar a computação de ecossistemas.*

A Computação Biogeográfica se baseia nos conhecimentos da Biogeografia e na transposição deste conhecimento para um universo computacional. Como um primeiro passo para entender a computação de ecossistemas, tem-se a introdução e formalização de uma **estrutura conceitual** denominada **metamodelo**, que permite realizar computação de fenômenos naturais de ecossistemas em computadores atuais, ou seja, com arquitetura padrão von Neumann (Stallings, 2003). Utilizando o conjunto de formalizações do metamodelo, é possível construir **modelos dinâmicos** que representam a evolução espaço-temporal de ecossistemas regidos por processos da Biogeografia. Ao longo do tempo, é possível identificar estados representativos que transcrevem a realidade das transformações contínuas para um universo discreto e computável.

### 3.2 Ecossistemas Artificiais

Os ecossistemas são os objetos de estudo da Computação Biogeográfica. É preciso, portanto, recorrer a algum tipo de representação que expresse computacionalmente a existência desses ecossistemas, bem como a computação envolvida. Os modelos da Computação Biogeográfica possuem este propósito: representar elementos de ecossistemas

e ditar como eles processam informação. Os modelos podem ser vistos então como parte da essência da teoria da Computação Biogeográfica, pois transcrevem a realidade observada em ecossistemas reais para um universo computacional, possibilitando a síntese de ferramentas para entender a computação de ecossistemas.

**Ecossistemas artificiais** são universos abstratos constituídos de elementos básicos representados por definições matemáticas. O conjunto de elementos básicos depende de quais computações se deseja reproduzir. Constata-se, portanto, que uma definição formal de ecossistema artificial não é uma tarefa fácil, mas uma coisa é evidente: pode-se descrevê-lo e manipulá-lo de maneira arbitrária. Neste fato é que reside o aspecto central da proposta da Computação Biogeográfica: a liberdade de manipulação de um ecossistema artificial. O ponto de partida para isso é a definição do metamodelo, que corresponde a uma versão abstrata de ecossistemas e de seus processos biogeográficos. **Processos** são vistos então como agentes que regem a dinâmica dos modelos.

Entender a elevada complexidade de ecossistemas por meio de modelos gerados pelo metamodelo permite não apenas auxiliar a compreensão dos ecossistemas, como também a concepção de ferramentas computacionais que fazem uso do cenário apresentado. A busca por soluções de problemas complexos do cotidiano requerem muitas vezes as mesmas características inerentes aos ecossistemas: adaptabilidade, diversidade de soluções geradas sob demanda da adaptação, alto nível de conectividade, dentre muitas outras. O que motiva o estudo dos ecossistemas artificiais com o propósito de resolver esses problemas.

Diversos modelos e algoritmos presentes na literatura estão inseridos no escopo da Biogeografia e da Computação Biogeográfica, e fazem uso de algumas das características apresentadas acima. A liberdade criativa de ecossistemas artificiais é evidenciada nesses modelos, não havendo um consenso de representações para modelos na literatura. Tomando como exemplos os seguintes trabalhos: De Aguiar *et al.* 2009; Simon, 2008; Vittori *et al.*, 2006; de Castro, 2006; Gavrilets & Vose, 2005; Vittori & Araujo, 2001, todos eles apresentam modelos da Computação Biogeográfica e cada um deles possui uma metodologia e formalização própria. Para contornar essa situação, o metamodelo proposto aqui representa um formalismo unificado, sendo possível gerar quaisquer modelos que estejam no escopo da Ciência da Biogeografia. Todo este formalismo será apresentado na Seção 3.4.

### 3.3 Frentes de Pesquisa da Computação Biogeográfica

As ferramentas empregadas no estudo da computação de ecossistemas são os modelos computacionais gerados a partir do metamodelo. Existem duas frentes: teórica e prática. A teoria é fundamentada no entendimento de ecossistemas usando uma linguagem computacional proporcionada pelo próprio metamodelo como primeira proposta e ponto de

partida. A prática é a aplicação dessa teoria na construção de modelos que resolvem problemas complexos do mundo real.

Na Computação Natural, trabalhos empíricos sempre farão parte do processo de entender a computação de fenômenos naturais. A observação de ecossistemas é parte integrante da Computação Biogeográfica: observar para entender sua computação. Os métodos empíricos possuem destaque na Computação Biogeográfica, onde estudos observacionais de ecossistemas podem englobar desde pequenas regiões a grandes áreas continentais, como nos trabalhos de Nicholson *et al.* (2007); Brown & Lomolino (2005); Melville *et al.* (2005); Wiens & Donoghue (2004); Newton (2003); e Mayr & Diamond (2001). O conhecimento contido em trabalhos empíricos é então processado e os elementos naturais são vistos como processadores de informação. A grande maioria dos modelos computacionais encontrados na literatura foi proposta com base em observações realizadas e documentadas por pesquisadores de outras áreas. Obviamente, isso não impede que um pesquisador da Computação Natural vá a campo e realize tais observações. Neste sentido, destaca-se, por exemplo, os trabalhos de Vittori e colaboradores (Vittori *et al.*, 2006; Vittori & Araujo, 2001), nos quais os pesquisadores observaram um ecossistema real de formigas, entenderam a computação realizada por elas e a transformaram em uma ferramenta para a solução de um problema de telecomunicações. Neste caso, eles passaram por todas as etapas: observação, teoria e aplicação. A motivação e escopo das frentes teóricas e práticas são discutidas a seguir.

### 3.3.1 Teoria da Computação Biogeográfica

Os elementos dos ecossistemas são processadores de informação, o que permite inferir a respeito de certos fenômenos e comportamentos por meio de modelos computacionais. Em vários trabalhos, é possível encontrar tentativas de entender ecossistemas seguindo a premissa da Computação Biogeográfica. Cabe destacar os seguintes processadores de informação em ecossistemas:

- Abelhas da espécie *Bombus terrestris* (Lihoreau, *et al.*, 2010) ;
- Radiação adaptativa (Gavrilets & Losos, 2009; Gavrilets & Vose, 2005);
- Formigas (Vittori *et al.*, 2006);
- Especiação simpátrica (De Aguiar, *et al.* 2009);
- Especiação e diversificação em metapopulações (Gavrilets *et al.*, 2000);
- Evolução de populações de seres artificiais (Komosiński & Ulatowski, 1999);
- Modelagem baseada em indivíduos (Grimm & Railsback, 2005).

Seja qual for o caso, os objetos de estudo são sempre ecossistemas realizando algum tipo de computação. Ao saber como determinados elementos processam informação, os limites de tempo e espaço residem no poder computacional, derrubando um grande entrave no entendimento da Biogeografia: a enorme escala de tempo. Certos processos demoram

centenas e até milhões de anos para ocorrerem, deixando apenas registros fósseis (Gavrilets & Losos, 2009; Brown & Lomolino, 2006). A manipulação de um ecossistema abstrato na forma de uma simulação computacional adequadamente concebida pode trazer informações de escalas geológicas (milhões de anos).

### 3.3.2 Da Teoria à Aplicação

Existem diversos problemas computáveis em nosso cotidiano, que crescem em número e complexidade na medida em que se acumula conhecimento e se deseja processá-lo. Esses problemas são encontrados nas mais diversas ciências e linhas de pesquisa como, por exemplo, engenharias (Pardalos *et al.*, 2002), economia (Dixit, 1990), bioinformática (Galperin & Koonin, 2003), marketing (Ricci, *et al.*, 2010), otimização contínua (Bazaraa *et al.*, 2006) e combinatória (Papadimitriou & Steiglitz, 1998), agrupamento de dados (Han *et al.*, 2005) e aprendizado de máquina (Bishop, 2006). Em todos os casos, tem-se algo em comum: a elevada complexidade destes problemas é um entrave na obtenção de resultados satisfatórios. Resolver esses problemas é o objetivo da frente de aplicação da Computação Biogeográfica: usar a computação de ecossistemas para resolver problemas complexos.

Em alguns cenários, é possível ver que elementos de ecossistemas resolvem problemas. Tomam-se os processos evolutivos como exemplo, os quais proporcionam a adaptação progressiva de espécies a determinados habitats. O termo adaptação aqui pode ser facilmente traduzido em otimização, ou seja, a adaptação nada mais é que um processo de melhora continuada. Porém, aqui vale uma observação: a adaptação de espécies na natureza não possui um objetivo explicitamente definido ou um propósito específico. Não apenas problemas de otimização, diversos tipos de problemas já se mostraram tratáveis pela teoria da evolução, fato constatado por toda a linha de pesquisa denominada Computação Evolutiva (Back *et al.*, 2000), assim como em outros processadores de informação em ecossistemas:

- Formigas artificiais na resolução de problemas combinatórios (Dorigo *et al.*, 1996);
- Abelhas artificiais para a resolução de problemas de otimização de funções contínuas multimodais (Maia e de Castro, 2012);
- Dispersão (migração) de indivíduos artificiais em habitats artificiais na resolução de problemas de otimização de funções contínuas (Simon, 2008);
- Robótica inspirada no comportamento de formigas (de Castro, 2006; Kube *et al.*, 2004);

## 3.4 Metamodelo da Computação Biogeográfica

Com o objetivo de entender a computação de ecossistemas, será proposta aqui uma estrutura conceitual denominada **metamodelo**: um formalismo estruturado que transpõe a

Biogeografia para um conjunto de definições matemáticas que representam elementos e computações de ecossistemas. O ponto de partida é uma dupla, que representa a estrutura fundamental do metamodelo, servindo de molde para a concepção de modelos da Computação Biogeográfica. Os elementos básicos e obrigatórios são o ecossistema e a computação (ou dinâmica do modelo).

**Definição 3.1.** *Metamodelo da Computação Biogeográfica.* É definido como uma dupla  $\mathcal{M}$  composta por dois conjuntos,  $E$  e  $C$ , que representam as definições de ecossistema e computação, respectivamente:

$$\mathcal{M} = \langle E, C \rangle \quad (3.1)$$

Um modelo gerado por um metamodelo existe se, e somente se, houver um ecossistema e uma computação que rege sua dinâmica espaço-temporal.

### 3.4.1 Definições que Permitem Caracterizar um Ecossistema Artificial

No metamodelo existem três componentes principais que representam um ecossistema: a biota, o espaço geográfico e o conjunto de relações. A biota e o espaço geográfico são conjuntos que possuem elementos definidos em espaços de representação, enquanto as relações definem como elementos desses espaços se relacionam.

Por mais amplos que sejam esses espaços, cabe salientar que, em implementações práticas da computação biogeográfica, apenas um conjunto finito de elementos dos espaços de representação comporão o modelo computacional. Entretanto, para cada elemento considerado, deve ser possível definir todas as relações pertinentes que ele estabelece com outros elementos do modelo.

**Definição 3.2.** *Ecossistema.* É definido como uma tripla  $E = \langle I, H, R \rangle$ , onde  $I$  é o espaço de representação dos indivíduos,  $H$  é o espaço geográfico e  $R$  é um conjunto de relações.

**Definição 3.3.** *Biota.* É o espaço de representação  $I$  que permite caracterizar os indivíduos que compõem uma biota. Considera-se aqui que  $p$  é o número de atributos que caracteriza cada indivíduo, valor este dependente de cada aplicação.

**Definição 3.4.** *Indivíduo.* Todo indivíduo  $\mathbf{i}_j \in I$ ,  $j=1, \dots, o$ , é descrito por um vetor de  $p$  atributos  $\mathbf{i}_j = [i_{j1}, \dots, i_{jp}]^T$ .

**Definição 3.5.** *Espaço geográfico.* Espaço de representação  $H$  que permite caracterizar os habitats que compõem um espaço geográfico, ou seja, o meio-ambiente em que a biota habita. Considera-se aqui que  $r$  é o número de atributos que caracteriza cada habitat, valor este dependente da aplicação.

**Definição 3.6.** *Habitat.* Todo habitat  $\mathbf{h}_z \in H$ ,  $z=1, \dots, q$ , é descrito por um vetor de  $r$  atributos  $\mathbf{h}_z = [h_{z1}, \dots, h_{zr}]^T$ .

**Definição 3.7.** *Conjunto de relações.* Contém todas as  $n$  relações pertencentes a um modelo, sendo definido por  $R = \{\rho_1, \dots, \rho_n\}$ . Cada relação define exclusivamente uma interação biota-biota, ou biota-habitat, ou então habitat-habitat, ou seja, uma interação exclusiva entre elementos de  $I$ , ou entre elementos de  $I$  e elementos de  $H$ , ou então entre elementos de  $H$ . São relações direcionadas, por exemplo, de  $i_j$  para  $i_g$ , na forma  $i_j \xrightarrow{\rho} i_g$ , ou bidirecional, denotada por  $i_j \leftrightarrow i_g$ . Podem ser binárias ou assumir valores graduais, por exemplo, no intervalo  $[0, 1]$ . Seguem alguns exemplos simples, considerando uma relação arbitrária  $\rho$  entre indivíduos:

- $i_j \xrightarrow{\rho} i_g$ . **Existe** uma relação  $\rho$  de  $i_j$  para  $i_g$ .
- $i_j \leftrightarrow i_g$ . **Existe** uma relação  $\rho$  entre  $i_j$  e  $i_g$ .
- $i_j \xrightarrow{\bar{\rho}} i_g$ . **Não existe** uma relação  $\rho$  de  $i_j$  para  $i_g$ .
- $i_j \leftrightarrow i_g$ . **Não existe** uma relação  $\rho$  entre  $i_j$  e  $i_g$ .

Se as relações assumirem valores diferentes de binários, estes são definidos da seguinte forma:  $i_j \xrightarrow{\rho=x} i_g$ . Para sintetizar a representação, é possível representar relações entre múltiplos elementos em uma única expressão. Seguem dois exemplos considerando uma relação arbitrária  $\rho$  entre múltiplos indivíduos:  $\{i_1, \dots, i_y\} \xrightarrow{\rho} i_g$ , ou  $\{i_1, \dots, i_y\} \xrightarrow{\rho} \{i_1, \dots, i_z\}$ .

Toda relação pode ser representada por um grafo, o qual pode ser não-direcionado ou direcionado, ponderado ou não-ponderado, definido de acordo com sua respectiva relação.

**Definição 3.8.** *Grafo de relações entre elementos de um ecossistema.* A obtenção de relações para indivíduos  $i_j \in I$  e habitats  $h_z \in H$  leva à produção de grafos que representam redes de relações. Em outras palavras, significa que um grafo  $P$  é resultado de uma relação  $\rho \in R$ .

As informações acerca dessas relações dependerão de critérios específicos pertinentes aos modelos. É possível então utilizar as relações como medidas qualitativas e/ou quantitativas de interações. Relações não são processos, pois apenas descrevem associações existentes entre elementos do ecossistema. Podem dar respostas diferentes para cenários distintos, proporcionados pela computação do ecossistema. Caso não exista uma dinâmica, as relações fornecerão informações invariantes no tempo e espaço. Dez relações são fundamentais para o entendimento do metamodelo e são definidas a seguir:

**Relação 3.1.** *Ocupação de habitats.* Definida como  $\rho_{HO}$ , dado um indivíduo  $i_j$  e um habitat  $h_z$ ,  $\rho_{HO}$  fornece a relação de ocupação de  $i_j$  em  $h_z$ :  $i_j \xrightarrow{\rho_{HO}} h_z$ .

**Relação 3.2.** *Adaptação.* Definida como  $\rho_A$ , dado um indivíduo  $i_j$  e um habitat  $h_z$ ,  $\rho_A$  fornece a relação de adaptação de  $i_j$  em  $h_z$ , permitindo inferir o grau  $x$  de adaptação de um

indivíduo  $i_j$  a um habitat  $h_z$ :  $i_j \xrightarrow{\rho_A=x} h_z$ . Pode fornecer também uma relação binária de adaptação ou não adaptação.

**Relação 3.3. Seleção sexual.** Definida como  $\rho_{SS}$ , dados dois indivíduos  $\{i_j, i_g\} \in I$ , se  $i_j \xrightarrow{\rho_{SS}} i_g$  então  $i_j$  pode escolher  $i_g$  para reprodução.

**Relação 3.4. Compatibilidade genética.** Definida como  $\rho_{GC}$ , dados dois indivíduos  $\{i_j, i_g\} \in I$ , a relação  $\rho_{GC}$  fornece a compatibilidade genética entre  $i_j$  e  $i_g$ . Dois indivíduos são geneticamente compatíveis se  $i_j \xleftrightarrow{\rho_{GC}} i_g$ .

**Relação 3.5. Isolamento biológico.** Definida como  $\rho_{BI}$ , dados dois indivíduos  $\{i_j, i_g\} \in I$ , a relação  $\rho_{BI}$  fornece a capacidade de reprodução entre  $i_j$  e  $i_g$ . Dois indivíduos são incapazes de reproduzir se  $i_j \xleftrightarrow{\rho_{BI}} i_g$ . O isolamento biológico pode ser definido como produto de outras relações, como  $\rho_{SS}$  que isola o indivíduo por seleção sexual, ou ainda por incompatibilidade genética pela relação  $\rho_{GC}$

**Relação 3.6. Vizinhança de habitats.** Definida como  $\rho_{HN}$ , dados dois habitats  $\{h_z, h_u\} \in H$ ,  $\rho_{HN}$  fornece a relação de vizinhança entre dois habitats. Se  $h_z \xleftrightarrow{\rho_{HN}} h_u$ , então  $h_z$  e  $h_u$  são vizinhos.

**Relação 3.7. Barreira ecológica.** Definida como  $\rho_{EB}$ , dado um indivíduo  $i_j \in I$  e três habitats  $\{h_z, h_u, h_v\} \in H$ , onde  $h_z \xleftrightarrow{\rho_{HN}} h_u$ ,  $h_v \xleftrightarrow{\rho_{HN}} h_u$  e  $h_v \xleftrightarrow{\rho_{HN}} h_z$ , portanto  $h_u$  é um habitat que separa  $h_z$  de  $h_v$ , as seguintes relações:  $i_j \xrightarrow{\rho_{HO}} h_z$  e  $i_j \xrightarrow{\rho_A} h_u$  indicam que o indivíduo pode ter dificuldades para atingir  $h_v$ , pois apresenta baixa adaptação para dispersar por  $h_u$  que separa  $h_z$  de  $h_v$ , o que corresponde uma barreira ecológica de  $i_j$  para  $h_v$ , levando  $i_j \xrightarrow{\rho_{EB}} h_v$ .

**Relação 3.8. Isolamento geográfico.** Definida como  $\rho_{GI}$ , dados dois indivíduos  $\{i_j, i_g\} \in H$  e três habitats  $\{h_z, h_u, h_v\} \in H$ , onde  $h_z \xleftrightarrow{\rho_{HN}} h_u$ ,  $h_v \xleftrightarrow{\rho_{HN}} h_u$  e  $h_v \xleftrightarrow{\rho_{HN}} h_z$ , portanto,  $h_u$  é um habitat que separa  $h_z$  de  $h_v$ , as relações  $i_j \xrightarrow{\rho_{HO}} h_z$ ,  $i_g \xrightarrow{\rho_{HO}} h_v$ ,  $i_j \xrightarrow{\rho_{EB}} h_v$  e  $i_g \xrightarrow{\rho_{EB}} h_z$  implicam na existência de um isolamento geográfico entre  $i_j$  e  $i_g$ :  $i_j \xleftrightarrow{\rho_{GI}} i_g$ .

**Relação 3.9. Relação trófica.** Definida como  $\rho_{TR}$ , dados dois indivíduos  $\{i_j, i_g\} \in I$ , onde  $i_j \xleftrightarrow{\rho_{BI}} i_g$ , a relação  $\rho_{TR}$  fornece uma relação trófica entre  $i_j$  e  $i_g$ . Se  $i_j \xrightarrow{\rho_{TR}} i_g$ , então  $i_g$  se alimenta de  $i_j$ .

**Relação 3.10. Relação de ancestralidade.** Definida como  $\rho_{AR}$ , descreve uma relação de ancestralidade entre indivíduos. Dados dois indivíduos  $\{i_j, i_g\} \in I$ ,  $i_j$  é ancestral de  $i_g$  se  $i_j \xrightarrow{\rho_{AR}} i_g$ .

### 3.4.2 Contextualizando Espécies

Os processos de especiação explicam o surgimento de novas espécies ao longo do tempo. Porém, para chegar a esta conclusão, é preciso saber o que é uma espécie. Essa questão também é pertinente à Computação Biogeográfica: o que são espécies em ecossistemas artificiais? A resposta está nas relações entre indivíduos, que podem determinar computacionalmente a existência de espécies.

**Definição 3.9.** *Espécies de indivíduos sexoados.* Uma espécie  $S$  é um conjunto de indivíduos no qual para todo par  $\{\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g\} \in I, j \neq g$ , tem-se que  $\mathbf{i}_j \xleftrightarrow{\rho_{BI}} \mathbf{i}_g$ .

A definição de espécies a partir de uma relação  $\rho_{BI}$  leva à obtenção de um conjunto de espécies  $S_{BI} = \{S_1, \dots, S_m\}$ , onde  $S_l \subseteq I, l=1, \dots, m$ . Conclui-se que  $S_1 \cup S_2 \dots \cup S_m = \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_o\}$ . Note que esta definição não impede que um indivíduo  $\mathbf{i}_j \in I$  pertença a dois conjuntos de espécies, o que leva à definição de indivíduos híbridos.

**Definição 3.10.** *Indivíduos híbridos.* Dadas duas espécies  $\{S_f, S_e\} \in S_{BI}$ , um indivíduo híbrido entre as espécies  $S_f$  e  $S_e$  é um indivíduo que pertence ao conjunto  $S_f \cap S_e$ . Caso  $S_f \cap S_e = \emptyset$ , então não existem indivíduos híbridos entre  $S_f$  e  $S_e$ . Três ou mais espécies podem também ser consideradas nesta definição.

A existência de indivíduos híbridos é importante para processos evolutivos, como discutido no Capítulo 4, e o que levará à definição do processo de fusão entre espécies. Cabe destacar que outras conformações de conjuntos de espécies podem ser obtidas através de diferentes definições de relações entre indivíduos.

Por fim, uma última definição contextualiza as espécies em seus respectivos ecossistemas, a qual aponta todas as relações que uma espécie  $S_f \in S_{BI}$  possui, ou seja, a maneira como uma espécie  $S_f$  se relaciona com os demais elementos do ecossistema, o que descreve o modo em que  $S_f$  vive, dando origem ao seu nicho ecológico.

**Definição 3.11.** *Nicho ecológico.* A construção de grafos  $P$  que descrevem todas as relações possíveis para espécies  $S_f$  em  $S_{BI}$  dá origem aos seus respectivos nichos ecológicos.

### 3.4.3 Definições que Permitem Caracterizar a Computação de Ecossistemas

O objetivo do metamodelo é transpor a dinâmica dos processos biogeográficos para uma computação de fenômenos espaço-temporais. Com isso, a mudança de estado de um ecossistema artificial, ou seja, sua dinâmica espaço-temporal é regida pelos processos, inserindo variação temporal em indivíduos e habitats.

**Definição 3.12.** *Processos.* Definidos de acordo com a taxonomia de processos da Biogeografia: ecológicos ( $\xi$ ), geográficos ( $\varphi$ ), microevolutivos ( $\mu$ ) e macroevolutivos ( $M$ ).

Processos  $\xi$ ,  $\mu$ ,  $M$  atuam em indivíduos  $\mathbf{i}_j \in I$ ,  $j = 1, \dots, o$  e processos  $\varphi$  atuam em habitats  $\mathbf{h}_z \in H$ ,  $z=1, \dots, q$ .

**Definição 3.13.** *Conjunto de processos.* Definido como um conjunto  $C$  que contém todos os processos  $\xi$ ,  $\varphi$ ,  $\mu$  e  $M$ . O conjunto  $C$  define a computação de ecossistemas. Os processos podem ser aplicados seguindo uma ordem específica, mas pode haver também execução simultânea de processos. A dinâmica proporcionada pela computação  $C$  possui as seguintes características:

- (1) Discreta ou contínua no tempo;
- (2) Estocástica ou determinística;
- (3) Linear ou não-linear;
- (4) Atua sobre um espaço de estados que contém simultaneamente variáveis discretas e contínuas.

As transformações nos elementos  $\mathbf{i}_j \in I$  e  $\mathbf{h}_z \in H$  podem ser representadas ao longo do tempo pela aplicação sistemática dos processos contidos no conjunto  $C$ . Ao tomar indivíduos  $\mathbf{i}_j$  e habitats  $\mathbf{h}_z$  em instantes  $k \in \mathbb{Z}^+$  discretos de tempo, resultam as notações estendidas  $\mathbf{i}_j^{(k)}$  e  $\mathbf{h}_z^{(k)}$ . A aplicação dos processos implica em atualizações desses conjuntos em instantes discretos de tempo. Qualquer alteração em  $\mathbf{i}_j^{(k)}$  e  $\mathbf{h}_z^{(k)}$  pode acarretar em alterações nas relações. Em instantes de tempo  $k$  as relações fornecem diferentes respostas a elementos do ecossistema, então um grafo  $P^{(k)}$  é resultado de relações  $\rho \in R$  em um instante  $k$ . Por consequência, uma espécie  $S_f \in S_{BI}$  também pode ter sua conformação variante no tempo:  $S_f^{(k)}$ .

Em um instante  $k$ , é possível que vários processos atuem simultaneamente em um indivíduo  $\mathbf{i}_j^{(k)}$  ou habitat  $\mathbf{h}_z^{(k)}$ , por exemplo. Pode haver então processos concorrentes e não concorrentes, cujas definições são pertinentes ao ecossistema em estudo. É possível também considerar dinâmicas em tempo contínuo  $t \in \mathbb{R}^+$ .

### 3.4.4 Processos da Computação Biogeográfica

A seguir, serão apresentados os processos do metamodelo proposto neste trabalho. Serão fornecidas também definições adicionais relativas aos processos, as quais representam relações de causa e efeito.

**Processo 3.1.** *Dispersão.* Definido como  $\xi_D$ . Seja um indivíduo qualquer  $\mathbf{i}_j \in I$ . Considere-se que um subconjunto de seus atributos permite definir unicamente a localização espacial de  $\mathbf{i}_j$ . O processo  $\xi_D$  aplica transformações neste subconjunto de atributos.

Durante a dispersão, pode haver a ocupação de diferentes habitats por diferentes indivíduos e travessia de barreiras ecológicas, o que leva à definição de rotas de dispersão, difusão e efeito do fundador.

**Efeitos do processo de dispersão**

➤ *Rotas de dispersão.* Considere um indivíduo  $i_j \in I$  e três habitats  $\{h_z, h_u, h_v\} \in H$ , onde  $h_z \xleftrightarrow{\rho_{HN}} h_u$ ,  $h_u \xleftrightarrow{\rho_{HN}} h_v$  e  $h_z \xleftrightarrow{\overline{\rho_{HN}}} h_v$ . Então  $h_u$  é um habitat que separa  $h_z$  de  $h_v$ . A existência de rotas de dispersão entre  $h_z$  de  $h_v$  pode ser inferida quando  $i_j \xrightarrow{\rho_{HO}} h_z$  dispersa para  $h_v$  e  $i_j \xrightarrow{\rho_{EB}} h_v$ . O tipo de rota de dispersão estará diretamente relacionado com a definição da relação de barreira ecológica  $\rho_{EB}$ , podendo dar origem a corredores, filtros ou rotas *Sweepstake*.

➤ *Difusão.* Ocorre gradualmente por meio de sucessivas dispersões através de rotas de dispersão. Considere um subconjunto de indivíduos  $i_j \in I, j = 1, \dots, y$  e um subconjunto de habitats  $h_u \in H, u = 1, \dots, y$ . Inicialmente, em um instante  $k \in \mathbb{Z}^+$  (para dinâmicas discretas) ou  $t \in \mathbb{R}^+$  (para dinâmicas contínuas), considera-se que, para todo  $j$ , tem-se  $i_j \xrightarrow{\rho_{HO}} h_u$ . São três estágios que definem a difusão: (1) sucessivas ocorrências de processos  $\xi_D$ ; (2) ocupação de diferentes habitats  $h_z \in H$  em instantes futuros por indivíduos  $i_j$  após sucessivos processos  $\xi_D$ , ou seja,  $i_j \xrightarrow{\rho_{HO}} h_z$  e  $h_z \notin \{h_1, \dots, h_y\}$ ; e (3) os indivíduos  $i_j$  que ocuparam  $h_z$  devem ser adaptados a este habitat, portanto  $i_j \xrightarrow{\rho_A} h_z$  para todo  $j$  tal que  $i_j \xrightarrow{\rho_{HO}} h_z$ .

➤ *Efeito do fundador.* Ocorre gradualmente por meio de sucessivas dispersões. Considere-se uma espécie  $S_f \in S_{BI}$ , três habitats  $\{h_z, h_u, h_v\} \in H$ , onde  $h_z \xleftrightarrow{\rho_{HN}} h_u$ ,  $h_u \xleftrightarrow{\rho_{HN}} h_v$  e  $h_z \xleftrightarrow{\overline{\rho_{HN}}} h_v$ , então  $h_u$  é um habitat que separa  $h_z$  de  $h_v$ . Dado, em um instante  $k \in \mathbb{Z}^+$  (para dinâmicas discretas) ou  $t \in \mathbb{R}^+$  (para dinâmicas contínuas), um subconjunto  $\{i_1, \dots, i_a\} \in S_f$ , considera-se que  $\{i_1, \dots, i_a\} \xrightarrow{\rho_{HO}} h_z$ . Após sucessivos processos de dispersão  $\xi_D$ , em um instante futuro, o efeito do fundador ocorre quando  $\{i_1, \dots, i_a\} \xrightarrow{\rho_{HO}} h_v$  e  $\{i_1, \dots, i_a\} \xrightarrow{\rho_A} h_v$ , o que significa que indivíduos, ou subconjunto de indivíduos  $\{i_1, \dots, i_a\}$ , ocuparam o habitat  $h_v$  e são adaptados a esse. Portanto, o subconjunto  $\{i_1, \dots, i_a\}$  constitui uma população fundadora.

**Processo 3.2. Mudanças ambientais.** Definidas como  $\varphi_{EC}$ . Dado o habitat  $h_z \in H$ , o processo  $\varphi_{EC}$  aplica transformações a seus atributos. Pode resultar em mudanças de fatores abióticos ou da topologia de  $h_z$ . No segundo caso pode haver a fragmentação do habitat  $h_z$  em múltiplos habitats.

**Efeito do processo de mudanças ambientais**

- *Vicariância*. Ocorre gradualmente por meio de sucessivas mudanças ambientais, produzindo isolamento geográfico entre indivíduos. No instante  $k \in \mathbb{Z}^+$  (para dinâmicas discretas) ou  $t \in \mathbb{R}^+$  (para dinâmicas contínuas), considere um habitat  $\mathbf{h}_z \in H$  e um conjunto de indivíduos  $\mathbf{i}_j \in S_f$ ,  $j = 1, \dots, m$ , onde  $\mathbf{i}_j \xrightarrow{\rho_{HO}} \mathbf{h}_z$ . Em um instante futuro, a fragmentação de  $\mathbf{h}_z$  produz habitats resultantes  $\mathbf{h}_1, \dots, \mathbf{h}_y$ . A vicariância ocorre quando a fragmentação produzir a condição de isolamento geográfico para os indivíduos  $\mathbf{i}_j$  que ocupam os habitats resultantes  $\mathbf{h}_1, \dots, \mathbf{h}_y$ , ou seja, quando para quaisquer indivíduos  $\{\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g\} \in S_f$ , for verdade que  $\mathbf{i}_j \xleftrightarrow{\rho_{GI}} \mathbf{i}_g$ .

**Processo 3.3. Reprodução sexuada.** Definida como  $\mu_R$ . Dados dois indivíduos  $\{\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g\} \in I$  e  $\mathbf{i}_j \xleftrightarrow{\rho_{BI}} \mathbf{i}_g$ , considera-se que um subconjunto de seus atributos representa a expressão genotípica. Considere também um  $\mathbf{h}_z \in H$ , onde  $\{\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g\} \xrightarrow{\rho_{HO}} \mathbf{h}_z$ . O processo  $\mu_R$  combina os subconjuntos de atributos de  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  para gerar um novo indivíduo  $\mathbf{i}_*$ .

#### *Efeito do processo de reprodução*

- *Mutação*. Ocorre durante o processo de reprodução. Durante a combinação de atributos na geração de um indivíduo  $\mathbf{i}_*$  através de  $\mu_R$ , um atributo genotípico resultante pode ser alterado. Neste caso considera-se a ocorrência de uma mutação.

#### *Efeito dos processos de dispersão e reprodução*

- *Fluxo de genótipos*. Inicialmente, em um instante  $k \in \mathbb{Z}^+$  (para dinâmicas discretas) ou  $t \in \mathbb{R}^+$  (para dinâmicas contínuas), considera-se verdade para dois indivíduos  $\{\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g\} \in I$ , não existe isolamento biológico; porém, existe isolamento geográfico, ou seja, as seguintes condições são verdade:  $\mathbf{i}_j \xleftrightarrow{\rho_{GI}} \mathbf{i}_g$  e  $\mathbf{i}_j \xleftrightarrow{\rho_{BI}} \mathbf{i}_g$ . Através de sucessivos processos  $\xi_D$  por meio de rotas de dispersão, em um instante futuro, pode ser verdade que não exista mais o isolamento geográfico, ou seja, é verdade que  $\mathbf{i}_j \xleftrightarrow{\rho_{GI}} \mathbf{i}_g$ . A ocorrência do processo  $\mu_R$  entre  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , neste cenário, representa um caso particular da reprodução: o fluxo de genótipos entre  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ .

**Processo 3.4. Seleção natural.** Definido como  $\mu_{NS}$ . Seja um indivíduo qualquer  $\mathbf{i}_j \in I$ . O processo  $\mu_{NS}$  determina a sobrevivência ou não de  $\mathbf{i}_j$ . Diversos fatores são determinantes neste processo, que podem incluir:

- 1) *Grau de adaptação*. Dado um habitat  $\mathbf{h}_z \in H$ , onde  $\mathbf{i}_j \xrightarrow{\rho_{HO}} \mathbf{h}_z$  e  $\mathbf{i}_j \xrightarrow{\rho_{A=x}} \mathbf{h}_z$ , onde  $x$  é o grau de adaptação.
- 2) *Competições intraespecíficas por recursos*. Dados dois indivíduos  $\{\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g\} \in S_f$ , onde  $S_f \in S_{BI}$ , se  $\{\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g\} \xrightarrow{\rho_{HO}} \mathbf{h}_z$ , então pode existir uma competição por recursos.

- 3) *Competições interespecíficas*. Considere dois indivíduos  $\mathbf{i}_j \in S_f$  e  $\mathbf{i}_g \in S_e$ , onde  $\{S_f, S_e\} \in S_{BI}$ . Se  $\{\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g\} \xrightarrow{P_{HO}} \mathbf{h}_z$ , então podem existir competições entre os indivíduos determinadas por relações específicas, como por exemplo: *presa-predador*, em uma relação trófica definida por  $\mathbf{i}_j \xrightarrow{P_{TR}} \mathbf{i}_g$ .
- 4) *Pressão seletiva*. Representa a pressão seletiva que um ecossistema pode exercer em indivíduos e espécies. Neste caso, a definição de relação de pressão seletiva pode compreender diversos fatores em uma única relação, que irá determinar a sobrevivência de um indivíduo  $\mathbf{i}_j \in S_f$ , incluso os fatores acima. Quanto maior a pressão seletiva, menor a probabilidade de sobrevivência de um indivíduo  $\mathbf{i}_j \in S_f$ .

### *Efeito do processo de seleção natural*

- *Efeito do gargalo*. Ocorre gradualmente através da seleção natural. Inicialmente, em um instante  $k \in \mathbb{Z}^+$  (para dinâmicas discretas) ou  $t \in \mathbb{R}^+$  (para dinâmicas contínuas), considera-se uma espécie  $S_f = \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\}$ , onde  $S_f \in S_{BI}$ . Em um instante futuro, a mesma espécie pode apresentar uma drástica redução em sua população. Neste caso,  $S_f = \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\}$ , e  $b \ll a$ , o que resulta no efeito do gargalo.

**Processo 3.5. Extinção.** Definido como  $M_E$ . Altera a conformação do conjunto  $S_{BI}$  quando uma espécie  $S_f \in S_{BI}$  tiver cardinalidade nula, ou seja, se  $S_f = \emptyset$ , então  $S_f$  deixa de existir.

**Processo 3.6. Especiação simpátrica.** Definida como  $M_{SS}$ . Altera a conformação do conjunto  $S_{BI}$  adicionando uma nova espécie  $S_*$ , fruto da variação intraespecífica. Dados dois indivíduos  $\{\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g\} \in S_f$ , através do processo  $\mu_R$  gera-se um novo indivíduo  $\mathbf{i}_*$  tal que  $\mathbf{i}_* \xleftrightarrow{P_{BI}} \mathbf{i}_l$  para todo  $\mathbf{i}_l \in S_f$ . Ao obter um conjunto de indivíduos  $\{\mathbf{i}_{*1}, \dots, \mathbf{i}_{*a}\}$  gerados a partir desta situação, sendo que para todos os indivíduos  $\mathbf{i}_{*j}$  e  $\mathbf{i}_{*g}$  pertencentes a este conjunto é verdade que  $\mathbf{i}_{*j} \xleftrightarrow{\overline{P_{BI}}} \mathbf{i}_{*g}$ , então  $\{\mathbf{i}_{*1}, \dots, \mathbf{i}_{*a}\}$  constitui uma nova espécie  $S_* = \{\mathbf{i}_{*1}, \dots, \mathbf{i}_{*a}\}$ . A quantidade de indivíduos  $a$ , que sustenta a existência de uma nova espécie pode variar em cada contexto. Se  $a = 2$  for um número suficiente para promover a reprodução, então apenas dois indivíduos é suficiente para a composição de uma nova espécie  $S_*$ .

**Processo 3.7. Especiação alopátrica.** Definida como  $M_{AS}$ . Altera a conformação do conjunto  $S_{BI}$  adicionando uma ou mais novas espécies  $S_*$ , sendo produto da vicariância. Considere inicialmente um instante de tempo  $k \in \mathbb{Z}^+$  (para dinâmicas discretas) ou  $t \in \mathbb{R}^+$  (para dinâmicas contínuas), onde a vicariância produziu dois (ou mais) subconjuntos de indivíduos  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\} \in S_f$  e  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\} \in S_f$ , ocupando diferentes habitats fragmentados e possuindo isolamento geográfico:  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\} \xrightarrow{P_{HO}} \mathbf{h}_z$ ,  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\} \xrightarrow{P_{HO}} \mathbf{h}_z$ ,  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\} \xleftrightarrow{P_{GI}} \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\}$ . Em um instante futuro, através de sucessivos processos  $\mu_R$ , conjuntos de indivíduos descendentes  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_c\}$  e  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_d\}$ , ou seja,  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_c\} \xrightarrow{P_{AR}} \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\}$  e

$\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_d\} \xrightarrow{P_{AR}} \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\}$  podem apresentar isolamento biológico entre si:  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_c\} \xleftrightarrow{P_{BI}} \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_d\}$ . Neste caso, configura-se a ocorrência da especiação alopátrica, sendo possível considerar os conjuntos  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_c\}$  e  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_d\}$  como novas espécies  $S_*$ .

**Processo 3.8. Especiação peripátrica.** Definida como  $M_{PS}$ . Altera a conformação do conjunto  $S_{BI}$ , adicionando uma nova espécie  $S_*$  produto do efeito do fundador. Dado dois habitats  $\{\mathbf{h}_z, \mathbf{h}_u\} \in H$  e dois subconjuntos de indivíduos  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\} \in S_f$  e  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\} \in S_f$ , em um instante  $k \in \mathbb{Z}^+$  (para dinâmicas discretas) ou  $t \in \mathbb{R}^+$  (para dinâmicas contínuas),  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\}$  é uma população fundadora e, portanto,  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\} \xrightarrow{P_{HO}} \mathbf{h}_z$ ,  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\} \xrightarrow{P_{HO}} \mathbf{h}_u$  e  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\} \xleftrightarrow{P_{GI}} \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\}$ . Através de sucessivos processos  $\mu_R$ , em um instante futuro, subconjuntos de indivíduos  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_c\}$  e  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_d\}$ , onde  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_c\} \xrightarrow{P_{AR}} \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\}$  e  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_d\} \xrightarrow{P_{AR}} \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\}$ , podem apresentar a condição de isolamento biológico:  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_c\} \xleftrightarrow{P_{BI}} \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_d\}$ . Neste caso, os indivíduos  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_c\}$  constituem uma nova espécie  $S_*$ .

**Processo 3.9. Especiação competitiva.** Definida como  $M_{CS}$ . Altera a conformação do conjunto  $S_{BI}$ , adicionando uma nova espécie  $S_*$ . Ocorre de maneira similar ao processo  $M_{PS}$ , ou seja, através da dispersão e efeito do fundador. Em um instante  $k \in \mathbb{Z}^+$  (para dinâmicas discretas) ou  $t \in \mathbb{R}^+$  (para dinâmicas contínuas) consideram-se dois habitats  $\{\mathbf{h}_z, \mathbf{h}_u\} \in H$  (vizinhos ou não), o subconjunto de indivíduos  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\} \in S_f$  e uma população fundadora  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\} \in S_f$ , portanto é verdade que  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\} \xrightarrow{P_{HO}} \mathbf{h}_z$ ,  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\} \xrightarrow{P_{HO}} \mathbf{h}_u$ . A diferença reside na relação entre as populações, sendo verdade que  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\} \xleftrightarrow{P_{GI}} \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\}$ , ou seja, não existe isolamento geográfico entre  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\}$  e  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\}$ . Através de sucessivos processos  $\mu_R$ , em um instante futuro, subconjuntos de indivíduos  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_c\}$  e  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_d\}$ , onde  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_c\} \xrightarrow{P_{AR}} \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_a\}$  e  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_d\} \xrightarrow{P_{AR}} \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_b\}$ , podem apresentar a condição de isolamento biológico:  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_c\} \xleftrightarrow{P_{BI}} \{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_d\}$ . Neste caso, os indivíduos  $\{\mathbf{i}_1, \dots, \mathbf{i}_c\}$  constituem uma nova espécie  $S_*$ .

**Processo 3.10. Fusão de espécies.** Definida como  $M_{SF}$ . Altera a conformação do conjunto  $S_{BI}$ . Em um instante  $k \in \mathbb{Z}^+$  (para dinâmicas discretas) ou  $t \in \mathbb{R}^+$  (para dinâmicas contínuas) considera-se duas espécies  $\{S_f, S_e\} \in S_{BI}$ , onde existe ao menos um indivíduo  $\mathbf{i}_j \in I$  híbrido entre  $S_f$  e  $S_e$ , ou seja,  $\mathbf{i}_j$  é um indivíduo que pertence ao conjunto  $S_f \cap S_e$ . Em um instante futuro, caso  $S_f \cap S_e = S_f$ , então não existe mais isolamento biológico entre os indivíduos de  $S_f$  e  $S_e$ . Neste caso, as espécies  $S_f$  e  $S_e$  se fundem em uma única espécie  $S_*$ . As espécies  $S_f$  e  $S_e$  deixam de existir e o processo adiciona a nova espécie  $S_*$  ao conjunto  $S_{BI}$ . Três ou mais espécies podem também ser consideradas neste processo.

### 3.4.5 Radiação Adaptativa: Relações e Processos do Metamodelo em Uma Síntese Computacional

Na literatura de Biogeografia, é comum denominar a radiação adaptativa como um processo de surgimento de espécies ao longo do tempo (Brown & Lomolino, 2006). A identificação de um padrão de radiação adaptativa deve considerar a ocorrência contínua de processos biogeográficos que levem à diversificação de indivíduos e espécies no espaço-tempo, tal como discutido em detalhes no Capítulo 2. A seguir, através do metamodelo, será feita uma representação da radiação adaptativa segundo as relações e processos propostos neste capítulo. Considere inicialmente um instante  $k \in \mathbb{Z}^+$  (para dinâmicas discretas) ou  $t \in \mathbb{R}^+$  (para dinâmicas contínuas). Considere também a existência de um ecossistema composto por habitats  $\mathbf{h}_z \in H$ ,  $z=1, \dots, q$ , e espécies  $S_f \in S_{BI}$ ,  $l=1, \dots, m$  composta por indivíduos  $\mathbf{i}_j \in I$ , onde todo  $\mathbf{i}_j \in S_f$  ocupa um habitat  $\mathbf{h}_u$ :  $\mathbf{i}_j \xrightarrow{P_{HO}} \mathbf{h}_u$ , sendo adaptados a esse:  $\mathbf{i}_j \xrightarrow{P_A} \mathbf{h}_u$ . Em instantes futuros de tempo é possível a ocorrência de:

1. Múltiplos processos de reprodução  $\mu_R$ . Aumenta a população e a variação genética das espécies  $S_f$ .
2. Seleção natural  $\mu_{NS}$ . Configura diferentes condições para as espécies  $S_f$  determinando a sobrevivência ou não de seus indivíduos  $\mathbf{i}_j$ . Pode diminuir a população e a variação genética.
3. Mudanças ambientais  $\varphi_{EC}$ . Alteram habitats  $\mathbf{h}_z$  e podem fragmentá-los.
4. Dispersão de indivíduos  $\xi_D$ . Movimenta os indivíduos em seu habitat de origem  $\mathbf{h}_u$  ou a outros demais habitats  $\mathbf{h}_z \in H$ ,  $z=1, \dots, q - 1$ . Devido à dispersão de indivíduos  $\mathbf{i}_j$  em diferentes habitats  $\mathbf{h}_z$ , pode ocorrer difusão e o efeito do fundador.

A ação dos processos acima, juntamente com as diferentes condições ambientais proporcionadas por habitats heterogêneos  $\mathbf{h}_z$ , podem levar às seguintes situações:

1. A variação genética dentro da população de uma espécie  $S_f$  pode favorecer a ocorrência de especiação simpátrica  $M_{SS}$ . O resultado pode ser o surgimento de uma nova espécie  $S_*$ .
2. As diferentes condições que configuram os habitats  $\mathbf{h}_z$  e espécies  $S_f$  podem levar a diferentes condições para os seguintes processos de especiação:
  - 2.1. Alopátrica  $M_{AS}$ . Caso ocorra fragmentação de habitats e a vicariância, o resultado pode ser o surgimento de uma nova espécie  $S_*$ .
  - 2.2. Peripátrica  $M_{PS}$ . Caso ocorra o efeito do fundador em habitats isolados por barreiras ecológicas, o resultado pode ser o surgimento de uma nova espécie  $S_*$ .
  - 2.3. Competitiva  $M_{CS}$ . Caso ocorra o efeito do fundador em habitats vizinhos, o resultado pode ser o surgimento de uma nova espécie  $S_*$ .

3. A seleção natural agindo em todas as espécies  $S_f$  existentes pode favorecer a extinção de algumas delas.

Se os processos listados e suas consequências se repetirem ao longo do tempo, o resultado é o surgimento e o desaparecimento de múltiplas espécies, configurando um padrão de radiação adaptativa. A ocorrência ou não de certos processos, a existência ou não de certas relações determinam ou não a sua emergência.

Diante do cenário apresentado, é possível concluir que ecossistemas são sistemas naturais processadores de informação, sendo regidos por processos que alteram indivíduos, espécies e habitats e dependentes de relações entre eles. O metamodelo permite obter cenários similares aos encontrados na natureza dos ecossistemas, apresentando as seguintes características:

- (1) Processamento de informação entre elementos com número elevado de conexões entre si;
- (2) Infinitas possibilidades de representação dos elementos de ecossistemas;
- (3) Indivíduos e espécies compondo um sistema adaptativo condicionado a interações entre si e com o meio ambiente;
- (4) Adaptação a diferentes condições que levam ao surgimento de diferentes unidades adaptativas em processos de especiação;
- (5) Os diferentes tipos de processos de especiação levam a uma vasta possibilidade de representações condicionadas ao meio ambiente e às interações de elementos;
- (6) Sistema com alto nível de diversidade, presente em indivíduos, espécies e habitats;
- (7) Auto-organização e emergência.

# CAPÍTULO 4

## COMPUTAÇÃO DE ECOSSISTEMAS EM SUPERFÍCIES ADAPTATIVAS FENOTÍPICAS

---

*Look deep into nature, and then you will understand everything better—  
Albert Einstein*

Partindo do princípio de que é possível identificar e modelar elementos, relações e processos de ecossistemas, este capítulo irá aplicar os conceitos fundamentais da Computação Biogeográfica e do metamodelo num estudo sobre superfícies adaptativas que irão conduzir a modelos de ecossistemas artificiais. Uma superfície adaptativa representa uma interação indivíduo-habitat, obtida a partir de uma relação de adaptação. Com base nas conformações que diferentes superfícies assumem, é possível identificar diferentes habitats e suas respectivas oportunidades ecológicas, o que fornecerá subsídios suficientes para a identificação de diversos padrões naturais relativos a indivíduos e espécies interagindo em seu habitat. O resultado final se apresentará na forma de um conjunto de relações e processos independentes, cuja aplicação se estenderá por diversos domínios, desde o entendimento de dinâmicas e padrões de ecossistemas, até a concepção de algoritmos para a resolução de problemas.

### 4.1 Introdução

O primeiro trabalho em que se apresenta conceitualmente a noção de **superfícies adaptativas** foi escrito por Sewall Wright, em 1931, e complementado posteriormente em 1932 (Wright, 1931; Wright, 1932). Nele, o autor estabelece uma relação entre a composição genética de indivíduos (ou espécies) e seu grau de adaptação ao meio ambiente. Nesses mesmos trabalhos, o conceito de superfícies adaptativas é aplicado para explicar a teoria de *shifting balance*, a qual enfatiza o papel da subdivisão populacional e da deriva genética em processos de evolução adaptativa.

Além de representar o conceito de adaptação, as superfícies adaptativas podem ser empregadas para explicar outros padrões de ecossistemas, como a ocorrência de diferentes processos de especiação, distribuição de fenótipos, hibridização de espécies, e outros processos evolutivos como a teoria do balanço alternado, sendo fácil constatar que as superfícies adaptativas estão presentes em um grande número de aplicações da biologia

(Borenstein *et al.*, 2006; Coyne & Orr, 2004; Arnold, 2003; Rosenzweig, 1995; Kauffman, 1993; Kauffman, 1989; Provine, 1986; Wright, 1932). E até mesmo na matemática elas se fazem presentes, pois é nítida uma similaridade com a definição de funções-objetivo em espaços de decisão, vinculadas a problemas de otimização. Portanto, obter a melhor solução implica em alcançar o conjunto de características que fornece “a melhor adaptação para determinado habitat”. Este fato já foi explorado pelos algoritmos evolutivos, tanto na teoria (Holland, 1992) quanto na prática (Back *et. al.* 2000a, Back *et. al.* 2000b).

As superfícies não fornecem apenas informações a respeito da adaptação, e este será o ponto fundamental deste capítulo, em que se buscará estabelecer condições determinantes para a emergência de padrões de ecossistemas em superfícies adaptativas. Tais condições serão extraídas diretamente da conformação que as superfícies assumem. O ambiente, portanto, deve ser interpretado como um conceito abstrato, visto que as superfícies serão representações diretas da interação de indivíduos entre si e com habitats. Partindo dessa premissa, é possível entender a computação de ecossistemas regida por interações simples e padrões emergentes extraídos diretamente da superfície. O ponto central de todas as definições deste capítulo reside na conformação da superfície, ou seja, as informações nela contidas resultam no entendimento de padrões gerados por ecossistemas artificiais, projetados como elementos e processos que atuam dependentes das propriedades e características de cada superfície adaptativa. Para tanto, é preciso explorar os fundamentos das superfícies adaptativas e como estas podem variar no espaço e tempo. O resultado final visa o entendimento de ecossistemas e até mesmo a resolução de problemas de engenharia.

## 4.2 Superfícies Adaptativas e Ecossistemas

Os primeiros passos na tentativa de descrever matematicamente a adaptação em termos de processos evolutivos foram dados nas primeiras três décadas do século XX, merecendo destaque trabalhos como os de Pearson (1903), Fisher (1930), e Wright (1931). Porém, foi apenas em 1932 que Sewall Wright deu o passo inicial na concepção da definição de superfícies adaptativas, empregada como uma ferramenta para explicar processos evolutivos ao longo do espaço e tempo, incluso conceitos de evolução, deriva genética, e a própria teoria de *shifting balance* (Wright, 1932). As superfícies adaptativas são normalmente definidas como funções da frequência de genes em uma população (Provine, 1986), ou apenas como adaptação (Kauffman 1993). Alguns pesquisadores consideram as superfícies adaptativas como uma metáfora, como Dawkins (1996), Provine (1996), Eldredge & Cracraft (1980). Em contrapartida, outros enxergam o potencial das superfícies em um contexto de estudos empíricos, como nos trabalhos de Alrnold (2003) e Fear & Price (1998). Independentemente do contexto, as superfícies adaptativas mostram-se ferramentas que provêm informações relevantes para o entendimento de ecossistemas. Nesta tese a superfície adaptativa segue duas premissas: (1) a função que a descreve possui como parâmetros os atributos fenotípicos de uma espécie; e (2) a função retorna um valor

quantitativo e qualitativo a respeito da adaptação a um habitat. A escolha dessa representação de superfície é motivada pelo estudo da influência de diferentes habitats na evolução de espécies e indivíduos, conduzindo naturalmente para uma clara relação entre ecossistemas reais e problemas de engenharia.

#### 4.2.1 Superfícies Adaptativas de Fenótipos

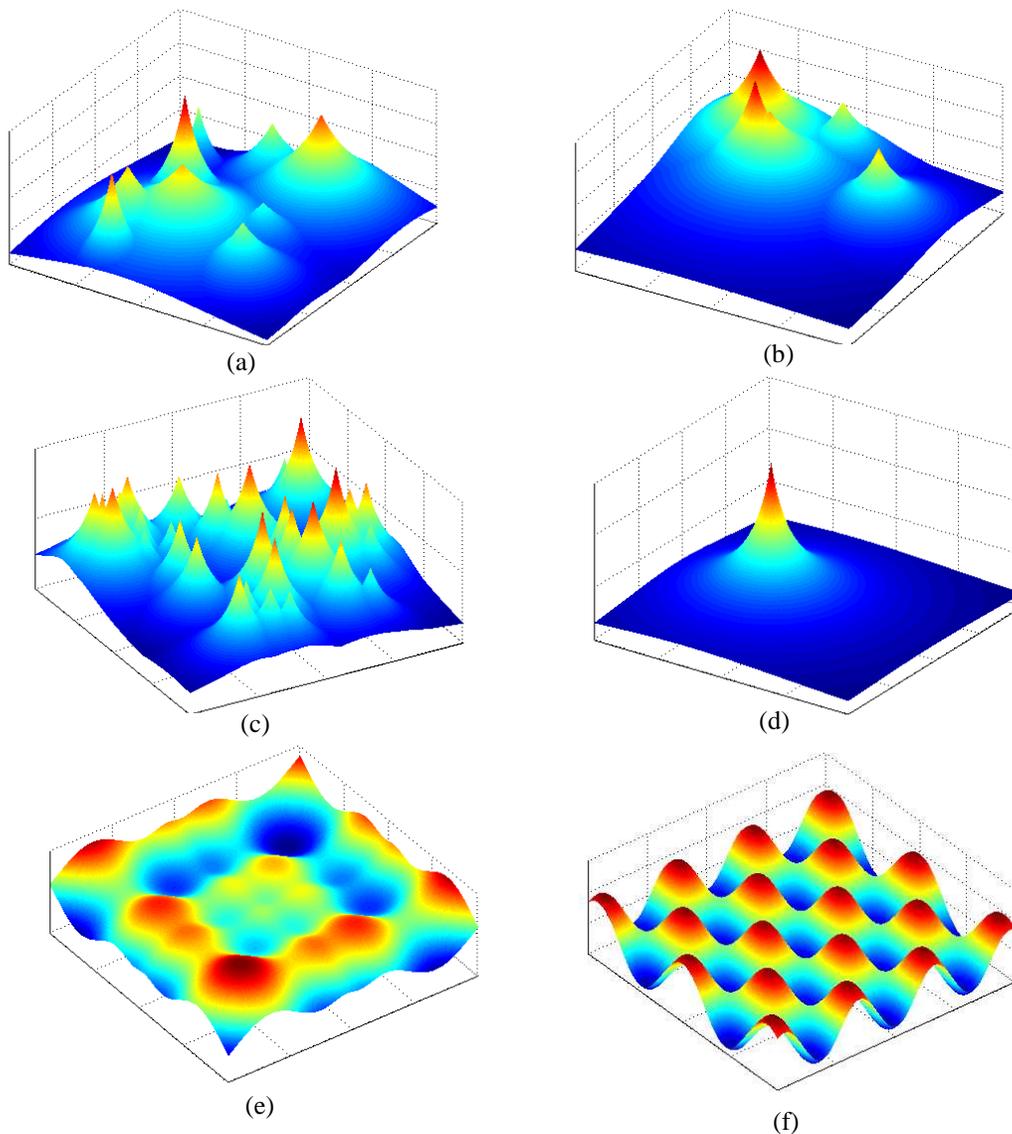
Em sua forma original, as superfícies adaptativas são descritas no espaço dos genes. Porém, alguns anos depois do trabalho de Wright, Simpson (1953) escreveu o livro “*The Major Features of Evolution*” apresentando vários conceitos e processos evolutivos sob o ponto de vista da morfologia de espécies e indivíduos. Neste livro, o autor associou o conceito de superfície adaptativa ao espaço fenotípico, o que permite representar características de indivíduos e espécies em espaços contínuos. Os atributos fenotípicos são de particular interesse, pois determinam a interação direta com todos os elementos do ecossistema, sejam bióticos ou abióticos. Em uma representação matemática, é possível então definir superfícies adaptativas no espaço multidimensional dos reais, onde cada dimensão representa a descrição de um atributo fenotípico de indivíduos e espécies.

Tomando a adaptação em um sentido genérico, isso implica em não definir explicitamente quais fatores contribuem para adaptação. Tal fato é explorado por Kauffman (1993) e abre portas para investigar em que aspectos esta adaptação pode estar embasada. Toda relação, seja ela indivíduo-habitat ou indivíduo-indivíduo, pode ser considerada para a composição de uma definição de adaptação e, por consequência, para a concepção de superfícies adaptativas. Neste caso, ainda é possível considerar todo o nicho ecológico de uma espécie (Coyne & Orr, 2004). Nesta tese, o conceito de superfícies adaptativas empregado representa a adaptação a um determinado habitat. Habitats podem prover a existência de múltiplas oportunidades ecológicas para os mais diferentes atributos fenotípicos, proporcionadas pela composição de diferentes fatores abióticos no ambiente. Neste sentido, é possível investigar a composição de nichos de espécies após a ocupação de oportunidades ecológicas, assim como o papel que habitats distintos desempenham em processos macro e microevolutivos.

Toda superfície adaptativa possui ao menos um **pico adaptativo**, que representa a máxima adaptação a uma determinada oportunidade ecológica. Cada pico adaptativo possui uma região de atração denominada **zona adaptativa** (Coyne & Orr, 2004; Rosenzweig, 1995; Lande, 1985; Kirkpatrick, 1982; Dobzhansky, 1970; Wright, 1932). Em contrapartida às zonas adaptativas, tem-se os **vales adaptativos**, os quais são regiões de baixa adaptação, localizadas entre os picos. A existência de múltiplos picos implica na existência de múltiplas oportunidades ecológicas a serem exploradas, que poderá implicar no surgimento de múltiplas espécies ao longo do tempo (Coyne & Orr, 2004; Rosenzweig, 1995), ocupando as oportunidades e evoluindo em direção ao pico adaptativo. Em suma, é possível

---

dizer que os habitats e oportunidades ecológicas são entidades abstratas, representadas por superfícies e zonas adaptativas.



**Figura 4.1.** Exemplos de superfícies adaptativas de fenótipos geradas a partir de um gerador de picos aleatórios (Li *et al.* 2008) em (a), (b), (c) e (d); e geradas pelas funções Schwefel (Schwefel, 1981) (e) e Griewank (Griewank, 1981) (f).

A Figura 4.1 apresenta exemplos fictícios de superfícies adaptativas para dois atributos fenotípicos arbitrários, cada qual representando um habitat. Os picos adaptativos são conjuntos de fenótipos que representam a mais alta adaptação em uma região de atração, que corresponde à zona adaptativa. Tal região de atração pode compreender desde baixas adaptações (regiões em azul) até as mais altas adaptações (regiões em vermelho). As zonas adaptativas são separadas por vales adaptativos, os quais compõem as regiões de baixa

adaptação (em azul). As Figuras 4.1(a), (b), (c) representam múltiplas zonas adaptativas geradas aleatoriamente, compondo superfícies arbitrárias. Já as Figuras 4.1(e) e (f) são geradas por funções matemáticas bem conhecidas e proporcionam superfícies com características artificiais como simetria no tamanho dos picos e na distância entre eles.

## 4.2.2 Dinâmicas de Superfícies Adaptativas de Fenótipos

Dados os elementos fundamentais e suas relações, para entender a computação de ecossistemas em superfícies adaptativas faz-se necessário entender quais dinâmicas podem estar por trás de sua variação temporal. Em outras palavras, o que se busca é entender a variação temporal de ecossistemas em superfícies adaptativas. Tal variação está fundamentada em processos de ecossistemas, que vão desde as pequenas variações intraespecíficas, saltos de evolução, especiações e mudanças ambientais. O foco deste capítulo é a variação temporal dos fenótipos. Sendo as superfícies a representação de adaptação de fenótipos a habitats, a variação temporal de habitats se traduz na variação temporal das superfícies. Nas próximas seções serão explorados os aspectos que tornam indivíduos, espécies e superfícies variantes no espaço e tempo.

### 4.2.2.1 Variação em Habitats e Superfícies

Os primeiros elementos a serem considerado como variante no tempo são os habitats, representados pelos seus elementos abióticos. Uma superfície representa a adaptação de conjuntos de atributos fenotípicos perante um habitat. Isso permite constatar que superfícies poderão ter suas conformações variantes no tempo, caso os habitats representados tiverem alguma variação temporal. Estão inclusos: surgimento e desaparecimento de picos adaptativos, mudanças de posição e altura de zonas adaptativas, dentre outros, como em (Borenstein *et al.*, 2006; Arnold, 2003; Rosenzweig, 1995; Price *et al.*, 1993; Provine, 1986; Wright, 1932).

As definições de computação de ecossistemas em superfícies adaptativas são independentes da variação temporal das superfícies. Os processos capturam a essência de uma superfície qualquer em instantes discretos de tempo. Sendo assim, as definições são válidas para superfícies estáticas ou variantes no tempo. Vale salientar que não será proposto um processo de variação temporal de habitats, pois os processos evolutivos estudados se concentram na variação de fenótipos sob a influência de habitats. As superfícies estudadas são obtidas por funções que descrevem diferentes conformações de interesse, como ilustrado na Figura 4.1.

---

#### 4.2.2.2 *Dispersão de Indivíduos e Superfícies Adaptativas*

Diferentes habitats proporcionam diferentes oportunidades de adaptação a um mesmo indivíduo, dado que estes podem possuir diferentes oportunidades ecológicas. Ao considerar que uma superfície adaptativa representa níveis de adaptação de um indivíduo a um determinado habitat, a mudança de habitats representa que este indivíduo está sujeito a uma nova superfície. Ou seja, em diferentes habitats, o mesmo indivíduo poderá possuir diferentes níveis de adaptação. A ocorrência de processos de dispersão pode levar conjuntos de indivíduos ocuparem diferentes habitats e, portanto, estarem sujeitos a diferentes superfícies adaptativas. Tal fator é determinante para a ocorrência de processos de especiação peripátrica e competitiva, como discutido nos Capítulos 2 e 3. Neste capítulo, não serão considerados processos de dispersão e, portanto, a ocorrência de tais especiações também não são consideradas.

#### 4.2.2.3 *Variação de Fenótipos*

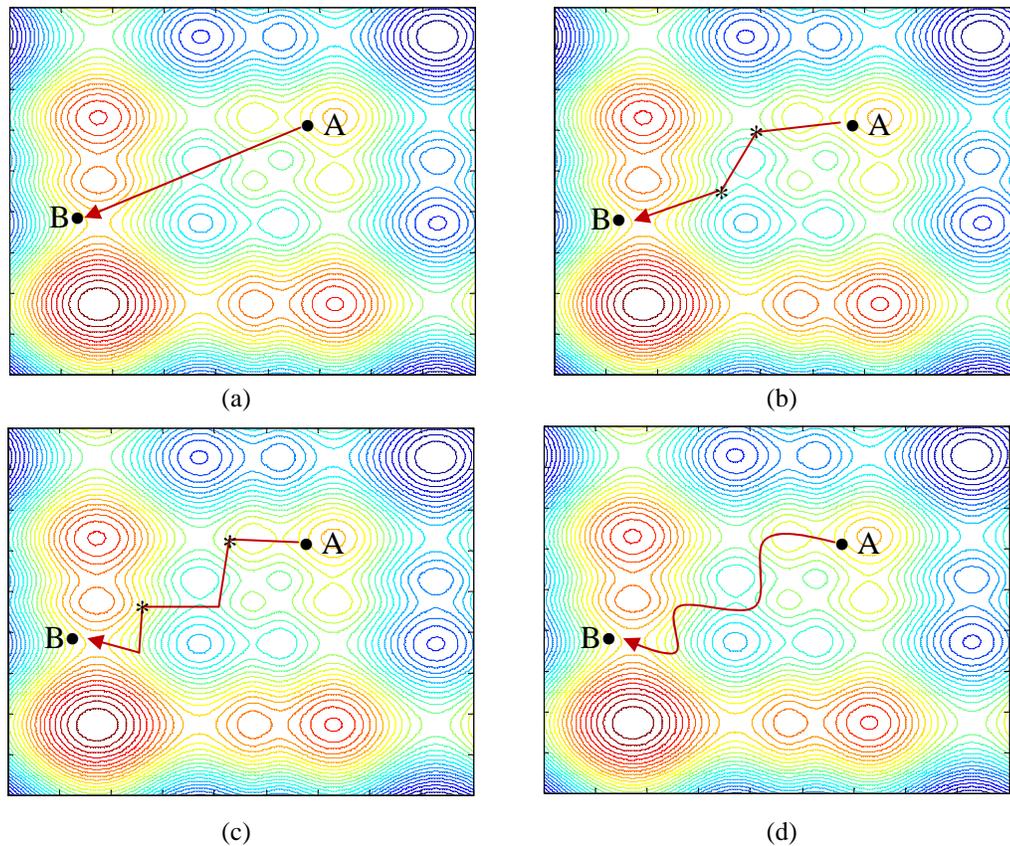
A variação de fenótipos, consequência de sucessivas reproduções, é fundamental para a ocorrência de processos evolutivos que levam à diversidade de espécies. Agindo em conjunto com a seleção natural, proporciona também uma adaptação continuada (Brown & Lomolino, 2006; Coyne & Orr, 1999; Magurran, 1999; Myers & Giller, 1991). A geração de indivíduos com determinadas características (favoráveis ou não) depende de vários fatores, principalmente dos indivíduos que os antecederam. Porém sabe-se que, ao longo de gerações, as espécies se beneficiam de variações aleatórias de características.

A variação de fenótipos em superfícies adaptativas é fundamental na geração de indivíduos que irão mapear uma superfície, pois é responsável pela exploração do espaço de possibilidades. Através da variação agindo em conjunto com a seleção natural, é possível dizer que a adaptação é consequência de pequenas mudanças envolvendo uma busca local no espaço de possibilidades (Kauffman, 1993), o que em outras palavras significa uma escalada evolutiva em uma zona adaptativa. A variação possibilita a existência de indivíduos não apenas em regiões próximas a picos adaptativos, mas também povoando vales adaptativos (Kauffman, 1993). Tais indivíduos, muitas vezes, constituem hibridizações entre espécies (Rosenzweig, 1995).

#### 4.2.2.4 *Saltos e Caminhos de Evolução*

Uma das consequências da variação de fenótipos em conjunto com a seleção natural são os **caminhos de evolução** em superfícies adaptativas. Este conceito possui o propósito de ilustrar caminhos evolutivos de espécies e indivíduos sobre superfícies ao longo do tempo (Niklas, 1995; Wright, 1932). Dadas gerações de indivíduos ao longo do tempo, é possível observar, em instantes consecutivos de tempo, a progressão de adaptação pela superfície.

Cada observação corresponde a um salto de evolução proporcionado pela variação de fenótipos. Indivíduos ao longo de gerações são representados por pontos nas superfícies adaptativas, sendo cada ponto um indivíduo no tempo. Cada salto de evolução é, portanto, um instante de tempo evolutivo de espécies e indivíduos. Considere a Figura 4.2 com quatro exemplos de caminhos de um ponto a outro (A e B), representados por “•”, e pontos intermediários representados por “\*”. O exemplo (a) ilustra apenas um salto de A até B. As Figura 4.2(b) e (c) apresentam mais de um salto de evolução entre A e B. Se os saltos de evolução tiverem tamanho tendendo a zero, é possível obter um caminho que tenda a ser contínuo de A a B. Em superfícies adaptativas de fenótipos é possível considerar a existência de infinitos caminhos entre dois pontos de evolução. O traçado e a direção de evolução dependem intrinsecamente dos fatores aos quais espécie ou indivíduos são expostos ao longo do tempo e ao longo das gerações (Niklas, 1995; Wright, 1932).



**Figura 4.2.** Caminho de evolução representado por múltiplos saltos de evolução em curvas de nível de superfícies com dois atributos.

#### 4.2.2.5 *Especiação e Extinção*

As condições a que as espécies são expostas em seus habitats exercem papel fundamental no processo evolutivo (Brown & Lomolino, 2006). Fica claro que as variáveis envolvidas

no processo de geração de uma nova espécie são muitas, porém, em teoria, no momento em que espécies geram indivíduos pouco adaptados, se existirem outras oportunidades em seu habitat e se estes passarem a ocupá-las, então um processo de especiação simpátrica está em curso (Brown & Lomolino, 2006; Coyne & Orr, 2004; Howard & Berlocher, 1998; Rosenzweig, 1995; Barton, 1991; Myers & Giller, 1991; Hengeveld, 1990). É possível ainda existir espécies isoladas biologicamente, mantendo zonas de hibridização, como no caso das espécies-anel (Ridley, 2004; Irwin, *et al.*, 2001; Wake, 2001).

Tomando o cenário acima com referência às superfícies adaptativas, é possível deduzir que a ocupação temporal de zonas adaptativas representa a ocupação temporal de novas oportunidades ecológicas. Tal ocupação é fruto da exploração do espaço de possibilidades ao longo de gerações de indivíduos e espécies, o que cria a tendência de continuadas e ininterruptas ocupações de zonas adaptativas ao longo de superfícies adaptativas. Essas ocupações são fenômenos espaço-temporais que dependem da dinâmica estabelecida pelos processos de ecossistemas que estão envolvidos, como variações de fenótipos e seleção natural. O ponto fundamental a ser explorado é a transição de zonas adaptativas (Price *et al.* 1993, Milligan 1986), ou, em outras palavras, a travessia de vales adaptativos, sendo necessário entender processos macroevolutivos de especiação (Fear & Price, 1998; Rosenzweig, 1995). Ao produzir um descendente adaptado à outra zona adaptativa, é possível deduzir a existência de um habitat heterogêneo com múltiplas oportunidades ecológicas, as quais podem proporcionar diferentes adaptações a diferentes espécies (Brown & Lomolino, 2006; Fear & Price, 1998; Rosenzweig, 1995; Parsons, 1991; Kirkpatrick, 1982, Myers & Giller, 1991; Lande, 1985b; Simpson, 1953; Wright, 1932).

### 4.3 Fundamentos da Computação em Superfícies Adaptativas

O primeiro passo na obtenção de relações e processos de ecossistemas em superfícies adaptativas de fenótipos é a definição de um conjunto de fundamentos, os quais permitem obter informações a respeito da evolução de indivíduos e, com isso, inferir a ocorrência de padrões básicos que serão ponto de partida para a maioria das definições feitas em seguida.

#### 4.3.1 Caracterização de um Indivíduo

Todas as definições de relações e processos requerem definições a respeito de elementos fundamentais de ecossistemas, visto que a computação os altera no espaço e no tempo. Em superfícies adaptativas de fenótipos, cada ponto da superfície representa um conjunto de atributos fenotípicos que, mapeado na superfície, fornece a adaptação. Cada uma das possíveis combinações de fenótipos é candidata a representar indivíduos existentes em populações de espécies. Portanto, um indivíduo pode ser definido como um vetor  $\mathbf{i}_j \in \mathcal{R}^p$ , contendo os seus respectivos  $p$  atributos fenotípicos.

Considerando que os processos que serão propostos adiante atuam unicamente em indivíduos  $\mathbf{i}_j \in \mathfrak{R}^p$ ,  $j=1, \dots, o$ , é possível representar indivíduos em instantes discretos de tempo  $k$ , definidos por  $\mathbf{i}_j^{(k)}$ . Considerando todo  $\mathbf{i}_j^{(k)}$ , é possível dizer que em um instante  $k$  de tempo os indivíduos  $\mathbf{i}_j^{(k)}$  configuram um estado do ecossistema artificial.

### 4.3.2 Relação de Adaptação e Superfícies Adaptativas

A relação de adaptação representa o grau de sucesso adaptativo de um indivíduo ou espécie. Ao fazer o mapeamento de todas as possíveis **combinações de características fenotípicas** nessa função, o produto é a superfície adaptativa fenotípica. Ao analisar espécies ao longo do tempo, sabe-se que medidas dessa natureza são importantes para se entender a adaptação e a evolução (Myers & Giller, 1991).

**Relação 4.1.** *Relação de adaptação.* Definida como  $\rho_A$ , onde  $\rho_A: \mathfrak{R}^p \rightarrow \mathfrak{R}$ . Dado um indivíduo  $\mathbf{i}_j \in \mathfrak{R}^p$ ,  $\rho_A(\mathbf{i}_j)$  define o grau de adaptação ou *fitness* do indivíduo  $\mathbf{i}_j$  a um dado habitat.

Quando o objeto de estudo são superfícies adaptativas, definições explícitas de habitats não são necessárias, pois a adaptação fornece a interação entre indivíduos e habitats quantificada pela conformação da própria superfície. Cada zona adaptativa representa uma bacia de atração para uma determinada oportunidade ecológica. Sendo assim, se um indivíduo ocupa uma determinada zona adaptativa, é possível dizer que seu vetor de atributos fenotípicos possui um determinado grau de adaptação a uma oportunidade ecológica específica e diretamente vinculada àquela zona adaptativa.

**Definição 4.1** *Superfície adaptativa fenotípica.* Definida como uma superfície  $F$ , onde  $F: \mathfrak{R}^p \rightarrow \mathfrak{R}$  representa o mapeamento dado por  $\rho_A$  para todas as possíveis combinações de fenótipos  $\mathbf{i}_j \in \mathfrak{R}^p$ , em um domínio definido.

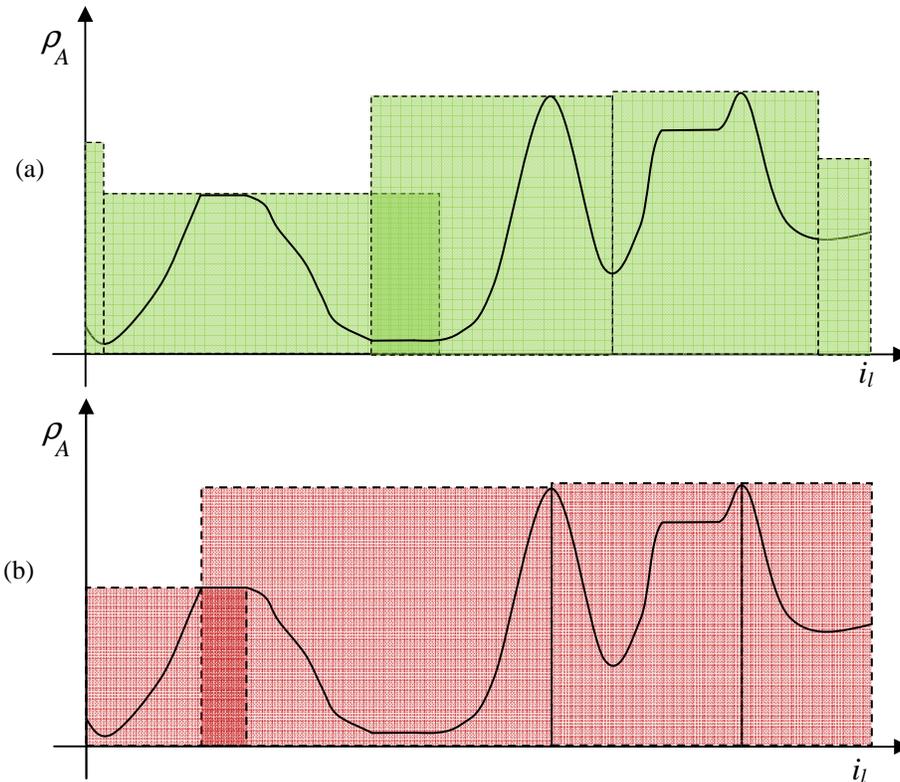
### 4.3.3 Zonas, Vales e Picos Adaptativos

Em uma superfície adaptativa fenotípica  $F$ , é possível identificar condições evolutivas em que se encontram as espécies. A própria superfície pode fornecer algumas informações necessárias para entender processos evolutivos. As combinações de atributos fenotípicos que resultam em indivíduos com baixa adaptação povoam os vales da superfície, enquanto que os de maior adaptação povoam as zonas adaptativas. A seguir, são feitas as definições de zonas e vales adaptativos em superfícies adaptativas de fenótipos, através dos conceitos de quasiconvexidade e quasiconcavidade.

**Definição 4.2.** *Zona adaptativa.* É um conjunto  $Z \in \mathfrak{R}^p$  de vetores  $\mathbf{i}_j \in \mathfrak{R}^p$ , onde a superfície adaptativa  $F$  é quasicôncava em  $Z$ .

Toda zona adaptativa  $Z$  possui um pico adaptativo representado por ao menos um vetor de atributos  $\mathbf{i}^{(Z^*)}$  em que  $\rho_A$  assume um valor máximo global dentro do conjunto  $Z$ . A Figura 4.3(a) ilustra casos de zonas adaptativas com um ou até infinitos picos adaptativos, considerando apenas um atributo fenotípico.

**Definição 4.3.** *Vale adaptativo.* É um conjunto  $V \in \mathfrak{R}^p$  de vetores  $\mathbf{i}_j \in \mathfrak{R}^p$ , onde a superfície adaptativa  $F$  pode ser quasiconvexa em  $V$ , ou nem quasiconvexa e nem quasicôncava em  $V$ .



**Figura 4.3.** Zonas (a) e vales adaptativos (b) considerando um atributo fenotípico qualquer. Em verde, regiões que delimitam zonas adaptativas e, em vermelho, regiões de vales adaptativos. Verde e vermelho escuros representam regiões de intersecção.

A determinação do vale adaptativo depende da localização de zonas adaptativas vizinhas. Entre dois picos, a superfície adaptativa pode ser quasiconvexa em  $V$ , ou então nem quasiconvexa e nem quasicôncava, como ilustra a Figura 4.3(b). Por representar regiões que separam picos adaptativos, os vales adaptativos possuem seus limites nos picos adaptativos, como ilustra a Figura 4.3(b). Em casos de platôs, o limite pode ser qualquer vetor do platô, permitindo a existência de intersecções entre vales adaptativos e zonas adaptativas (Figura 4.3(a) e (b)). É possível considerar as superfícies sob ponto de vista de zonas adaptativas ou de vales adaptativos. Através das definições 4.2 e 4.3, e da Figura 4.3, é possível, portanto, deduzir que todo indivíduo  $\mathbf{i}_j \in I$  pertence a um conjunto  $Z$  e a um

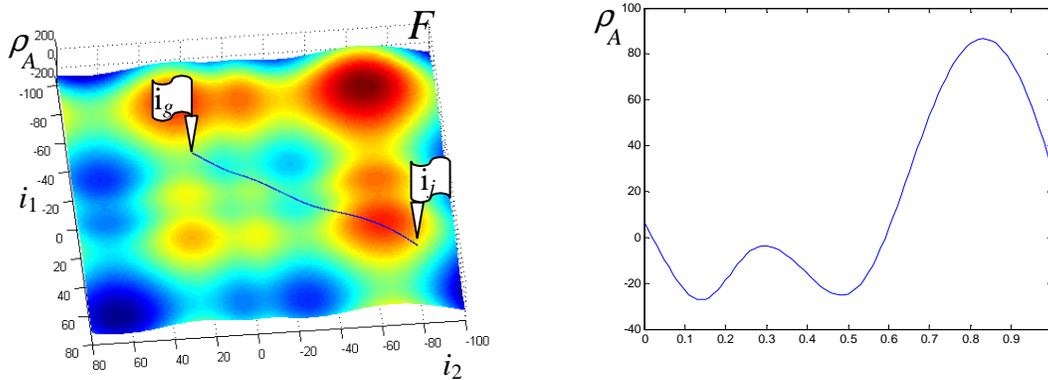
conjunto  $V$ , simultaneamente, ao considerar o mapeamento da superfície  $F$ . Cabe destacar que  $F$  é o mapeamento da união de todas as zonas adaptativas, ou então à união de todos os vales.

Por fim, todas as definições são válidas quando se considera zonas adaptativas  $Z$  onde  $F$  é quasiconvexa em  $Z$  e, portanto,  $F$  é quasicôncava em  $V$ , ou nem quasiconvexa e nem quasicôncava em  $V$ . Neste capítulo zonas adaptativas quasicôncavas são utilizadas como referência. Porém, ao explorar as propriedades das definições feitas adiante, tornar-se-á evidente a validade para os casos quasiconvexos.

### 4.3.4 Saltos de Evolução e Suas Curvas de Adaptação

Dados dois indivíduos  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  e um salto de evolução entre  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , como representado na Figura 4.2 (a), é possível obter um conjunto de amostras de pontos que representam a curva de adaptação sobre o salto de evolução, permitindo obter a aproximação da superfície  $F$  em um salto de  $\mathbf{i}_j$  para  $\mathbf{i}_g$ . O conjunto  $A$  possui cardinalidade  $A$  e é definido por pontos colineares  $\mathbf{i}_a \in I$ , onde  $\mathbf{i}_a = \mathbf{i}_j + \lambda_a(\mathbf{i}_g - \mathbf{i}_j)$  e  $\lambda_a$  é um escalar definido no intervalo  $[0,1]$ , ordenados segundo a condição  $\lambda_1 < \lambda_2 < \dots < \lambda_A$ . Todo  $\mathbf{i}_a \in A$  possui um valor de adaptação definido por  $\rho_A(\mathbf{i}_a)$ . Esses valores são usados para compor curvas de adaptação, como a da Figura 4.4. O tamanho do salto pode ser quantificado por meio de medidas de distâncias. Por exemplo, a distância euclidiana entre  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ .

A Figura 4.4 mostra um exemplo de salto de evolução de  $\mathbf{i}_j$  para  $\mathbf{i}_g$  e sua respectiva curva de adaptação, obtido a partir de um conjunto  $A$  de cardinalidade  $A = 100$ .

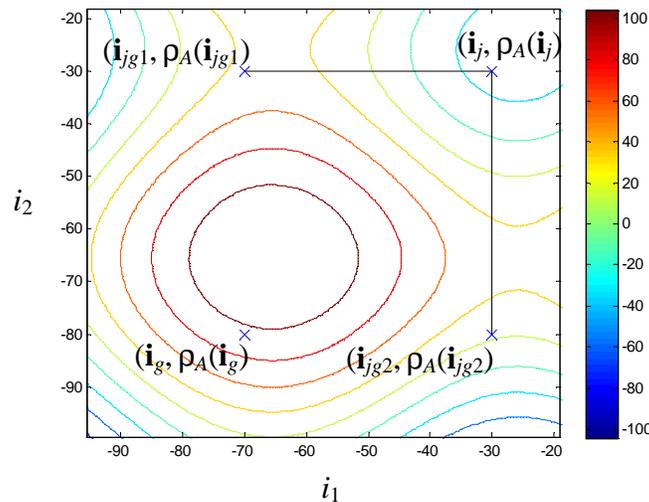


**Figura 4.4.** Salto de evolução entre  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  e a respectiva sua curva de adaptação considerando apenas dois atributos fenotípicos. Em (a) a curva é obtida da superfície  $F$ . Em (b), a sua projeção no espaço de duas dimensões.

### 4.3.5 Pseudodiferencial de Adaptação entre Fenótipos

Uma informação importante a respeito da evolução ao longo das gerações diz respeito ao quanto uma espécie evoluiu e como se adaptou, fornecendo uma noção quantitativa da evolução ao longo do tempo. Na literatura, é possível encontrar estudos sobre taxas que dizem respeito à evolução (Brown & Lomolino, 2006; Myers & Giller, 1991; Stanley, 1985), como, por exemplo, **taxas de mudanças fenotípicas** (Gingerich, 1983).

Por representar variações ao longo do tempo, as taxas são medidas valiosas a respeito de ecossistemas, tanto no presente quanto no passado. Aqui será proposta uma medida para estimar o quanto existe de ganho ou perda de adaptação entre dois indivíduos. Esta medida está relacionada às mudanças fenotípicas e à adaptação entre indivíduos distribuídos discretamente no espaço fenotípico. Considerando zonas adaptativas quasicôncavas, toma-se  $\mathbf{i}_j$  como referencial e  $\mathbf{i}_g$  como outro possível indivíduo. Considerando um salto de adaptação de  $\mathbf{i}_j$  para  $\mathbf{i}_g$ , como o representado na Figura 4.2 (a), é possível obter uma aproximação para o ganho ou perda de adaptação, após o salto de evolução, considerando independentemente a contribuição de cada um dos atributos fenotípicos, ou seja, quando  $\mathbf{i}_j$  adquire algum dos  $p$  atributos de  $\mathbf{i}_g$ . O ponto de partida é a definição de vetores  $\mathbf{i}_{jgl}$  que representam esta aquisição. Esses vetores possuem  $p-1$  atributos de  $\mathbf{i}_j$  mais o atributo  $l$  adquirido de  $\mathbf{i}_g$ , definido como  $\mathbf{i}_{jgl} = [i_{j1}, \dots, i_{gl}, \dots, i_{jp}]^T$ . A Figura 4.5 mostra uma interpretação geométrica desses vetores em curvas de nível de uma superfície adaptativa.



**Figura 4.5.** Curvas de nível de uma superfície adaptativa mostrando a representação dos vetores de dois indivíduos  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  quaisquer e os respectivos vetores  $\mathbf{i}_{jgl}$  para cada um dos dois atributos. Todos representados por “x”.

Através de uma análise individual em cada vetor  $\mathbf{i}_{jgl}$ , é possível obter a interpretação trigonométrica da Figura 4.6. Tomando  $\mathbf{i}_j$  como referência, ao substituir cada um dos seus

atributos  $i_{jl}$  pelo respectivo atributo  $i_{gl}$  de  $\mathbf{i}_g$ , é possível obter a diferença no espaço dos fenótipos para cada atributo:  $i_{jl} - i_{gl}$ , e de adaptação ao adquiri-lo:  $\rho_A(\mathbf{i}_j) - \rho_A(\mathbf{i}_{jgl})$ . Com isso, é possível obter a tangente e, por consequência, o ângulo  $\theta$  de inclinação da reta que tangencia  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_{jgl}$ . A Figura 4.6 mostra dois casos distintos: (1) adaptação proporcionada pela aquisição de um atributo  $i_{gl}$  leva à obtenção de  $\mathbf{i}_{jgl}$  com adaptação maior que a de  $\mathbf{i}_j$ :  $\rho_A(\mathbf{i}_{jgl}) > \rho_A(\mathbf{i}_j)$ ; e (2) caso contrário, onde:  $\rho_A(\mathbf{i}_{jgl}) < \rho_A(\mathbf{i}_j)$ . Essa interpretação leva à definição do pseudodiferencial de adaptação.

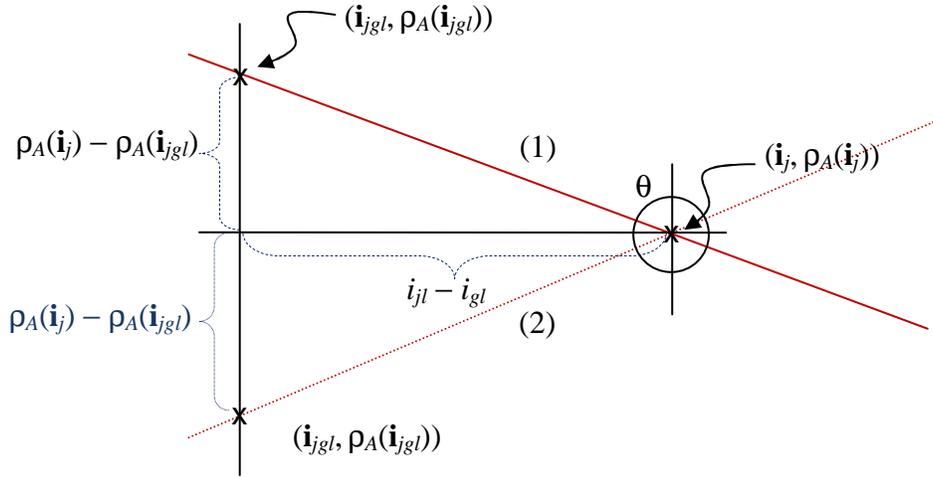


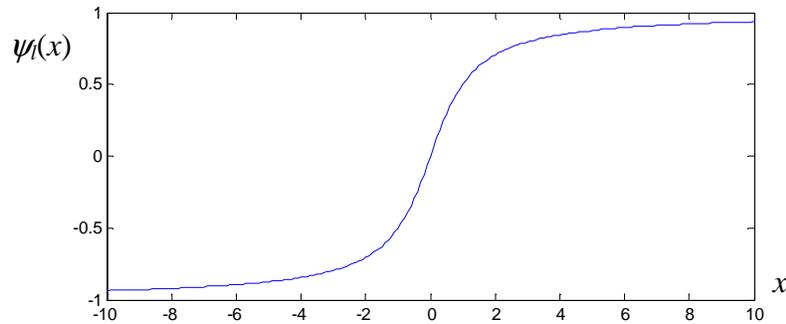
Figura 4.6. Interpretação trigonométrica do pseudodiferencial de adaptação.

**Definição 4.4.** *Pseudodiferencial de adaptação.* Dados dois indivíduos  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , onde  $\mathbf{i}_j \neq \mathbf{i}_g$  e seus atributos fenotípicos  $\mathbf{i}_j = [i_{j1}, \dots, i_{jp}]^T$  e  $\mathbf{i}_g = [i_{g1}, \dots, i_{gp}]^T$ , a função  $\psi$  define o pseudodiferencial, o qual quantifica a variação em ganho ou perda de adaptação para cada um dos  $p$  atributos fenotípicos, quando considera-se que  $\mathbf{i}_j$  tenha algum dos atributos de  $\mathbf{i}_g$ . É definido como:

$$\psi_l(i_{jl}, i_{gl}) = \frac{2}{\pi} \operatorname{atan} \left( \frac{\rho_A(\mathbf{i}_j) - \rho_A(\mathbf{i}_{jgl})}{i_{jl} - i_{gl}} \right) \quad (4.1)$$

$\psi_l(i_{jl}, i_{gl}) \in (-1, +1)$ ,  $\psi_l \rightarrow 1$  significa ganho tendendo ao máximo ao adquirir  $i_{gl}$ , em contrapartida  $\psi_l \rightarrow -1$  significa tendência à perda máxima. Se o atributo  $i_{gl}$  representa perda, então direções de ganhos de adaptação são direções opostas à aquisição de  $i_{gl}$ . Ao considerar  $\psi_l$  para todo  $i_{jl}$ , é possível compor o vetor  $\Psi$ . Por permitir quantificar ganhos e perdas ao se alterar os atributos de  $\mathbf{i}_j$  com base nos atributos de  $\mathbf{i}_g$ , um a um, o vetor  $\Psi$  representa uma estimativa do que cada atributo adquirido representaria para o indivíduo  $\mathbf{i}_j$  em termos de adaptação. É feita aqui uma suposição de que todos os atributos fenotípicos são independentes entre si, pois as contribuições de cada um são analisadas mantendo os

demais fixos em seus valores originais. Se ganho de adaptação significa obter menores valores para  $\rho_A$ , basta considerar  $-\psi$  em zonas adaptativas quasiconvexas. A Figura 4.7 mostra o gráfico de  $\psi_l$  com argumento simplificado, onde  $\psi_l(x) = 2/\pi \operatorname{atan}(x)$ . Variando o argumento da função  $\operatorname{atan}$ , é possível concluir que para valores altos de  $x$ , ocasionados por valores altos no numerador da Equação 4.1, se traduz em grande variação de adaptação e pouca variação de fenótipos. Neste caso, o ganho de adaptação tende a 1. O mesmo se aplica quando se considera a perda de adaptação. Quando a variação de adaptação tende a zero, fazendo  $x$  tender a zero, o ganho de adaptação tende a zero.



**Figura 4.7.** Gráfico do pseudodiferencial de adaptação, representando perdas e ganhos de adaptação.

#### 4.3.6 Ganho de Adaptação

O estudo de ecossistemas muitas vezes requer o entendimento de padrões de variação temporal, seja ela relativa a indivíduos ou habitats. Neste sentido é possível citar a medição de algum ganho (Bedau & Packard, 1992) ou até mesmo uma diversidade de indivíduos e espécies (Polasky, 2005; Onal, 1997; Solow et al., 1993; Magurran, 1988). O ponto de partida é inferir a existência de uma atividade evolutiva que esteja proporcionando ganhos de adaptação ao longo do tempo. A atividade evolutiva pode ser definida como a taxa com que inovações genéticas são absorvidas em uma espécie (Bedau & Packard, 1992). No caso desta tese, deseja-se obter o ganho de adaptação que mudanças de fenótipos ocasionam ao longo do tempo. Com isso, é possível concluir se espécies estão em processo evolutivo ou não.

Serão considerados vetores  $\psi$  e seus respectivos ganhos obtidos pelo pseudodiferencial. Ao tomar apenas valores positivos de  $\psi$ , é possível analisar o ganho que determinados atributos fenotípicos fornecem entre  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , sempre supondo independência entre os atributos fenotípicos. É possível utilizar esta medida em uma estimativa de ganhos em cenários mais complexos, por exemplo, em um caminho de evolução, representado discretamente no tempo e espaço fenotípico. Neste caso, cada instante de observação verifica-se a existência de um salto de evolução definido por indivíduos  $\mathbf{i}^{(k)}$  em instantes de tempo  $k$ . Vale notar que cada salto corresponde a um novo indivíduo no tempo. Considere então um caminho de evolução representado por saltos de evolução, obtidos a partir de  $w$  indivíduos amostrados

no tempo:  $\mathbf{i}^{(1)}, \dots, \mathbf{i}^{(w)}$ , e os vetores  $\Psi^{(1)}, \dots, \Psi^{(w-1)}$  obtidos a partir do diferencial de adaptação entre  $\mathbf{i}^{(k)}$  e  $\mathbf{i}^{(k+1)}$  para  $k=1, \dots, w-1$ , onde  $w > 1$ . É possível obter estimativas de ganhos e perdas de adaptação em caminhos completos de evolução, que levam a sequências de ganhos de adaptação produzidas por uma sequência de indivíduos amostrados discretamente no espaço de fenótipos. Sendo assim, cada vetor  $\Psi^{(k)}$  fornece os atributos que levaram a ganhos de adaptação em um instante  $k$ , compondo vetores  $\Psi_G^{(k)}$  de cardinalidade  $p_G^{(k)}$ . Se nenhum atributo apresentou ganho,  $p_G^{(k)} = 0$  e não existe ganho. No caso oposto  $p_G^{(k)} = p$ , significa que todos os  $p$  atributos apresentaram ganho. A média de  $\Psi_G^{(k)}$  é representada por  $\bar{\psi}_G^{(k)}$ , que significa o ganho médio obtido de  $\mathbf{i}^{(k)}$  para  $\mathbf{i}^{(k+1)}$ , compondo ganhos ao longo do caminho de evolução. Através da obtenção de ganho por atributos fenotípicos ao longo do tempo, é possível transformar o pseudodiferencial de adaptação em um estimador de ganhos.

**Definição 4.5.** *Ganho de adaptação.* Definido como uma função  $A_G$  que compreende o ganho de adaptação em uma janela de tempo  $w$  segundo a equação:

$$A_G = \frac{1}{w} \sum_{k=1}^w \left( \bar{\psi}_G^{(k)} \frac{p_G^{(k)}}{p} \frac{k}{w} \right) \quad (4.2)$$

Se  $\bar{\psi}_G^{(k)} = 1$  para todo  $k$  na janela  $w$ , então tem-se que  $p_G^{(k)} = p$ , portanto todos os  $p$  atributos apresentaram ganho. Como o ganho é ponderado pelo tempo, o ganho máximo depende do tamanho da janela. Portanto,  $A_G$  máximo é definido como:  $A_G = 1/w \sum_{k=1}^w (k/w)$ . Por exemplo, para  $w = 50$ ,  $A_G = 0,51$ . Em contrapartida, o menor valor de ganho possível é  $A_G = 0$ . A média de ganhos por instante de tempo  $\bar{\psi}_G^{(k)}$  é ponderada pela proporção  $p_G^{(k)}/p$ , a qual representa atributos que proporcionaram ganhos no instante  $k$ . Sendo assim, quanto maior o número de atributos que proporcionam ganho, maior é  $A_G$ . Por considerar ganhos ao longo de instantes  $k$ , um ganho no instante  $k = 1$  possui menor relevância que ganhos para  $k > 1$  até  $k = w$ , este é o efeito da ponderação  $k/w$  para cada ganho médio  $\bar{\psi}_G^{(k)}$ . Através deste procedimento, ganhos perdem relevância a uma taxa linear no tempo, tendo relevância máxima quando  $k = w$ . Um estudo empírico do ganho de adaptação em diferentes cenários é apresentado na Seção 4.8.

#### 4.3.7 Variação de Fenótipos e Superfícies Adaptativas

Em geral a variação proporcionada por reproduções sucessivas pode ir do quase imperceptível até indivíduos com diferenças fenotípicas propícias à ocupação de novas oportunidades ecológicas. Tal variação pode ser modelada através de uma distribuição normal, tanto em modelos teóricos quanto em modelos empíricos (Welch & Waxman, 2002; Limpert *et al.*, 2001; Fear & Price, 1998; Bürger & Lande, 1994; Zeng, 1987).

Partindo deste arcabouço, deseja-se obter o efeito esperado da variação fenotípica como promotora de padrões de evolução e adaptação temporal. Para tal objetivo, deseja-se considerar a variação em torno de uma característica  $i_{jl}$  de um indivíduo  $\mathbf{i}_j$  e o ponto de partida é uma distribuição normal assimétrica, ou seja, desvios padrões distintos para as caudas negativas e positivas da distribuição. Com isso é possível obter diferentes distribuições em torno de  $\mathbf{i}_j$  para diferentes situações que se queira modelar. Sendo assim, para cada elemento  $i_{jl}$  define-se um desvio, obtido pela seguinte distribuição:

**Definição 4.6.** *Distribuição assimétrica de variação de fenótipos.* Compreende a variação em torno de um atributo fenotípico  $i_{jl}$ , dada por:

$$\Delta(\alpha_l, \beta_l) = \left[ \left( \frac{\alpha_l + 1}{\beta_l} \right) - U_l \right] (-|N_l \alpha_l|) + \left[ U_l - \left( \frac{\alpha_l + 1}{\beta_l} \right) \right] (|N_l \beta_l|) \quad (4.3)$$

onde cada termo da soma corresponde a um dos lados da distribuição.  $U_l$  é um número aleatório gerado por uma distribuição uniforme  $U(0,1)$  definida no intervalo  $[0,1]$  para o atributo  $l$ ,  $N_l$  é uma distribuição normal  $N(0,1)$  (média zero e desvio padrão igual a um),  $\alpha_l$  e  $\beta_l$  correspondem aos valores de desvio padrão da distribuição para a cauda negativa e positiva de  $\Delta(\cdot)$ , respectivamente. Se  $\alpha_l \neq \beta_l$ , então existem diferentes proporções de probabilidade entre a cauda negativa e positiva, tornando a distribuição assimétrica. Se  $\alpha_l = \beta_l$  então a distribuição  $\Delta(\cdot)$  corresponde uma distribuição normal padrão, pois as proporções são iguais entre os lados da distribuição. A soma  $\alpha_l + \beta_l$  é definida como a amplitude de espalhamento. Note que  $[\cdot]$  representa o teto máximo.

A obtenção de  $\alpha_l$  e  $\beta_l$ , considerando dois indivíduos  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , segue basicamente dois casos distintos: (1) geração de indivíduos similares a  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  através de combinações graduais e sutis, e (2) uma probabilidade  $P_{hd}$  de qualquer indivíduo gerado conter algum atributo fenotípico com alta variação em relação a  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ . Se for de interesse limitar o domínio no desvio de fenótipos, considera-se uma restrição imposta por  $[\mathbf{i}_{min}, \mathbf{i}_{max}]$ , onde existe um domínio para cada atributo, definido por  $i_{lmin}$  e  $i_{lmax}$ . Isso limita a amplitude obtida por  $\alpha_l$  e  $\beta_l$ . Portanto, definidas neste caso com valores máximos iguais a  $1/3 |i_{jl} - i_{lmin}|$  e  $1/3 |i_{jl} - i_{lmax}|$  ( $i_{lmin}$  e  $i_{lmax}$  definem o domínio de cada atributo), respectivamente, possibilitando que indivíduos sejam gerados dentro do domínio com 98% de probabilidade. Tal fato aproveita-se das características de distribuições normais, onde qualquer valor gerado além de três vezes o desvio padrão possui aproximadamente 2% de probabilidade de ocorrência. As equações abaixo contemplam este conceito para  $\alpha_l$  e  $\beta_l$ :

$$\alpha_l(i_{jl}, i_{gl}) = \beta_l(i_{jl}, i_{gl}) = |i_{jl} - i_{gl}| + \frac{1}{2} (\lambda_l - |\lambda_l|) + \frac{1}{2} [P_{hd} - U_l] (\lambda_l + |\lambda_l|) \quad (4.4)$$

Para obter  $\lambda_l$ , considera-se diferentes equações quando se calcula  $\alpha_l$  e  $\beta_l$ . Para  $\alpha_l$  tem-se:

$$\lambda_l = \frac{1}{3} |i_{jl} - i_{lmin}| - |i_{jl} - i_{gl}| \quad (4.5)$$

e para  $\beta_l$ :

$$\lambda_l = \frac{1}{3} |i_{jl} - i_{lmax}| - |i_{jl} - i_{gl}| \quad (4.6)$$

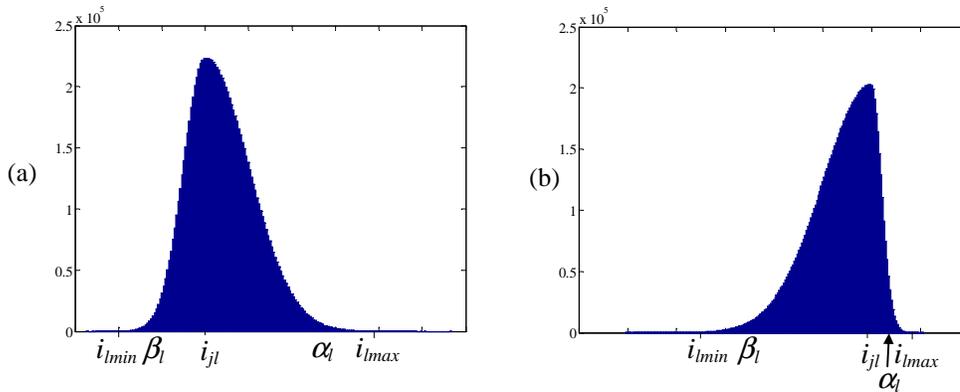
Através das Equações (4.4), (4.5) e (4.6) acima é possível obter um desvio que considera a probabilidade de alta mutação em atributos fenotípicos bem como considera o limite imposto pelo domínio de todos os atributos fenotípicos. Mesmo que haja alta variação, a tendência é sempre gerar variação no domínio dos atributos. Por fim é possível obter um indivíduo  $\mathbf{i}_*$ , gerado a partir da distribuição  $\Delta(\cdot)$ , tomando como referência  $\mathbf{i}_j$  ou  $\mathbf{i}_g$ :

$$\mathbf{i}_* = \mathbf{i}_j + \left[ \Delta(\alpha_1, \beta_1), \dots, \Delta(\alpha_l, \beta_l), \dots, \Delta(\alpha_p, \beta_p) \right] \quad (4.7)$$

Se a superfície estiver contida em um domínio irrestrito, basta considerar o cálculo de  $\lambda_l$  como uma amplitude hipotética, onde  $\lambda_l \in \mathfrak{R}^+$ , obtendo a seguinte equação:

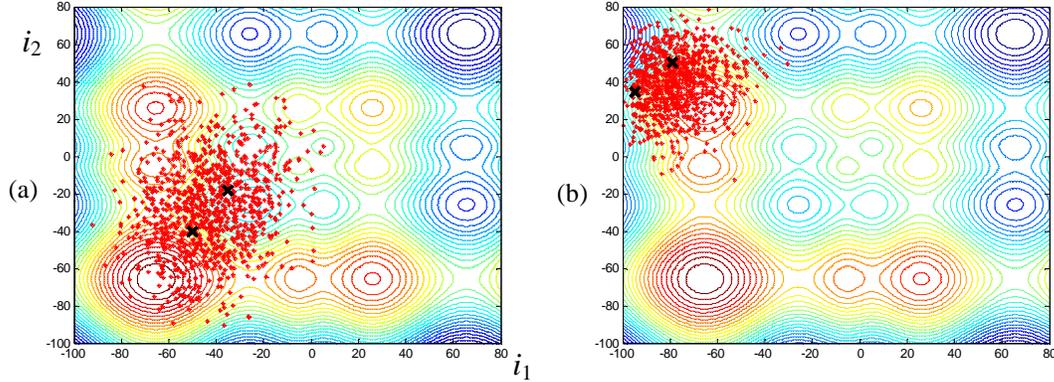
$$\alpha_l(i_{jl}, i_{gl}) = \beta_l(i_{jl}, i_{gl}) = |i_{jl} - i_{gl}| + [P_{hd} - U_l] \lambda_l \quad (4.8)$$

Dois casos obtidos a partir dessa distribuição são apresentados na Figura 4.8, considerando  $i_{jl}$  como centro da distribuição. Em ambos os casos foram geradas  $10^6$  amostras. O resultado evidencia a característica assimétrica da distribuição.



**Figura 4.8.** Histogramas de frequência absoluta mostrando distribuições obtidas a partir de  $\Delta(\cdot)$ . Em ambos os casos as figuras representam distribuições assimétricas obtidas a partir da frequência absoluta de  $10^6$  amostras geradas aleatoriamente. Diferentes valores de  $\alpha_l$ ,  $\beta_l$  e  $i_{jl}$  compõe diferentes distribuições em (a) e (b).

A Figura 4.9 ilustra casos de amostragem de indivíduos  $\mathbf{i}_*$  tendo  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  como referencial. No caso (a) a distribuição apresentou a mesma característica de uma distribuição normal padrão. Já ao gerar indivíduos muito próximos da fronteira do domínio, como no caso (b), a distribuição se tornou assimétrica, aumentando sua tendência em gerar indivíduos dentro do domínio.



**Figura 4.9.** Amostragem de indivíduos obtida a partir da distribuição  $\Delta(\alpha_l, \beta_l)$ . Os pontos em  $\mathbf{x}$  representam  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ .

### 4.3.8 Estimação de Fenótipos Favoráveis à Adaptação

A distribuição normal assimétrica  $\Delta(\alpha_l, \beta_l)$ , definida como ponto de partida para o desvio de fenótipos, tem um papel central na obtenção de diferentes distribuições que representam a variação de fenótipos, ao considerar a geração de indivíduos  $\mathbf{i}_*$  tendo  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  como referencial. Sendo assim, é possível prever quais são os possíveis  $\mathbf{i}_*$  que representam um ganho de adaptação. O ponto de partida é o uso do pseudodiferencial, levando à possibilidade de estimar regiões do espaço de fenótipos que representam maior adaptação a indivíduos  $\mathbf{i}_*$  obtidos a partir de  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ . A determinação de  $\alpha_l$  e  $\beta_l$  passa ser dependente de  $\psi(i_{jl}, i_{gl})$  e, portanto, existe uma tendência da distribuição  $\Delta(\alpha_l, \beta_l)$  amostrar mais indivíduos em regiões que representam ganho de adaptação em relação a  $\mathbf{i}_j$  ou a  $\mathbf{i}_g$ .

O primeiro passo é a obtenção dos dois intervalos  $\delta_{\alpha_l}$  e  $\delta_{\beta_l}$ , que serão usados no lugar do intervalo  $|i_{jl} - i_{gl}|$  e na obtenção de diferentes proporções entre  $\alpha_l$  e  $\beta_l$  a partir de  $\psi(i_{jl}, i_{gl})$ . Se  $\psi(i_{jl}, i_{gl}) > 0$  então a obtenção do atributo  $i_{gl}$  pode representar ganho e, portanto, a maior proporção de  $|i_{jl} - i_{gl}|$  estará em  $\alpha_l$ . O intervalo  $\delta_{\alpha_l}$  é obtido através da seguinte equação:

$$\delta_{\alpha_l} = \frac{1}{2} |i_{jl} - i_{gl}| + \frac{1}{2} |i_{jl} - i_{gl}| \psi(i_{jl}, i_{gl}) \quad (4.9)$$

Se  $\psi(i_{jl}, i_{gl}) \rightarrow 1$  então  $\delta_{\alpha_l} \rightarrow |i_{jl} - i_{gl}|$ , o que significa que o desvio  $\alpha_l$  tende a ser máximo. A obtenção de  $\alpha_l$  agora é possível substituindo o desvio  $|i_{jl} - i_{gl}|$  da Equação (4.4) por  $\delta_{\alpha_l}$ :

$$\alpha_l(i_{jl}, i_{gl}) = \delta_{\alpha_l} + \frac{1}{2} \left( (\lambda_l - |\lambda_l|) + [p_{hd} - U_l](\lambda_l + |\lambda_l|) \right) \quad (4.10)$$

onde:

$$\lambda_l = \frac{1}{3} |i_{jl} - i_{lmin}| - \delta_{\alpha_l}. \quad (4.11)$$

De forma oposta ao apresentado acima, quando  $\psi(i_{jl}, i_{gl})$  representa perda, significa que a obtenção do atributo fenotípico deve ter tendência contrária a  $i_{gl}$ , o que leva a aumentar proporcionalmente  $\delta_{\beta l}$ , que é definido como:

$$\delta_{\beta l} = \frac{1}{2} |i_{jl} - i_{gl}| - \frac{1}{2} |i_{jl} - i_{gl}| \psi(i_{jl}, i_{gl}) \quad (4.12)$$

Se  $\psi(i_{jl}, i_{gl}) \rightarrow -1$ , então  $\delta_{\beta l} \rightarrow |i_{jl} - i_{gl}|$ , o que significa que o desvio  $\beta_l$  tende a ser máximo.  $\beta_l$  é agora definido substituindo o desvio  $|i_{jl} - i_{gl}|$  da Equação (4.4) por  $\delta_{\beta l}$ , obtendo a seguinte equação:

$$\beta_l(i_{jl}, i_{gl}) = \delta_{\beta l} + \frac{1}{2} \left( (\lambda_l - |\lambda_l|) + [p_{hd} - U_l](\lambda_l + |\lambda_l|) \right) \quad (4.13)$$

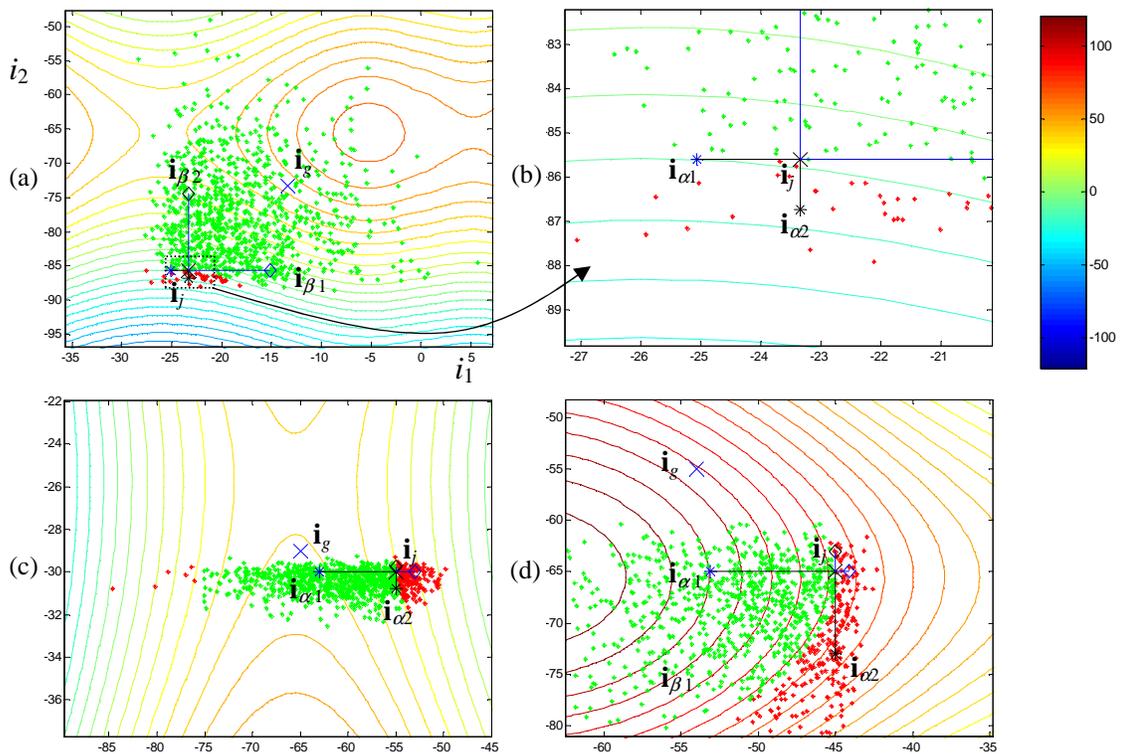
onde:

$$\lambda_l = \frac{1}{3} |i_{jl} - i_{lmax}| - \delta_{\beta l} \quad (4.14)$$

Segundo as Equações (4.10) e (4.13), o uso do pseudodiferencial leva a uma tendência de gerar indivíduos em regiões onde a adaptação é maior. Se o  $\psi(i_{jl}, i_{gl}) \rightarrow 1$ , então  $\delta_{\alpha l} \rightarrow |i_{jl} - i_{gl}|$  e  $\delta_{\beta l} \rightarrow 0$  ou  $\delta_{\alpha l} \rightarrow 0$  e  $\delta_{\beta l} \rightarrow |i_{jl} - i_{gl}|$ , o que representa uma situação em que existe tendência máxima de obter indivíduos na direção de ganho e mínima na oposta. Se  $\psi(i_{jl}, i_{gl}) \rightarrow 0$ , então  $\delta_{\alpha l} = \delta_{\beta l} = 1/2 |i_{jl} - i_{gl}|$ , o que leva à obtenção de uma distribuição normal padrão, onde a probabilidade é igual para ambos os lados da distribuição. O efeito obtido é uma distribuição simétrica em torno de  $\mathbf{i}_j$  ou  $\mathbf{i}_g$ , que representa um cenário de indefinição, visto que nenhum atributo fenotípico representou ganho. É possível fazer uma interpretação geométrica dos intervalos  $\delta_{\alpha l}$  e  $\delta_{\beta l}$  e obter vetores que representam esses desvios no espaço, os quais são base da obtenção dos desvios  $\alpha_l$  e  $\beta_l$ . O referencial são indivíduos  $\mathbf{i}_j$  na obtenção dos atributos fenotípicos de  $\mathbf{i}_g$  em um salto de evolução de  $\mathbf{i}_j$  para  $\mathbf{i}_g$ . Partindo de  $\mathbf{i}_j$  podem ser obtidos vetores que representam a proporção de  $\delta_{\alpha l}$  e  $\delta_{\beta l}$  para todo  $l=1, \dots, p$ , definidos como  $\mathbf{i}_{\alpha l} = [i_{j1}, \dots, i_{jl} + \delta_{\alpha l}, \dots, i_{jp}]$ . A distância de  $\mathbf{i}_j$  a  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  representa a norma de  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  que é exatamente igual a  $\delta_{\alpha l}$ . O mesmo se aplica aos intervalos  $\delta_{\beta l}$ . Os vetores  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  e  $\mathbf{i}_{\beta l}$  descrevem a região do espaço de possibilidades onde é possível amostrar indivíduos que podem representar ganhos ou perdas em relação a  $\mathbf{i}_j$ . Em outras palavras, representam geometricamente a obtenção dos intervalos  $\delta_{\alpha l}$  e  $\delta_{\beta l}$  e, por consequência, os desvios  $\alpha_l$  e  $\beta_l$ .

A Figura 4.10 apresenta casos em superfícies de dois atributos fenotípicos representados por curvas de nível. Nos casos apresentados considera-se que zonas adaptativas são quasicôncavas. As superfícies usadas são geradas pela função Schwefel (Schwefel, 1981), que apresenta unimodalidade ou multimodalidade dependendo do domínio considerado. Por fim, considere que os vetores  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  e  $\mathbf{i}_{\beta l}$  partem de  $\mathbf{i}_j$ . Adicionalmente, são amostrados 1000

indivíduos a partir de  $\mathbf{i}_j$ , obtidos pela distribuição  $\Delta$ . Na Figura 4.10, indivíduos gerados  $\mathbf{i}_*$  que apresentam  $\rho_A(\mathbf{i}_*) > \rho_A(\mathbf{i}_j)$  estão representados por pontos verdes. Caso contrário, os pontos estão em vermelho. Na Figura 4.10 (a), obtida através da função CEC-F2 (Suganthan *et al.*, 2005), é possível observar a forte tendência em direção aos atributos de  $\mathbf{i}_g$ . A Figura 4.10 (b) apresenta uma visualização em maiores detalhes dos vetores da Figura 4.10 (a). A Figura 4.10 (c) mostra que é possível ultrapassar um certo limite na amostragem de indivíduos e acabar por produzir indivíduos  $\mathbf{i}_*$  onde  $\rho_A(\mathbf{i}_*) < \rho_A(\mathbf{i}_j)$ . Por fim a Figura 4.10 (d) ilustra um caso particular. Considerando um indivíduo  $\mathbf{i}_j$ , se a aquisição de um atributo fenotípico  $i_{gl}$  de  $\mathbf{i}_g$  representar perda de adaptação,  $\psi_l$  apontará ganho em uma tendência contrária à de  $i_{gl}$ . Porém, nada garante que nessa direção existirá ganho. Ou seja, os vetores  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  e  $\mathbf{i}_{\beta l}$ , que representam geometricamente a tendência dos desvios  $\alpha_l$  e  $\beta_l$ , podem gerar amostras  $\mathbf{i}_*$  onde  $\rho_A(\mathbf{i}_*) < \rho_A(\mathbf{i}_j)$  e, portanto,  $\mathbf{i}_*$  não apresenta melhoras de adaptação em relação a  $\mathbf{i}_j$ . No caso da Figura 4.10 (d), a estimativa gerada por  $\Delta(\alpha_l, \beta_l)$  erra devido às curvas de nível da função. Ao irradiar saindo de  $\mathbf{i}_j$  em direção a  $\mathbf{i}_{\alpha 1}$  ou  $\mathbf{i}_{\alpha 2}$  a tendência é obter perdas de adaptação.



**Figura 4.10.** Interpretação geométrica dos vetores  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  e  $\mathbf{i}_{\beta l}$  na variação de indivíduos através da distribuição  $\Delta$  e  $\psi_l$ . Pontos em verde representam indivíduos que apresentam adaptação melhor que  $\mathbf{i}_j$ , em vermelho os casos opostos.

### 4.3.9 Estimação de Escaladas de Zonas Adaptativas

Embora a estimativa de  $\psi$  considere que atributos fenotípicos sejam independentes, a combinação de todos os valores de  $\psi_l$  torna possível estimar regiões no espaço de possibilidades onde indivíduos apresentam ganhos de adaptação em relação a dois indivíduos quaisquer  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ . Indo além, é possível estimar matematicamente uma região do espaço, onde os indivíduos nela contidos tendem a apresentar melhor adaptação em relação a  $\mathbf{i}_j$  ou  $\mathbf{i}_g$ . Para que isso seja possível, indivíduos devem estar em uma condição de monotonicidade adaptativa, a qual é definida a seguir.

**Definição 4.7.** *Monotonicidade adaptativa entre dois indivíduos.* Dados dois indivíduos  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  e uma zona adaptativa  $Z$ , a monotonicidade adaptativa é uma condição que é satisfeita para  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  quando:

- (i)  $\mathbf{i}_j \in Z$  e  $\mathbf{i}_g \in Z$ ;
- (ii)  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  estão contidos em um subconjunto local de  $Z$ , onde  $F$  apresenta propriedade de monotonicidade não decrescente ou não crescente.

A condição de monotonicidade adaptativa garante que no espaço a variação de atributos irá produzir novos indivíduos a partir de  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  que sejam mais adaptados. Uma maneira de garantir a condição é assegurar que os indivíduos estejam suficientemente próximos. Com isso, as propriedades tendem a ser mantidas, mesmo quando a superfície não apresenta tais propriedades em todo o seu domínio. Estimar o “suficientemente próximo” varia de acordo com a conformação de cada superfície. Regiões de monotonicidade em  $F$  podem ser conferidas na própria Figura 4.10 (a, b, c), onde os indivíduos  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  encontram-se em uma região de monotonicidade e a função em todo o seu domínio é não quasicôncava e nem quasiconvexa. Casos contrários devem ser considerados também, pois para manter a condição  $\mathbf{i}_j \neq \mathbf{i}_g$  é desejável que a distância entre indivíduos não tenda a zero, visto que  $\psi_l$  sempre tenderá a zero também, não havendo direção de ganho.

Por meio da condição de monotonicidade adaptativa entre dois indivíduos é possível formular o seguinte teorema, considerando zonas adaptativas quasicôncavas:

**Teorema 4.1.** *Dados dois indivíduos  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , a partir do cálculo de  $\psi_l$  para todo atributo fenotípico  $l$  é possível obter um conjunto  $E$  de indivíduos  $\mathbf{i}_e$ , tal que seja verdade  $\rho_A(\mathbf{i}_e) > \rho_A(\mathbf{i}_j)$  para todo  $\mathbf{i}_e \in E$ , se  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  apresentarem condição de monotonicidade adaptativa.*

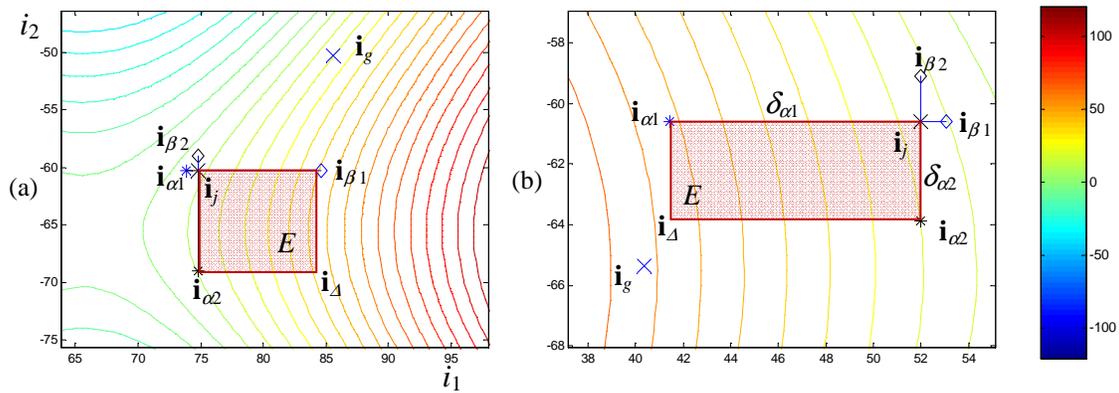
**Prova:**

Considere inicialmente dois indivíduos  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ . Considere o cálculo de  $\psi_l$  para todo atributo  $l$ , os intervalos  $\delta_{\alpha l}$  e  $\delta_{\beta l}$  e os vetores  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  e  $\mathbf{i}_{\beta l}$ . Por fim, considere que o centro da distribuição está em  $\mathbf{i}_j$ . Para a construção do conjunto  $E$ , consideram-se apenas os intervalos que

apresentaram ganhos  $\delta_{\alpha l} > 1/2 |i_{jl} - i_{gl}|$  e  $\delta_{\beta l} > 1/2 |i_{jl} - i_{gl}|$ . Se  $\delta_{\alpha l}$  representa ganho,  $\delta_{\beta l}$  apresenta perda. Para cada atributo  $l$  que se deseja estimar o ganho, existe um  $\delta_{\alpha l}$  ou  $\delta_{\beta l}$  que apresenta ganho ou perda. Cada  $\delta_{\alpha l}$  ou  $\delta_{\beta l}$  possui seu vetor  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  ou  $\mathbf{i}_{\beta l}$  correspondente, o que permite uma interpretação geométrica da obtenção dos desvios  $\alpha_l$  e  $\beta_l$ . Adicionalmente, partindo de  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  ou  $\mathbf{i}_{\beta l}$ , é possível obter um vetor  $\mathbf{i}_{\Delta}$  definido como:

$$\mathbf{i}_{\Delta} = [i_{j1} + (i_{g1} - i_{j1})\psi_1, \dots, i_{j1} + (i_{g1} - i_{j1})\psi_1, \dots, i_{j1} + (i_{g1} - i_{j1})\psi_1]^T \quad (4.15)$$

$\mathbf{i}_{\Delta}$  representa a combinação entre  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  ou  $\mathbf{i}_{\beta l}$  onde  $\delta_{\alpha l} > 1/2$  ou  $\delta_{\beta l} > 1/2$ , para todo atributo  $l$ . Com isso, é possível delimitar uma região fechada do espaço, que compõe o conjunto  $E$ . A Figura 4.11 apresenta dois exemplos no  $\mathbb{R}^2$ , onde o conjunto  $E$  é construído a partir da composição de diferentes vetores  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  ou  $\mathbf{i}_{\beta l}$ .



**Figura 4.11.** Interpretação geométrica do conjunto  $E$  construído a partir dos vetores  $\mathbf{i}_{\Delta}$  e  $\mathbf{i}_j$ .

Os vetores  $\mathbf{i}_j$ ,  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  ou  $\mathbf{i}_{\beta l}$  e  $\mathbf{i}_{\Delta}$  compõem os pontos extremos de um polígono  $E$  convexo fechado. Obviamente, se  $F$  é quasicôncava em  $Z$  e  $E \subset Z$ , então  $F$  também é quasicôncava em  $E$ . Todo conjunto  $Z$ , onde  $F$  apresenta quasiconcavidade, possui subconjuntos onde  $F$  apresenta a propriedade de monotonicidade não decrescente. Neste caso, basta saber se  $E$  é um desses subconjuntos, pois, caso seja, então a condição que se busca é satisfeita.

Em uma função monotônica, em cada eixo de coordenadas existe uma direção segundo a qual é possível fazer com que excursionem as variáveis e obter uma tendência em que a função cresce ou diminui seu valor. No caso específico estudado aqui, é possível, por exemplo, dizer que se  $i_{j1}$  aumenta e  $i_{j2}$  aumenta então  $\rho_A$  aumenta. Ou ainda casos para os quais, se  $i_{j1}$  ou  $i_{j2}$  aumenta, a  $\rho_A$  diminui, então, ao diminuir  $i_{j1}$  ou  $i_{j2}$ , a função aumenta. A função  $\rho_A$  é monotônica não decrescente se a tendência se mantiver em um domínio especificado.

Segundo um teorema encontrado em Niculescu & Persson (2005), é possível afirmar que, dada uma função quasicôncava em uma região do espaço, se intervalos apresentarem

condições de monotonicidade, então, localmente, a função é monotônica não decrescente. Caso qualquer vetor no intervalo apresente condição contrária, então é possível afirmar que a função é não monotônica. Para os fundamentos e provas, consulte Niculescu & Persson (2005), pag. 26. Usando os vetores  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  ou  $\mathbf{i}_{\beta l}$ , onde  $\delta_{\alpha l} > 1/2$  e  $\delta_{\beta l} > 1/2$ , como referência é possível inferir tal fato. Se  $\rho_A(\mathbf{i}_{\alpha l}) < \rho_A(\mathbf{i}_j)$  e  $\rho_A(\mathbf{i}_{\beta l}) < \rho_A(\mathbf{i}_j)$ , significa que, em um intervalo do atributo  $l$ , existe uma condição que não apresenta monotonicidade, pois  $\rho_A(\mathbf{i}_j) > \rho_A(\mathbf{i}_{\alpha l})$  e  $\rho_A(\mathbf{i}_j) > \rho_A(\mathbf{i}_{\beta l})$ , como o caso da Figura 4.10. Caso contrário,  $\rho_A(\mathbf{i}_{\alpha l}) > \rho_A(\mathbf{i}_j)$  e  $\rho_A(\mathbf{i}_{\beta l}) > \rho_A(\mathbf{i}_j)$ , então, ao longo dos eixos, existe monotonicidade. Logo, qualquer vetor colinear entre  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_{\alpha l}$  ou  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_{\beta l}$  apresentará maior ou igual adaptação que  $\mathbf{i}_j$ . Por  $E$  se tratar de um conjunto onde  $F$  é monotonicamente não decrescente, é válido, portanto, afirmar que:

- Para todo  $\mathbf{i}_e \in E$ ,  $\rho_A(\mathbf{i}_e) > \rho_A(\mathbf{i}_j)$ .
- $\mathbf{i}_j$  apresenta o menor valor de  $\rho_A$  em  $E$ .
- $\mathbf{i}_A$  representa o maior valor de  $\rho_A$  em  $E$ .

■

O resultado do Teorema 4.1 evidencia que, através do pseudodiferencial, é possível estimar uma região do espaço de possibilidades, onde um salto de evolução de  $\mathbf{i}_j$  para  $\mathbf{i}_e$  sempre proporciona um ganho de adaptação.

#### 4.4 Relação de Isolamento Biológico

A relação de isolamento biológico permite saber se, entre dois indivíduos  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , existe um vale adaptativo. Se este for o caso,  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  não pertencem à mesma espécie e, portanto, existe isolamento biológico entre eles. A priori, esta tarefa parece ser de elevada complexidade, pois está relacionada às propriedades de quasiconvexidade de vales adaptativos e zonas adaptativas, que muitas vezes requerem elevado custo computacional para serem detectadas, quando a superfície adaptativa apresenta um número elevado de dimensões. Porém, será mostrado que através das mesmas propriedades de quasiconvexidade (ou quasiconcavidade), agora aplicadas ao mapeamento do conjunto  $A$  em  $\rho_A$ , são suficientes para determinar a travessia de vales e possíveis ocupações de zonas adaptativas distintas.

Para a determinação do isolamento biológico dois elementos do conjunto  $A$  são fundamentais, aqueles que representam o maior e o menor valor de adaptação:

- (1)  $\mathbf{i}_{a_{max}} = \arg \max_{\mathbf{i}_a \in A} \rho_A(\mathbf{i}_a)$ ;
- (2)  $\mathbf{i}_{a_{min}} = \arg \min_{\mathbf{i}_a \in A} \rho_A(\mathbf{i}_a)$ ;

Considerando zonas adaptativas quasiconcavas como referencial, considere inicialmente  $\mathbf{i}_j$ ,  $\mathbf{i}_g$ ,  $A$  e  $\mathbf{i}_{a_{max}}$ . Partindo de  $\mathbf{i}_j$  em direção  $\mathbf{i}_{a_{max}}$ , é possível obter escalares  $\delta_i$ ,  $i = 1, \dots, A-1$ , que

representam intervalos de adaptação, determinados pelas diferenças  $\rho_A(\mathbf{i}_a)$  e  $\rho_A(\mathbf{i}_{a+1})$  de  $a = 1$  até  $a = a_{max}$  e de  $\mathbf{i}_g$  para a  $\mathbf{i}_{max}$ , compondo diferenças entre  $\rho_A(\mathbf{i}_a)$  e  $\rho_A(\mathbf{i}_{a-1})$ , de  $a = A$  até  $a = a_{max}$ . Se  $a_{max} = 1$ , considera-se apenas as diferenças de  $\mathbf{i}_g$  para  $\mathbf{i}_{a_{max}}$  e, quando  $a_{max} = A$  considera-se apenas as diferenças de  $\mathbf{i}_j$  em direção a  $\mathbf{i}_{a_{max}}$ . A Figura 4.12 ilustra a amostragem de pontos em exemplares de curvas de adaptação. Se a curva de adaptação apresentar propriedade de quasiconcavidade, então é possível inferir que  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  estão na mesma zona adaptativa, caso contrário, é possível dizer que entre  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  existe um comportamento adaptativo de transição de zonas adaptativas, ou seja, existe isolamento biológico. A cardinalidade  $A$  do conjunto  $\mathcal{A}$  é fundamental para inferir corretamente esta transição. Para a definição de isolamento biológico a seguir, considera-se que conjuntos  $\mathcal{A}$  proporcionam uma amostragem suficiente de pontos para suas respectivas curvas de adaptação.

**Relação 4.2.** *Isolamento biológico.* Definido como  $\rho_{BI}$ , dados dois indivíduos  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ ,  $\rho_{BI}$  fornece a relação de isolamento biológico entre  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , permitindo inferir: (1)  $\mathbf{i}_j \xleftrightarrow{\rho_{BI}} \mathbf{i}_g$  e, portanto, e entre  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  não existem vales adaptativos; ou (2)  $\mathbf{i}_j \xleftrightarrow{\rho_{BI}} \mathbf{i}_g$ , quando há vales adaptativos entre  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ .

A obtenção de  $\rho_{BI}$  se diferencia ao considerar zonas adaptativas quasiconcavas ou quasiconvexas. Para os casos onde se considera quasiconcavidade, define-se  $\hat{\rho}_{BI}$  segundo as condições abaixo:

$$\hat{\rho}_{BI}(\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g) = \begin{cases} 1 & \text{se } \exists \delta_i : \delta_i > 0 \\ 0 & \text{caso contrário} \end{cases} \quad (4.16)$$

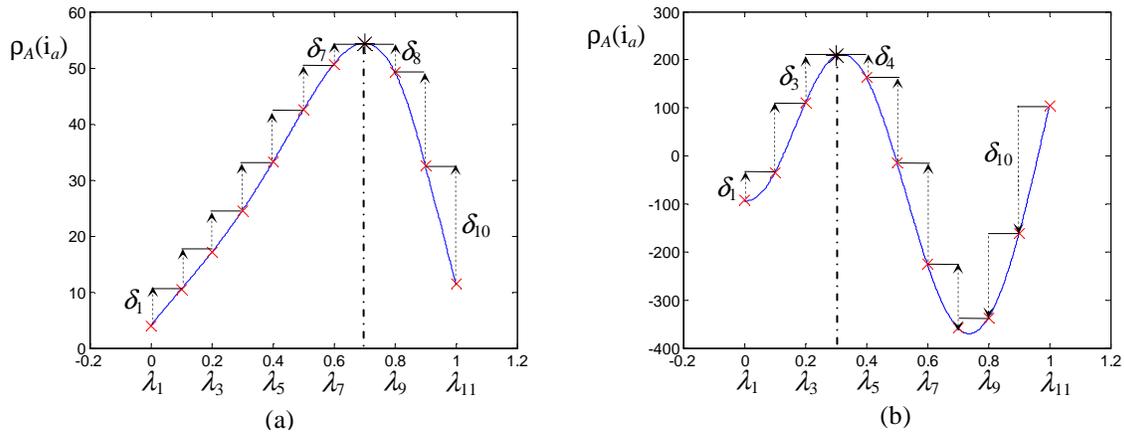
então, ao se considerar que zonas adaptativas são quasiconcavas,  $\hat{\rho}_{BI} = 0$  é condição suficiente para dizer se  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  estão na mesma zona adaptativa. Por outro lado, se  $\hat{\rho}_{BI} = 1$ , então houve uma travessia de vale adaptativo, e  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  podem ou não estar na mesma zona adaptativa. Quando as zonas adaptativas forem consideradas quasiconvexas, o mesmo se aplica utilizando  $\mathbf{i}_{a_{min}}$  como referência e a condição é definida como:

$$\check{\rho}_{BI}(\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g) = \begin{cases} 1 & \text{se } \exists \delta_i : \delta_i < 0 \\ 0 & \text{caso contrário} \end{cases} \quad (4.17)$$

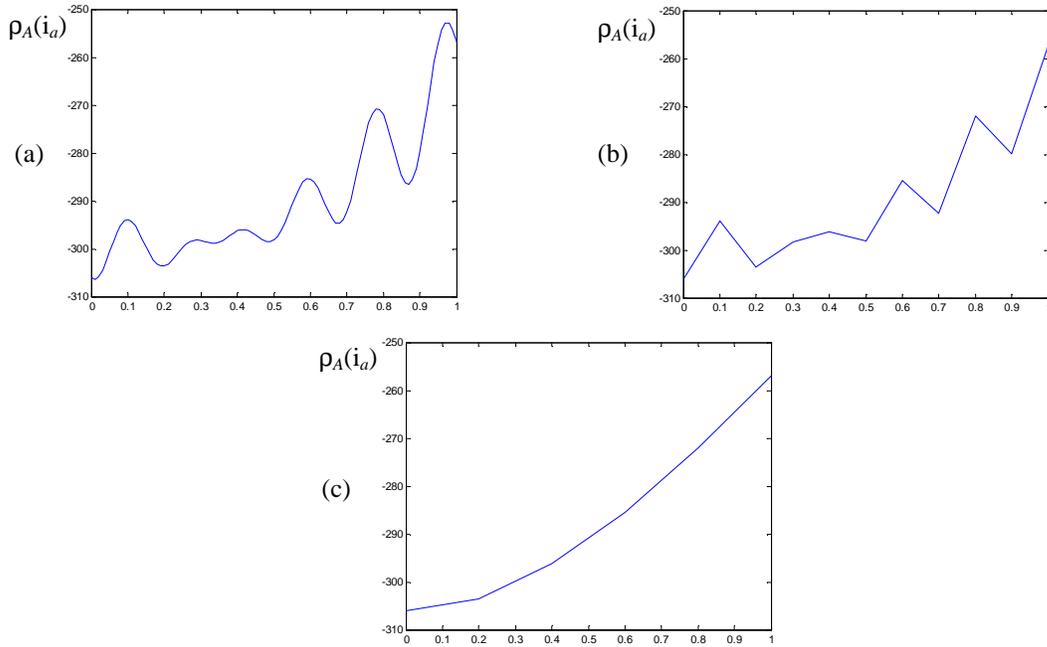
Esta simples condição imposta por  $\hat{\rho}_{BI}$  ou  $\check{\rho}_{BI}$  mostra-se uma aproximação suficiente para saber quando ocorreu um isolamento biológico, ou seja, quando existe uma travessia de vale adaptativo entre  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ . A Figura 4.12 ilustra dois casos de curvas de adaptação, a obtenção de intervalos de adaptação e a inferência do isolamento biológico. Na Figura 4.12 (a), tem-se uma curva quasiconcava representando uma zona adaptativa, ou seja, não há inversão de sinal dos intervalos  $\delta_i$  em direção ao pico, representado por setas  $\uparrow$ . Na Figura 4.12 (b) tem-se uma curva não quasiconcava e nem quasiconvexa, representando a

existência de um vale adaptativo, assim como a ocorrência da inversão de sinal representada por setas  $\uparrow$  e  $\downarrow$ .

A cardinalidade  $A$  do conjunto  $\Lambda$  atua diretamente na conformação da curva de adaptação, portanto é fundamental na obtenção da relação  $\rho_{BI}$ . Tomando novamente  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , a Figura 4.13 um caso típico da influência de  $A$  na resposta de  $\rho_{BI}$ . Quanto maior for  $A$ , mais sua suave será a curva de adaptação, ou seja, mais precisa é a aproximação da curva a respeito da superfície  $F$ . O que leva a uma maior informação local a respeito de  $F$ . A Figura 4.13 (a) ilustra este caso com  $A = 100$ . A relação de isolamento biológico, neste caso levaria a concluir que existe isolamento entre  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ . Quanto menor  $A$ , menor é a informação a respeito da curva, pois menor é a aproximação da curva em  $F$ . O caso da Figura 4.13 (b) ilustra que com  $A = 10$  a curva de adaptação possui pior aproximação, e fornece menos informação para  $\rho_{BI}$ . Ainda assim, a relação levaria ao mesmo resultado do caso da Figura 4.13 (a). Por fim, casos extremos podem levar a relação de isolamento biológico produzir resultados falsos positivos. A Figura 4.13 (c) mostra um caso  $\rho_{BI}$  produz um resultado falso positivo, pois com  $A = 5$   $\rho_{BI}$  inferiu a não existência de isolamento biológico, contradizendo os casos (a) e (b). Uma análise empírica da confiabilidade de resposta de  $\rho_{BI}$  em relação a  $A$  é feita na Seção 4.8.2.



**Figura 4.12.** Curvas de adaptação produzidas em um salto de evolução de  $\mathbf{i}_j$  para  $\mathbf{i}_g$  com  $A = 11$  pontos de amostragem e  $A-1$  intervalos  $\delta_x$ . As setas representam o sentido do cálculo de  $\delta_i$  e o sinal que ele apresenta, setas apontando para cima representam sinal negativo, setas para baixo terão sinal positivo. (a) Curva quasicôncava representando uma zona adaptativa, intervalos  $\delta_x$ : [5,10 16,75 21,04 6,50 6,58 7,44 8,64 9,31 8,16 3,71]; (b) curva nem quasicôncava e nem quasiconvexa, com um vale adaptativo, intervalos  $\delta_i$ : [44,74 176,50 212,02 132,44 -20,15 -175,00 -268,91 57,77 144,91 98,13].



**Figura 4.13.** Influência da cardinalidade  $A$  do conjunto  $\mathcal{A}$  na obtenção de curvas de adaptação. Em (a)  $A=100$ ; em (b),  $A = 10$ ; e (c)  $A = 5$ .

#### 4.4.1 Zonas Adaptativas Por Meio de Isolamento Biológico

Através da relação  $\rho_{BI}$  é possível inferir uma nova definição para zona adaptativa:

**Definição 4.8.** *Zona adaptativa (definição alternativa).* Dado um conjunto de pontos  $Z$  representando indivíduos no espaço  $\mathcal{R}^p$  de fenótipos, se, para todo  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , pertencente a  $Z$  for verdade que  $\mathbf{i}_j \xleftrightarrow{\overline{\rho_{BI}}} \mathbf{i}_g$ , então  $Z$  é uma zona adaptativa.

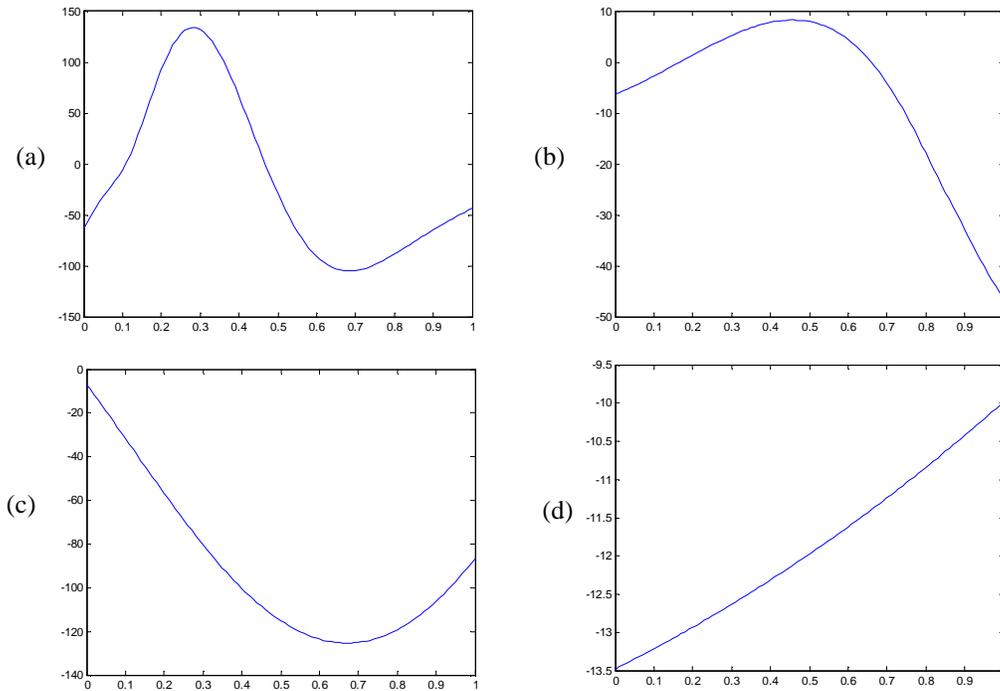
Através da Definição 4.8, é direto também concluir que, se houver apenas uma zona adaptativa, então nunca ocorrerá um isolamento biológico. Utilizando ambas as condições de isolamento biológico  $\hat{\rho}_{BI}$  ou  $\check{\rho}_{BI}$  é possível deduzir algumas propriedades de interesse a respeito de  $\rho_{BI}$  e do conjunto  $\mathcal{A}$ , a saber:

- (1) Se  $\hat{\rho}_{BI} = 1$  e  $\check{\rho}_{BI} = 1$  então  $\rho_A$  é não quasicôncava e nem quasiconvexa em  $\mathcal{A}$ .
- (2) Se  $\hat{\rho}_{BI} = 0$  e  $\check{\rho}_{BI} = 1$  então  $\rho_A$  é quasicôncava em  $\mathcal{A}$ .
- (3) Se  $\hat{\rho}_{BI} = 1$  e  $\check{\rho}_{BI} = 0$  então  $\rho_A$  é quasiconvexa em  $\mathcal{A}$ .
- (4) Se  $\hat{\rho}_{BI} = 0$  e  $\check{\rho}_{BI} = 0$  então  $\rho_A$  é quasicôncava e quasiconvexa em  $\mathcal{A}$ .

Exemplos das propriedades (1), (2), (3) e (4) são dados na Figura 4.14 (a), (b), (c) e (d), respectivamente. Das propriedades acima, é possível deduzir informações a respeito da conformação de superfícies adaptativas. Dada uma superfície  $F$ , é possível concluir que:

- (A) Se (1) for verdade para ao menos um par  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , então  $F$  não é quasicôncava e nem quasiconvexa.
- (B) Se (2) for verdade para todo  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , então  $F$  é uma superfície quasicôncava.
- (C) Se (3) for verdade para todo  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , então  $F$  é uma superfície quasiconvexa.
- (D) Se (4) for verdade para todo  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$ , então  $F$  é uma superfície quasiconvexa e quasicôncava simultaneamente.

Vale ressaltar que, ao mudar as desigualdades estritas para não estritas, são válidas todas as propriedades acima para quasiconvexidade e quasicôncavidade estritas.



**Figura 4.14.** Curvas de adaptação produzidas em um salto de evolução de  $\mathbf{i}_j$  para  $\mathbf{i}_g$ . (a) Curva nem quasicôncava e nem quasiconvexa; (b) curva quasicôncava; (c) curva quasiconvexa; e (d) curva quasicôncava e quasiconvexa.

#### 4.4.2 Definição de Espécies

A definição de uma espécie é obtida diretamente da relação de isolamento biológico.

**Definição 4.9.** *Espécies em superfícies adaptativas.* Uma espécie  $S_f$  é um conjunto de  $o_f$  indivíduos, no qual todo par  $\{\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g\} \in I, j \neq g$ , tem-se que  $\mathbf{i}_j \xleftrightarrow{\overline{p}_{BI}} \mathbf{i}_g$ .

O conjunto de todas as espécies é definido como:  $S_{BI} = \{S_1, \dots, S_m\}$ , onde  $o = o_1 + \dots + o_m$  representa o número total de indivíduos. Assim, como cada zona adaptativa proporciona conjuntos de fenótipos em que a adaptação é máxima, uma espécie qualquer  $S_f \in S_{BI}$ ,  $f = 1, \dots, m$  também possui seu pico de adaptação, representado por um indivíduo  $\mathbf{i}^{(f*)}$  que

possui a combinação de atributos fenotípicos que proporciona a adaptação máxima àquela zona adaptativa.

Se  $\mathbf{i}^{(f^*)} = \mathbf{i}^{(Z^*)}$  então é possível dizer que a espécie  $S_f$  está ocupando o pico adaptativo da zona adaptativa  $Z$ . Como essa informação não é conhecida a priori, é possível fazer uma inferência aproximada desde que existam informações suficientes coletadas em instantes de tempo  $k$ . Neste caso, será utilizado o ganho de adaptação  $A_G$  e o pico adaptativo da espécie  $\mathbf{i}^{(f^*)}$ , que será o referencial evolutivo da espécie. Se uma espécie apresentar ganhos abaixo de um limiar  $\sigma_G$  para  $\mathbf{i}^{(f^*)}$  ao longo de uma janela  $w$ , então será considerada uma espécie evolutivamente estabilizada, ou seja, uma espécie sem atividade evolutiva, levando a inferir que  $\mathbf{i}^{(f^*)} \approx \mathbf{i}^{(Z^*)}$  e, portanto, que  $S_f$  está ocupando um pico adaptativo.

#### 4.4.3 Indivíduos Híbridos e Hibridização de Espécies

Como visto nas definições de zonas e vales adaptativos, é possível que um indivíduo ocupe regiões do espaço que estão associadas a mais de uma zona adaptativa. Vales adaptativos são regiões de hibridização, onde indivíduos híbridos podem não ser reprodutivamente isolados de mais de uma espécie (Rosenzweig, 1995; Wright, 1932). Indivíduo híbrido é aquele que não possui isolamento biológico a mais de uma espécie e, portanto, representa uma configuração adaptativa realizando fluxo de fenótipos. Dadas duas espécies  $\{S_f, S_e\} \in I$ , um indivíduo híbrido entre as espécies  $S_f$  e  $S_e$  é um indivíduo que pertence ao conjunto  $S_f \cap S_e$ . Caso  $S_f \cap S_e = \emptyset$ , então não existem indivíduos híbridos entre  $S_f$  e  $S_e$ .

A existência de indivíduos híbridos é de particular interesse, pois eles podem exercer forte influência na evolução de espécies (Mallet, 2007; Brown & Lomolino, 2006). Híbridos com capacidades reprodutivas podem levar à existência de padrões evolutivos, como as espécies em anel. A linha evolutiva do tempo é comumente divergente, ou seja, a divergência dá origem a linhagens reprodutivamente isoladas. Porém, em casos mais raros, é possível ver padrões convergentes, onde híbridos dão origem a uma nova espécie com pleno sucesso evolutivo (Mallet, 2007), ou ainda levam à fusão entre espécies (Gompert, 2006; Seehausen, 2004; Seehausen *et al.*, 1997). Em superfícies adaptativas, existem padrões emergentes que levam à existência de cenários deste tipo. Um indivíduo híbrido  $\mathbf{i}_j$ , onde  $\mathbf{i}_j \in S_f$  e  $\mathbf{i}_j \in S_e$ , pode levar  $S_f$  e  $S_e$  a convergirem para a mesma zona adaptativa. Se isto ocorrer, evolutivamente na linha temporal,  $S_f$  ou  $S_e$  deixa de existir. Tal cenário é considerado na definição do processo de fusão de espécies.

#### 4.5 Pressão Seletiva em Superfícies Adaptativas de Fenótipos

Existem inúmeras variáveis que definem quais indivíduos e espécies sobreviverão e passarão seus atributos fenotípicos adiante. Essas variáveis são determinadas por interações

de indivíduos de uma mesma espécie e de espécies distintas e interações de todos com o meio ambiente, o que torna possível constatar que a seleção natural é um processo que depende de todo o ecossistema em que a biota está inserida. A influência de todos esses fatores na sobrevivência ou não de determinados indivíduos é o que ditará a tendência hereditária de certos atributos, o que se traduz em pressão seletiva sobre certas características. Considerando que as superfícies adaptativas representam informações a respeito da adaptação, que correspondem à interação de indivíduo com habitat, e adicionalmente considerando a existência de múltiplas espécies em diferentes oportunidades ecológicas, será proposta uma relação de pressão seletiva, a qual vai indicar a probabilidade de um conjunto de atributos permanecer na população, através de um índice único para cada indivíduo  $i_j$  existente. Por representar um índice que considera não apenas a pressão do meio ambiente, mas também a interação de espécies, a relação de pressão seletiva leva à obtenção de diferentes cenários de evolução de espécies em um único contexto coevolutivo. Tal fato remete a modelos populacionais que consideram a existência de ecossistemas cuja evolução é estudada considerando a existência de múltiplas populações de espécies e a interações entre essas, além de múltiplos habitats e nichos ecológicos, como em Aguiar *et al.* (2009), Gavrilets e Vose (2005), Gavrilets *et al.* (2000), Hastings & Harrison (1994).

Adicionalmente a este contexto, tem-se o conceito de capacidade de carga, que está relacionado ao tamanho populacional de espécies de acordo com os recursos disponíveis, qualidade do habitat e adaptação (Hui, 2006, Dame & Prins, 1998; Hobbs & Swift, 1985). Para representar a capacidade de carga, uma constante  $K$  é definida com o objetivo de representar o número máximo de indivíduos que a espécie de melhor adaptação ao habitat suporta em termos de recursos que pode consumir. Dada uma espécie  $S_f$ , se  $o_f = K$ , então  $S_f$  atingiu seu limite de tamanho populacional, sendo que apenas um indivíduo a mais pode ocasionar todo o colapso de  $S_f$ , levando a espécie a deixar de existir. O valor de  $K$  é um limiar constante definido a priori, com o objetivo de obter diferentes padrões gerados pela seleção natural. Diferentes níveis de adaptação podem ser traduzidos em diferentes tamanhos de populações de espécies. Quanto maior for o tamanho populacional, maior tende a ser o sucesso adaptativo decorrente do ambiente e da pressão que ele exerce sobre as populações de espécies.

A seguir serão definidas duas medidas que serão a base para a construção da relação de pressão seletiva, uma que representa a distribuição de adaptação entre indivíduos de uma espécie e outra que considera a distribuição de adaptação na existência de múltiplas espécies.

### 4.5.1 Distribuição de Adaptação entre Indivíduos de uma Espécie

O primeiro passo para a definição de pressão seletiva consiste em uma distribuição de adaptação entre indivíduos  $\mathbf{i}_j^{(f)}$  e os demais indivíduos de sua espécie  $S_f$ . Para isso, determina-se, inicialmente, o ordenamento de adaptação para  $\mathbf{i}_j^{(f)}$ , definido por  $r(\mathbf{i}_j^{(f)})$ , onde  $r \in \mathbb{Z}^+$  e  $r \in [1, o_f]$ , e obtido ordenando-se em ordem crescente os valores de  $\rho_A(\mathbf{i}_j^{(f)})$  para todo  $\mathbf{i}_j^{(f)} \in S_f$ . Se  $\mathbf{i}_j^{(f)}$  for o melhor representante da espécie  $S_f$ , então  $r(\mathbf{i}_j^{(f)}) = 1$ , se  $\mathbf{i}_j^{(f)}$  possuir o conjunto de atributos com menor adaptação então  $r(\mathbf{i}_j^{(f)}) = o_f$ . Por outro lado, se melhor adaptação significa menores valores de  $\rho_A$ , a ordenação é feita em ordem decrescente.

A partir de  $r(\mathbf{i}_j^{(f)})$  é possível obter um valor compreendido entre 0 e 1 que diz respeito à adaptação do indivíduo em relação aos demais indivíduos de sua espécie, definida pelo termo  $r_{norm}(\mathbf{i}_j^{(f)}) = [r(\mathbf{i}_j^{(f)}) - 1]/(o_f - 1)$ . A partir desse termo, compõe-se a seguinte definição.

**Definição 4.10.** *Distribuição de adaptação entre indivíduos.* Definido por uma função  $f_I$  que mapeia a adaptação de indivíduos de uma espécie  $S_f$  em um intervalo  $(0,1)$ , na forma:

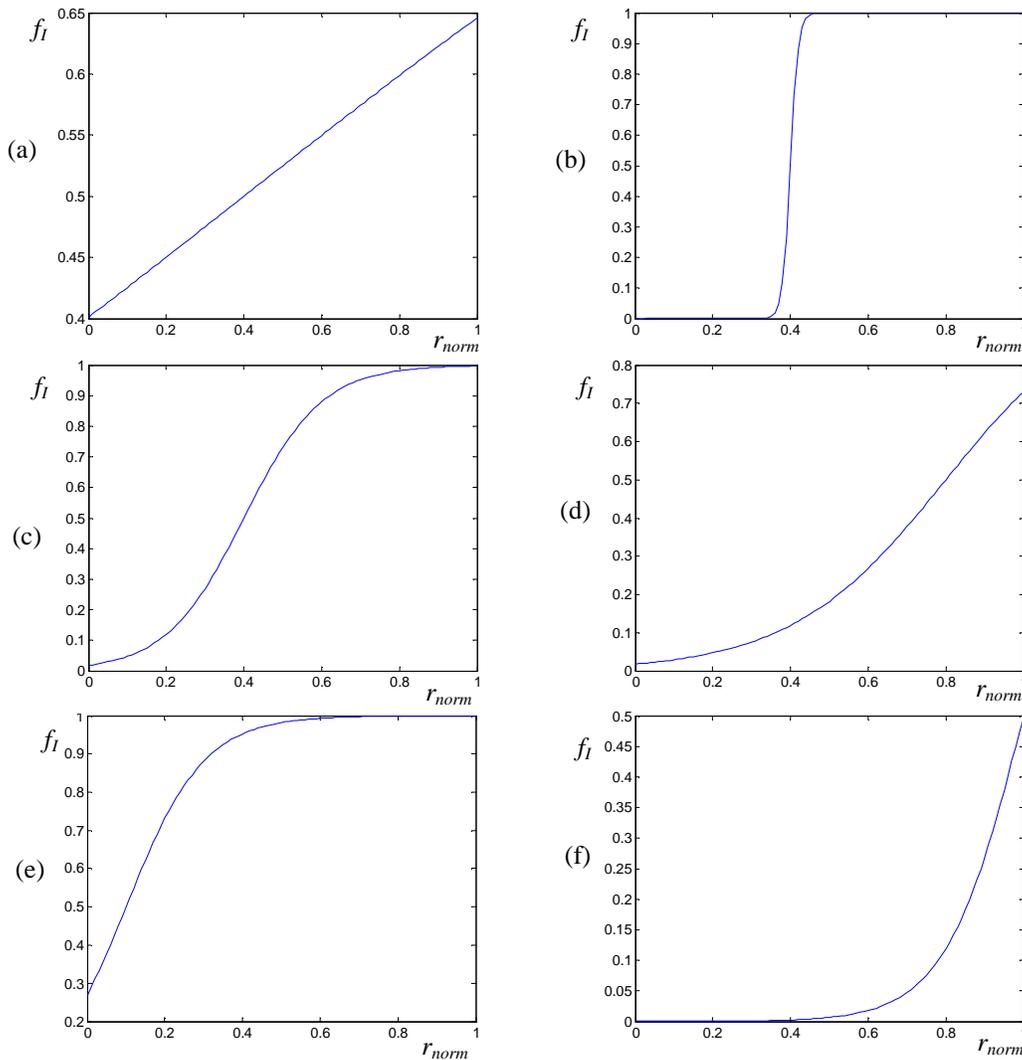
$$f_I(\mathbf{i}_j^{(f)}) = \frac{1}{1 + \exp\left(s_1 \left(-r_{norm}(\mathbf{i}_j^{(f)}) \left(\frac{o_f}{K}\right) + s_2\right)\right)} \quad (4.18)$$

A função  $f_I$  é uma distribuição logística com três parâmetros ajustáveis  $s_1$ ,  $s_2$  e  $K$ , e dependente da ordem de adaptação normalizada de  $\mathbf{i}_j^{(f)}$ , dos demais indivíduos de  $S_f$ , e do tamanho populacional  $o_f$ . Leva também em consideração a quantidade de indivíduos, de modo que a ponderação por  $o_f/K$  faz com que indivíduos com baixa adaptação tenham mais chance de sobrevivência, caso  $o_f$  tenha um valor baixo em relação a  $K$ . Da Equação (4.18), é possível notar que a distribuição  $f_I$  é mantida mesmo quando  $\rho_A$  for igual para todo  $\mathbf{i}_j^{(f)} \in S_f$ . Nessa situação, a medida fornecida por  $f_I$  não diz apenas respeito à adaptação individual e sim a toda população, e como esta influencia os indivíduos  $\mathbf{i}_j^{(f)}$ .

A função  $f_I$  terá influência direta na pressão seletiva: quanto menor for o seu valor, menor a pressão seletiva sobre um indivíduo  $\mathbf{i}_j^{(f)}$ . As variáveis restantes  $s_1$  e  $s_2$  de  $f_I$  são as únicas que assumem valores livres dentro da relação de pressão seletiva, pois controlam a conformação de  $f_I$  e, por consequência, a própria relação.

A Figura 4.15 ilustra o efeito de diferentes valores de  $s_1$  e  $s_2$  na distribuição de  $f_I$ , valores baixos para  $s_1$  fazem a função tender a uma reta, como na Figura 4.15 (a); aumentando  $s_1$ , a função é saturada, tendendo a uma função degrau como exemplificado na Figura 4.15 (b).

Ao tomar o valor 10 para  $s_1$ ,  $f_i$  assume uma conformação que apresenta maior suavidade em relação à Figura 4.15 (b), como mostra a Figura 4.15 (c). Menores valores de  $o_f$  em relação a  $K$  implicam em uma distribuição na qual  $f_i$  representa menor influência sobre a pressão seletiva, visto que a distribuição de  $f_i$  não tende a 1 no pior caso, ou seja, quando  $i_j^{(f)}$  é um indivíduo que apresenta a menor adaptação dentre os indivíduos da espécie  $S_f$ . Este padrão é evidenciado na Figura 4.15 (d). Por fim, ao alterar o parâmetro  $s_2$ , é possível ter um controle sobre o deslocamento da função em seu domínio, como ilustram as Figura 4.15 (e) e (f).



**Figura 4.15.** Variação de comportamento de  $f_i$  com diferentes valores para os parâmetros  $s_1$ ,  $s_2$  e  $K$ . **(a)**  $K = 20$ ,  $o_f = 20$ ,  $s_1 = 1$  e  $s_2 = 0,4$ . **(b)**  $K = 20$ ,  $o_f = 20$ ,  $s_1 = 100$  e  $s_2 = 0,4$ . **(c)**  $K = 20$ ,  $o_f = 20$ ,  $s_1 = 10$  e  $s_2 = 0,4$ . **(d)**  $K = 20$ ,  $o_f = 10$ ,  $s_1 = 10$  e  $s_2 = 0,4$ . **(e)**  $K = 20$ ,  $o_f = 20$ ,  $s_1 = 10$  e  $s_2 = 0,1$ . **(f)**  $K = 20$ ,  $o_f = 20$ ,  $s_1 = 10$  e  $s_2 = 1$ .

### 4.5.2 Distribuição de Adaptação entre Espécies

Considere agora a definição da segunda medida que comporá a relação de pressão seletiva, a qual contempla a existência de múltiplas espécies. Por coexistirem, a interação entre elas é considerada fundamental, e dependendo da qualidade da oportunidade ecológica ocupada e seus valores de adaptação, sentirão diferentes efeitos da pressão seletiva. Por representarem adaptações a determinadas oportunidades ecológicas e habitats, as superfícies adaptativas, por meio de diferentes conformações, levam a diferentes cenários de pressão seletiva sobre espécies e indivíduos. Seja o escalar  $d_f$  a diferença absoluta entre a adaptação da espécie  $S_f$  e a espécie de melhor adaptação, representada pelo pico adaptativo  $\mathbf{i}^{(*)}$ :

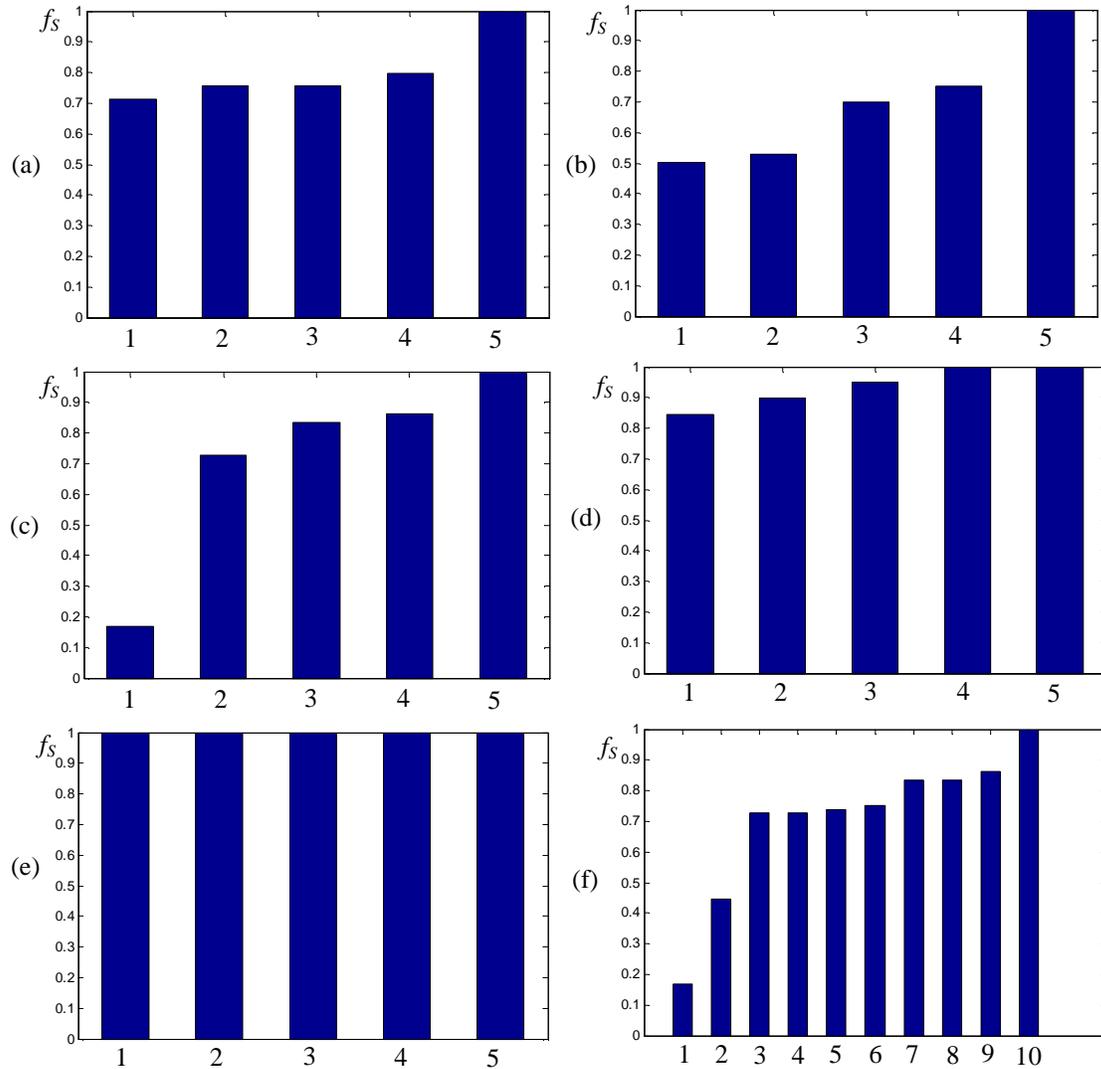
$$d_f = |\rho_A(\mathbf{i}^{(f)}) - \rho_A(\mathbf{i}^{(*)})| \quad (4.19)$$

onde será utilizado para compor um vetor  $\mathbf{d}$  que contém as diferenças absolutas entre todos os picos adaptativos  $\mathbf{i}^{(f)} \in S_f, f = 1, \dots, m$ , e a espécie de melhor adaptação. A partir de  $\mathbf{d}$ , obtém-se definição de distribuição de adaptação entre espécies  $S_f \in S_{BI}$ , representadas pelos seus respectivos picos adaptativos  $\mathbf{i}^{(f)}$ . Sua premissa é representar uma medida relativa de adaptação baseada na adaptação de espécies e qualidade de suas respectivas zonas adaptativas.

**Definição 4.11.** *Distribuição de adaptação entre espécies.* Definido por uma função  $f_S$  que mapeia a adaptação de espécies  $S_f$  em um intervalo  $(0,1]$ , o qual define a adaptação relativa de uma espécie  $S_f$  perante as demais espécies, na forma:

$$f_S(\mathbf{i}^{(f)}) = 1 + \frac{|\rho_A(\mathbf{i}^{(f)}) - \rho_A(\mathbf{i}^{(*)})|}{\max(\mathbf{d}) + \varepsilon_S} \left( \frac{\min(\mathbf{d}) + \varepsilon_S}{\max(\mathbf{d}) + \varepsilon_S} - 1 \right) \quad (4.20)$$

onde  $\varepsilon_S, \varepsilon_S \rightarrow 0$ , é uma constante com o propósito de evitar que  $\max(\mathbf{d})$  seja igual a zero, o que tornaria  $f_S$  indefinida. A função  $f_S$  representa uma medida de equilíbrio entre espécies, o que ditará a tendência da pressão seletiva para o indivíduo  $\mathbf{i}_j^{(f)}$  de acordo com a adaptação de sua espécie e com a qualidade da zona adaptativa. Está inserida no domínio  $(0,1]$ , de modo que a espécie de melhor adaptação assume valor 1 para  $f_S$  e as demais espécies valores menores que 1, sendo que quanto maior a diferença entre elas e a de melhor adaptação, menor será  $f_S$ , até tender a zero. Se  $\mathbf{i}^{(f)} = \mathbf{i}^{(*)}$ , então  $f_S(\mathbf{i}^{(f)}) = 1$ . Para qualquer outro pico adaptativo  $\mathbf{i}^{(f)}$ , onde  $|\rho_A(\mathbf{i}^{(f)}) - \rho_A(\mathbf{i}^{(*)})| > 0$ , tem-se  $f_S(\mathbf{i}^{(f)}) < f_S(\mathbf{i}^{(*)})$ . Se  $|\rho_A(\mathbf{i}^{(f)}) - \rho_A(\mathbf{i}^{(*)})| \rightarrow 0$ , então  $f_S(\mathbf{i}^{(f)}) \rightarrow 1$ . Espécies com tendências de adaptação equivalentes tendem a ter  $f_S$  equivalentes. Por fim, a distribuição de adaptação entre espécies é maior ou menor de acordo com a maior ou menor diferença definida por  $|\rho_A(\mathbf{i}^{(f)}) - \rho_A(\mathbf{i}^{(*)})|$ . Se  $\max(\mathbf{d}) \rightarrow \min(\mathbf{d})$  então  $f_S(\mathbf{i}^{(f)}) \rightarrow 1$  para todo  $\mathbf{i}^{(f)}$ . Adicionalmente, se  $\max(\mathbf{d}) = \min(\mathbf{d})$  então  $f_S(\mathbf{i}^{(f)}) = 1$  para todo  $\mathbf{i}^{(f)}$  corresponde a um cenário raro, visto que todas as espécies  $S_f$  tenderão a ter adaptações parecidas.



**Figura 4.16.** Cenários distintos de distribuição de adaptação entre espécies com diferentes valores de  $\rho_A(\mathbf{i}^{*f})$ . Cada barra corresponde a uma espécie e seu respectivo pico adaptativo  $\mathbf{i}^{*f}$ . As barras estão ordenadas em ordem não decrescente de adaptação a partir da esquerda, sendo barra 1 a pior adaptação. Os respectivos valores de  $\rho_A(\mathbf{i}^{*f})$  para cada um dos gráficos são: (a) [150 200 200 250 500]. (b) [0.01 30 200 250 500]; (c) [-1000 10 200 250 500]. (d) [499.97 499.98 499.99 500 500]. (e) [100 500 500 500 500]. (f) [-1000 -500 10 10 30 50 200 200 250 500]. O valor utilizado para  $\epsilon$  foi igual a 0,001.

A Figura 4.16 mostra diversos cenários distintos de distribuição de adaptação entre espécies. Em todos os casos, é possível notar a principal propriedade da Equação 4.20, onde a espécie de maior adaptação, representada por  $\mathbf{i}^{(*)}$ , possui  $f_s = 1$  e para as demais espécies, representadas por  $\mathbf{i}^{(*f)}$ , é verdade que  $f_s(\mathbf{i}^{(*f)}) < f_s(\mathbf{i}^{(*)})$  e  $f_s(\mathbf{i}^{(*f)})$  é proporcional a  $\rho_A(\mathbf{i}^{(*f)})$ , considerando as demais espécies. É possível também destacar a propriedade de equilíbrio em relação à Figura 4.16 (a) e (b), onde uma maior diferença entre adaptação nas 5 espécies mostra um equilíbrio maior em (a) e menor em (b). A Figura 4.16 (c) mostra que

um valor de  $\max(\mathbf{d})$  consideravelmente maior que no caso (a) e (b) leva a um equilíbrio menor para a espécie de menor adaptação e maior para as demais. Na Figura 4.16 (d), ilustra-se o caso de  $\max(\mathbf{d}) \rightarrow \min(\mathbf{d})$ , levando ao aumento de equilíbrio entre espécies, até que se atinja o máximo no caso de  $\max(\mathbf{d}) = \min(\mathbf{d})$ , como mostra a Figura 4.16 (c). Por fim, a Figura 4.16 (f) mostra que, ao aumentar o número de espécies, o padrão de equilíbrio se mantém

### 4.5.3 Definição da Relação de Pressão Seletiva

A relação de pressão seletiva é construída a partir de  $f_I$  e  $f_S$ , compondo um índice que indica a probabilidade de um indivíduo deixar de existir, definido a seguir.

**Relação 4.3.** *Relação de pressão seletiva.* Definida como  $\rho_{SP}$ , dado um indivíduo  $\mathbf{i}_j^{(f)} \in S_f$ ,  $\rho_{SP}$  fornece o grau de pressão seletiva sobre  $\mathbf{i}_j^{(f)}$  segundo a seguinte equação:

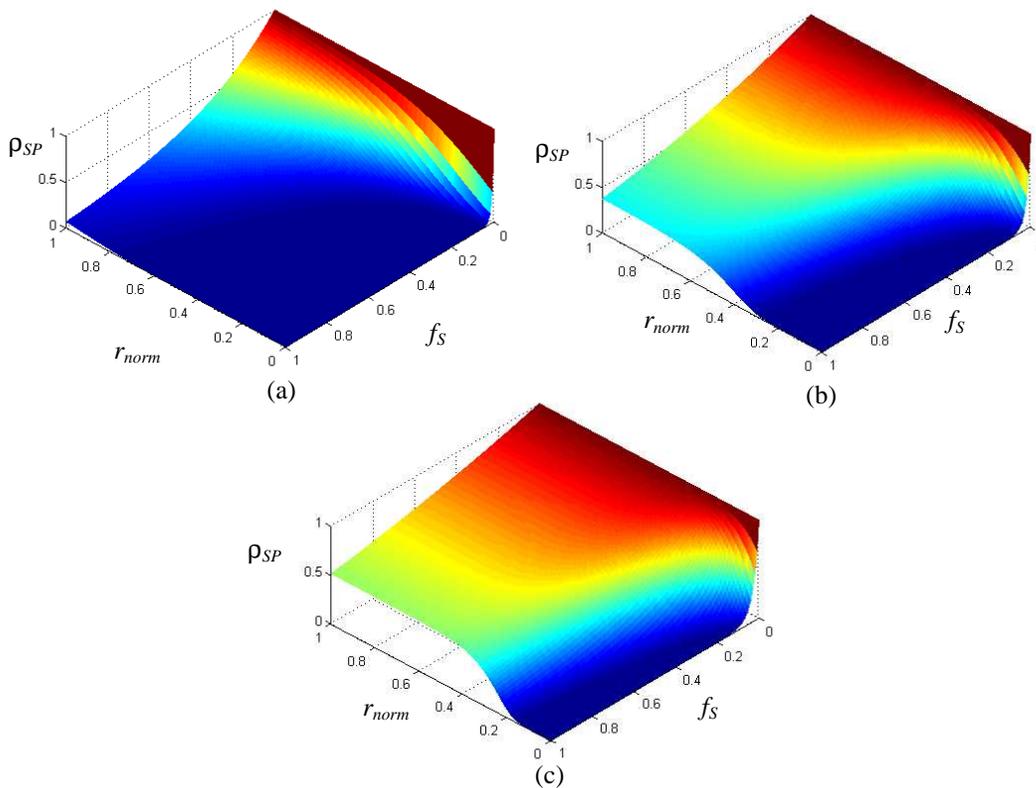
$$\rho_{SP}(\mathbf{i}_j^{(f)}) = \exp\left(\frac{-K f_S(\mathbf{i}^{*(f)})}{o_f f_I(\mathbf{i}_j^{(f)})}\right) \quad (4.21)$$

A relação  $\rho_{SP}$  dita a tendência da pressão seletiva sobre toda a biota, e portanto fornece a essência para a construção do processo de seleção natural. Isso se traduz em quanto os elementos do ecossistema influenciam na pressão seletiva de um indivíduo  $\mathbf{i}_j^{(f)}$ . Para ilustrar a tendência da relação  $\rho_{SP}$  considere a Figura 4.17. Foram considerados valores fixos  $s_1=10$  e  $s_2=0,4$ , como na Figura 4.15(c), e variou-se  $K$  para cada uma das figuras: (a)  $o_f = K/2$ ; (b)  $o_f = K$ ; e (c)  $o_f = 3K/2$ . Uma análise permite concluir os seguintes comportamentos:

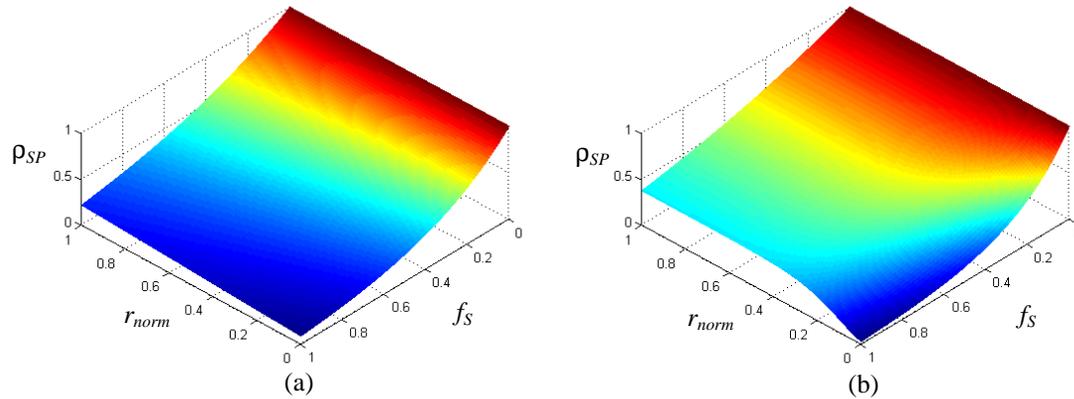
- (1) Quando  $f_S$  possuir tendência a diminuir, espécies menos adaptadas estarão sob maior efeito da pressão seletiva.
- (2) Com o aumento de  $f_I$ , indivíduos menos adaptados estão sujeitos a maior pressão seletiva.
- (3) Quando ocorre a diminuição de  $f_S$  e um aumento de  $f_I$ , tem-se ambos os casos (1) e (2).
- (4) A distribuição  $f_S$  pondera  $K$ . Sendo assim, espécies com piores adaptações terão menores valores de  $K$ , o que leva a uma tendência de menor tamanho populacional  $o_f$ .
- (5) Quanto maior a população  $o_f$ , maior a pressão seletiva, especialmente quando  $o_f$  é maior que a capacidade de carga máxima  $K$ .

A Figura 4.17 mostra que a conformação de  $f_I$  possui influência direta na conformação de  $\rho_{SP}$ , por ser dependente de  $r_{norm}$ . Porém,  $f_I$  também é dependente de  $s_1$  e  $s_2$ , como mostra a

Figura 4.19, o que torna  $\rho_{SP}$  dependente destes parâmetros. Sendo  $f_I$  dependente dos parâmetros  $s_1$  e  $s_2$ , é válido dizer que estes parâmetros determinam diferentes superfícies para  $\rho_{SP}$ . Para ilustrar isso, considere  $K = 20$  e  $o_f = 20$  para a obtenção da Figura 4.18, a qual mostra dois casos de variação de  $s_1$  e  $s_2$ , onde em (a) tem-se  $s_1 = 1$  e  $s_2 = 0,4$  (similar à Figura 4.15 (a)), o que mostra uma menor influência da pressão seletiva ao variar  $r_{norm}$  e  $f_S$ . Em contrapartida, na Figura 4.18 (b) tem-se  $s_1 = 10$  e  $s_2 = 0,1$  (similarmente à Figura 4.15 (e)), o que representou um aumento na pressão seletiva. Por representarem os únicos parâmetros livres da relação  $\rho_{SP}$ ,  $s_1$  e  $s_2$  devem ser determinados de modo a obter diferentes conformações de  $\rho_{SP}$ , que terão como consequência diferentes cenários de pressão seletiva relativos a um indivíduo  $i_j^{(f)}$  e sua espécie  $S_f$ .

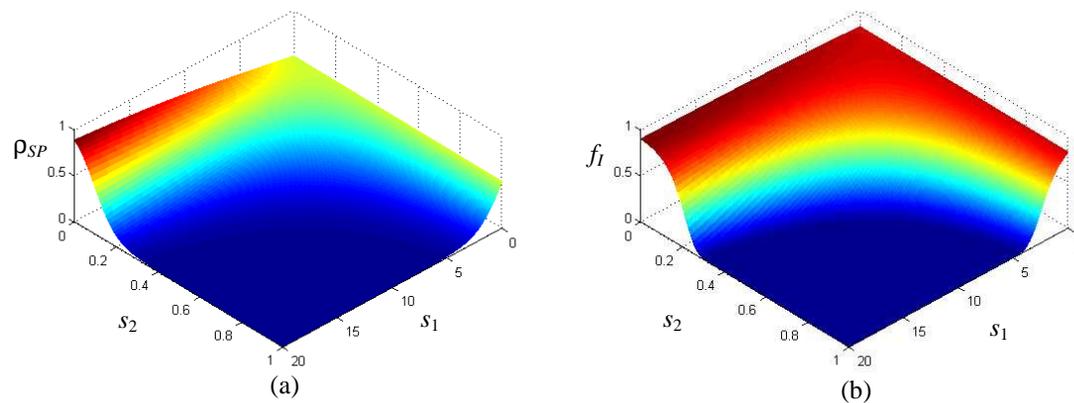


**Figura 4.17.** Diferentes superfícies  $\rho_{SP}$ , obtidas através de diferentes valores de  $o_f$ .



**Figura 4.18.** Diferentes superfícies  $\rho_{SP}$ , obtidas através de diferentes valores de  $s_1$  e  $s_2$ .

Para ilustrar a influência de  $s_1$  e  $s_2$  na relação  $\rho_{SP}$ , considere  $K = 20$ ,  $o_f = 20$ ,  $r_{norm} = 0,1$  e  $f_S = 0,1$  na obtenção da Figura 4.19, que demonstra as superfícies das funções  $\rho_{SP}$  e  $f_I$  em relação a diferentes valores de  $s_1$  e  $s_2$ . Algumas regiões das superfícies representam alta pressão seletiva para um subconjunto de  $s_1$  e  $s_2$ . Em contrapartida, outras regiões configuram pressão seletiva nula. Complementam a superfície as pressões seletivas intermediárias. Tal resultado mostra que  $s_1$  e  $s_2$  determinam infinitas superfícies de  $\rho_{SP}$ . Para determinar cenários factíveis, deve-se propor valores apropriados para  $s_1$  e  $s_2$ .



**Figura 4.19.** Diferentes superfícies  $\rho_{SP}$  variando  $s_1$  e  $s_2$ .

A obtenção de  $s_1$  e  $s_2$  pode ser feita de forma empírica, escolhendo regiões das superfícies, como as da Figura 4.19, que representem valores de pressão seletiva de interesse. Assim, obtêm-se cenários de pressão seletiva para indivíduos  $\mathbf{i}_j^{(f)} \in S_f$  baseado em  $s_1$  e  $s_2$ , dado que os demais parâmetros já estão definidos. Será proposta uma alternativa a esta situação: uma solução analítica para a obtenção de  $s_1$  e  $s_2$ .

Inicialmente, define-se um cenário configurado por parâmetros de  $\rho_{SP}$  e a partir de tal cenário obtêm-se  $s_1$  e  $s_2$ . Por exemplo, deseja-se que um indivíduo  $\mathbf{i}_j^{(f)}$ , de ordenamento  $r(\mathbf{i}_j^{(f)})$ , tenha  $\rho_{SP}(\mathbf{i}_j^{(f)}) = \varepsilon_{SP}$ , onde  $\varepsilon_{SP}$  é uma constante de pressão seletiva para  $\mathbf{i}_j^{(f)}$ . O objetivo é encontrar uma superfície  $\rho_{SP}$  que seja determinada pelos parâmetros  $s_1$  e  $s_2$ , onde  $\rho_{SP}(\mathbf{i}_j^{(f)}) = \varepsilon_{SP}$  para  $\mathbf{i}_j^{(f)}$  com  $r(\mathbf{i}_j^{(f)})$ . Adicionalmente, considera-se que outro indivíduo  $\mathbf{i}_k^{(f)}$  de ordenamento  $r(\mathbf{i}_k^{(f)})$  pertencente à mesma espécie e que representa o valor máximo que  $f_I$  pode assumir, ou seja,  $f_I(\mathbf{i}_k^{(f)}) = \varepsilon_I$ , sendo  $\varepsilon_I$  uma constante que define o valor máximo de  $f_I$  para  $\mathbf{i}_k^{(f)}$ . Com isso, é possível obter uma conformação de  $f_I$  tal que os demais indivíduos possuam valores de  $f_I$  compreendidos entre  $f_I(\mathbf{i}_j^{(f)})$  e  $f_I(\mathbf{i}_k^{(f)})$ , dentro do máximo  $\varepsilon_I$  de  $f_I(\mathbf{i}_k^{(f)})$  e mínimo  $\varepsilon_{SP}$  de  $\rho_{SP}(\mathbf{i}_j^{(f)})$ .

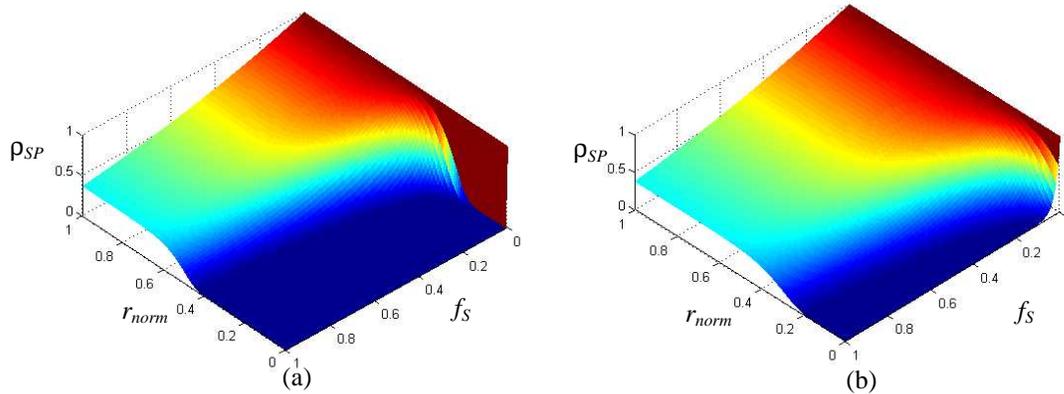
Como ponto de partida para resolver esse problema, atribuem-se valores constantes às variáveis que configuram diferentes conformações de  $\rho_{SP}$ . Considere que  $f_I(\mathbf{i}_k^{(f)}) = \varepsilon_I$  e  $\rho_{SP}(\mathbf{i}_j^{(f)}) = \varepsilon_{SP}$ , e  $K$ ,  $o_f$ ,  $r(\mathbf{i}_j^{(f)})$ ,  $r(\mathbf{i}_k^{(f)})$  e  $f_S$  como constantes, restará  $s_1$  e  $s_2$  como parâmetros livres para substituir em  $f_I(\mathbf{i}_k^{(f)})$  e  $\rho_{SP}(\mathbf{i}_j^{(f)})$ . O que levará a ter um cenário de pressão seletiva como referência para a obtenção de  $s_1$  e  $s_2$ , através do seguinte sistema de equações:

$$SP_{\text{ref}} = \begin{cases} f_I(\mathbf{i}_k^{(f)}) - \varepsilon_I = 0 \\ \rho_{SP}(\mathbf{i}_j^{(f)}) - \varepsilon_{SP} = 0 \end{cases} \quad (4.22)$$

Dessas equações é possível extrair os valores exatos de  $s_1$  e  $s_2$  para um cenário de pressão seletiva desejada, composta pela definição das constantes  $\varepsilon_{SP}$ ,  $\varepsilon_I$ ,  $K$ ,  $o_f$ ,  $r(\mathbf{i}_j^{(f)})$ ,  $r(\mathbf{i}_k^{(f)})$  e  $f_S$ . Qualquer método para resolução de sistemas de equações não-lineares pode ser utilizado na resolução de  $SP_{\text{ref}}$ .

É possível isolar uma das constantes e passar a variá-las para obter diferentes pressões seletivas a partir dela. Por exemplo, isolando  $f_S$ , agora será denominado  $f_S^{(\text{ref})}$ , pois representa a referência para a obtenção de diferentes padrões de pressão seletiva através da resolução  $SP_{\text{ref}}$ . Através da variação de  $f_S^{(\text{ref})}$ , cujo valor está compreendido entre 0 e 1 conduz a obtenção de diferentes superfícies  $\rho_{SP}$ . Por exemplo, considere  $\mathbf{i}_j^{(f)} \in S_f$  e  $o_f = K$ ,  $r(\mathbf{i}_j^{(f)}) = 1$ ,  $r(\mathbf{i}_k^{(f)}) = K$ ,  $\varepsilon_{SP} = 0,01$ , e  $\varepsilon_I = 0,99$ , o que significa que a pressão tenderá a 0,01 para o indivíduo  $\mathbf{i}^{(f)}$ , cuja espécie  $S_f$  possui tamanho populacional  $K$ . Restando apenas definir  $f_S^{(\text{ref})}$ , levando a concluir que o indivíduo  $\mathbf{i}^{(f)}$  terá pressão seletiva definida por  $f_S^{(\text{ref})}$ , e que diferentes superfícies de  $\rho_{SP}$  são obtidas variando-se esse parâmetro. A Figura 4.20 mostra a obtenção de duas superfícies através de  $f_S^{(\text{ref})} = 0,001$  em (a) e  $f_S^{(\text{ref})} = 0,2$  em

(b). A tendência esperada é verificada, pois um menor  $f_S^{(ref)}$  representa a obtenção de uma superfície de  $\rho_{SP}$  que proporciona menor efeito de pressão seletiva, como é indicado pela existência de uma maior região com  $\rho_{SP}$  tendendo a zero (em azul no gráfico) na Figura 4.20 (a).



**Figura 4.20.** Diferentes superfícies de  $\rho_{SP}$ , obtidas através de diferentes valores de  $f_S^{(ref)}$ .

Ao considerar a obtenção da superfície de  $\rho_{SP}$  através de  $SP_{ref}$ , qualquer outro valor de  $f_S$  que qualquer espécie  $S_e \in S_{Bi}$  ( $e \neq f$ ) assuma, fará com que a pressão seletiva seja menor ou maior nestas espécies do que em  $S_f$ . Isso se deve ao fato de que  $f_S$  corresponde a uma medida de distribuição de adaptação entre espécies. Por exemplo, ao determinar  $f_S^{(ref)}$  como pressão seletiva para  $S_f$ , se uma espécie  $S_e$  apresentar  $f_S < f_S^{(ref)}$ , esta terá maior influência de  $\rho_{SP}$ . Em contrapartida, é válido afirmar que qualquer  $S_e$  que apresentar  $f_S > f_S^{(ref)}$ , terá menor pressão seletiva.

## 4.6 Definições de Processos Biogeográficos

O ponto de partida para as definições de computação de ecossistemas em superfícies adaptativas reside em todas as definições feitas até o momento, juntamente com os processos biogeográficos do metamodelo. O resultado é uma série de processos definidos especificamente para superfícies adaptativas. A aplicação dos processos segue a dinâmica proposta pelo metamodelo, que aqui serão em instantes discretos de tempo  $k$ .

### 4.6.1 Processo de Reprodução

O processo de reprodução proporciona a geração de indivíduos com variação temporal de fenótipos. Considerando dois indivíduos quaisquer  $\{i_j, i_g\} \in S_f$ , a reprodução possui o propósito de inserir um novo indivíduo na população  $i_*$  utilizando os conceitos vistos nas

Seções 4.3.7 e 4.3.8. Ou seja, é possível gerar indivíduos de duas maneiras: 1) da forma tradicional, utilizando uma distribuição normal em torno de  $\mathbf{i}_j$ ; e 2) utilizando o método de estimar as regiões do espaço de fenótipos que podem proporcionar maior adaptação.

**Processo 4.1.** *Reprodução sexuada.* Definido como  $\mu_R$ . Dados dois indivíduos  $\{\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g\} \in S_f$ . O processo  $\mu_R$  combina atributos de  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  para gerar um novo indivíduo  $\mathbf{i}_*$  por meio da Equação (4.7).

#### 4.6.2 Seleção Natural

Como visto nos Capítulos 2 e 3, a seleção natural é responsável por determinar a sobrevivência de indivíduos, que se traduz na presença de fenótipos mais adaptados ao longo do tempo. A seleção natural que será proposta aqui leva em consideração duas condições que determinam ou não a existência de um ou mais indivíduos: (1) a pressão seletiva; (2) a ocorrência de fusão entre espécies ou hibridização de espécies, ou seja, quando duas ou mais espécies convergem para a mesma zona adaptativa e deixam de ser reprodutivamente isoladas. A aplicação sistemática do processo de seleção natural leva ao efeito do gargalo de fenótipos, essencial para a dinâmica metapopulacional obtida pela sinergia dos processos.

**Processo 4.2.** *Seleção natural.* Definido como  $\mu_{NS}$ . Seja um indivíduo qualquer  $\mathbf{i}_j \in S_f$ , o processo  $\mu_{NS}$  determina a sobrevivência de  $\mathbf{i}_j$  com base na pressão seletiva  $\rho_{SP}$ . Considere uma distribuição de probabilidade uniforme  $U(0,1)$  e  $\mathbf{i}_j$  no instante  $k$ . Em um instante  $k + 1$ ,  $\mathbf{i}_j$  deixa de existir, se:  $\rho_{SP}(\mathbf{i}_j^{(k)}) > U(0,1)$ .

#### 4.6.3 Especiação Simpátrica

O ponto fundamental para entender quais processos estão por trás do surgimento de uma espécie é o entendimento de processos mais fundamentais, que dão a origem a processos de mais alto nível, como no caso das especiações. Dentro do contexto deste capítulo e como visto na proposta da Computação Biogeográfica, a ocorrência de isolamento biológico (ou reprodutivo) é suficiente como um primeiro passo para a ocorrência de especiação simpátrica, onde o isolamento biológico ocorrido através de sucessivas reproduções é o principal agente por trás desse processo. A definição de especiação simpátrica em superfícies adaptativas toma como princípio a definição de isolamento biológico neste capítulo.

**Processo 4.3.** *Especiação simpátrica.* Definido como  $M_{SS}$ . Altera a conformação do conjunto  $S_{BI}$  adicionando uma nova espécie  $S_*$ , fruto da variação intraespecífica e ocupação de zonas adaptativas distintas. Dados dois indivíduos  $\{\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g\} \in S_f$ , através do processo  $\mu_R$  gera-se um novo indivíduo  $\mathbf{i}_*$  tal que  $\mathbf{i}_* \xleftrightarrow{P_{BI}} \mathbf{i}_l$  para todo  $\mathbf{i}_l \in S_f$ . Ao obter dois indivíduos  $\mathbf{i}_{*j}$  e

$\mathbf{i}_{*g}$  nesta condição, e sendo que  $\mathbf{i}_{*j} \xleftrightarrow{\overline{P_{BI}}} \mathbf{i}_{*g}$ , considera-se que estes dois indivíduos constituem uma nova espécie  $S_*$ .

Por questões de simplicidade e economia de recursos computacionais, a condição de ocorrência do processo  $M_{SS}$  pode ser simplificada considerando apenas o isolamento biológico do novo indivíduo com o pico de sua espécie. Ou seja, ao gerar um novo indivíduo  $\mathbf{i}_*$  por meio da reprodução entre dois indivíduos  $\{\mathbf{i}_j, \mathbf{i}_g\} \in S_f$ , e dado o pico adaptativo  $\mathbf{i}^{(f*)} \in S_f$ , se  $\mathbf{i}_* \xleftrightarrow{P_{BI}} \mathbf{i}^{(f*)}$  e  $\mathbf{i}_* \xleftrightarrow{P_{BI}} \mathbf{i}^{(e*)}$  para todo  $\mathbf{i}^{(e*)} \in S_e$ , onde  $e = 1, \dots, m-1$  e  $e \neq f$ , então  $\mathbf{i}_*$  constitui uma nova espécie  $S_*$ .

Se um indivíduo ocupa uma nova zona adaptativa e dá origem a uma nova espécie, essa só terá sucesso evolutivo se ao menos um ou mais indivíduos também estiverem nesta condição, de modo que seja possível a reprodução entre eles. Uma alternativa que facilita a evolução do processo aqui proposto é considerar a existência de ao menos dois indivíduos. Ou seja, ao gerar um novo indivíduo  $\mathbf{i}_*$  que ocupa uma nova zona adaptativa, considera-se a existência de um segundo indivíduo, cujos atributos fenotípicos sejam parecidos com aqueles exibidos por  $\mathbf{i}_*$ , obtido por meio de uma pequena variação em  $\mathbf{i}_*$ .

#### 4.6.4 Fusão de Espécies

O processo de fusão de espécies em superfícies adaptativas também toma como princípio a relação de isolamento biológico definida neste capítulo. A descrição do processo é a mesma do metamodelo.

**Processo 4.4.** *Fusão de espécies.* Definida como  $M_{SF}$ . Altera a conformação do conjunto  $S_{BI}$ . Considera-se duas espécies  $\{S_f, S_e\} \in S_{BI}$ , onde existe ao menos um indivíduo  $\mathbf{i}_j \in I$  híbrido entre  $S_f$  e  $S_e$ , ou seja,  $\mathbf{i}_j$  é um indivíduo que pertence ao conjunto  $S_f \cap S_e$ . Em um instante futuro, caso  $S_f \cap S_e = S_f$ , então não existe mais isolamento biológico entre os indivíduos de  $S_f$  e  $S_e$ . Neste caso, as espécies  $S_f$  e  $S_e$  se fundem em uma única espécie  $S_*$ . As espécies  $S_f$  e  $S_e$  deixam de existir e o processo adiciona a nova espécie  $S_*$  ao conjunto  $S_{BI}$ . Três ou mais espécies podem também ser consideradas neste processo.

Assim, como no processo de especiação simpátrica, é possível simplificar a fusão de espécies para obter economia de recursos computacionais. Para tanto, a ocorrência de fusão de duas ou mais espécies só é verificada entre picos das espécies e quando essas estiverem evolutivamente estabilizadas. Ou seja, a fusão  $M_{SF}$  ocorre se para alguma espécie  $S_f$  for verdade que  $\mathbf{i}^{(f*)} \xleftrightarrow{\overline{P_{BI}}} \mathbf{i}^{(e*)}$  quando  $A_G < \sigma_G$  para  $S_f$  e  $S_e$ .

#### 4.6.5 Processo de Extinção

O processo de extinção é consequência da seleção natural, definido como segue.

**Processo 4.5. Extinção.** Definido como  $M_E$ . Altera a conformação do conjunto  $S_{BI}$ . Dada uma espécie  $S_f \in S_{BI}$  em um instante  $k$ , se  $S_f$  tiver cardinalidade  $o_f = 0$ , então a espécie  $S_f$  deixa de existir em  $k + 1$ .

## 4.7 Uma Visão Geral: Da Teoria à Aplicação

O formalismo proposto neste capítulo foi usado na composição de computações de ecossistemas em superfícies adaptativas. A aplicação das relações e processos obtidos abrange qualquer sistema que possa ser representado por uma superfície adaptativa. Ou seja, dado que é possível representar um sistema por pontos no espaço dos reais e ter um valor de adaptação associado, é possível aplicar qualquer relação e processo proposto para a computação de ecossistemas. Estes podem ser aplicados sozinhos ou em conjunto com outros processos existentes e que ainda podem ser propostos. Isso resulta numa gama enorme de possibilidades para a construção de modelos de ecossistemas artificiais, os quais possuem como elemento fundamental superfícies adaptativas. Isso abre basicamente duas frentes de aplicação:

- (1) Entendimento de padrões espaço-temporais de ecossistemas. Teorias da própria biogeografia podem ser devidamente postas à prova por simulação computacional. Esta é uma das frentes possíveis de aplicação, visto que é muito difícil prever o efeito conjunto e cumulativo de múltiplos processos acoplados ocorrendo em paralelo, com base apenas nas hipóteses e regras que os definem (Simon, 1996).
- (2) Ao tomar a superfície de adaptação como sendo uma superfície de otimização definida com base em uma função-objetivo, fica evidente o escopo de aplicação em problemas de otimização. O grau de adaptação passa a ser diretamente vinculado ao valor assumido por uma solução-candidata no espaço de busca, sendo que as soluções candidatas correspondem às posições espaciais que podem ser assumidas por indivíduos, ou seja, pelo seu fenótipo ou vetor de atributos.

Uma exploração dos resultados sob a forma de computações obtidas ao longo do tempo será feita no Capítulo 5, que aplicará todas as relações e processos aqui definidos na construção de um algoritmo para obter a radiação adaptativa em superfícies adaptativas.

## 4.8 Testes Empíricos de Algumas Definições

Nesta seção serão apresentados alguns testes empíricos realizados com medidas propostas neste capítulo. Os testes possuem o propósito de validação e estudo de comportamento.

---

### 4.8.1 Teste do Ganho de Adaptação

Para ilustrar diferentes comportamentos do ganho de adaptação, várias condições de evolução foram obtidas para diferentes valores de  $\Psi_k$  gerados em um instante de tempo  $k$  e por meio de distribuições de probabilidade uniforme definidas em intervalos  $[0,1]$ . O algoritmo descrito a seguir permite obter diferentes comportamentos e avaliar diferentes padrões de ganho de adaptação.

---

#### Algoritmo de Teste para Ganho de Adaptação

---

Dados  $w, d_1^{(k)}, d_2^{(k)}, r_1$  e  $r_2$  em um instante  $k = 1$ .

Enquanto  $k$  não for igual a um  $k_{max}$ , repita os passos abaixo.

---

1.  $\Psi_k = -\mathbf{1}$
  2. Para cada atributo fenotípico  $l$ :
    - 2.1. Se  $U(0,1) > d_1^{(k)}$  então  $\psi_l = U(0,1) \cdot d_2^{(k)}$
  3. Se  $k \geq w$  então calcule  $A_G$  para  $\Psi_{k-w}$  até  $\Psi_k$ .
  4.  $d_1^{(k)} = d_1^{(k)} - d_1^{(k)} \cdot r_1$
  5.  $d_2^{(k)} = d_2^{(k)} - d_2^{(k)} \cdot r_2$ .
- 

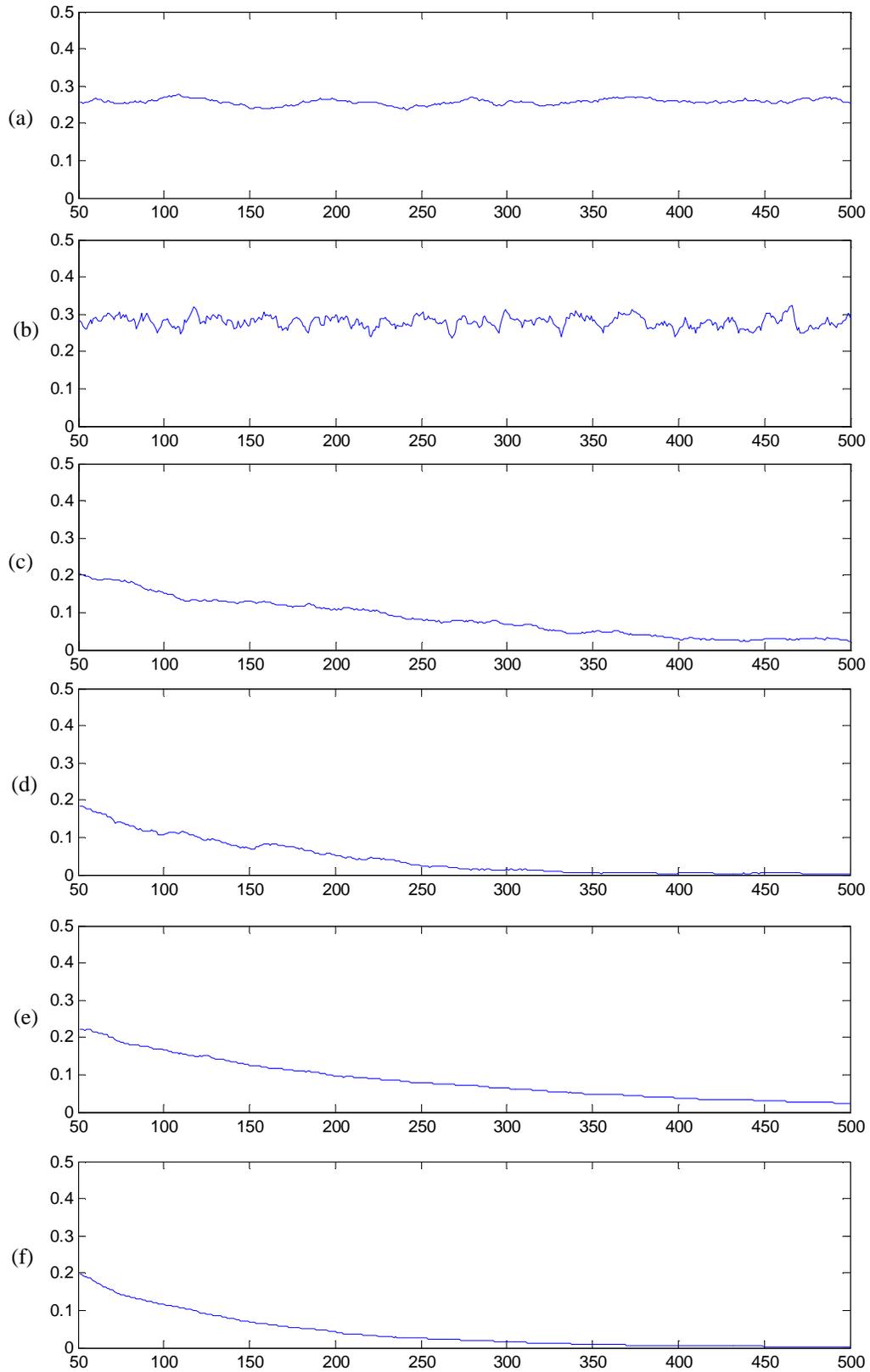
Inicialmente, a cada passo atribui-se  $-1$  a todos os elementos de  $\Psi_k$  (Passo 1). Para cada atributo fenotípico calcule a probabilidade de haver um ganho em  $\Psi_k$ , onde  $d_1^{(k)}$  corresponde a um parâmetro que diz a probabilidade desse ganho ocorrer (Passo 2 e 2.1). Se este ocorrer, então é calculada uma distribuição uniforme ponderada por  $d_2^{(k)}$  (Passo 2.1), onde  $d_2^{(k)}$  é um fator de atenuação de variação nos valores de  $\Psi_k$ . Se  $d_2^{(k)} \rightarrow 0$  então a variação em  $\Psi_k$  tende a zero. Se o instante de tempo  $k$  for maior que a janela  $w$ , então é possível calcular o ganho de adaptação (Passo 3).  $r_1$  é um fator de redução de  $d_1^{(k)}$  que, no Passo 4 do algoritmo, reduz o valor de  $d_1^{(k)}$  a uma taxa linear ao longo dos instantes  $k$ , ou seja, quanto maior for  $k$ , menor será a probabilidade do atributo  $l$  apresentar ganho. O mesmo é válido para  $r_2$ , que proporciona um decaimento linear em  $d_2^{(k)}$ , o que faz com que os ganhos em  $\Psi_k$  sejam cada vez menores ao longo do tempo (Passo 5).

Para a obtenção de diferentes padrões de ganhos de adaptação, variaram-se os parâmetros do algoritmo, sendo que em todos os casos considerou-se  $k_{max} = 500$ . Oito casos relevantes foram selecionados e são descritos a seguir com suas respectivas conclusões baseadas na Figura 4.21.

- (1)  $w = 50, d_1^{(k)} = 1, d_2^{(k)} = 1, r_1 = 0$  e  $r_2 = 0$ . Se traduz em obter ganhos entre 0 e 1 com qualquer probabilidade, máxima variação de fenótipos, e nenhum decaimento desses ao

longo do tempo. Como Figura 4.21 (a) ilustra o comportamento esperado é um ganho estável em torno do valor médio de ganho, entre o mínimo e máximo.

- (2)  $w = 10$ ,  $d_1^{(k)} = 1$ ,  $d_2^{(k)} = 1$ ,  $r_1 = 0$  e  $r_2 = 0$ . Idem ao caso (1), porém com  $w$  menor. Janelas de observação menores produzem uma maior oscilação em torno do valor de adaptação médio, ou seja, representam uma maior instabilidade na medida de ganho, visto que a quantidade de informação a respeito de ganhos em instantes  $k$  é menor. A Figura 4.21 (b) exibe esse caso.
- (3)  $w = 50$ ,  $d_1^{(k)} = 1$ ,  $d_2^{(k)} = 1$ ,  $r_1 = 1/200$  e  $r_2 = 0$ . Se traduz em obter ganhos entre 0 e 1 com qualquer probabilidade a cada instante  $k$ , máxima variação de fenótipos no instante  $k = 1$  e decaimento da probabilidade de obter ganhos em uma taxa  $r_1$  por instante  $k$ . A Figura 4.21 (c) ilustra que a redução da probabilidade de obter ganhos ao longo do tempo proporciona um padrão de decaimento para o ganho de adaptação.
- (4)  $w = 50$ ,  $d_1^{(k)} = 1$ ,  $d_2^{(k)} = 1$ ,  $r_1 = 1/100$  e  $r_2 = 0$ . Idem ao caso (3), porém com  $r_1$  duas vezes maior. A Figura 4.21 (d) ilustra um decaimento mais acentuado do ganho de adaptação.
- (5)  $w = 50$ ,  $d_1^{(k)} = 1$ ,  $d_2^{(k)} = 1$ ,  $r_1 = 0$  e  $r_2 = 1/200$ . Se traduz em probabilidade de obter a maior quantidade de ganhos por instante de tempo  $k$ , tem-se ganhos variando de 0 a 1 no instante  $k=1$  e decaimento dos seus valores a  $1/200$  por instante de tempo. A Figura 4.21 (e) ilustra padrão similar ao caso (3), porém com um decaimento mais suave.
- (6)  $w = 50$ ,  $d_1^{(k)} = 1$ ,  $d_2^{(k)} = 1$ ,  $r_1 = 0$  e  $r_2 = 1/100$ . Idem ao caso (3), porém com  $r_2$  duas vezes maior. A Figura 4.21 (f) ilustra um decaimento mais acentuado do ganho de adaptação.
- (7)  $w = 50$ ,  $d_1^{(k)} = 1$ ,  $d_2^{(k)} = 1$ ,  $r_1 = 1/100$  e  $r_2 = 1/100$ . Casos (4) e (6) simultaneamente. A Figura 4.21 (g) que o padrão de decaimento se mantém, porém mais acentuado que em todos os demais casos.
- (8)  $w = 50$ ,  $d_1^{(k)} = 1$ ,  $d_2^{(k)} = 1$ ,  $r_1 = 1/200$  e  $r_2 = 0$ . Idem ao caso (3), porém ao atingir o instante  $k = 251$ ,  $d_1^{(k)}$  passa a crescer na mesma taxa  $r_1$  por instante de tempo. A Figura 4.21 (h) mostra que o ganho passa a aumentar.



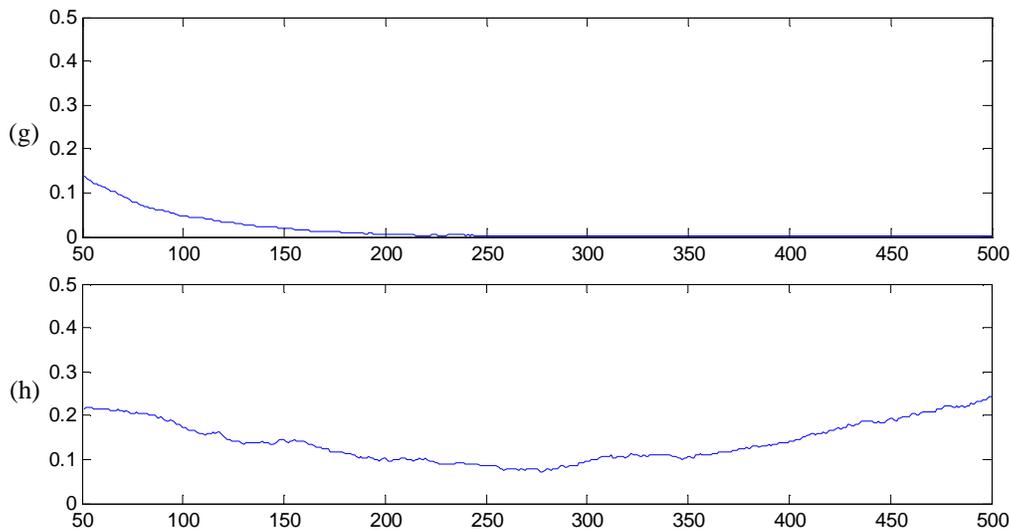


Figura 4.21. Diferentes padrões de ganhos de adaptação.

#### 4.8.2 Análise Empírica do Conjunto $A$

Como visto na proposição da relação de isolamento biológico (Seção 4.4), a amostragem de pontos do conjunto  $A$  é de fundamental importância para a precisão de resposta da relação de isolamento biológico. Nesta seção, será feita uma breve análise empírica a respeito de  $A$ , o número de amostras de  $A$ . Para isso foram utilizadas as funções Schwefel (Schwefel, 1981), Griewank (Griewank, 1981) e CEC-F9 (Suganthan *et al.*, 2005) as quais proporcionam uma superfície com diferentes conformações no domínio definido. A Figura 4.22 ilustra três casos de amostragem de pontos para as duas curvas de adaptação. Com o objetivo de verificar a precisão, quatro cenários distintos foram utilizados: (1)  $A=1000$ , assumindo como amostra suficiente; (2)  $A=100$ ; (3)  $A=10$ ; e (4)  $A=5$ . O objetivo é comparar os cenários (2), (3) e (4) com o primeiro de modo a mostrar o que a perda de precisão pode implicar na resposta da relação  $\rho_{BI}$ . Foram gerados  $10^4$  pares de indivíduos  $\mathbf{i}_j$  e  $\mathbf{i}_g$  amostrados aleatoriamente no domínio, o que proporcionou fazer uma análise de acertos da relação  $\rho_{BI}$  em relação a  $A$ :

Griewank:

- $A=100$  implicou em 99,73% de acertos
- $A=10$  implicou em 96,71% de acertos.
- $A=5$  implicou em 89,72% de acertos.

CEC-F9:

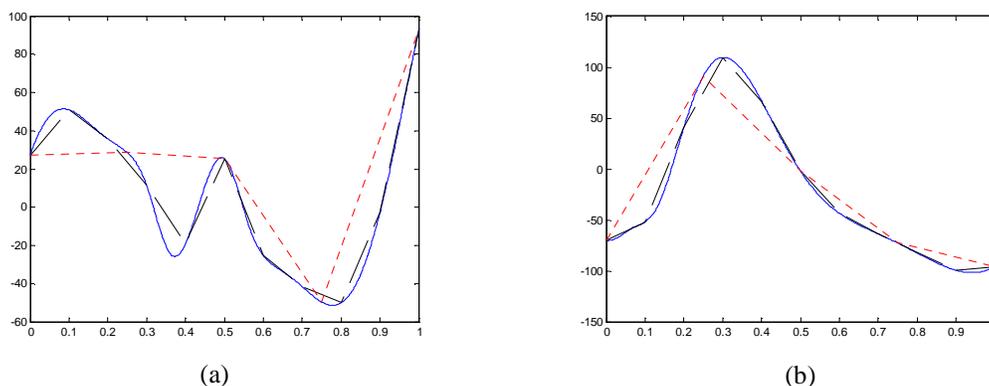
- $A=100$  implicou em 99,95% de acertos
- $A=10$  implicou em 98,40% de acertos.

- $A=5$  implicou em 76,59% de acertos.

Schwefel:

- $A=100$  implicou em 100% de acertos
- $A=10$  implicou em 100% de acertos.
- $A=5$  implicou em 100% de acertos.

Esses resultados evidenciam uma propriedade de  $\rho_{BI}$ : embora exista uma perda de precisão de resposta quanto menor  $A$ , esta é suficiente para inferir corretamente a existência de isolamento biológico. É possível, em alguns casos, manter 100% de acertos. A implicação de tal resultado possui relação direta com a economia de recursos computacionais, tratando-se de problemas de otimização que requerem respostas rápidas.



**Figura 4.22.** Exemplos de curvas de adaptação através do caminho mínimo de evolução amostradas com diferentes valores de  $A$ . Em (a) e (b): linha contínua e azul:  $A=100$ ; linha tracejada em preto:  $A=10$ ; linha pontilhada e vermelha  $A=4$ . Ambos os casos foram obtidos a partir da função de Schwefel.

# CAPÍTULO 5

## RADIAÇÃO ADAPTATIVA E PROBLEMAS DE OTIMIZAÇÃO

---

*Uma teoria que não é refutável por algum evento concebível não é científica. A irrefutabilidade de uma teoria não é uma virtude (como as pessoas pensam), mas um vício - Karl Popper*

Todo o arcabouço apresentado nos Capítulos 3 e 4 servirá, por fim, ao objetivo final desta tese: a proposição de um ecossistema artificial cuja computação resultará na emergência da radiação adaptativa em superfícies adaptativas. O propósito é mostrar que, através das relações e processos definidos no Capítulo 4, é possível a obtenção de dinâmicas e padrões emergentes similares aos encontrados em ecossistemas reais. Estes resultados não apenas validarão empiricamente as definições feitas no Capítulo 4, como também evidenciarão um dos pontos fundamentais desta tese: como padrões de ecossistemas proporcionam a obtenção de resultados únicos em resolução de problemas.

### 5.1 Introdução

Relações e processos biogeográficos podem ser usados para explicar a emergência de padrões complexos em ecossistemas naturais e artificiais, proposta central do metamodelo. Neste sentido, reside o que se espera deste capítulo: a emergência de ecossistemas em superfícies adaptativas, proporcionada por fundamentos empregados na concepção do metamodelo. A ênfase aqui é dada à radiação adaptativa, a qual é produto do surgimento e extinção de espécies ao longo do tempo (Brown & Lomolino, 2005; Myers & Giller, 1991), e será artificialmente reproduzida em experimentos que evidenciarão as propriedades únicas do metamodelo e dos processos e relações propostos no Capítulo 4. Basicamente, padrões espaço-temporais de radiação adaptativa emergirão como consequência de superfícies adaptativas multimodais. Adicionalmente, o número de indivíduos de cada espécie obedecerá à qualidade da oportunidade ecológica ocupada relacionada a uma zona adaptativa, o que representa a interação de indivíduos com habitats. A existência de múltiplas oportunidades ecológicas está diretamente conectada à multimodalidade da superfície. A aplicação sistemática dos processos levará a evidência de que ecossistemas artificiais fundamentados em superfícies adaptativas possuem comportamento similar a ecossistemas reais.

Uma das mais óbvias analogias a serem exploradas aqui, em um contexto de resolução de problemas, é a otimização em espaços contínuos. A radiação adaptativa pode ser interpretada como um processo efetivo na busca por regiões promissoras em superfícies de otimização multimodal. Os resultados levarão também a concluir que entender padrões únicos de ecossistemas permite a proposição de ferramentas computacionais eficientes e com padrões únicos na resolução de problemas.

## 5.2 Algoritmo de Radiação Adaptativa

Como visto no Capítulo 2, a radiação adaptativa é um fenômeno emergente, fruto do surgimento e extinção de espécies ao longo do tempo. Muitos são os processos que explicam o surgimento de espécies e a radiação adaptativa pode ser o resultado de vários deles, ou até mesmo de algum específico, como é caso da especiação simpátrica. Fazendo uso dos processos definidos no Capítulo 4, é possível obter uma dinâmica de radiação adaptativa de espécies coexistentes em um habitat, que leva em consideração a qualidade das zonas adaptativas e interações intra e interespecíficas. Diferentes conformações de diferentes superfícies adaptativas conduzirão a padrões distintos de radiação adaptativa e dinâmicas populacionais. A essência dessa proposta reside no uso das relações e dos processos definidos no Capítulo 4: reprodução  $\mu_R$  (Processo 4.1), seleção natural  $\mu_{NS}$  (Processo 4.2), especiação simpátrica  $M_{SS}$  (Processo 4.3), fusão de espécies  $M_{SF}$  (Processo 4.4) e extinção  $M_E$  (Processo 4.5).

Um subconjunto de relações e processos com dinâmicas específicas, atuando em sinergia, compõe os elementos essenciais para a ocorrência da radiação adaptativa. Um dos pontos fundamentais a respeito da definição de modelos baseados no metamodelo é como a computação ocorre ao longo do tempo. Para isso, deve ser definido o fluxo com o qual as informações do ecossistema artificial são processadas. Neste caso, para a obtenção da dinâmica aqui pretendida, os processos serão aplicados serialmente e em todos os indivíduos da população, definindo assim o algoritmo apresentado no Pseudocódigo 5.1.

Ao final da aplicação dos cinco primeiros passos que definem o algoritmo, contabiliza-se a ocorrência temporal de uma geração de fenótipos, definida por  $\omega$ . Este momento é definido como uma linha que divide uma geração da próxima. Adicionalmente, é possível contabilizar diversos instantes  $k$  de tempo entre  $\omega$  e  $\omega + 1$ . A geração inicial de espécies pode compor qualquer conformação para  $S_{BI}$ . Porém, em todos os experimentos realizados a biota inicial é composta por apenas uma espécie com dois indivíduos. O ganho de adaptação para o processo de seleção natural é calculado a cada geração  $\omega$ .

Embora algumas superfícies permitam gerar um número elevado de espécies, tal padrão emergente pode não ser viável quando se trata da resolução de problemas devido ao alto custo computacional associado. Por esse motivo, em alguns casos, pode ser desejável limitar o número máximo de espécies que irá compor o conjunto  $S_{BI}$  em  $m_{max}$ . Tal

suposição não fere o comportamento esperado de ecossistemas reais, visto que em alguns casos existem diversas zonas adaptativas e as espécies podem ocupar novas zonas adaptativas sem dar origem a novas espécies (Rosenzweig, 1995). No caso específico do algoritmo aqui proposto, que visa resolver problemas, busca-se a maior economia possível de recursos computacionais. Portanto, são utilizadas as versões simplificadas dos processos de especiação simpátrica  $M_{SS}$  (Processo 4.3) e fusão de espécies  $M_{SF}$  (Processo 4.4).

---

### **Pseudocódigo 5.1. Algoritmo de Radiação Adaptativa**

---

Dada uma geração inicial  $\omega = 1$  de um conjunto de espécies  $S_{BI}$ , repita os passos a seguir até um critério de parada.

---

1. Para todo indivíduo  $\mathbf{i}_j^{(f)} \in S_f$  e toda espécie  $S_f \in S_{BI}$ , escolha outro indivíduo  $\mathbf{i}_g^{(f)}$  aleatório onde  $j \neq g$  e execute o processo  $\mu_R$  (Processo 4.1) para  $\mathbf{i}_j^{(f)}$  e  $\mathbf{i}_g^{(f)}$ . Componha uma matriz  $\mathbf{I}_*$  de novos indivíduos  $\mathbf{i}_*$ .
  2. Para todo indivíduo  $\mathbf{i}_* \in \mathbf{I}_*$  faça:
    - 2.1. Caso se atingiu um número máximo  $m_{max}$  de espécies, adicione  $\mathbf{i}_*$  à espécie  $S_f$  que o originou;
    - 2.2. Caso contrário, execute o processo  $M_{SS}$  (Processo 4.3) para  $\mathbf{i}_*$ ;
  3. Para todo indivíduo  $\mathbf{i}_j^{(f)} \in S_f$  e toda espécie  $S_f \in S_{BI}$  execute o processo  $\mu_{NS}$  (Processo 4.2).
  4. Usando o mesmo ganho de adaptação calculado no passo 4, execute o processo  $M_{SF}$  (Processo 4.4) para toda espécie  $S_f \in S_{BI}$ .
  5. Para toda espécie  $S_f \in S_{BI}$  faça o cálculo do ganho de adaptação  $A_G$  e execute o processo  $M_E$  (Processo 4.5).
  6. Contabiliza-se a nova geração  $\omega = \omega + 1$  das espécies contidas em  $S_{BI}$ .
  7. Compute os resultados do algoritmo e teste o critério de parada.
- 

#### **5.2.1 Análise de Custo Computacional**

Nesta seção, a **teoria de complexidade computacional** (Cormem *et al.*, 2001) será usada para investigar o tempo computacional necessário para a execução do algoritmo proposto. Como o tempo de execução exato de um algoritmo é geralmente uma expressão complexa, seu valor é usualmente apenas estimado. Em uma forma conveniente de estimação, denominada de análise assintótica, é feita uma estimativa do tempo de execução do algoritmo quando ele é executado para entradas grandes. Neste caso, é considerado apenas o termo de maior ordem da expressão que determina o tempo de execução do algoritmo, desconsiderando tanto o coeficiente deste termo quanto os termos de menor ordem. Isso é feito porque o termo de maior ordem domina os outros para valores grandes de entrada. No

---

caso particular da análise a ser feita aqui, será considerado o pior caso. A notação é conhecida como Big- $O$ .

De acordo com o pseudocódigo do algoritmo, é possível obter o custo computacional de cada passo. Considere o número de atributos  $p$ , o número de indivíduos  $o_f$  de uma espécie  $S_f$ , a quantidade  $m$  de espécies do conjunto  $S_{BI}$ , e  $c$  como o custo computacional constante relativo à avaliação de um indivíduo segundo a relação de adaptação  $\rho_A$ , a qual é dependente da definição da função que descreve a superfície adaptativa.

O Passo 1 consiste em realizar reprodução junto a cada indivíduo de cada espécie, o que leva a um custo computacional  $o_f \cdot m \cdot c$ , onde  $o_f$  corresponde ao número de indivíduos da espécie. O operador pseudodiferencial requer uma avaliação de  $p$  pontos extras, o que leva a um custo de  $o_f \cdot m \cdot c \cdot p$ . Portanto, a complexidade de pior caso deste passo é:  $O(o_f \cdot m \cdot c \cdot p)$ .

O Passo 2 consiste em verificar se um indivíduo  $\mathbf{i}_* \in \mathbf{I}_*$  pertence ou não à sua espécie de origem, neste caso dependente da amostragem do conjunto  $\Lambda$ , o que leva a um custo de  $o_f \cdot m \cdot A \cdot c$ , onde  $A$  é a cardinalidade do conjunto  $\Lambda$ . No caso do indivíduo não pertencer à espécie de origem verifica-se com as demais espécies. Seja  $o_{BI}$  a quantidade de indivíduos de cada espécie que possui isolamento biológico. Então, adicionalmente tem-se o custo  $o_{BI} \cdot (m-1) \cdot A \cdot c$ . Portanto, a complexidade de pior caso deste passo é  $O(o_{BI} \cdot (m-1) \cdot A \cdot c)$ .

O Passo 3 consiste em verificar a pressão seletiva para cada indivíduo, portanto tem custo  $o_f \cdot m$ . Adicionalmente, quando  $A_G < \sigma_G$  para uma espécie  $S_f$ , tem-se um custo adicional de  $A \cdot c$  quando duas ou mais espécies passam por este processo de verificação. Não se faz mais necessária uma verificação futura, caso seja verdade que  $A_G < \sigma_G$ , portanto o custo  $A \cdot c$  apresenta-se somente quando  $A_G < \sigma_G$  em um instante  $k$ , para qualquer espécie  $S_f \in S_{BI}$ . A complexidade de pior caso deste passo é  $O(o_f \cdot m)$ .

O Passo 4 consiste em verificar se duas ou mais espécies recém estabilizadas estão localizadas na mesma zona adaptativa. O pior caso para este passo é quando todas as espécies estabilizam na mesma geração, e portanto, a verificação entre todas terá um custo  $O(m^2)$ .

Por fim, o Passo 5 consiste em apenas excluir uma espécie do conjunto  $S_{BI}$ . Portanto, sua complexidade de pior caso é  $O(m)$ .

A complexidade total do algoritmo é dada pela sua representação assintótica:  $O(o_f \cdot m \cdot c \cdot p + o_{BI} \cdot (m-1) \cdot A \cdot c)$ .

### 5.2.2 Obtendo Diferentes Dinâmicas do Algoritmo de Radiação Adaptativa

A obtenção de diferentes dinâmicas de radiação adaptativa depende de dois fatores: (1) da conformação da superfície adaptativa; e (2) do conjunto de parâmetros ajustáveis. Como visto no Capítulo 4, as definições de relações e processos possuem alguns parâmetros livres

para ajuste e alguns deles são cruciais para as dinâmicas que podem ser obtidas, proporcionando a obtenção de determinados padrões de ecossistemas. São sumarizados como:

- (1)  $K$ : a capacidade de carga que a melhor zona adaptativa pode fornecer;
- (2)  $f_S^{(ref)}$ : equilíbrio de adaptação de referência para a obtenção de diferentes padrões de pressão seletiva e radiação adaptativa, de acordo com as definições de  $SP_{ref}$  feitas no Capítulo 4;
- (3)  $m_{max}$ : em alguns experimentos foi limitado o número de espécies devido à enorme quantidade de zonas adaptativas das superfícies;
- (4)  $p_{hd}$ : probabilidade de gerar um indivíduo com alta mutação.
- (5)  $A$ : o número de pontos do conjunto  $A$ ;

Critérios de parada utilizados em diferentes experimentos:

- (1)  $\omega_{max}$ : número máximo de gerações.
- (2) *nr. fo.*: número máximo de chamadas à função-objetivo. Critério exclusivo da Seção 5.8.5.
- (3) Ganho de adaptação do algoritmo. A cada geração  $\omega$  calcula-se ganho de adaptação para  $\mathbf{i}^{(*\omega)}$  com  $\mathbf{i}^{(*\omega-1)}$  da geração anterior. Com isso é possível utilizar a informação de ganho do algoritmo como critério de parada. Tal critério é exclusivo da Seção 5.8.6.

Adicionalmente, os seguintes parâmetros são ajustados como constantes para todos os experimentos realizados:

- (1)  $w = 50$ , tamanho da janela de observação, usado no ganho de adaptação de cada espécie como condição da seleção natural.
- (2)  $\sigma_G = 0,01$ , limiar de estabilização do ganho de adaptação para as espécies.

Com simples ajustes em poucos parâmetros é possível obter as mais diversas dinâmicas e comportamentos emergentes, como será ilustrado posteriormente. Dentre os parâmetros descritos acima, será mostrado que dois são essenciais para a dinâmica:  $K$  e  $f_S^{(ref)}$ .

### 5.3 Superfícies Adaptativas e Problemas de Otimização

O objeto de estudos aqui são ecossistemas artificiais contendo indivíduos, habitats e interações entre esses, representadas por superfícies adaptativas de fenótipos definidas em um espaço contínuo de dimensão apropriada. Entender as dinâmicas e padrões de ecossistemas nessas superfícies, obtidos pelo algoritmo de radiação adaptativa, pode auxiliar diretamente na solução de problemas de otimização. Partindo deste princípio, é possível constatar que ecossistemas são otimizados ao longo do tempo e esta otimização se dá por meio de processos biogeográficos.

Embora pareça uma analogia clara, porém restrita a abstrações matemáticas, o termo “otimizar” também pertence ao escopo de ecossistemas reais, ou seja, é possível encontrar evidências de que processos biogeográficos moldam espécies e indivíduos de modo a obter ganhos de adaptação, fenômeno este que pode ser interpretado como um processo de otimização. Esse é o caso do trabalho de Taylor & Dirks (2012), onde verificou-se que alguns exoesqueletos de artrópodes possuem a conformação ótima em uma relação entre espessura e raio, o que permite concluir que alguns indivíduos contêm um “ótimo global” em relação aos atributos fenotípicos que compõem seus exoesqueletos, pois lhes conferem a melhor adaptação possível dada a flexibilidade disponível.

No estudo realizado no Capítulo 4, as conclusões obtidas pelas relações e processos traçam um paralelo entre ecossistemas reais e superfícies adaptativas. Toda superfície possui ao menos uma zona adaptativa que representa uma oportunidade ecológica; diversas oportunidades ecológicas representam diversas zonas adaptativas. Sendo cada pico adaptativo a representação de um ótimo local, o processo de radiação adaptativa em superfícies adaptativas faz emergir padrões e características desejáveis para diversas classes de problemas de otimização. Por exemplo, em cenários em que a geração e manutenção de diversidade de soluções é fator determinante para o desempenho do algoritmo, assim como a existência de autoajuste de variáveis como tamanho da população e quantidade de recursos computacionais alocados a cada zona adaptativa, ou ainda na adaptação sob demanda do problema, onde a diversidade é intrinsecamente ligada à conformação da superfície. Voltada a esta frente de aplicação, otimização em espaços contínuos, o algoritmo de radiação adaptativa é aplicável aos seguintes fins:

- (1) Otimização multimodal, onde múltiplas respostas são fundamentais na resolução de problemas, como requisitos para escapar de ótimos locais pobres;
- (2) Otimização multiobjetivo (Deb, 2001), com a finalidade de estimar adequadamente a fronteira de Pareto;
- (3) Otimização dinâmica (Jin & Branke, 2005), com a necessidade de um comportamento exploratório capaz de promover uma reação adequada à variação temporal da superfície de otimização.

Nesta tese, especificamente, serão tratados problemas de otimização multimodal, os quais representam superfícies com múltiplas oportunidades ecológicas invariantes no tempo, bem como a presença de restrições de domínio nas variáveis. Em geral, problemas de otimização são representados por funções-objetivo e variáveis que compõem soluções candidatas. A correspondência entre ecossistemas artificiais e problemas de otimização se faz por meio destes elementos. Indivíduos  $\mathbf{i}_j \in \mathcal{R}^p$ ,  $j=1, \dots, o$ , representam soluções de um problema qualquer, assim como a relação de adaptação  $\rho_A$ , passa a representar uma função-objetivo. Define-se, assim, a seguinte formulação:

$$\begin{aligned} &\text{minimizar/maximizar } \rho_A(\mathbf{i}_j) \\ &\text{sujeito a } \mathbf{i}_{min} \leq \mathbf{i}_j \leq \mathbf{i}_{max} \end{aligned}$$

onde  $\mathbf{i}_{min}$  e  $\mathbf{i}_{max}$  representam os limites mínimos e máximos de domínio de  $\mathbf{i}_j$ , e  $f$  é a função representando o problema otimização. Todos os problemas tratados neste capítulo serão de minimização e, portanto, as superfícies adaptativas geradas pelas funções correspondentes terão suas zonas adaptativas definidas como quasiconvexas, e por consequência vales adaptativos são regiões de quasiconcavidade.

## 5.4 Metodologia Experimental

A metodologia experimental empregada neste capítulo possui o objetivo de ser a base para uma análise empírica do algoritmo de radiação adaptativa. No campo da resolução de problemas, tratando-se de algoritmos (ou meta-heurísticas) inspirados na natureza, em geral é possível encontrar diversos problemas relacionados a questões de metodologia experimental, como desempenho de otimização, reprodutividade de resultados e até mesmo a validade da inspiração na natureza. Esta última pode ser vista como essencial na proposição de um novo algoritmo, visto que o fundamento básico é justamente a própria fonte de inspiração, no caso algum sistema natural.

Existem inúmeras propostas de avaliação de algoritmos disponíveis na literatura. Porém, na maioria dos casos, ficam em aberto algumas questões que são pertinentes a esse contexto de inspiração na natureza. E uma importante questão surge: qual é o ganho em se trazer a natureza para o universo de resolução de problemas?

Baseado nesta questão, será proposta uma metodologia de avaliação para o algoritmo de radiação adaptativa, que pode ser utilizada em qualquer algoritmo inspirado na natureza, desde que siga um conjunto de premissas que serão definidas como necessárias para a validade da metodologia. Cabe considerar dois casos: (1) a avaliação do algoritmo proposto através da obtenção de padrões emergentes frente à teoria da biogeografia; e (2) como tais padrões podem ser um diferencial na resolução de problemas.

Porém, antes de entrar em detalhes da metodologia, serão analisados cenários a respeito de problemas de otimização em espaços contínuos e como a avaliação de algoritmos para estes problemas pode ser um problema mais difícil que a própria otimização em questão.

### 5.4.1 O Problema da Avaliação de Algoritmos

Independentemente de validar um algoritmo em relação a sua fonte de inspiração na natureza, toda proposta requer uma bateria de experimentos com o objetivo de averiguar o seu desempenho em um subconjunto de problemas de determinada classe, por exemplo, otimização em espaços contínuos. O teorema *no free lunch* (Wolpert & Macready, 1997) é

um ponto fundamental a ser considerado em qualquer experimento, pois leva a concluir que o desempenho global médio de todos os algoritmos tende a ser igual quando se considera todos os possíveis problemas a serem solucionados por estes. A premissa que deve ser seguida é a aplicação de certos algoritmos especialistas para determinados subconjuntos de problemas. Porém, na maioria dos casos dentro de uma mesma classe de problemas existem diversas propostas de algoritmos e aí o problema recai em qual algoritmo escolher. Para isto costuma-se comparar algoritmos para subconjuntos de problemas. Sem rigor matemático algum, é fácil constatar que a vasta diversidade de algoritmos propostos na literatura faz levantar a seguinte questão: quais são comparáveis entre si? E o motivo é simples, visto que muitos algoritmos apresentam dinâmicas distintas entre si. Para uma escolha adequada, deve-se analisar primeiramente qual o objetivo do experimento.

Saindo do escopo dos algoritmos e entrando no dos experimentos, é possível constatar que o problema aumenta devido à enorme possibilidade de configurações das variáveis que compõem um experimento, que vão desde a quantidade de amostras para uma dada função, inicialização no espaço de busca, até a linguagem de programação empregada na implementação do algoritmo. O cenário atual mostra que realizar comparações entre algoritmos não é uma tarefa trivial e embora existam diversos trabalhos que tentam criar uma padronização experimental, como em Ronkkonen *et al.* (2008), Birattari & Dorigo (2007), Suganthan *et al.* (2005), Rardin & Uzsoy (2001), Whitley (2001), e Whitley *et al.* (1996), não existe consenso.

#### **5.4.2 Proposição de uma Metodologia de Avaliação para o Algoritmo de Radiação Adaptativa**

Fica evidente a enorme dificuldade em criar cenários confiáveis de metodologias experimentais, dada a própria dificuldade para se configurar os experimentos. Portanto, a metodologia empregada neste capítulo terá como objetivo demonstrar o que padrões de ecossistemas podem fazer para auxiliar na resolução de problemas. Para cumprir tal objetivo, o ponto de partida é a aferição do algoritmo de radiação adaptativa perante ecossistemas naturais. O ponto central a ser discutido não é apenas recorrer a resultados que mostrem ou não o desempenho na resolução de certos problemas, mas também aqueles relacionados aos padrões de ecossistemas e o que isso pode implicar quando se busca resolver problemas matematicamente formulados. Tal fato pode ser verificado em qualquer algoritmo inspirado na natureza em relação a seu respectivo sistema natural. Para isso a premissa básica é a construção do algoritmo em fundamentações bem conhecidas do sistema natural em questão. Especificamente a respeito desta tese, é possível citar, por exemplo, a reprodução de padrões emergentes de um ecossistema natural em um ecossistema artificial.

Para contemplar experimentos que seguem a linha proposta neste capítulo, é possível definir um conjunto de etapas que compõem a metodologia experimental:

- (1) Escolha de um subconjunto de problemas de certa classe, por exemplo, otimização em espaços contínuos;
- (2) Estudo da dinâmica do algoritmo em diferentes cenários
  - a. Avaliação do algoritmo pela variação de seus parâmetros livres utilizando os problemas escolhidos;
  - b. Obtenção de diferentes dinâmicas e comparação com casos reais ou teóricos do sistema natural que está sendo estudado;
  - c. Validação de padrões emergentes obtidos na resolução de problemas;
- (3) Capacidade de resolução dos problemas escolhidos em diferentes cenários desafiadores.

A Etapa 1 corresponde à escolha do problema que o algoritmo deve resolver. A Etapa 2 representa os experimentos que vão por à prova o algoritmo perante um conjunto de casos de estudo: os resultados devem evidenciar sua proximidade com o sistema natural, os padrões emergentes e sua relação com o problema em questão. A Etapa 3 consiste em realizar a validação em problemas artificiais com características encontradas em problemas reais. Um ponto importante a respeito de todas as etapas é que não precisa existir uma ordem de cumprimento e, adicionalmente, estas podem estar em um mesmo contexto compondo uma mistura entre as etapas. Para o caso do algoritmo de radiação adaptativa, as Seções 5.6, 5.7, 5.8 são responsáveis pelas etapas 1, 2 e 3, respectivamente, as quais representarão um cenário de motivação para uma reavaliação do que realmente é essencial na proposição de um novo algoritmo.

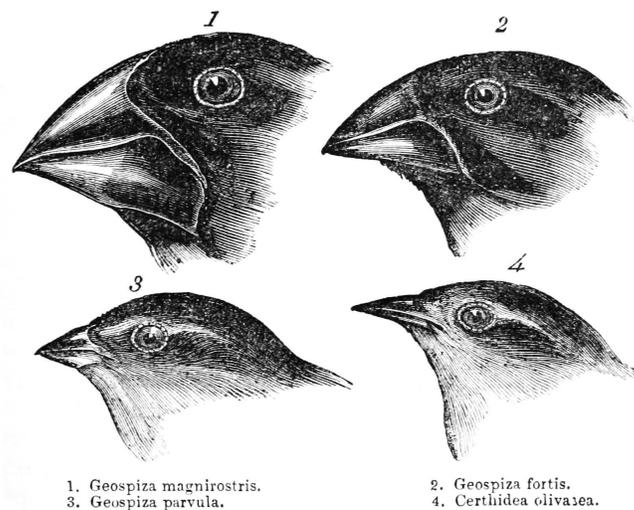
## 5.5 Identificação de Padrões Emergentes em Ecossistemas Naturais e Artificiais

Padrões de especiação podem ser observados em abundância na natureza. Porém, como exatamente ocorreram é uma pergunta difícil de responder, sendo um dos entraves o tempo para se observar tal processo, bem como a complexidade advinda da interação dos elementos fundamentais, variação espaço-temporal, auto-organização e emergência. A Biogeografia, ciência responsável por documentar e entender tais padrões, possui a tarefa de dizer o que torna ecossistemas únicos na natureza. Em alguns contextos, como o da Computação Biogeográfica, entender os ecossistemas não apenas está relacionado ao seu funcionamento, mas o que de fato os tornam únicos perante os demais sistemas naturais conhecidos. Neste sentido, residem e destacam-se, por exemplo, os padrões de radiação adaptativa, resultado de um sistema complexo regido por elementos fundamentais, interações e processos de todo o ecossistema. O surgimento e extinção de espécies ao longo do tempo é o padrão emergente de maior importância no contexto deste capítulo.

Exemplos clássicos de radiação adaptativa, os quais são tratados aqui, podem ser encontrados em estudos de ecossistemas reais. É possível citar as espécies encontradas nas Ilhas Galápagos, que ilustram claramente como diferentes fenótipos se adaptam a diferentes

---

condições. O caso dos tentilhões de Darwin compreendem 15 espécies distintas, cada qual com variações de fenótipos adaptados a determinados habitats e oportunidades ecológicas. A Figura 5.1 mostra quatro exemplares dessas espécies. Outro exemplo interessante deste tipo de padrão emergente são as espécies de sapos (*Limnonectes*) que podem ser encontradas na Ilha de Sulawesi, pertencente ao arquipélago das Filipinas. Comparada a todo o restante do arquipélago esta ilha possui o mesmo número de espécies. Este padrão de radiação adaptativa pode ser explicado pelas oportunidades ecológicas que são de melhor qualidade em Sulawesi do que nas demais ilhas, além da competição com outro gênero de sapos encontrados somente nas demais ilhas (Setiadi *et al.*, 2011). Isso nos leva à contrapartida, onde oportunidades ecológicas de baixa qualidade possuem a tendência de sustentar espécies com número reduzido de indivíduos, fator este sabido ser crucial para dificultar a radiação adaptativa. Outros exemplos clássicos deste tipo de radiação de espécies sob demanda da adaptação são as espécies em anel, discutidas no Capítulo 2.



**Figura 5.1.** Quatro espécies de tentilhões de Darwin exemplificando como a radiação adaptativa proporciona variação de espécies através de seus respectivos fenótipos, cada qual adaptada a diferentes oportunidades ecológicas. (Figura extraída do site Wikipedia, sob licença Wikimedia Commons).

A adaptação sob demanda do ambiente promove o surgimento de unidades evolutivas independentes e coexistentes. Segundo certas condições, espécies surgem e desaparecem com o tempo, assim como ocorre com certos fenótipos nas populações. O estudo de padrões biogeográficos de ecossistemas abrange o conhecimento de por que, como e quando ocorrem processos que levam à diversidade de espécies e indivíduos, cada qual adaptado a determinadas oportunidades ecológicas (Brown & Lomolino, 2006, Hubbel, 2001). A avaliação desses padrões mostra a singularidade de ecossistemas e como eles evoluem em uma escala espacial e temporal. Partindo deste princípio, três pontos fundamentais serão explorados com o objetivo de entender padrões de ecossistemas gerados pelo algoritmo de radiação adaptativa: (1) relação entre capacidade de carga e equilíbrio populacional; (2) diversidade temporal de espécies; e (3) divergência de fenótipos. Em todos os três casos,

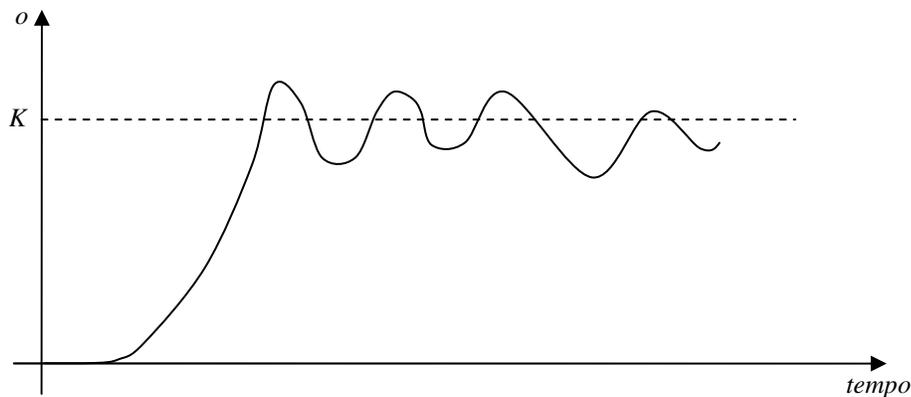
medidas conhecidas na literatura são usadas e adaptadas para o cenário experimental deste capítulo.

### 5.5.1 Relação entre Capacidade de Carga e Equilíbrio Populacional

Um dos pontos fundamentais que servem de base para alguns dos experimentos deste capítulo é o conceito de equilíbrio populacional, que diz respeito à quantidade de indivíduos de uma espécie e sua relação com a capacidade de carga  $K$  (Hui, 2006). O equilíbrio populacional pode ser visto como comportamento emergente da população  $o_f$  de uma espécie  $S_f$  ao longo do tempo. O equilíbrio populacional  $o_f^{eq}$  de uma espécie  $S_f$  é definido como o tamanho médio da população  $o_f$  ao longo de uma janela de tempo  $w$ :

$$o_f^{eq} = \sum_{k=1}^w \frac{o_f^{(k)}}{w} \quad (5.1)$$

Todas as populações de espécies têm a capacidade de aumentar exponencialmente, desde que as condições ambientais não sejam limitantes (Brown & Lomolino, 2006), efeito conhecido como Lei de Malthus (Ginzburg & Colyvan, 2004). Ao atingir a capacidade de carga de seu habitat, os recursos disponíveis tornam-se o limitador para o crescimento populacional. O aumento populacional além da capacidade de carga possui um efeito de realimentação negativa na população, onde a tendência passa a ser o de declínio. Ao atingir um limiar abaixo da capacidade de carga, a tendência é novamente o aumento populacional. Em certos casos, o aumento de  $o_f$  acima de  $K$  pode ocasionar o colapso de toda a população, até mesmo quando  $o_f = K + 1$  (Vandermeer & Goldberg, 2003; Vandermeer, 1969). Porém, o caso mais comum a observar é um padrão oscilatório em torno da capacidade de carga, denominado ciclo populacional (Ginzburg & Colyvan, 2004; Berryman, 2002). A Figura 5.2 mostra um caso típico da relação entre capacidade de carga e aumento populacional.

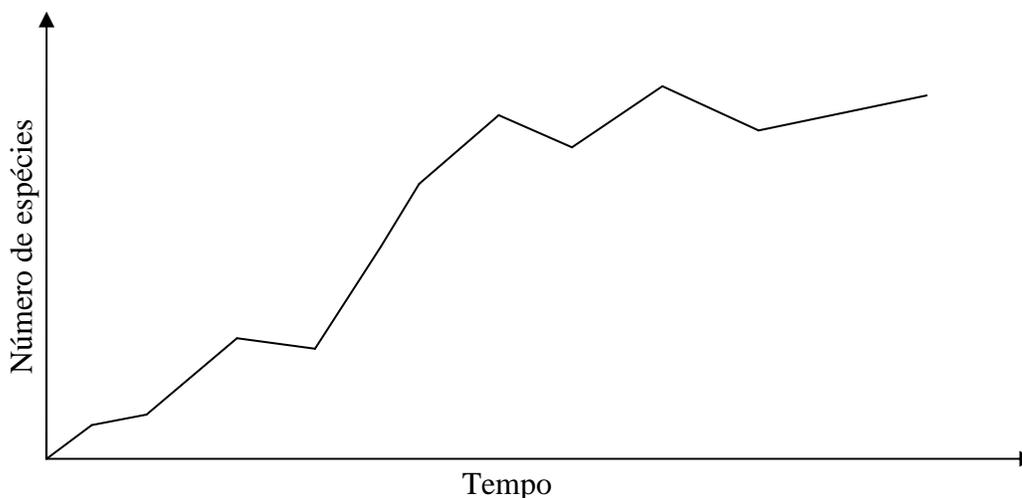


**Figura 5.2.** Exemplo pictórico de aumento, ciclo populacional e a relação com a capacidade de carga  $K$ , onde  $o$  é o tamanho da população

### 5.5.2 Diversidade Temporal de Espécies

Existem padrões bem conhecidos e documentados de diversidade, como visto no Capítulo 2. A radiação adaptativa varia de acordo com o ecossistema e as oportunidades ecológicas que estes oferecem. Um exemplo clássico de radiação adaptativa é o período logo após a extinção de fauna e flora do período Cretáceo. A partir do período Paleogeno da Era Cenozóica, houve uma readaptação dos sobreviventes e, por consequência, uma recolonização das novas oportunidades ecológicas. O resultado foi o surgimento de muitas espécies, inclusive a ascensão dos mamíferos (Brown & Lomolino, 2006). O padrão temporal observado é o de aumento do número de espécies, ordens e famílias até atingir um nível de estabilização.

Habitats vazios prontos a serem colonizados ou recolonizados também ilustram bem a variação espaço-temporal. Para demonstrar, Simberloff e Wilson (1969, 1970) fizeram um experimento de recolonização artificial de artrópodes. O padrão observado também foi um crescimento gradativo do número de espécies colonizadoras, até um nível de estabilização que corresponde à máxima ocupação dos habitats. A Figura 5.3 é uma ilustração desses padrões de diversidade ao longo do tempo. Gráficos que mostram os padrões temporais citados acima, bem como de outros diversos casos, podem ser consultados em Brown (1991) e Brown & Lomolino (2006).



**Figura 5.3.** Ilustração pictórica de um gráfico da diversidade de espécies ao longo do tempo. O comportamento típico pode ser observado em diversos exemplos, desde a recolonização de ecossistemas até após extinções em massa. (Adaptado de Brown (1991) e Brown e Lomolino (2006)).

Para analisar a evolução temporal de diversidade de espécies existem várias medidas de diversidade (Polasky, 2005; Onal, 1997; Solow et al., 1993; Magurran, 1988) e aqui duas serão utilizadas. A primeira lida com a ocorrência do surgimento e desaparecimento de

espécies ao longo do tempo, de modo a compor gráficos de radiação adaptativa (Brown & Lomolino, 2006). A segunda, muito utilizada em medidas de diversidade de ecossistemas, é o índice de Shannon, cujas raízes estão em medidas de entropia derivadas da teoria de informação (Polasky, 2005). Este índice é definido como:

$$d_{shannon} = - \sum_{f=1}^m p_f \ln(p_f) \quad (5.2)$$

onde:

$$p_f = \frac{o_f}{\sum_{f=1}^m o_f} \quad (5.3)$$

A premissa do índice  $d_{shannon}$  é dizer o quanto existe de diversidade dada a existência de espécies  $S_f$  e seus indivíduos  $i_j$  em determinado habitat. A analogia com o conceito de entropia em teoria da informação é que quanto maior a diversidade de espécies e indivíduos, maior é a quantidade de informação esperada, representada por fenótipos.

### 5.5.3 Divergência de Fenótipos

A variedade de fenótipos está relacionada com a variedade de ecossistemas (Donaldson-Matasci, 2008; Kleindorfer *et al.*, 2006; Brown & Lomolino, 2006). Medir esta variedade muitas vezes significa medir a divergência gradual de fenótipos ao longo do espaço e tempo. Por se tratar de características contidas em espaços contínuos, medidas relacionadas a este espaço são frequentemente utilizadas para inferir o quanto uma espécie diverge em seus fenótipos de outra, considerando que ambas possuem o mesmo conjunto de características, como é caso da distância euclidiana (Langerhans *et al.*, 2004; Smith *et al.*, 1997). Aqui a distância é aplicada de maneira particular com o objetivo de obter a divergência de fenótipos entre espécies  $S_f$  ao longo do tempo. Para calcular a divergência global entre todas as espécies consideram-se os picos adaptativos  $i^{(f*)}$  e  $i^{(e*)}$  de espécies distintas  $S_f$  e  $S_e$  e a seguinte equação:

$$d_{pd} = \sum_{f=1}^m \sum_{e=f+1}^{m-1} d(i^{(f*)}, i^{(e*)}) \quad (5.4)$$

onde  $d$  é a distância euclidiana entre  $i^{(f*)}$  e  $i^{(e*)}$ .

## 5.6 Definição das Superfícies Adaptativas a Serem Investigadas

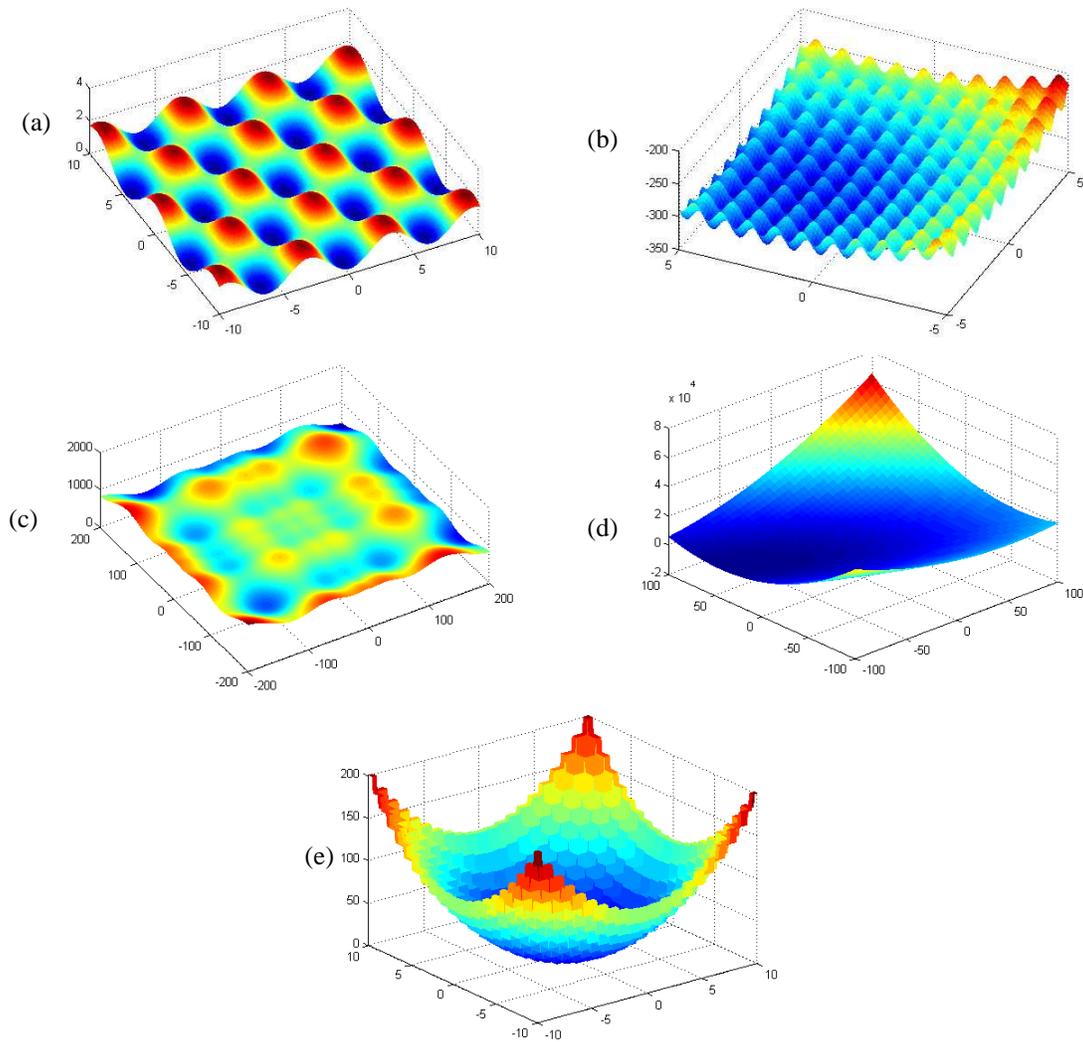
Para os experimentos realizados aqui foram usadas superfícies adaptativas representadas por funções comuns na literatura e com propriedades bem conhecidas. O conjunto de

funções compreende algumas funções de *benchmark* clássicas e o conjunto todo da competição do CEC'2005 (*Congress on Evolutionary Computation*) (Suganthan *et al.*, 2005). O uso de uma ou outra função dependerá do experimento em questão. Para a realização de um estudo sobre a dinâmica do algoritmo, serão usadas funções cujas propriedades são interessantes para os experimentos, pois as diferentes superfícies adaptativas proporcionam diferentes dinâmicas e padrões emergentes de interesse, o que neste caso são representadas por funções que apresentam um número máximo de 110 ótimos locais ou zonas adaptativas. As funções e algumas de suas propriedades de interesse são listadas a seguir:

1. *Função de Griewank* (Griewank, 1981).
  - a. Domínio:  $[-10,10]$ ;
  - b. Multimodal com 17 zonas adaptativas equidistantes;
  - c. Picos adaptativos com valores de adaptação muito próximos;
2. *Função de Rastrigin deslocada* (Suganthan *et al.*, 2005)
  - a. Domínio:  $[-5,5]$ ;
  - b. Multimodal com 110 zonas adaptativas equidistantes;
  - c. Picos adaptativos com diferentes valores de adaptação.
3. *Função de Schwefel* (Schwefel, 1981).
  - a. Domínio:  $[-200,200]$ ;
  - b. Multimodal com 25 zonas adaptativas não uniformemente distribuídas;
  - c. Picos adaptativos com diferentes valores de adaptação.
4. *Função degrau* (Bäck, 1996).
  - a. Domínio:  $[-100,100]$ ;
  - b. Apenas uma zona adaptativa em superfície descontínua;
  - c. Presença de diversos platôs.
5. *Função elíptica altamente condicionada e rotacionada CEC-F2* (Suganthan *et al.*, 2005).
  - a. Domínio:  $[-100,100]$
  - b. Apenas uma zona adaptativa;

Superfícies obtidas supondo apenas duas dimensões são exemplificadas na Figura 5.4. Para a etapa final, a qual consiste em analisar a eficiência de otimização do algoritmo em superfícies de 10 dimensões, optou-se por tomar como casos de estudo todos os 25 problemas de otimização multimodal propostos para a competição do CEC'2005 (Suganthan *et al.*, 2005). Tratam-se de problemas de otimização bastante desafiadores, concebidos de forma a exigir habilidades complementares na busca pelas soluções ótimas, como a existência de extensos platôs e regiões bastante acidentadas e ruidosas na superfície de otimização, além de dimensões elevadas para o espaço de busca. O conjunto de funções correspondendo a 25 exemplares varia de funções unimodais (1-5), multimodais (6-14), multimodais compostas (15-25), e com ruído (4, 16 e 24). Nos experimentos realizados, denominam-se as funções de acordo com seu número, por exemplo, CEC-F9. Para mais

detalhes a respeito de cada uma destas funções, bem como suas formulações matemáticas, consulte Maia (2012), Coelho (2011) ou Suganthan *et al.* (2005).



**Figura 5.4.** Funções utilizadas em experimentos que mostram a dinâmica do algoritmo de radiação adaptativa na Etapa 2 da metodologia experimental. (a) Função de Griewank. (b) Função CEC-F9. (c) Função de Schwefel. (d) CEC-F2. (e) Função degrau.

### 5.7 Padrões Emergentes de Ecossistemas em Superfícies Adaptativas

A superfície adaptativa representa possíveis combinações de fenótipos, onde zonas adaptativas são regiões de atração que ditam a adaptação de certos habitats. Diferentes superfícies representam diferentes ecossistemas e entendê-las através de padrões temporais de evolução significa entender como diferentes quantidades e tipos de habitats levam à diversidade de espécies. Partindo de padrões conhecidos na literatura de Biogeografia, será mostrado que o algoritmo de radiação adaptativa exibe comportamentos emergentes únicos

ao longo do tempo, semelhantes aos encontrados na natureza, como aumento e ciclo populacional, ocupação de oportunidades ecológicas, especiação, extinção e radiação adaptativa. Para cumprir tal objetivo, serão usadas as funções descritas na seção de metodologia. Cada experimento realizado aqui usa subconjuntos diferentes dessas funções bem como diferentes configurações de parâmetros, com o objetivo de apresentar os diferentes cenários de radiação adaptativa que podem ser obtidos. Por compor uma análise estrita da dinâmica do algoritmo, esta seção compreende também uma análise de sensibilidade de seus parâmetros. Os seguintes experimentos são abordados nesta seção:

- (1) Especiação e Hibridização em Superfícies Adaptativas: Mostra a evolução temporal do surgimento de espécies, bem como a existência de hibridizações em superfícies adaptativas;
- (2) Equilíbrio Populacional em Superfícies Adaptativas: Mostra a obtenção de diferentes padrões de ocupação de zonas adaptativas que evidenciam a natureza metapopulacional do algoritmo;
- (3) Ciclo Populacional: Permite uma análise do tamanho populacional de espécies ao longo do tempo;
- (4) Padrões Temporais de Especiação e Extinção: Mostra diferentes padrões de radiação adaptativa obtidos por diferentes dinâmicas metapopulacionais.

Cada um dos experimentos utilizará diferentes conjuntos de parâmetros, que foram obtidos de forma empírica e serão discutidos em suas respectivas seções. A obtenção dos valores para a análise dos experimentos se dá sempre ao final de cada geração.

### 5.7.1 Especiação e Hibridização em Superfícies Adaptativas

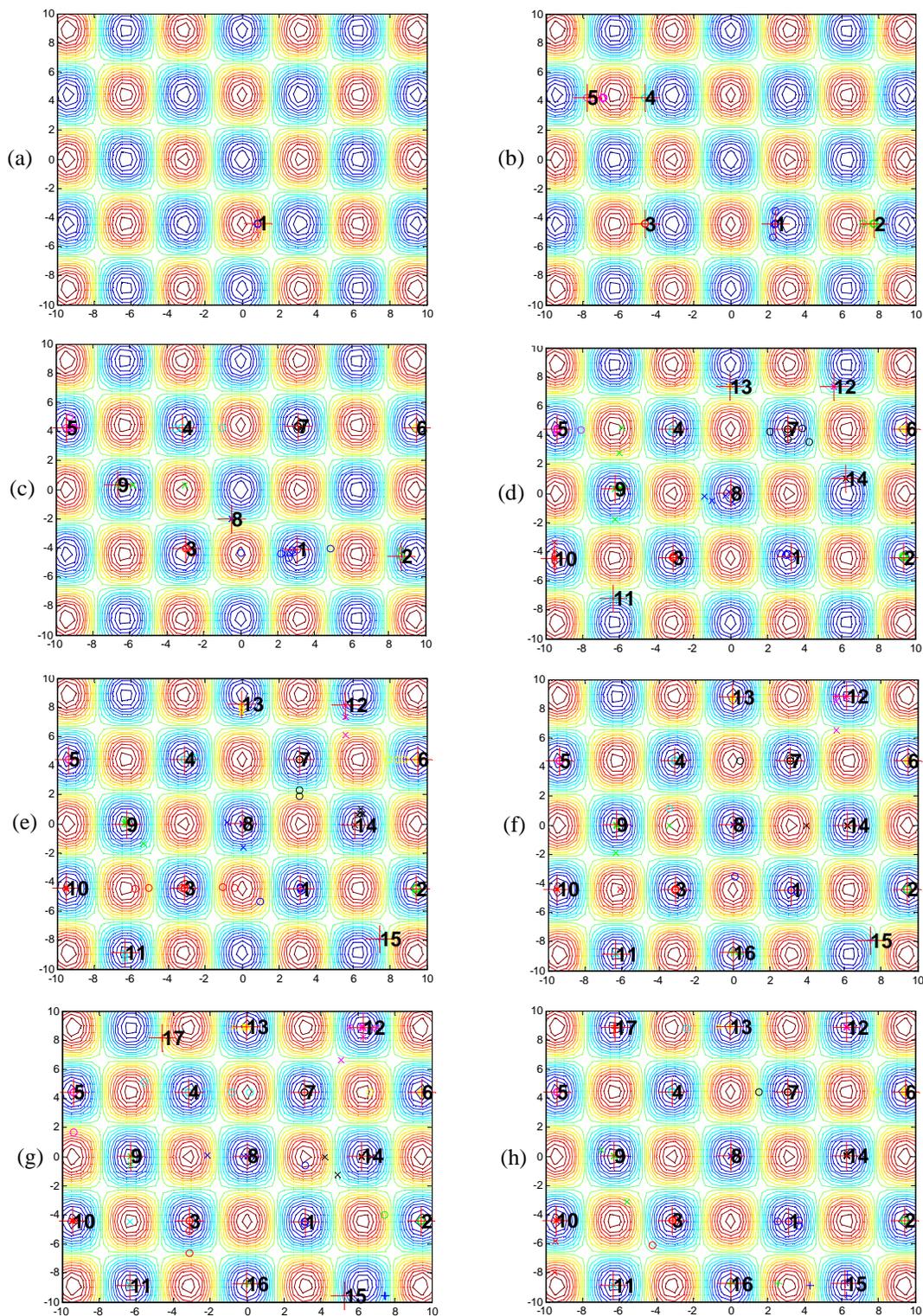
Mostrar empiricamente a ocorrência de especiação simpátrica em superfícies adaptativas significa mostrar o surgimento de espécies ao longo do tempo, ocupando zonas adaptativas. A ocupação de zonas adaptativas sob demanda da adaptação é de particular interesse para problemas de otimização, nos quais a ocupação de ótimos locais leva à diversidade de soluções, bem como uma maior exploração do espaço de busca, cuja consequência é um melhor desempenho na tarefa de encontrar um ótimo global e manter soluções alternativas em problemas multimodais. A Tabela 5.1 descreve os parâmetros usados neste experimento, os quais foram obtidos empiricamente.

**Tabela 5.1.** Parâmetros e critérios de parada do algoritmo de radiação adaptativa para o experimento de padrões temporais de especiação e extinção.

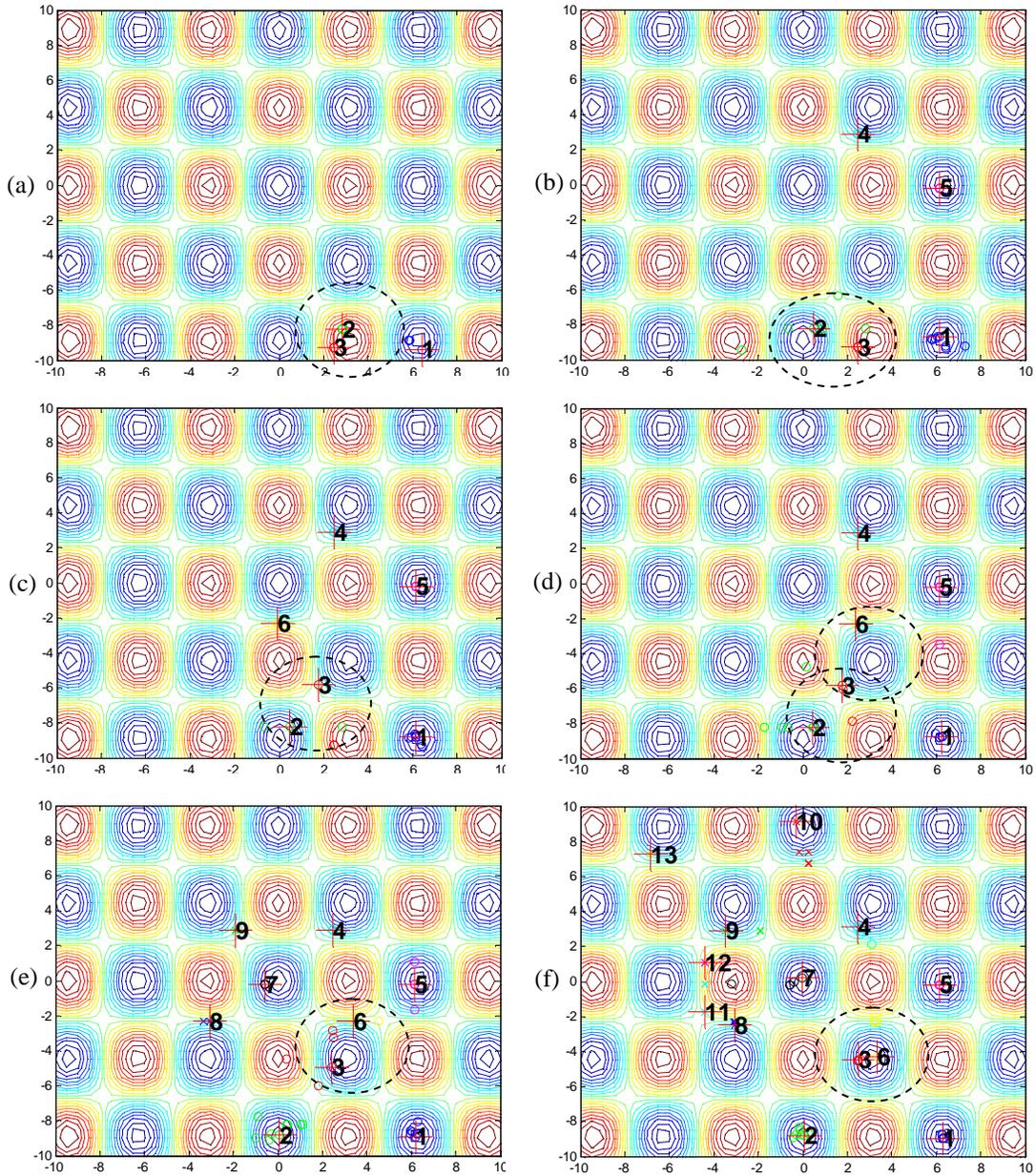
Parâmetros		Critérios de parada
<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>K = 20</math></li> <li>• <math>f_S^{(\text{ref})} = 0,001</math></li> <li>• <math>m_{max} = \infty</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>p_{hd} = 0,01</math></li> <li>• <math>A = 100</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>\omega_{max}: 100</math></li> </ul>

Para ilustrar a dinâmica obtida pelo algoritmo em problemas simples de duas dimensões evidenciando a ocorrência de especiações, a Figura 5.5 ilustra um exemplo de evolução proporcionada pelo algoritmo ao longo das gerações e a adaptação e especiação sob demanda do problema, no caso a minimização da função Griewank. Cada figura representa a passagem de 10 gerações. Picos adaptativos de cada espécie estão representados por “+” e por seu respectivo número que identifica a espécie. Alguns indivíduos que não estão próximos aos picos aparecem representados por demais símbolos. Na Figura 5.5(a), tem-se uma espécie e dois indivíduos e, na Figura 5.5(h), se observa a ocupação de todas as zonas adaptativas (regiões em azul) e seus respectivos picos adaptativos após 80 gerações. Os resultados mostram que 80 gerações foram suficientes para que a radiação adaptativa ocupasse todas as zonas adaptativas no caso da função Griewank. Esse padrão emergente é resultado da diversidade intraespecífica, que leva à exploração do espaço de fenótipos e, por consequência, a geração de indivíduos que ocupam zonas adaptativas distintas de sua espécie, dando origem a um processo de especiação pela relação de isolamento biológico.

Como visto no Capítulo 4, a existência de espécies com indivíduos híbridos leva à condições de hibridização entre espécies, onde a convergência para um mesmo pico adaptativo pode ser uma situação factível. Uma análise empírica da execução do algoritmo permite obter tais cenários e inferir a possibilidade de hibridização ou até mesmo a evolução de espécies híbridas para picos adaptativos distintos, que leva por fim ao isolamento reprodutivo. Identificar estas situações evolutivas em tempo de execução é interessante para a resolução de problemas, pois espécies que estabilizam em um mesmo pico adaptativo representam soluções redundantes que podem ser eliminadas. A Figura 5.6 ilustra o caso de ocorrência de hibridização em um cenário de radiação adaptativa para a função Griewank. Na Figura 5.6(a) observam-se duas espécies (2 e 3) ocupando um mesmo vale adaptativo. Isso representa um momento de incerteza em relação a qual zona adaptativa será buscada. A Figura 5.6(b) mostra que a espécie 2 já exhibe convergência para uma zona adaptativa, enquanto prossegue a incerteza em relação à espécie 3. Após 10 iterações, na Figura 5.6(c), é possível verificar que a espécie 3 está convergindo para uma zona adaptativa, o que se confirma na Figura 5.6(d). Nesta mesma figura também é possível verificar que a espécie 6 está convergindo para a mesma zona adaptativa, o que se confirma nas Figuras 5.6(e) e (f).



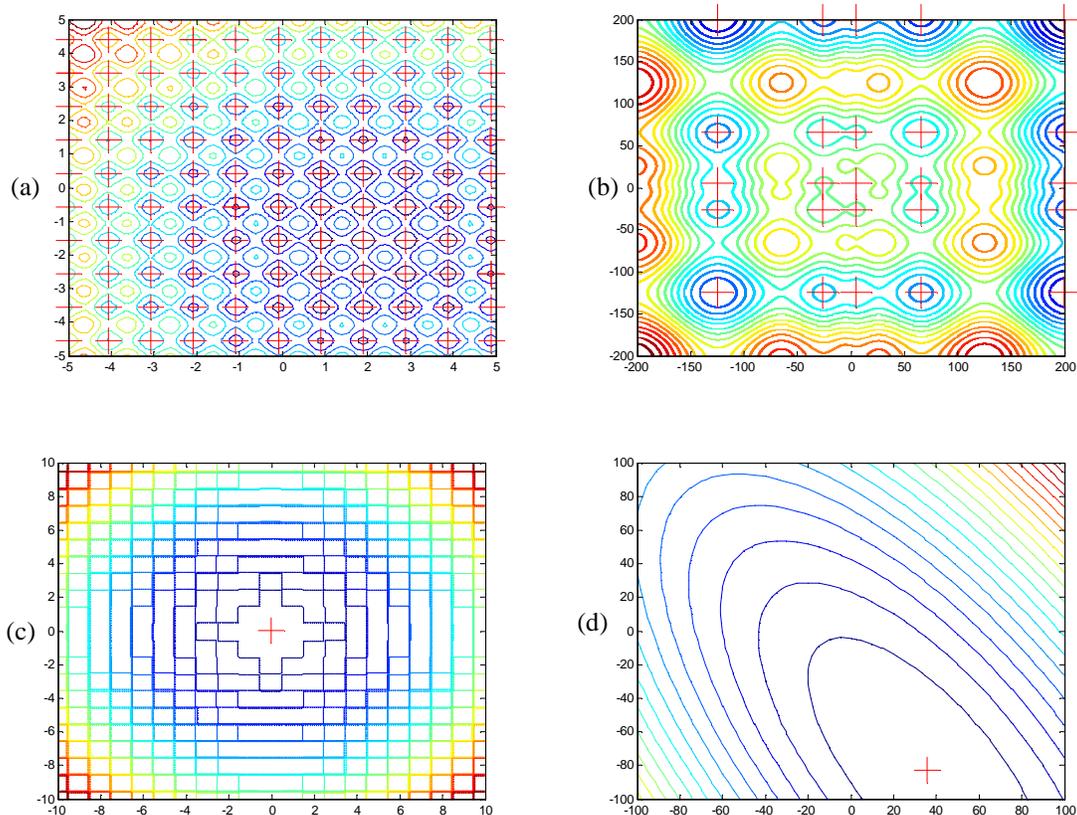
**Figura 5.5.** Especiações ao longo de gerações em curvas de nível da função Griewank. Cada letra representa incremento de 10 gerações: (a) geração 1 e (h) geração 80. Os picos adaptativos de cada espécie estão representados por seus respectivos números e pelo símbolo “+”. Demais indivíduos aparecem representados por outros símbolos.



**Figura 5.6.** Produto final de especiações ao longo do tempo com destaque para a ocorrência de hibridização em vales adaptativos e convergência de espécies para uma mesma zona adaptativa. Os picos adaptativos de cada espécie estão representados por “+”, enquanto os demais indivíduos estão representados por outros símbolos.

A Figura 5.7 mostra exemplos para as demais funções, após 200 gerações. Em todos os casos, fica clara a especiação sob demanda da superfície. Na Figura 5.7(a), um grande número de zonas adaptativas é encontrado; em (b) tem-se outro exemplo com múltiplas zonas adaptativas; em (c) tem-se uma função com grande número de platôs e apenas um

deles representando picos adaptativos (a existência de apenas uma espécie ao final das gerações mostra que a condição de isolamento biológico, considerando zonas adaptativas quasiconvexas, cria uma região de atração, mesmo que os platôs possam ser um entrave para a convergência ao pico adaptativo); e em (d) tem-se uma função convexa e a existência de apenas uma espécie.



**Figura 5.7.** Produto final das especiações após 200 gerações do algoritmo de radiação adaptativa para as funções (a) CEC F9, (b) Schwefel, (c) degrau e (d) CEC F2. Os picos adaptativos de cada espécie estão representados por “+”.

Discutindo sobre um aspecto global dos resultados, é possível concluir que a radiação adaptativa é o resultado da variação temporal de fenótipos e a ocupação de diferentes oportunidades ecológicas. A emergência de espécies mostra-se intrinsecamente relacionada com o habitat, ou seja, embora a especiação simpátrica seja resultado da divergência de fenótipos, as diferentes oportunidades ecológicas serão responsáveis pelo estabelecimento ou não de espécies ao longo do tempo. Isso evidencia como diferentes habitats proporcionam diferentes condições evolutivas a indivíduos e espécies, assim como zonas de hibridização promovem a existência de espécies híbridas, as quais são importantes no entendimento da evolução em ecossistemas, como discutido no Capítulo 2. As dinâmicas

proporcionadas pelo algoritmo de radiação adaptativa resultam em padrões emergentes a partir de simples processos e relações que foram definidos no Capítulo 4.

Voltando-se para a resolução de problemas, fica claro que os padrões de radiação adaptativa representam características de grande interesse. A adaptação sob demanda de superfícies adaptativas significa adaptação sob demanda do problema, que se traduz no surgimento de espécies. Em problemas multimodais, tal característica proporciona uma exploração do espaço de busca por meio da geração de múltiplas espécies, as quais representam a diversidade de soluções, bem como a manutenção destas ao longo do tempo. Em contrapartida, em superfícies monomodais, o algoritmo mantém seu processo de busca com uma espécie apenas, o que promove um esforço computacional concentrado na busca local. Seja qual for o caso, os resultados evidenciam as propriedades emergentes dos processos de especiação simpátrica e seleção natural.

### 5.7.2 Equilíbrio Populacional em Superfícies Adaptativas

O objetivo desta seção é analisar padrões de equilíbrio populacional, capacidade de carga e dinâmica populacional. Através da relação de pressão seletiva, é possível obter uma dinâmica que considera espécies dependentes da qualidade da zona adaptativa, ou seja, quanto maior adaptação maior será a tendência de equilíbrio. Supondo uma superfície adaptativa com múltiplas zonas adaptativas, é possível obter a capacidade de carga relativa a cada zona adaptativa ocupada, evidenciando que a qualidade da oportunidade ecológica influencia diretamente o número de indivíduos na população de uma espécie. A Tabela 5.2 apresenta os parâmetros usados neste experimento.

**Tabela 5.2.** Parâmetros e critérios de parada do algoritmo de radiação adaptativa para o experimento de padrões temporais de especiação e extinção.

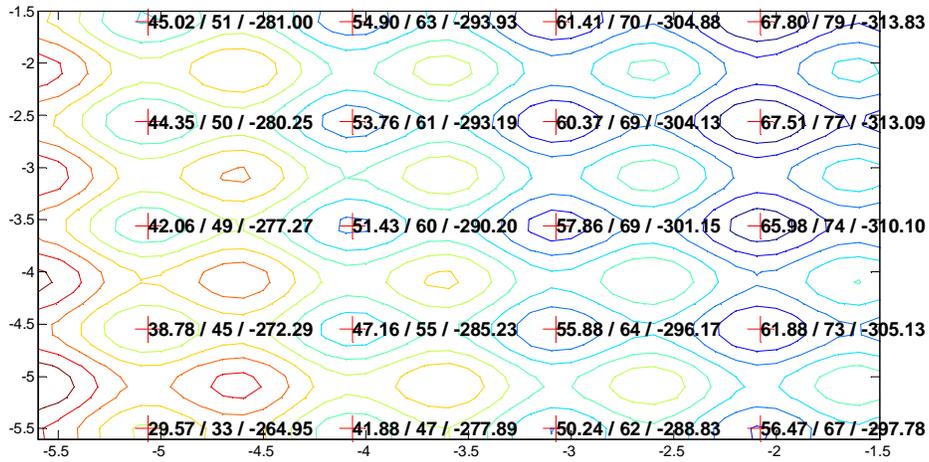
Parâmetros		Critérios de parada
<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>K = 50</math></li> <li>• <math>f_S^{(ref)} = 0,001</math></li> <li>• <math>m_{max} = \infty</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>p_{hd} = 0,01</math></li> <li>• <math>A = 100</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>\omega_{max}: 400</math></li> </ul>

Observações a respeito do experimento:

- Com o objetivo de uma análise visual de resultados em curvas de nível, o domínio da função CEC-F9 foi reduzido para  $[-5,5; -1,5]$ , possibilitando um número reduzido de zonas adaptativas.
- O número de gerações máximo foi aumentado com o objetivo de atingir o maior número possível de zonas adaptativas e espécies estabilizadas.
- O equilíbrio populacional é obtido a partir das últimas 50 gerações, após a estabilização das espécies.

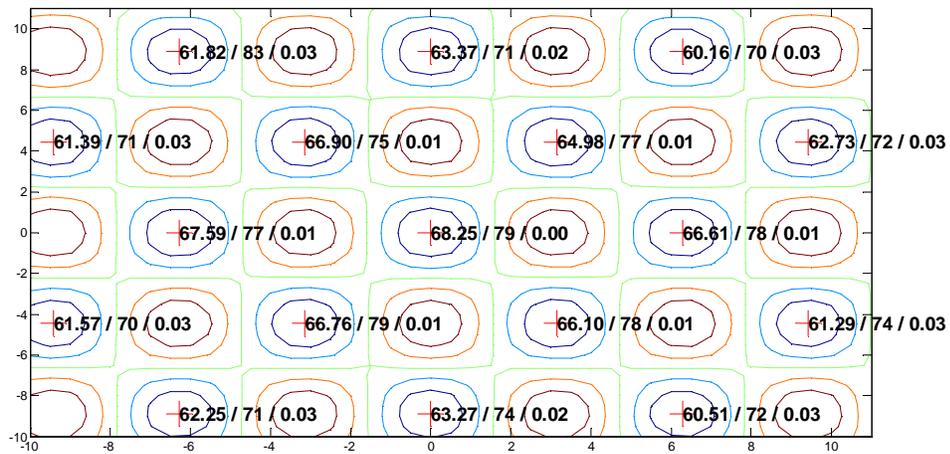
Experimentos mostram, pelo equilíbrio populacional, que o sucesso adaptativo de espécies  $S_f$  está relacionado à qualidade da zona adaptativa. Este sucesso é determinado pelo tamanho da população, ou seja, melhores zonas adaptativas permitem um maior equilíbrio populacional, fato evidenciado em ecossistemas reais, como discutido no Capítulo 4. Considerando a ocupação gradual de zonas adaptativas ao longo do tempo, assim como apresentado na Seção 5.7.1, ao ocupar todas as zonas adaptativas e atingir o número máximo de espécies, estas podem estar estabilizadas e então  $\mathbf{i}^{(f^*)} \approx \mathbf{i}^{(Z^*)}$ , se para  $S_f$  for verdade que  $A_G < \sigma_G$ . Partindo deste ponto, é possível obter o equilíbrio populacional  $o_f^{eq}$  das espécies estabilizadas em seus picos adaptativos. O cálculo de  $o_f^{eq}$  é feito a partir de 50 gerações após a estabilização de cada espécie  $S_f$  durante a execução do algoritmo. Para analisar como superfícies proporcionam diferentes equilíbrios populacionais foram utilizadas três funções distintas: Griewank, CEC-F9 e Schwefel. Considere, inicialmente,  $K=50$  e  $f_S^{(ref)} = 0,001$  para a obtenção de  $s_1$  e  $s_2$ , o que representa baixa pressão seletiva  $\rho_{SP}$  e, por consequência, maiores probabilidades de um indivíduo sobreviver.

A Figura 5.8 ilustra o caso da função CEC-F9 definida no domínio  $[-5,5, -1,5]$ , o qual proporciona a existência de 20 zonas adaptativas e, por consequência, 20 espécies. Cada  $I^{(f^*)} \in S_f$  é representado pelo símbolo “+” juntamente com os seguintes valores separados por “/”: equilíbrio populacional ( $o_f^{eq}$ ), número máximo de indivíduos em 50 gerações ( $\max(o_f^k)$ ) e valor de adaptação ( $\rho_A$ ). Vale lembrar que uma adaptação melhor significa valor menor de  $\rho_A$  por se tratar de zonas adaptativas quasiconvexas (problema de minimização). Uma análise dessa figura evidencia três pontos: (1) O equilíbrio populacional e o número máximo de indivíduos atingido estão relacionados com a qualidade das zonas adaptativas, ou seja, dos habitats; (2) zonas adaptativas de melhor qualidade proporcionam equilíbrios populacionais maiores; e (3) a dinâmica populacional é regida pela superfície adaptativa. Um aspecto a destacar é que, devido à baixa pressão seletiva, o aumento populacional chegou a alguns picos acima de até 58% da capacidade de carga  $K = 50$ , como é o caso da espécie de maior adaptação, que chegou ao pico de 79 indivíduos.

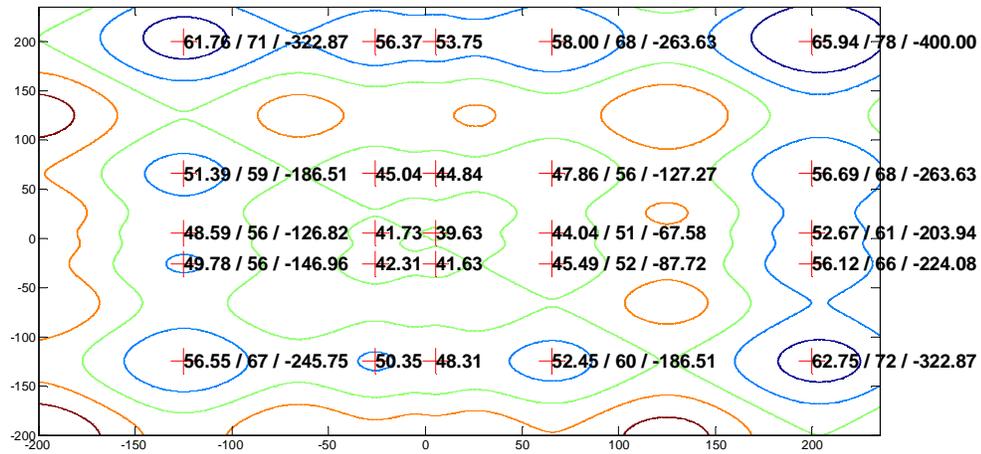


**Figura 5.8.** Capacidade de carga e equilíbrio populacional. Superfície gerada pela função CEC-F9. Os resultados numéricos apresentados são: equilíbrio populacional ( $o_f^{eq}$ ) / número máximo de indivíduos em 50 gerações ( $max(o_f^k)$ ) / valor de adaptação ( $\rho_A$ ).

As figuras seguintes mostram os casos da função Griewank (Figura 5.9) e Schwefel (Figura 5.10), onde a mesma tendência é observada em relação aos equilíbrios populacionais. No caso da função Griewank, por representar uma superfície onde os picos adaptativos possuem qualidades parecidas, o equilíbrio populacional atingido também possui distribuição parecida entre as espécies.



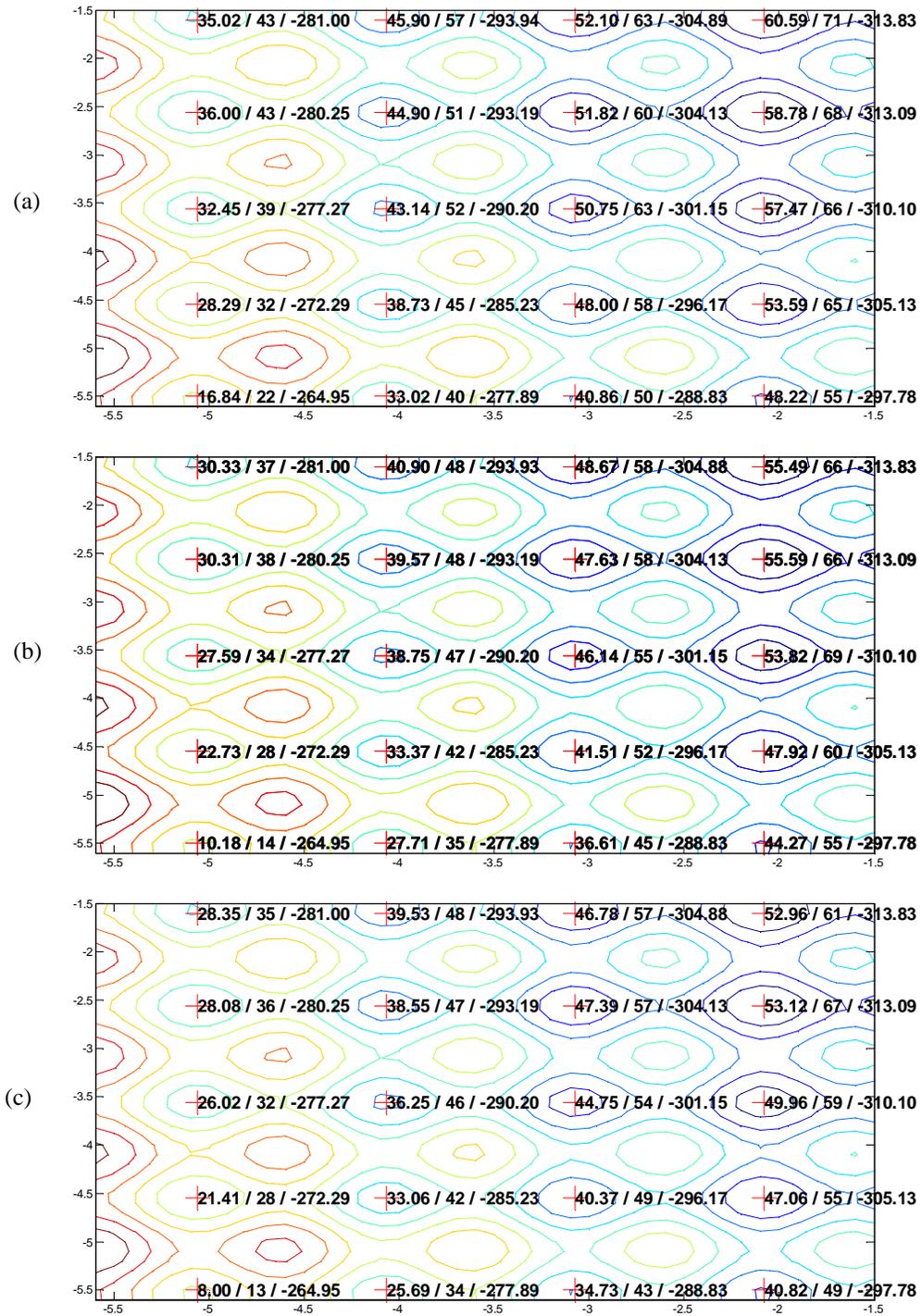
**Figura 5.9.** Capacidade de carga e equilíbrio populacional. Superfície gerada pela função Griewank. Os resultados numéricos apresentados são: equilíbrio populacional ( $o_f^{eq}$ ) / número máximo de indivíduos em 50 gerações ( $max(o_f^k)$ ) / valor de adaptação ( $\rho_A$ ).



**Figura 5.10.** Capacidade de carga e equilíbrio populacional. Superfície gerada pela função Schwefel. Os resultados numéricos apresentados são: equilíbrio populacional ( $o_f^{eq}$ ) / número máximo de indivíduos em 50 gerações ( $max(o_f^k)$ ) / valor de adaptação ( $\rho_A$ ). Observação: por questões de clareza na figura algumas espécies estão apenas representadas por seus equilíbrios populacionais.

Nos casos vistos até o momento, o equilíbrio populacional  $o_f^{eq}$  foi obtido utilizando baixa pressão seletiva, por meio da definição de  $f_S^{(ref)} = 0,001$ , o que proporcionou um aumento populacional que chegou a 58% acima do valor da capacidade de carga. Com base nos experimentos realizados, evidencia-se a influência da pressão seletiva na dinâmica populacional, pois ao definir  $f_S^{(ref)}$  com diferentes valores é possível obter diferentes conformações da distribuição de  $\rho_{SP}$  através de  $s_1$  e  $s_2$ , o que se traduz em diferentes pressões seletivas e diferentes tamanhos populacionais. Como visto no Capítulo 4, quanto maior for  $f_S^{(ref)}$ , maior será a pressão seletiva.

Inicialmente, considerou-se  $f_S^{(ref)} = 0,001$  para uma análise do equilíbrio populacional. Considere agora a função CEC-F9 ainda definida no domínio  $[-5,5, -1,5]$  e diferentes valores de  $f_S^{(ref)}$  maiores que 0,001. A Figura 5.11 ilustra os casos: (a)  $f_S^{(ref)} = 0,01$ ; (b)  $f_S^{(ref)} = 0,1$ ; e (c)  $f_S^{(ref)} = 0,2$ , onde observa-se uma tendência de obtenção de equilíbrios populacionais menores devido à maior pressão seletiva. Vale notar que, quanto maior for a pressão seletiva, o valor de  $o_f^{eq}$  tende a diminuir em relação ao valor de  $K$ . E quanto maior for  $f_S^{(ref)}$ , maior será o efeito de  $\rho_{SP}$  sobre as espécies. Isso leva, inevitavelmente, a uma maior probabilidade de espécies se extinguirem ao longo do tempo.

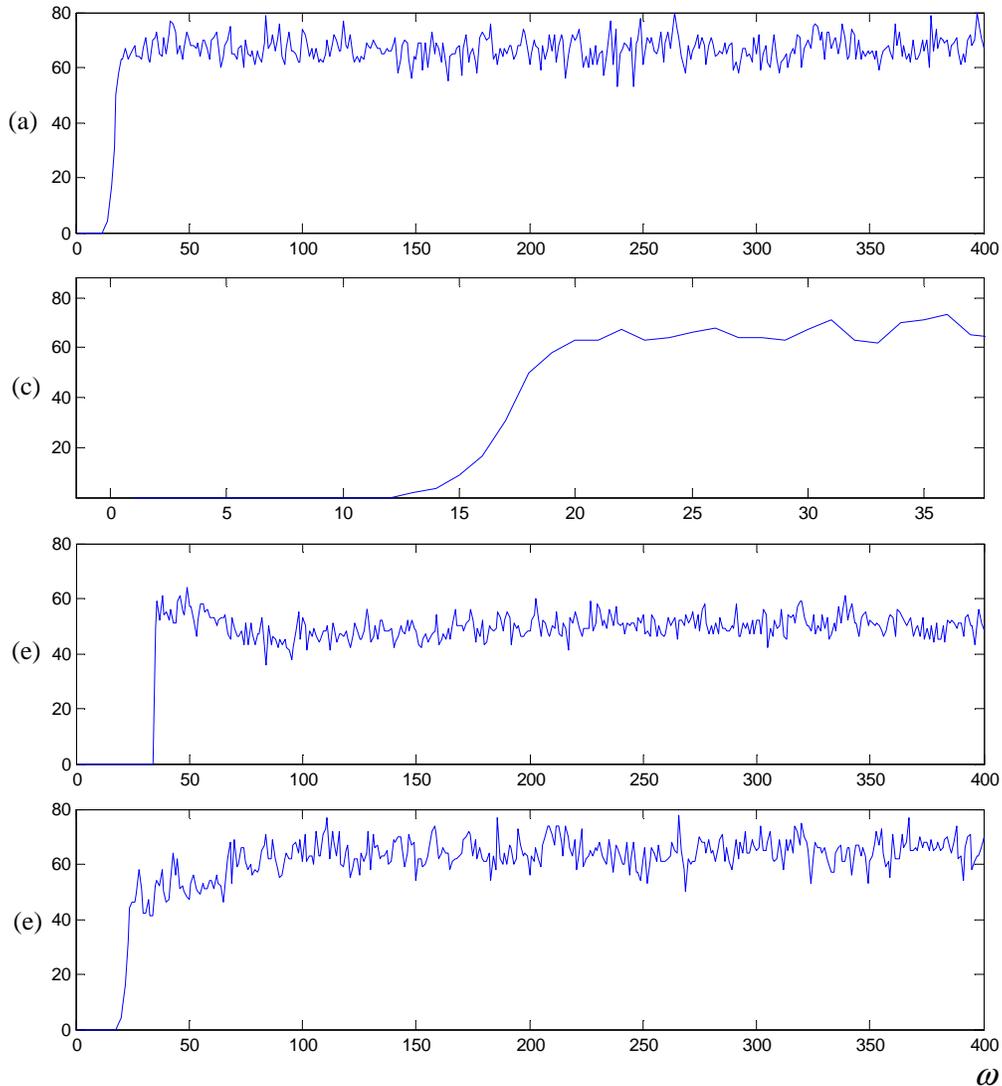


**Figura 5.11.** Diferentes cenários proporcionados por diferentes valores de  $f_s^{(ref)}$ : (a)  $f_s^{(ref)} = 0,01$ ; (b)  $f_s^{(ref)} = 0,1$ ; e (c)  $f_s^{(ref)} = 0,20$ . Os resultados numéricos apresentados são: equilíbrio populacional ( $\rho_f^{eq}$ ) / número máximo de indivíduos em 50 gerações ( $max(o_f^k)$ ) / valor de adaptação ( $\rho_A$ ). Superfície gerada pela função CEC-F9.

Para problemas de otimização o comportamento apresentado é de particular interesse, pois regiões mais promissoras tornam-se automaticamente regiões nas quais a exploração do espaço de busca é intensificada a cada geração. Diante desses resultados ainda resta investigar os padrões emergentes ao longo do tempo, proporcionados pela dinâmica metapopulacional. Os resultados são explorados nas duas seções seguintes.

### 5.7.3 Ciclo Populacional

O primeiro passo para o entendimento da dinâmica populacional do algoritmo de radiação adaptativa se concentrará em uma análise individual de espécies. Com isso é possível extrair os padrões de evolução do número de indivíduos ao longo do tempo e a relação com a capacidade de carga. Os resultados obtidos evidenciam uma das propriedades mais importantes do algoritmo: a presença de padrões de ciclos populacionais como os discutidos na Seção 5.5.1 e equivalentes aos encontrados em ecossistemas reais. Para a resolução de problemas, os ciclos populacionais representam o autoajuste do número de soluções ao longo do tempo. Em conjunto com a qualidade da zona adaptativa, os ciclos representam um processo de múltiplas buscas locais concentrando-se em regiões mais promissoras do espaço de busca, durante todo o processo de busca. Para fazer esta análise, será usada a função CEC-F9 e as diversas espécies geradas pela sua superfície. A base é o experimento da seção anterior. A Figura 5.12 mostra uma análise de três casos de espécies geradas nesta superfície. A Figura 5.12(a) mostra um caso em que o aumento populacional atingiu um certo ponto e se manteve até o fim das 40 gerações. A Figura 5.12(b) mostra o mesmo caso, porém em menos gerações, o que evidencia que o aumento populacional é exponencial durante oito gerações até atingir a capacidade de carga da zona adaptativa. A Figura 5.12(c) mostra um caso em que o tamanho populacional diminui após 50 gerações. Casos assim possuem causa na própria definição de relação de pressão seletiva: se espécies com melhor adaptação surgem com o tempo, estas exercem pressão sobre espécies já existentes e com menor adaptação podendo, inclusive, ocasionar diminuição no tamanho populacional dessas espécies já existentes. Por fim, a Figura 5.12(d) mostra um caso similar ao (c), porém com aumento populacional, encontrando estabilização após 70 gerações. Os padrões encontrados mostram-se similares aos discutidos na Seção 5.5.1, o que evidencia mais uma característica do algoritmo de radiação adaptativa: o ajuste do tamanho populacional com base na qualidade relativa das zonas adaptativas e de picos adaptativos de espécies. Para problemas de otimização, os padrões de ciclo populacional são de particular interesse, pois representam o ajuste automático do número de soluções ao longo do tempo, dependentes da qualidade de ótimos locais encontrados.



**Figura 5.12.** Tamanho populacional ao longo das gerações  $\omega$  representando ciclos populacionais. Cada um dos quatro casos representa uma espécie gerada na superfície CEC-F9.

#### 5.7.4 Padrões Temporais de Especiação e Extinção

Como visto no Capítulo 2, existem diversos fatores que podem levar uma espécie à extinção. Dentre os principais, destacam-se mudanças ambientais, que muitas vezes de forma abrupta não permitem que espécies se adaptem em tempo a novos habitats. Porém, considerando que ecossistemas são estáticos, as espécies estão basicamente sujeitas a pressão seletiva exercida em um contexto de interação mútua e com ambientes invariantes no tempo. Dentro do contexto das superfícies adaptativas, este cenário remete a influência de três fatores que podem ser determinantes na extinção de uma espécie: (1) a conformação da superfície adaptativa; (2) a adaptação de indivíduos e espécies; e (3) o número de indivíduos de uma espécie. Os três fatores influenciam diretamente a relação de pressão

seletiva e como ela atuará na determinação da existência ou não de certos fenótipos nas populações de espécies. Os experimentos realizados nesta seção possuem o objetivo de mostrar a influência destes fatores e como eles são determinantes para a radiação adaptativa, que considera diferentes dinâmicas temporais de especiação e extinção. Sendo assim, para obter diferentes efeitos serão analisados:

- (1) Diferentes valores para  $f_S^{(ref)}$ . A variação de  $f_S^{(ref)}$  mostra que maior ou menor efeito da pressão seletiva leva a diferentes cenários de radiação adaptativa.
- (2)  $K$ . Maiores ou menores capacidades de carga permitem mais ou menos indivíduos em uma espécie. Baixos valores de  $K$  promovem maiores taxa de extinção.
- (3) Três superfícies adaptativas distintas que representam diferentes tipos de habitats, geradas, respectivamente, pelas funções CEC-F9, Griewank e Schwefel. A principal função considerada nestes experimentos é a CEC-F9, devido à heterogeneidade dos habitats.

Para a realização dos experimentos, os demais parâmetros são fixos e definidos com os valores da Tabela 5.3.

**Tabela 5.3.** Parâmetros e critérios de parada do algoritmo de radiação adaptativa para o experimento de padrões temporais de especiação e extinção.

Parâmetros		Critérios de parada
<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>K</math> (variável)</li> <li>• <math>f_S^{(ref)}</math> (variável)</li> <li>• <math>m_{max} = \infty</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>p_{hd} = 0,01</math></li> <li>• <math>A = 100</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>\omega_{max}: 400</math></li> </ul>

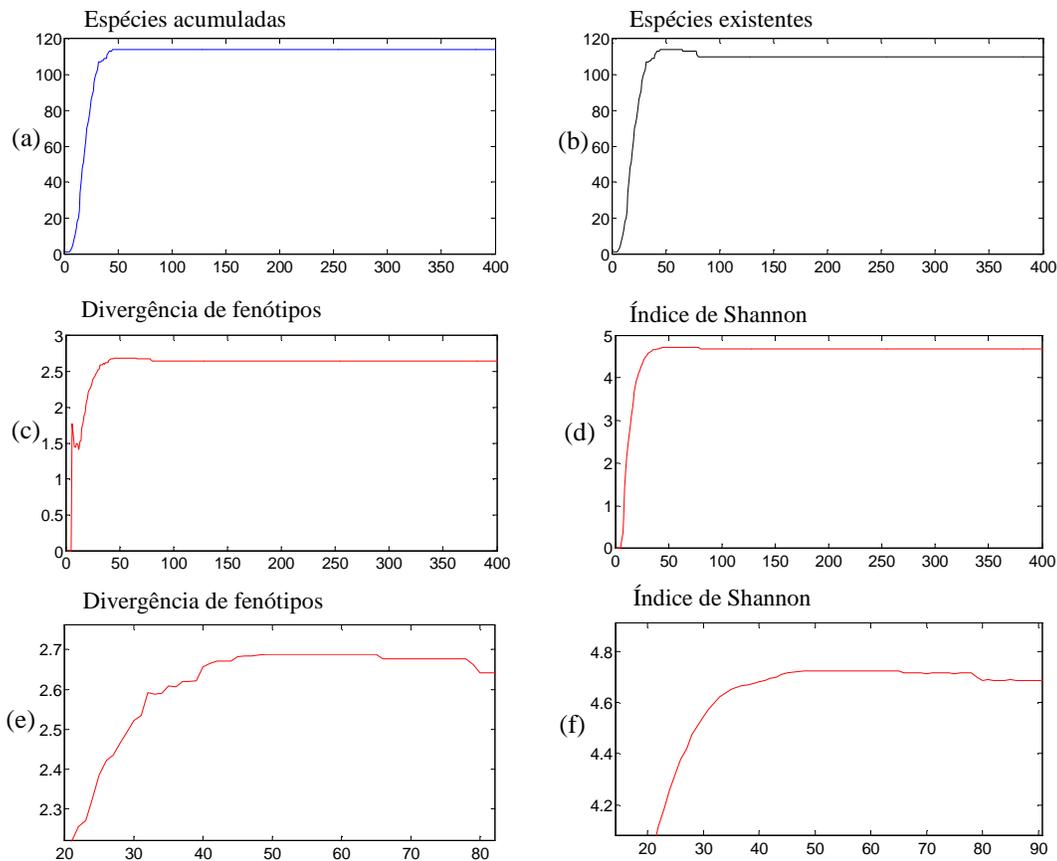
Para analisar o efeito de diferentes dinâmicas populacionais de especiação e extinção, serão usados quatro diferentes gráficos que mostram medidas ao longo do tempo:

- (1) Surgimento de espécie por geração, de modo que a geração 400 detém o valor do número total e cumulativo de espécies que surgiram;
- (2) Gráfico do número corrente de espécies por geração, que são espécies com sucesso evolutivo, ou seja, existentes na geração atual;
- (3) Divergência de fenótipos;
- (4) Índice de Shannon.

A pressão seletiva é dependente do número de fenótipos existentes em uma espécie. Logo, quanto maior o número de indivíduos da mesma espécie, menor a probabilidade de uma espécie se extinguir, desde que essa não ultrapasse o limite da capacidade de carga. Para analisar o efeito da extinção, o caso de  $K = 10$  é interessante, pois representa uma pequena diversidade de fenótipos. A seguir, quatro subseções apresentam exemplos de diferentes padrões de dinâmicas populacionais que podem ser obtidas pelo algoritmo de radiação adaptativa.

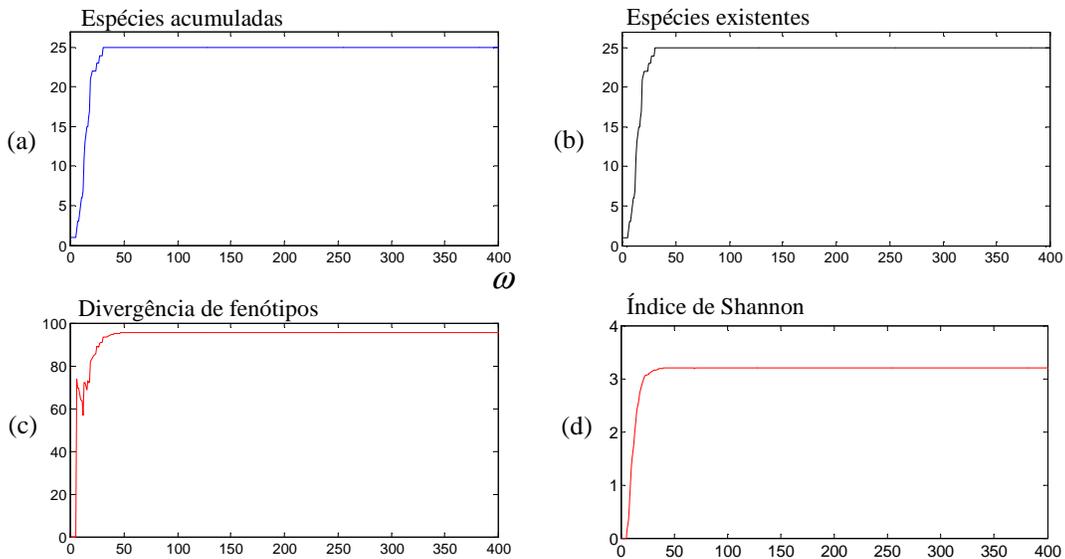
5.7.4.1 Efeito da Baixa Pressão Seletiva

O primeiro experimento consiste em utilizar o mesmo cenário já apresentado em seções anteriores:  $K = 50$  e  $f_S^{(ref)} = 0,001$ . Para a função CEC-F9, a Figura 5.13(a) ilustra o total de espécies originadas e a Figura 5.13(b) mostra o total de espécies existentes. Ao final de 400 gerações, surgiram 114 espécies e foram mantidas 110. Uma análise mais profunda dos resultados mostra que o desaparecimento de três espécies foi consequência da fusão por convergência a um mesmo pico adaptativo. Na Figura 5.13(c) e (e) tem-se a divergência de fenótipos, enquanto em (d) e (f) é apresentado o índice de Shannon, sendo que em (e) e (f) o gráfico se apresenta em escala ampliada. As quatro figuras mostram um padrão de diversidade temporal, onde a diversidade de espécies mostra-se intimamente relacionada à divergência de fenótipos e ao índice de Shannon. Ou seja, é possível notar que os padrões dos índices se mantêm similares ao longo do tempo, o que permite concluir que a diversidade de espécies só é atingida por meio da diversidade de fenótipos. Outro ponto a destacar é que a divergência de fenótipos é diretamente proporcional ao domínio da superfície adaptativa e do número de dimensões.

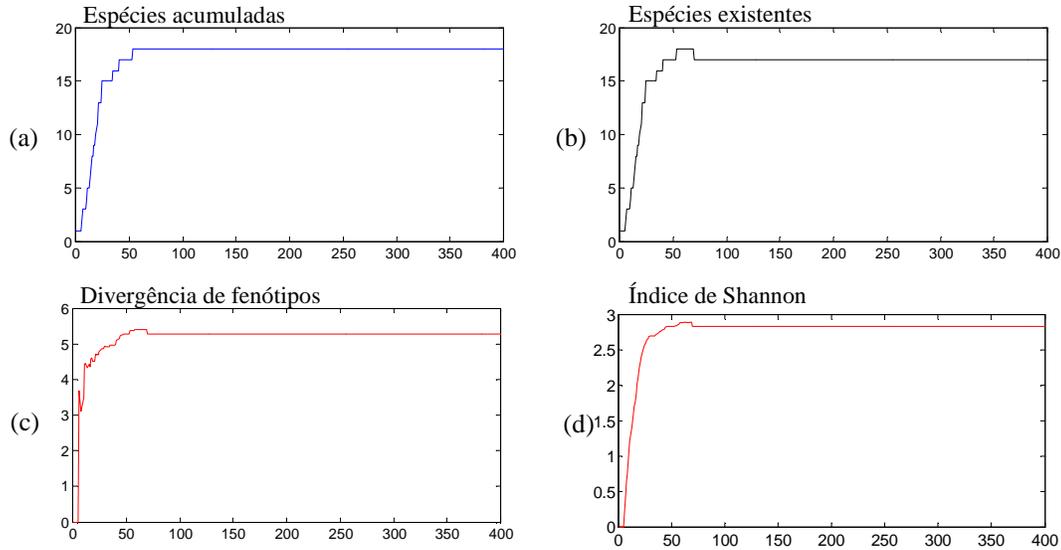


**Figura 5.13.** Análise de diversidade, especiação e extinção ao longo das gerações  $\omega$  para a superfície gerada pela função CEC F9 com  $K = 50$  e  $f_S^{(ref)} = 0,001$ .

Para a superfície gerada pela função Schwefel, o padrão mostra a existência de 25 espécies acumuladas e 25 espécies existentes, o que significa a não existência de espécies híbridas ao longo do tempo e a ocupação de cada zona adaptativa existente no domínio por apenas uma espécie. O índice de Shannon é, portanto, menor, como mostra a Figura 5.14. A divergência de fenótipos, dependente do domínio da superfície, mostra um padrão similar ao esperado dado o maior domínio em comparação à função CEC-F9. A tendência se mantém quando se considera a superfície gerada pela função Griewank. No exemplo da Figura 5.15, existem algumas peculiaridades, como o número de espécies menor devido à menor quantidade de zonas adaptativas, e ainda o desaparecimento de espécies ao longo das gerações. Os padrões de diversidade de espécies se mantiveram segundo se observa nas Figuras 5.15(c) e (d). Seja qual for o caso, é possível constatar que a quantidade de espécies geradas ao longo do tempo é uma demanda da superfície adaptativa, o que reforça os resultados obtidos na Seção 5.7.1. Para problemas de otimização isso representa um grau de diversidade de soluções que varia de acordo com a multimodalidade do problema em questão.



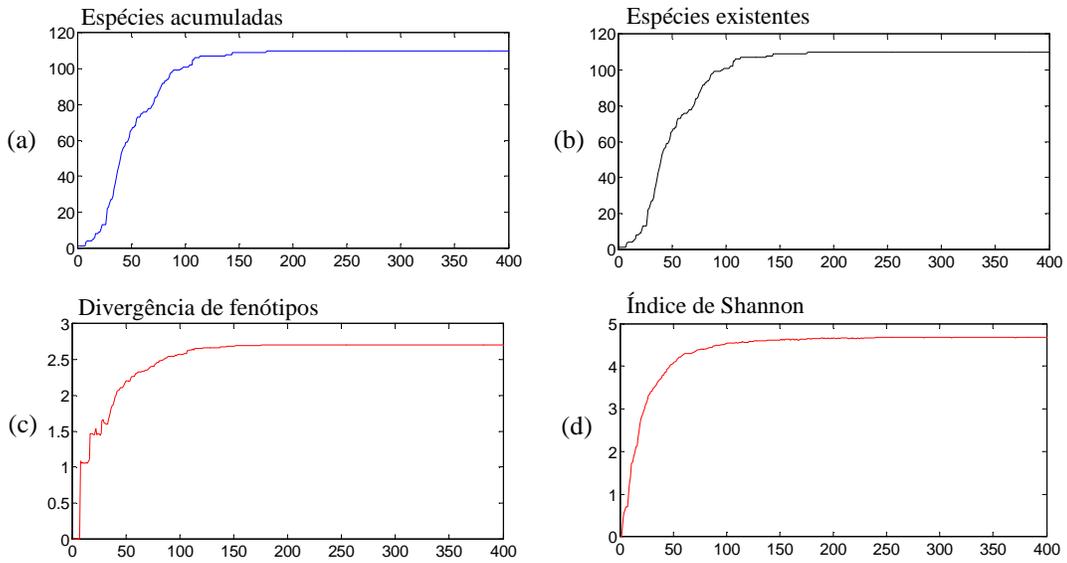
**Figura 5.14.** Análise de diversidade, especiação e extinção ao longo de gerações  $\omega$  para a superfície gerada pela função Schwefel com  $K = 50$  e  $f_S^{(\text{ref})} = 0,001$ .



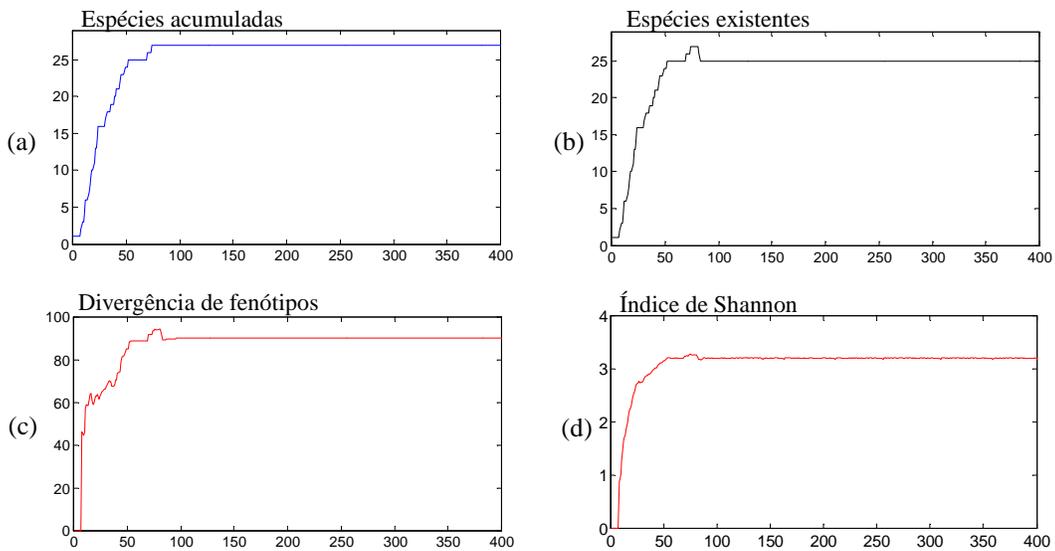
**Figura 5.15.** Análise de diversidade, especiação e extinção ao longo de gerações  $\omega$  para a superfície gerada pela função Griewank com  $K = 50$  e  $f_S^{(\text{ref})} = 0,001$ .

#### 5.7.4.2 Efeito da Baixa Capacidade de Carga

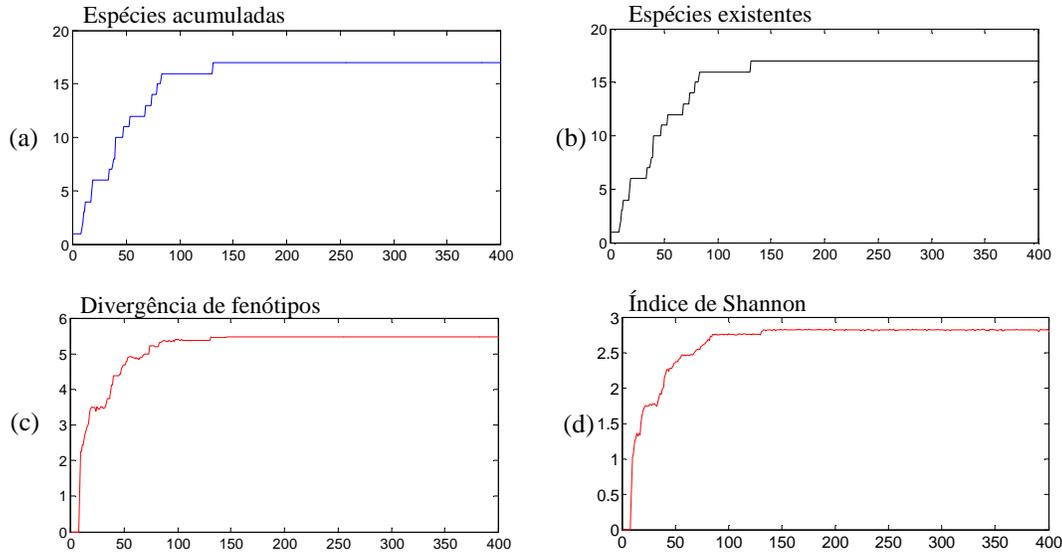
A diminuição da capacidade de carga limita o número de indivíduos de todas as espécies geradas em relação à sua zona adaptativa. O resultado emergente é um tempo maior de radiação adaptativa, ou seja, a taxa de surgimento de espécies diminui quando  $K$  tende a um valor cada vez menor. Para a função CEC-F9 (Figura 5.16), 111 espécies surgiram com a manutenção de 110 ao final de 400 gerações, indicando que a diversidade de indivíduos está relacionada à taxa de especiação, porém não ao resultado final das especiações, atingindo quantidades de espécies equivalentes com  $K = 10$  às obtidas com o maior valor  $K = 50$  da seção anterior. Esta tendência se manteve nos demais casos: Schwefel (Figura 5.17) e Griewank (Figura 5.18). Mais um ponto a se destacar é que os padrões de diversidade entre divergência de fenótipos e índice de Shannon se mantém, ou seja, a diversidade de fenótipos só é atingida com a diversidade de espécies, mesmo quando a diversidade intraespecífica é menor devido a menores valores de  $K$ .



**Figura 5.16.** Análise de diversidade, especiação e extinção ao longo de gerações  $\omega$  para a superfície gerada pela função CEC-F9 com  $K = 10$  e  $f_s^{(ref)} = 0,001$ .



**Figura 5.17.** Análise de diversidade, especiação e extinção ao longo de gerações  $\omega$  para a superfície gerada pela função Schwefel com  $K = 10$  e  $f_s^{(ref)} = 0,001$ .

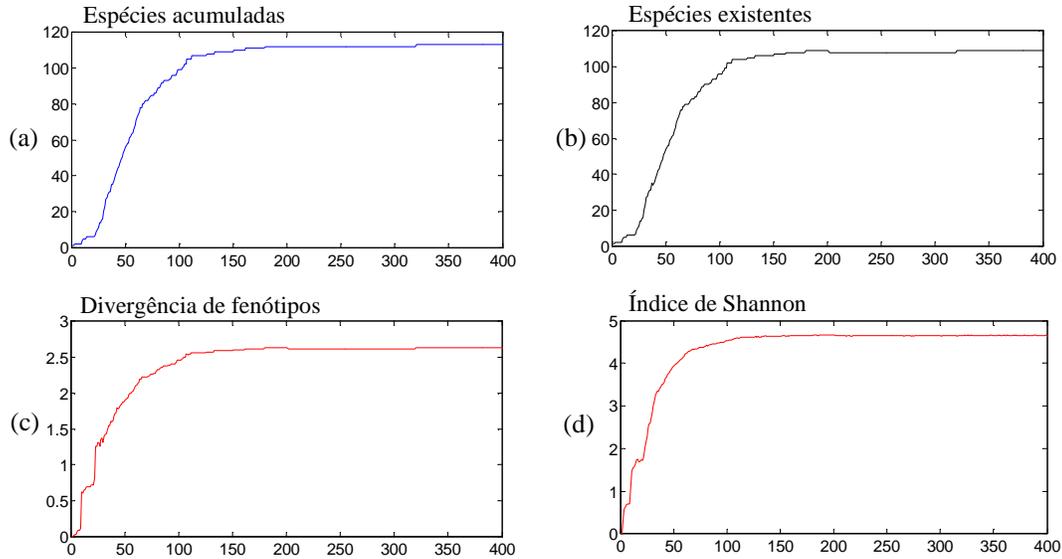


**Figura 5.18.** Análise de diversidade, especiação e extinção ao longo de gerações  $\omega$ , para a superfície gerada pela função Griewank com  $K = 10$  e  $f_S^{(ref)} = 0,001$ .

### 5.7.4.3 Efeito de Diferentes Pressões Seletivas

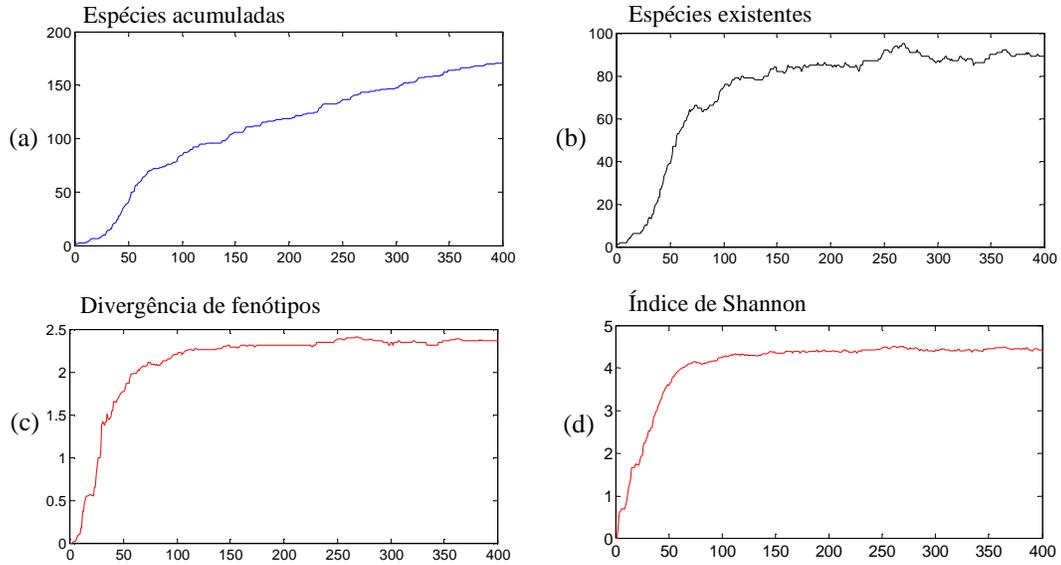
Nesta seção serão mostrados resultados referentes à variação da pressão seletiva fazendo com que ela tenha maior influência na sobrevivência de indivíduos e espécies. Como visto no Capítulo 4 e na Seção 5.2.2, o parâmetro  $f_S^{(ref)}$  é responsável por definir diferentes padrões de pressão seletiva e dinâmicas de radiação adaptativa. Foram definidos quatro cenários de pressão seletiva compondo os seguintes valores para  $f_S^{(ref)}$ : 0,001; 0,01; 0,1 e 0,2. O primeiro caso foi utilizado em todos os experimentos das seções anteriores, o que representou uma baixa pressão seletiva. Os demais casos serão responsáveis por diferentes padrões de radiação adaptativa, como mostrarão os gráficos obtidos nos experimentos dessa seção. Os experimentos mostrarão que, quanto maior for  $f_S^{(ref)}$ , maior será a pressão seletiva, o que resultará em maiores taxas de especiação e extinção.

A primeira superfície a ser analisada será a da função CEC-F9. Considere como referência inicial os casos apresentados nas seções anteriores, com  $f_S^{(ref)} = 0,001$ . Aumentando  $f_S^{(ref)}$  para 0,01 é esperado um maior efeito da pressão seletiva em espécies de menor adaptação e na Figura 5.16(a) é possível observar que na geração 141 atingiu-se 109 espécies e na geração 176 um total de 110 espécies. Em contrapartida, na Figura 5.19(a) observa-se que o aumento de  $f_S^{(ref)}$  para 0,01 na superfície CEC-F9 mostrou que a ocupação gradual de zonas adaptativas ocorre mesmo sob maior pressão seletiva, pois atingiu-se 109 espécies na geração 133 e 110 na geração 151.

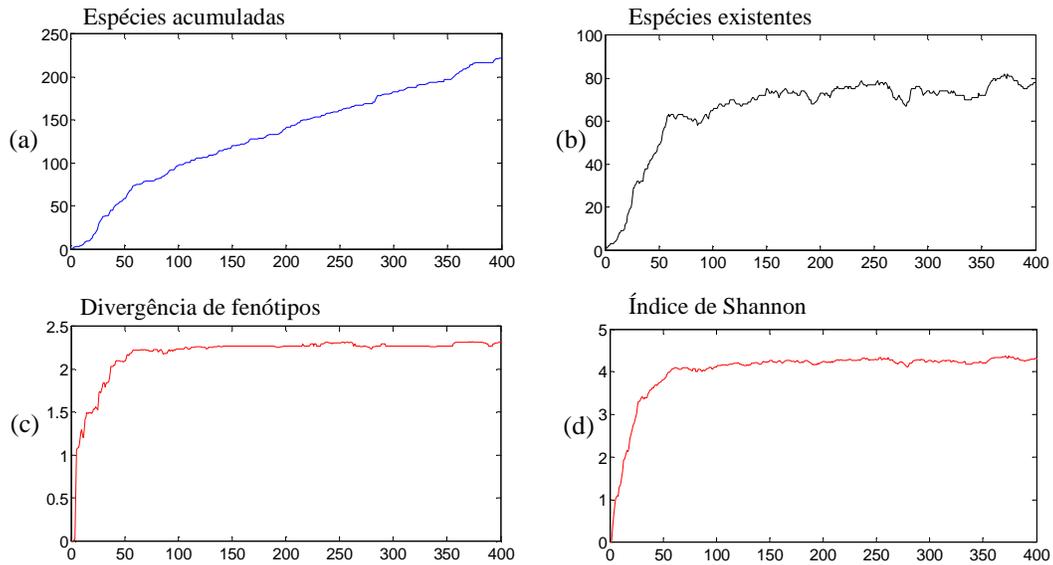


**Figura 5.19.** Análise de diversidade, especiação e extinção ao longo de gerações  $\omega$  para a superfície gerada pela função CEC-F9 com  $K = 10$  e  $f_s^{(\text{ref})} = 0,01$ .

Aumentando dez vezes mais o valor de  $f_s^{(\text{ref})}$ , portanto, valendo 0,1, é esperado um efeito maior da pressão seletiva. A Figura 5.20 indica um padrão de especiação e extinção ao longo do tempo proporcionado pelo maior efeito da pressão seletiva. Quando uma espécie extingue-se, deixa vaga a oportunidade ecológica que ocupava, o que favorece a especiação e ocupação dessa oportunidade por outra espécie. Esse padrão é evidenciado na Figura 5.20(a), que apresenta o número de espécies que surgiram ao longo do tempo. São atingidas 110 espécies na geração 166 e chegando ao final de 400 gerações com 171 espécies. O padrão de ocupação de zonas adaptativas mostra-se o mesmo que em pressões seletivas menores. Obteve-se uma tendência linear de aumento de espécies que surgiram ao longo do tempo a partir da geração 70. O padrão exibido no gráfico da Figura 5.20(b) apresenta uma oscilação no número de espécies, indicando a ocorrência de extinções ocasionadas pela pressão seletiva. O número máximo de espécies simultaneamente existindo foi de 95, indicando que maior pressão seletiva ocasiona menor diversidade de espécies, que se mantém ao longo do tempo, embora o número total de espécies que surgem seja maior. Tais padrões também são evidenciados em uma análise da Figura 5.20(c) e (d), que indica menor divergência de fenótipos e menor índice de Shannon ao longo das gerações.



**Figura 5.20.** Análise de diversidade, especiação e extinção ao longo de gerações  $\omega$  para a superfície gerada pela função CEC-F9 com  $K = 10$  e  $f_S^{(ref)} = 0,1$ .

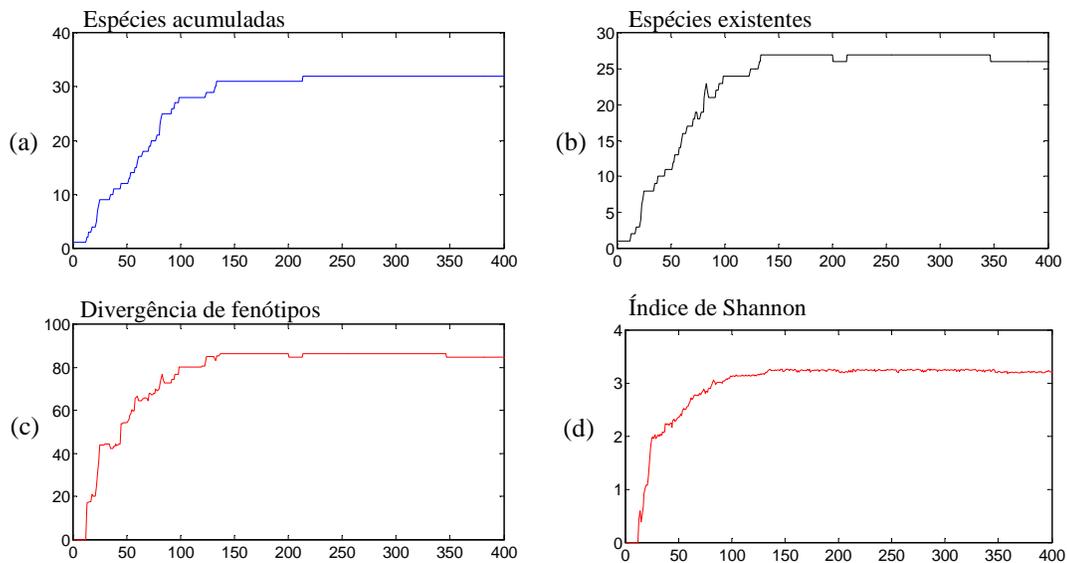


**Figura 5.21.** Análise de diversidade, especiação e extinção ao longo de gerações  $\omega$  para a superfície gerada pela função CEC-F9 com  $K = 10$  e  $f_S^{(ref)} = 0,2$ .

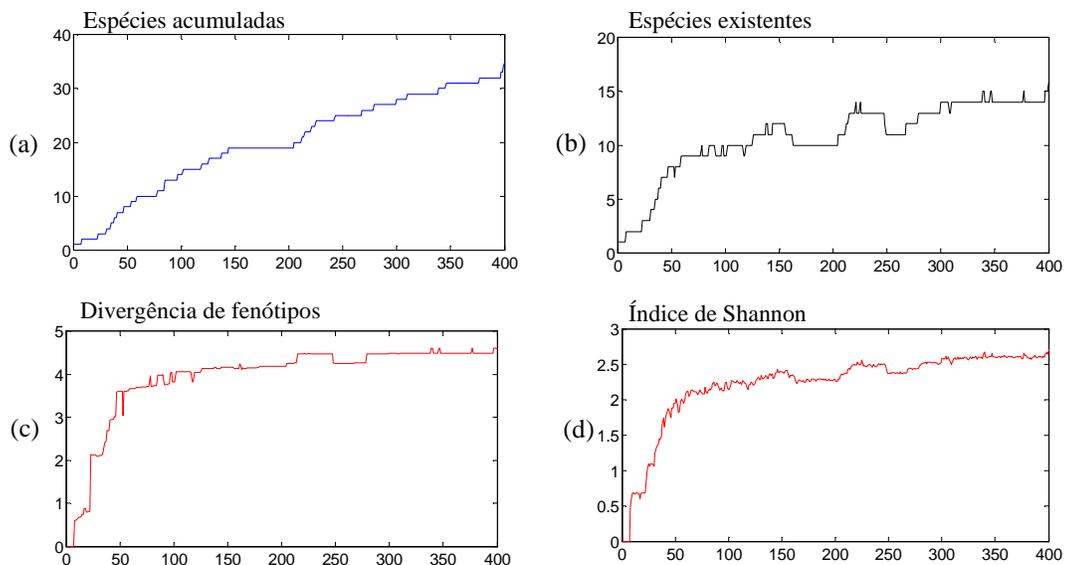
O padrão mantém-se o mesmo das análises anteriores quando se considera aumentar  $f_S^{(ref)}$  para 0,2 e, portanto, um aumento no efeito da pressão seletiva. A mesma oscilação no número de espécies pode ser observada na Figura 5.21(b). Porém, pelo maior efeito da pressão seletiva, observa-se um pico de existência de espécies igual a 82, que representou uma diminuição de mais de 13% em relação ao caso anterior, de  $f_S^{(ref)} = 0,1$ . Com a maior

liberação de zonas adaptativas devido à extinção de espécies, maior foi o número de espécies que surgiram ao longo do tempo, chegando a 222 ao final de 400 gerações.

Diferentes padrões são observados nas funções Schwefel e Griewank. Na primeira fica evidente que, embora a pressão seletiva tenha aumentado, o efeito não foi suficiente para causar muitas extinções ao longo do tempo. Na função Griewank a pressão seletiva mostrou-se com grande efeito, visto que o máximo de espécies que se atingiu foi 16 na geração 400 e 15 na geração 340.



**Figura 5.22.** Análise de diversidade, especiação e extinção ao longo de gerações  $\omega$  para a superfície gerada pela função Schwefel com  $K = 10$  e  $f_S^{(\text{ref})} = 0,2$ .



**Figura 5.23.** Análise de diversidade, especiação e extinção ao longo de gerações  $\omega$  para a superfície gerada pela função Griewank com  $K = 10$  e  $f_S^{(\text{ref})} = 0,2$ .

Por fim, é possível concluir que o parâmetro  $f_S^{(ref)}$  conduz à variação da dinâmica de especiação e extinção, o que permite obter diferentes padrões de radiação adaptativa em uma mesma superfície adaptativa. Para a resolução de problemas a variação desses padrões pode levar a diferentes cenários de otimização e, por consequência, a diferentes tipos de resultados. Portanto, os resultados obtidos nesta seção guiarão a aplicação do algoritmo de radiação adaptativa na resolução de problemas em espaços contínuos multidimensionais. Uma análise de como diferentes padrões de radiação adaptativa estão relacionados à problemas de otimização será feita na seção seguinte.

## 5.8 Padrões de Ecossistemas em Superfícies Adaptativas e Otimização de Funções no Espaço $\mathcal{R}^p$

Os resultados da seção anterior evidenciam que a computação proporcionada pelo algoritmo de radiação adaptativa apresenta padrões temporais similares aos encontrados em ecossistemas reais. Também foi observado o que esses padrões podem significar quando a atenção se volta a problemas de otimização. Este cenário motiva uma análise mais profunda voltada a problemas desafiadores em espaços maiores que duas dimensões. Portanto, serão usadas superfícies geradas pelas funções da competição do CEC 2005 em 10 dimensões. Os seguintes experimentos são abordados nesta seção:

- (1) Seção 5.8.1. *Trade-off* entre Diversidade Inter e Intraespecífica. Estudo sobre o *tradeoff* entre a diversidade inter e intraespecífica, relação com desempenho de otimização e *tradeoff exploration-exploitation* de otimização. O objetivo final é encontrar um equilíbrio entre o número máximo de espécies  $m_{max}$  e capacidade de carga  $K$  de modo a obter um melhor desempenho de otimização.
  - (2) Seção 5.8.2. Aumento do Número de Espécies e Convergência de Adaptação. Estudo da influência do aumento do número de espécies  $m$  no desempenho de otimização.
  - (3) Seção 5.8.3. Efeito da Diversidade Intraespecífica. Estudo da influência da divergência de fenótipos na diversidade intraespecífica e desempenho de otimização.
  - (4) Seção 5.8.4. Algoritmo Sem Pseudodiferencial. Estudo do algoritmo de radiação adaptativa sem pseudodiferencial e desempenho de otimização.
  - (5) Seção 5.8.5. Fixando um Número Máximo de Chamadas à Função-Objetivo. Estudo de desempenho de otimização onde o critério de parada é o número de chamadas à função objetivo, assim como na competição do CEC 2005.
  - (6) Seção 5.8.6. Ganho de Adaptação e Convergência de Adaptação. Estudo sobre convergência máxima do algoritmo de radiação adaptativa, onde o critério de parada é o ganho de adaptação.
-

Para viabilizar um menor custo computacional, a quantidade de amostras do conjunto  $A$  foi diminuída para  $A = 10$ , visto que valores baixos de amostra significam um menor esforço numérico na obtenção da curva de adaptação, mantendo a precisão na obtenção da informação a respeito da relação de isolamento biológico, como discutido no Capítulo 4. Novamente, cada um dos experimentos utilizará diferentes conjuntos de parâmetros, que serão discutidos em suas respectivas seções. A obtenção dos valores para a análise dos experimentos se dá sempre ao final de uma geração ou ao final de execução do algoritmo. A medida principal é definida como o **erro absoluto**, calculado a partir do indivíduo com melhor adaptação dentre todas as espécies  $\mathbf{i}^{(*)}$  usando a seguinte equação:

$$e(\mathbf{i}^{(*)}) = |\rho_A(\mathbf{i}^{(*)}) - \rho_A(\mathbf{i}^{(F*)})| \quad (5.5)$$

onde  $\mathbf{i}^{(F*)}$  corresponde à melhor solução do problema, ou seja, aquela que fornece a melhor adaptação em uma superfície  $F$ . Uma solução é interpretada aqui como um vetor de  $p$  atributos fenotípicos, todos considerados contínuos, o que permite associar a solução a um ponto no  $\mathcal{R}^p$ . Para cada função o algoritmo é executado 25 vezes. A média e o desvio padrão das 25 execuções são definidos como  $\bar{e}$  e  $\sigma$ , respectivamente, e são usados para compor as tabelas de análises experimentais de  $n$  funções para  $s$  diferentes cenários. A apresentação das tabelas e o significado das legendas são exemplificados abaixo.

Tabela 5.4. Tabela-exemplo dos resultados dos experimentos da Seção 5.8.

	<b>Cenário 1</b>	...	<b>Cenário s</b>
<b>F1</b>	$\bar{e}_{11} \pm \sigma_{11}$	...	$\bar{e}_{1s} \pm \sigma_{1s}$
$\vdots$	$\vdots$	...	$\vdots$
<b>Fn</b>	$\bar{e}_{n1} \pm \sigma_{n1}$	...	$\bar{e}_{ns} \pm \sigma_{ns}$
<b>M</b>	$\bar{e}_1 \pm \sigma_1$	...	$\bar{e}_s \pm \sigma_s$

Cada coluna das tabelas equivale a um cenário de um determinado experimento. Cada linha da tabela equivale a uma função (**F1 a Fn**). Cada célula apresenta o erro  $\bar{e}$  e o desvio padrão  $\sigma$  de uma função. Uma avaliação geral para cada um dos  $s$  cenários é feita pela média de todos os erros  $\bar{e}$  das  $n$  funções, indicada na última linha de cada tabela por “**M**”. Valores em negrito e linhas ou colunas realçadas em tons de cinza são resultados em destaque. Algumas tabelas também possuem o melhor resultado em negrito para uma determinada função, assim como em destaque alguns resultados pertinentes a cada experimento.

### 5.8.1 Trade-off entre Diversidade Inter e Intraespecífica

Como já mencionado em diversos trechos da tese, um dos padrões emergentes de ecossistemas mais importantes é a diversidade de espécies e indivíduos ao longo do tempo. Como visto no Capítulo 2, entender como ocorrem padrões de diversidade é essencial para se entender a própria evolução e adaptação, sendo que não apenas a diversidade de espécies mostra-se essencial, mas também a diversidade de fenótipos em uma única espécie.

Diferentes padrões de evolução são encontrados na natureza, porém sabe-se que uma rápida adaptação favorece o estabelecimento de novas espécies. Sendo a diversidade um aspecto de muita importância na evolução de espécies, qual seria o seu papel na adaptação é ponto central a ser investigado neste capítulo.

Um dos aspectos levantados pela teoria de *shifting balance* de Wright é a relação entre quantidade de espécies (ou subraças) isoladas e a convergência evolutiva para o pico de maior adaptação em uma superfície adaptativa (Wright, 1932), que se traduz em diversidade interespecífica. Sabendo que a diversidade intraespecífica também é essencial para a adaptação, seria natural pensar em uma relação entre os dois tipos de diversidades.

Para pensar em uma convergência ótima em termos de diversidade, é possível pensar se um maior número de espécies com número reduzido de indivíduos favorece a convergência, ou, por outro lado, um grande número de indivíduos e poucas espécies. É possível identificar, portanto, um *trade-off* entre diversidade intra e interespecífica. Tal relação pode ser comparada diretamente com outro *trade-off* bem conhecido quando se estuda meta-heurísticas para otimização: o *trade-off exploration-exploitation* (Eiben & Schippers, 1998). Enquanto que o “exploration” é representado por espécies, a “exploitation” é representada por indivíduos. Observa-se mais uma clara analogia entre ecossistemas e problemas de otimização. Dois casos de estudo são discutidos e analisados através do erro absoluto e de um número máximo e constante de gerações.

5.8.1.1 *Trade-off em um Caso Extremo: A Existência de Apenas Uma Espécie*

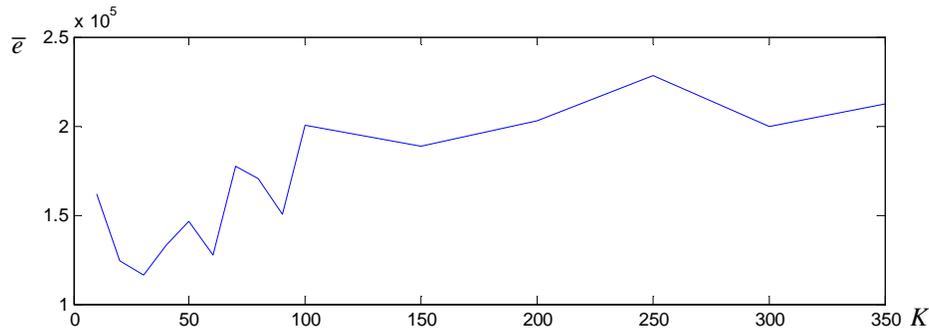
O primeiro passo para análise de diferentes *trade-offs* é um caso extremo: a existência de apenas uma espécie, mesmo em habitats que proporcionam diversas zonas adaptativas. Varia-se apenas a capacidade de carga  $K$  que ditará a tendência de aumento populacional da espécie em um cenário fixo proporcionado pelos demais parâmetros. Abaixo, na Tabela 5.5, estão resumidos os parâmetros usados no experimento. As tabelas de resultado deste experimento são: 5.12, 5.13, 5.14, 5.15, 5.16 e 5.17.

**Tabela 5.5.** Parâmetros e critérios de parada do algoritmo de radiação adaptativa.

Parâmetros		Critérios de parada
<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>K</math> (variável)</li> <li>• <math>f_S^{(ref)} = 0,1</math></li> <li>• <math>m_{max} = 1</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>p_{hd} = 0,01</math></li> <li>• <math>A = 10</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>\omega_{max}: 500</math></li> </ul>

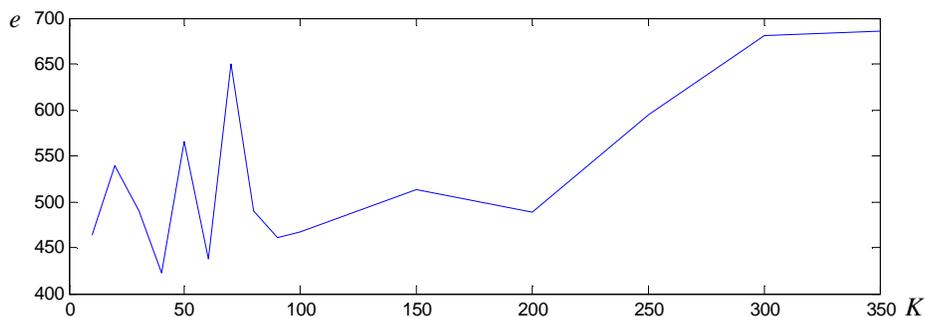
Considerando a existência de apenas uma espécie em uma superfície monomodal é possível obter padrões de convergência que dependerão apenas da diversidade intraespecífica. Essa é premissa da primeira etapa dos experimentos. As Tabelas 5.12, 5.13 e 5.14, em conjunto, mostram como a diversidade intraespecífica influencia a adaptação. É possível fazer uma análise global em relação aos diferentes valores de tamanho populacional e em comparação

com a eficiência de otimização. Olhando para funções em separado, é possível observar uma tendência: quando o valor de  $K$  é baixo, o erro é maior; ao aumentar para  $K = 20$  ou  $K = 30$ , observa-se um erro menor. Porém, ao continuar aumentando existe uma tendência do erro aumentar, o que mostra que a diversidade intraespecífica proporciona melhores adaptações até um certo  $K$ , ou seja, muita diversidade é prejudicial para a evolução de espécies. Tal tendência é observada também na Figura 5.24, onde foram tomados os valores médios de erro absoluto  $\bar{e}$  em relação ao aumento de  $K$ . Para problemas de otimização, isso leva a concluir que muito esforço computacional causado por um elevado número de soluções pode degradar o processo de busca, ao invés de beneficiá-lo. Tal fato representa também uma economia de recursos computacionais.



**Figura 5.24.** Tendência de adaptação para funções unimodais, aumentando o valor de  $K$ .

O padrão descrito acima não se verifica em superfícies multimodais, como pode ser observado nas Tabelas 5.15, 5.16, 5.17. Diferentes tamanhos populacionais podem proporcionar diferentes convergências para diferentes funções. Tomando a média de erros como referência,  $K = 40$  apresentou o melhor resultado, porém ao aumentar ou diminuir  $K$  não é possível identificar uma tendência. Esse resultado é observado também através da Figura 5.25. O mesmo é válido quando analisadas as funções individualmente.



**Figura 5.25.** Tendência de adaptação para funções multimodais, aumentando o valor de  $K$ .

5.8.1.2 Trade-off na Razão  $K/m_{max}$

Ao considerar a existência de múltiplas espécies em superfícies multimodais a obtenção de um *trade-off* entre diversidade inter e intraespecífica pode ser obtida considerando alguns diferentes casos que representam cenários distintos de radiação adaptativa. A Tabela 5.6 descreve os parâmetros utilizados nesses experimentos. O ponto de partida é uma capacidade de carga máxima  $K$  para uma espécie: aumentando o número de espécies diminui-se a capacidade de carga em uma relação definida como  $K' = K/m_{max}$ . Ou seja, quanto maior o número de espécies menor será o equilíbrio populacional das espécies, como os obtidos na Seção 5.7.3. Para a obtenção de capacidade de carga máxima  $K'$  inteira, escolheram-se valores específicos de  $K$  e  $m_{max}$ . Tem-se, portanto, os seguintes cenários experimentais considerando  $K = 100$ : (1)  $m_{max}=2$ ,  $K'=50$ ; (2)  $m_{max}=5$ ,  $K'=20$ ; (3)  $m_{max}=10$ ,  $K'=10$ ; e (4)  $m_{max}=20$ ,  $K'=5$ . Por fim, para cada um dos valores de  $K'$  considera-se diferentes pressões seletivas variando-se  $f_S^{(ref)}$  em 0,001, 0,01, 0,1 e 0,2, assim como nos experimentos da Seção 5.7.4. Os resultados apresentam-se na forma das quatro Tabelas 5.18, 5.19, 5.20 e 5.21, cada qual relativa a um valor diferente de  $f_S^{(ref)}$ . Os parâmetros usados no experimento estão na Tabela 5.6.

**Tabela 5.6.** Parâmetros e critérios de parada do algoritmo de radiação adaptativa.

Parâmetros		Critérios de parada
<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>K'</math> (variável)</li> <li>• <math>f_S^{(ref)}</math> (variável)</li> <li>• <math>m_{max}</math> (variável)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>p_{hd} = 0,01</math></li> <li>• <math>A = 10</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>\omega_{max}: 500</math></li> </ul>

O primeiro resultado a ser destacado, e que foi comum a todos os experimentos, é que em todas as execuções do algoritmo atingiu-se o valor  $m_{max}$ . Isso se deve ao fato da multimodalidade das superfícies, aqui estudadas, apresentarem um elevado número de zonas adaptativas.

A convergência adaptativa é consideravelmente mais eficiente, ou seja, duas espécies reprodutivamente isoladas aumentam as chances de aquisição de atributos fenotípicos que lhes conferem máxima adaptação para determinado habitat. Tal fato pode ser observado quando considera-se  $m_{max} = 2$  e  $K' = 50$ , que apresentou erros médios até 50% menores que os obtidos considerando apenas uma espécie com  $K = 100$ . Fazendo uma análise conjunta dos resultados, é possível identificar a quantidade de funções junto as quais determinado cenário apresentou melhores resultados destacados em negrito nas tabelas 5.18, 5.19, 5.20 e 5.21. Por exemplo, na Tabela 5.18 para  $f_S^{(ref)} = 0,001$ ,  $m_{max} = 2$  e  $K' = 50$  o algoritmo apresentou melhores resultados em oito funções, para  $m_{max} = 5$  e  $K' = 20$  em seis funções, para  $m_{max} = 10$  e  $K' = 10$  em cinco funções, e para  $m_{max} = 20$  e  $K' = 5$  em apenas uma função. Esta tendência sugere que a diversidade de espécies é importante para uma convergência

acelerada, porém se a diversidade intraespecífica for baixa, degrada-se a capacidade de adaptação das espécies, resultado mostrado quando se considera  $m_{max}=20$  e  $K'=5$ . Em destaque, o caso da função F9, a qual apresentou um padrão de perda de precisão, visto que um maior número de indivíduos representou um erro menor em todas as quatro tabelas do experimento.

Ao variar  $f_S^{(ref)}$ , é possível obter diferentes cenários de pressão seletiva e, portanto, é possível responder como ela pode influenciar na capacidade de adaptação das espécies. Tal influência é verificada nas Tabelas 5.18, 5.19, 5.20 e 5.21, cada qual com um valor diferente de  $f_S^{(ref)}$ . Os resultados mostram que uma pressão seletiva maior favorece a extinção de espécies e, portanto, espécies extintas dão lugar a novas espécies, que por sua vez, podem proporcionar uma melhor adaptação. Tal tendência é observada ao aumentar o valor de  $f_S^{(ref)}$ . Este padrão de radiação adaptativa é muito comum, como visto no Capítulo 2 e na Seção 5.5. Este resultado evidencia que a extinção de espécies permite que espécies mais adaptadas possam surgir com o tempo, resultando em uma melhor adaptação global. Por fim, considerando a obtenção do melhor *trade-off* de diversidade inter e intraespecífica, dentre os casos estudados obteve-se um caso de destaque para  $m_{max}=5$ ,  $K'=20$  e  $f_S^{(ref)}=0,2$ , quando o algoritmo apresentou os menores erros em 10 funções, sendo que a sua média também apresentou melhor resultado considerando apenas  $f_S^{(ref)}=0,2$ . Isso mostra que dentre todos os casos estudados esse representou o melhor *trade-off* entre diversidade inter e intraespecífica. Por representar também o melhor desempenho de otimização em 500 gerações, esse resultado pode ser considerado o melhor *trade-off exploration-exploitation* dentre os cenários experimentais realizados. Será, portanto, a base para os demais experimentos.

### 5.8.1.3 Razão $K/m_{max}$ , Funções Ruidosas e Surgimento de Espécies

O algoritmo de radiação adaptativa gera espécies de acordo com a superfície adaptativa. Se a superfície apresentar apenas uma zona adaptativa apenas uma espécie se manterá ao longo das gerações. Por este motivo, os experimentos da seção anterior estão separados em funções unimodais e multimodais. Porém, se a função monomodal apresentar ruídos, estes podem representar a existência de múltiplos ótimos locais ou zonas adaptativas. Este é o caso apresentado pela função CEC-F4, como pode ser conferida em Maia (2012), Coelho (2011) ou Suganthan *et al.* (2005). Experimentos conduzidos com  $m_{max} > 1$  levaram ao surgimento de mais de uma espécie.

## 5.8.2 Aumento do Número de Espécies e Convergência de Adaptação

Dentro do cenário restrito estudado na seção anterior, foi encontrado um melhor *trade-off* entre a diversidade inter e intraespecífica. Tomando como ponto de partida este resultado,

esta seção analisa como o aumento do número de espécies pode influenciar a convergência de adaptação. Iniciando por  $m_{max}=5$  e  $K=20$ , o objetivo é aumentar  $m_{max}$  e manter fixo  $K$ , o que significa aumentar o número de espécies e manter a capacidade de carga máxima. A tabela deste experimento é a Tabela 5.22 e os parâmetros utilizados estão resumidos abaixo.

**Tabela 5.7.** Parâmetros e critérios de parada do algoritmo de radiação adaptativa para o experimento variando o número de espécies.

Parâmetros		Critérios de parada
<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>K = 20</math></li> <li>• <math>f_S^{(ref)} = 0,2</math></li> <li>• <math>m_{max}</math> (variável)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>p_{hd} = 0,01</math></li> <li>• <math>A = 10</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>\omega_{max}: 500</math></li> </ul>

Os resultados da Tabela 5.22 apresentam aumento de  $m_{max}=6$  até  $m_{max}=10$ . Os cenários são comparados entre si e com  $m_{max}=5$  na Tabela 5.21. Aumentando-se  $m_{max}$  é possível observar melhores resultados em quase todas as funções. Para as demais, o aumento de  $m_{max}$  representou uma melhor convergência de adaptação, onde os resultados são destacados em negrito. É possível destacar  $m_{max}=10$ , que apresentou a maioria dos melhores resultados, em oito das vinte e cinco funções. Também é possível destacar que, em alguns casos, o ganho nos resultados é pequeno, por exemplo, as funções F24 e F25. No caso da função F25, ainda é possível observar que  $m_{max}=10$  apresentou o melhor resultado, porém  $m_{max}=9$  apresentou resultado semelhante. Por fim, voltando a atenção para a média dos resultados, na última linha da tabela é possível ver uma tendência de ganho médio ao aumentar o valor de  $m_{max}$ .

Uma análise geral dos resultados permite concluir que o aumento do número de espécies isoladas biologicamente pode favorecer a convergência de adaptação, levando a melhores resultados. Tal cenário explora novamente um dos pontos fundamentais da teoria de *shifting balance* de Wright: quanto maior o número de espécies isoladas, maior a tendência de obter melhor resposta adaptativa a um habitat (Wright, 1932), o que em termos de otimização significa a obtenção de um resultado melhor em menos gerações.

### 5.8.3 Efeito da Diversidade Intraespecífica

Um dos pontos mais discutidos nesta tese e fundamental para a diversidade e evolução de espécies é a diversidade intraespecífica. Tal diversidade pode ser analisada sob o ponto de vista dos fenótipos, ou seja, quanto maior a divergência de fenótipos, maior é a diversidade em uma espécie. O algoritmo de radiação adaptativa permite gerar indivíduos com alta divergência segundo uma probabilidade. O parâmetro para este controle é o  $p_{hd}$  que até o momento foi usado com o valor de 0,01, o que representa uma probabilidade de 1% de gerar indivíduos com alta divergência. Sabe-se que esta alta divergência é importante para a evolução de espécies (Brown & Lomolino, 2006; Coyne & Orr, 1999; Magurran, 1999;

Myers & Giller, 1991). Neste sentido, é possível imaginar que uma baixa divergência pode desfavorecer processos evolutivos. De tal afirmação é possível deduzir a existência de um equilíbrio nesta divergência de modo que ela não seja tão elevada ou tão baixa a ponto da espécie não obter adaptação favorável. Este fato é explorado nesta seção por meio da variação de  $p_{hd}$  e sua influência na eficiência de adaptação que se traduz em eficiência de otimização. As tabelas com os resultados deste experimento são: 5.23, 5.24 e 5.25. Os parâmetros utilizados estão na Tabela 5.8.

**Tabela 5.8.** Parâmetros e critérios de parada do algoritmo de radiação adaptativa .

Parâmetros		Critérios de parada
<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>K = 20</math></li> <li>• <math>f_S^{(ref)} = 0,2</math></li> <li>• <math>m_{max} = 1</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>p_{hd}</math> (variável)</li> <li>• <math>A = 10</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>\omega_{max}: 500</math></li> </ul>

Os experimentos desta seção seguem a metodologia da Seção 5.8.1, na qual funções monomodais e multimodais estão separadas. Definem-se três cenários que correspondem a diferentes valores de  $p_{hd}$ : 0, 0,1 e 0,2. Em comparação com  $p_{hd} = 0,01$  (utilizado nos demais experimentos), isso significa que inicialmente não se considera a geração de indivíduos com alta divergência e depois aumenta-se a probabilidade de gerar alta divergência para 10% e 20%. Os resultados que servirão de base para comparação encontram-se nas Tabelas 5.12, 5.15 e 5.17.

Dada a metodologia inicial, considera-se como primeiro caso a ser estudado  $m_{max} = 1$  e  $K = 20$ . A Tabela 5.23 mostra os casos das funções unimodais, onde é possível observar uma tendência clara: em funções monomodais a não existência de alta divergência levou a uma maior eficácia de adaptação quando comparado a  $p_{hd} = 0,01$  (Tabela 5.12). Isso é constatado nas médias dos erros e dos erros individuais de cada uma das funções. Tal fato evidencia também uma perda de precisão decimal, como pode ser observado na função F1, com convergência na ordem de  $10^{-6}$  para  $p_{hd} = 0,01$  e  $10^{-14}$  para  $p_{hd} = 0$ ; a mesma tendência serve para F5. Em contrapartida, o aumento de  $p_{hd}$  para 0,1 e 0,2 mostra tendência contrária, ou seja, quanto maior a divergência (igual ou acima de 10%) maior é a perda de eficácia na convergência do algoritmo.

Considerando as funções multimodais, na maioria dos casos, para  $p_{hd} = 0$ , observa-se a tendência contrária, onde existe uma piora de eficácia para a maioria das funções quando comparados com  $p_{hd} = 0,01$  (Tabela 5.15), com exceção de F6, F8, F11, F12, F13, F18, F23. Esses resultados mostram que a divergência favorece a exploração do espaço de busca e contribuiu para a convergência a melhores valores de adaptação em funções multimodais. Já quando se aumenta  $p_{hd}$  para 0,1 ou 0,2 a eficiência é prejudicada em todos os casos.

Como segundo caso a ser estudado, considera-se  $m_{max}=5$  e  $K=20$ . A mesma metodologia de variação de  $p_{hd}$  é aplicada. Ao considerar  $p_{hd}=0$ , a tendência mostra-se outra e os resultados foram piores quando considera-se  $p_{hd}=0,01$  (Tabela 5.17). O resultado mostra a mesma tendência com piores resultados na maioria dos casos quando a divergência é nula ou muito alta.

Baseado em todos estes casos estudados, é possível concluir que existe um comportamento típico para a divergência. Assim como em ecossistemas reais, se esta tiver probabilidade alta ou nula de ocorrência, irá desfavorecer a adaptação. Em contrapartida, existe uma probabilidade de ocorrer alta divergência que leva ao favorecimento de adaptação, o que no caso do algoritmo de radiação adaptativa se traduz em valores baixos para  $p_{hd}$ , mais especificamente 0,01 para os casos estudados.

### 5.8.4 Algoritmo Sem Pseudodiferencial

Esta seção não explora as propriedades de ecossistemas e suas relações com problemas de otimização. Seu objetivo é mostrar, de forma empírica, o ganho de otimização proporcionado pelo uso do pseudodiferencial. No Capítulo 4, foi demonstrado que o pseudodiferencial permite estimar regiões do espaço nas quais existem fenótipos que compreendem ganhos de adaptação. Para mostrar tal fato de forma empírica, o algoritmo de radiação adaptativa foi executado sem o uso do pseudodiferencial, apenas com o uso da distribuição normal assimétrica. Os resultados desta seção encontram-se nas Tabelas 5.26 e 5.27, e os parâmetros adotados abaixo.

**Tabela 5.9.** Parâmetros e critérios de parada do algoritmo de radiação adaptativa.

Parâmetros		Critérios de parada
<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>K</math> (variável)</li> <li>• <math>f_S^{(ref)} = 0,2</math></li> <li>• <math>m_{max}</math> (variável)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>p_{hd} = 0,01</math></li> <li>• <math>A = 10</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>\omega_{max}: 500</math></li> </ul>

Os seguintes cenários foram executados: (1)  $K=20$  e  $m_{max}=1$ ; (2)  $K=100$  e  $m_{max}=1$ ; e (3)  $K=20$  e  $m_{max}=5$  utilizando para comparação os experimentos da Seção 5.8.1 (Tabelas 5.12, 5.13, 5.15, 5.16 e 5.21). A conclusão deste experimento segue a linha do que foi discutido no Capítulo 4, e agora com testes empíricos. Utilizando o algoritmo de radiação adaptativa, constata-se que, em quase todos os casos, o não uso do pseudodiferencial representou uma perda de eficácia. As únicas exceções são aquelas em que o número de espécies máximo foi igual a um, mais especificamente: (1) função F3 para  $K=100$  e  $m_{max}=1$  (Tabela 5.26) em comparação com Tabela 5.12; (2) F16 e F17 para  $K=20$  e  $m_{max}=1$ ; e (3) F16 e F17  $K=100$  e  $m_{max}=1$ . Em contrapartida, no caso de  $K=20$  e  $m_{max}=5$ , a otimização de todas as funções levou a melhores resultados com o uso do

pseudodiferencial. Os resultados evidenciam a eficácia do pseudodiferencial, mesmo quando se considera a existência de apenas uma espécie em superfícies multimodais.

### 5.8.5 Fixando um Número Máximo de Chamadas à Função-Objetivo

Uma alternativa interessante a metodologias experimentais reside na competição CEC 2005 (Suganthan *et al.*, 2005), o qual apresenta um objetivo bem definido: a competição entre algoritmos segundo um conjunto de regras e critérios. Sendo uma das regras fundamentais, o critério de parada é definido como um número máximo de chamadas feitas à função-objetivo. Porém, competir com este critério pode não ser um cenário adequado para todo algoritmo, visto que alguns apresentam dinâmicas únicas, como é caso do algoritmo de radiação adaptativa, que busca constantemente informações da interação entre indivíduos e habitat representado pela superfície adaptativa (ou função-objetivo). Para inserir o algoritmo proposto aqui no contexto dos resultados da competição, foi fixado um número máximo de  $10^4$  chamadas a função-objetivo do problema, assim como definido na competição. A metodologia utilizada não possui o objetivo de colocar o algoritmo de radiação adaptativa no *ranking*, e sim compará-lo com outros três algoritmos participantes: o primeiro colocado, o colocado médio e o pior colocado. Neste caso, foi considerada a inclusão de dois algoritmos, além dos 11 originais da competição: o cob-aiNet (Coelho & Von Zuben, 2011; Coelho, 2010), e dopt-aiNet (De França *et al.*, 2005). Ambos possuem suas dinâmicas advindas de teorias de sistemas imunológicos. Esta escolha foi motivada por se tratarem de algoritmos da Computação Natural, e pelos resultados obtidos em Coelho & Von Zuben (2011) e Coelho (2010), que os coloca em duas posições do *ranking* de interesse para a proposta do experimento: o cob-aiNet na posição 7 e dopt-aiNet na posição 14. Adicionalmente, considerou-se o algoritmo G-CMA-ES (Auger & Hansen, 2005), primeiro colocado da competição. Os resultados são apresentados na Tabela 5.28 e 5.30 e os parâmetros utilizados encontram-se na Tabela 5.10.

**Tabela 5.10.** Parâmetros e critérios de parada do algoritmo de radiação adaptativa.

Parâmetros		Critérios de parada
<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>K = 20</math></li> <li>• <math>f_S^{(ref)} = 0,2</math></li> <li>• <math>m_{max} = 1</math> (ou 5)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>p_{hd} = 0,01</math></li> <li>• <math>A = 10</math></li> </ul>	Número máximo de $10^4$ chamadas a função-objetivo do problema.

Os resultados contidos na Tabela 5.28 apresentam os resultados do algoritmo de radiação adaptativa em dois cenários:  $K = 20$  e  $m_{max} = 1$ ; e  $K = 20$  e  $m_{max} = 5$ . O resultado médio apresentado com  $m_{max} = 1$  foi melhor do que com  $m_{max} = 5$ , o que motivou a tomar este cenário como referência. Este resultado reflete a limitação de chamadas à função-objetivo, pois ao considerar um número de espécies maior do que 1, a relação de isolamento biológico irá consumir uma quantidade extra de chamadas à função.

Dados os resultados dos algoritmos dopt-aiNet, cob-aiNet e G-CMA-ES segundo a Tabela 5.30, é possível fazer um ranking para cada uma das funções e posicionar o algoritmo de radiação adaptativa em desempenho perante os demais. Os resultados mostram que o limite de chamadas pode levar a um baixo desempenho do algoritmo de radiação adaptativa, como por exemplo, ter apresentado o pior resultado em 4 das 25 funções. Ainda assim, apresentou segunda colocação em 13 das 25 funções e primeira colocação em 3 funções. A seção seguinte mostrará que o potencial de otimização do algoritmo de radiação adaptativa é mais evidente quando não existe um limite imposto pelo número de chamadas à função-objetivo.

### 5.8.6 Ganho de Adaptação e Convergência de Adaptação

Esta seção possui dois objetivos: (1) mostrar a capacidade de otimização do algoritmo de radiação adaptativa, além do que já foi explorado nas seções anteriores; e (2) utilizar o ganho de adaptação como estimativa de parada do algoritmo, e com isso estimar o melhor momento para parar o processo de otimização, que aqui se traduz em quando não existir mais ganhos.

Diferentes dinâmicas proporcionadas pelo algoritmo de radiação adaptativa possuem influência direta nos padrões de ganhos de adaptação em superfícies adaptativas, influenciando, inclusive, a convergência em determinados problemas. O ganho de adaptação aqui é calculado a cada instante  $\omega$ , tomando como referência  $\mathbf{i}^{(*)}$ , o indivíduo de melhor adaptação. Com isso, é possível obter o ganho de adaptação do algoritmo ao longo de gerações. Tomando como referência uma janela de  $w_\omega$  gerações  $\omega$ . Se o ganho de adaptação  $A_G$  se mantiver abaixo do limiar  $\sigma_G$  durante  $w_\omega$  gerações consecutivas a execução do algoritmo é interrompida. Com isso espera-se atingir um critério automático de parada que leve a uma economia de recursos computacionais e tempo de execução. Adicionalmente, define-se  $\omega_{max} = 1500$  como critério de parada no caso do primeiro critério não ser atingido. Isso ocorre quando a estabilização não atingiu um limiar abaixo de  $\sigma_G$  em  $w_\omega$  gerações consecutivas. Em alguns casos como o da função F6, as 1500 gerações não foram suficientes para uma estabilização.

**Tabela 5.11.** Parâmetros e critérios de parada do algoritmo de radiação adaptativa.

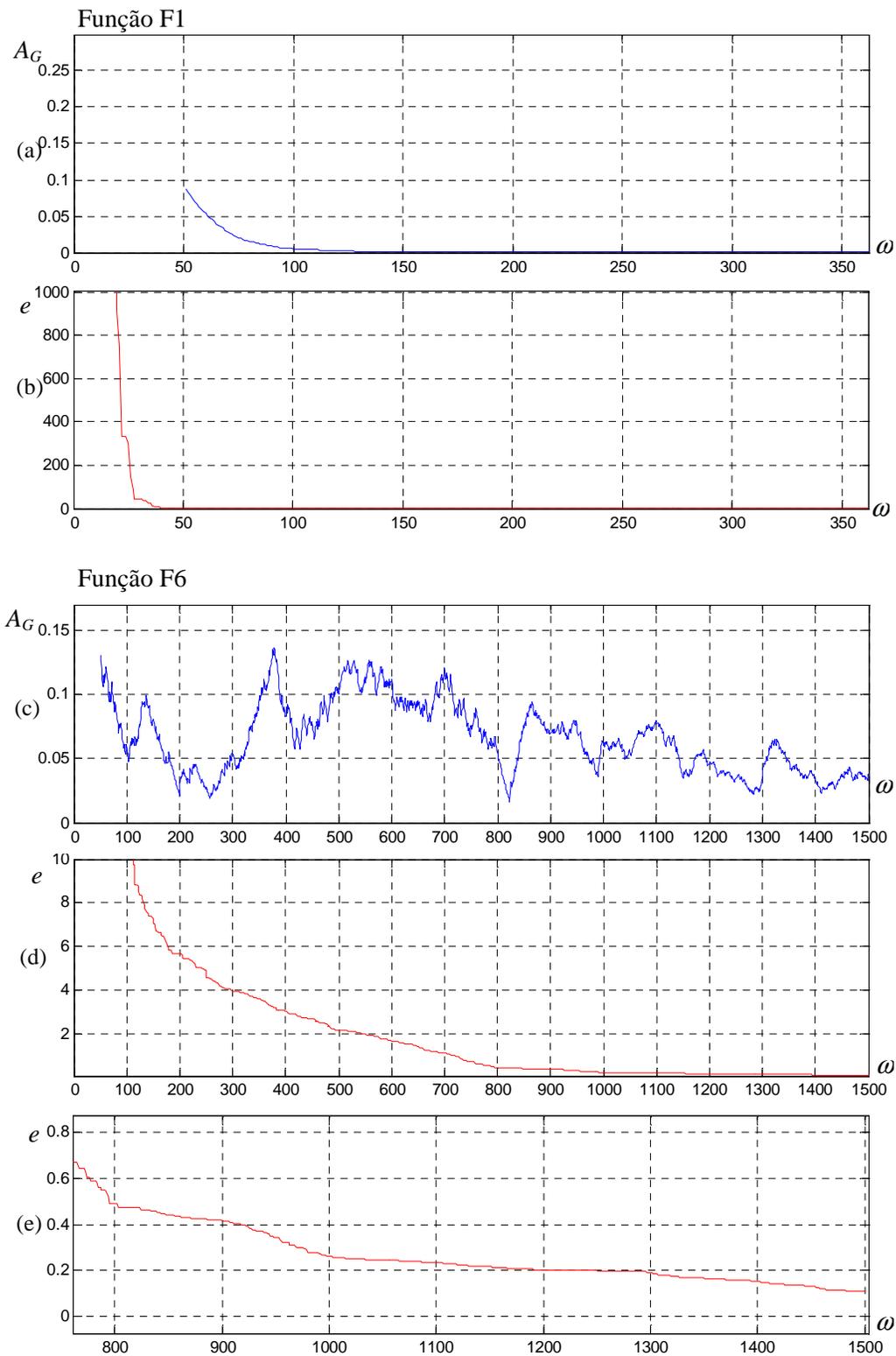
Parâmetros		Critérios de parada
<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>K = 20</math></li> <li>• <math>f_S^{(ref)} = 0,2</math></li> <li>• <math>m_{max} = 5</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>p_{hd} = 0,01</math></li> <li>• <math>A = 10</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Ganho de adaptação</li> <li>• <math>\omega_{max}: 1500</math></li> </ul>

Por utilizar o ganho de adaptação em um contexto de ganho global e não mais apenas pertinente a uma espécie, considerou-se um limiar de estabilização menor, agora definido como  $\sigma_G = 10^{-5}$ . Ou seja, comparando com o valor de 0,01 adotado anteriormente,

considera-se ganhos menores como relevantes. O tamanho da janela  $w$  de observação do ganho de adaptação  $A_G$  manteve-se o padrão adotado:  $w = 50$ . E a janela de gerações  $w_\omega$  foi definida como 100 gerações. O que leva a inferir que se o ganho  $A_G$  se manter abaixo de  $10^{-5}$  durante 100 gerações consecutivas, o algoritmo terá sua execução interrompida. Os valores de  $w_\omega$ ,  $\sigma_G$  e  $\omega_{max}$  para esta seção foram obtidos de forma empírica.

Através da Tabela 5.29, é possível observar melhoras significativas de resultados em relação à seção anterior (Tabela 5.28). Todas as funções apresentaram ganhos e os melhores resultados dentre todos os já obtidos. Adicionalmente, na Tabela 5.29 também encontram-se as médias do número de gerações  $\omega$  atingidas pelo algoritmo. Os resultados mostram que a grande maioria das funções apresentou estabilização do ganho em  $w_\omega$  gerações, resultando na parada do algoritmo. Esse resultado mostra que o ganho de adaptação pode ser usado para estimar o momento de término de algoritmos.

Diferentes padrões de convergência podem ser observados ao longo do tempo através do ganho de adaptação, considerando  $\mathbf{i}^{(*)}$ , o fenótipo de melhor adaptação dentre todas as espécies, de cada geração  $\omega$ . E para avaliar tal fato, duas funções foram escolhidas: F1, onde o ganho estabilizou abaixo do limiar  $\sigma_G$  e provocou a parada do algoritmo; e F6, onde o ganho não estabilizou. Os gráficos de evolução temporal encontram-se na Figura 5.26, mostrando a diminuição do erro e ganho de adaptação ao longo das gerações. Vale notar que o cálculo do ganho de adaptação se inicia a partir do momento em as gerações completam uma janela de observação  $w_\omega$ , que no caso da Figura 5.26 é igual a 50. Em (a) e (b) encontram-se os gráficos do ganho de adaptação  $A_G$  e o erro absoluto  $e$ , respectivamente. É possível observar que o erro decai rapidamente para próximo de zero, e o ganho segue a mesma tendência, até atingir estabilidade por  $w_\omega$  gerações abaixo de  $\sigma_G$  e fazendo o algoritmo parar na geração 362. Nas Figuras 5.26 (c) e (d), tem-se os mesmos dois gráficos para a função F6. Ao longo de 1500 gerações o erro é decrescido, porém não chega a próximo de zero ao final das gerações. Com isso o ganho não estabiliza abaixo do limiar, mantendo um padrão ao longo das gerações. Tal fato é evidenciado quando observa-se a Figura 5.26 (d) em uma escala ampliada na Figura 5.26 (e).



**Figura 5.26.** Gráficos do ganho de adaptação e erro absoluto ao longo das gerações  $\omega$ .

## 5.9 Visão Geral dos Resultados

Sistemas naturais apresentam como propriedade inerente a emergência de padrões espaço-temporais. Por serem objetos de estudo da Computação Natural, os modelos e algoritmos podem herdar padrões de sistemas naturais, quando esses possuírem a representação de elementos, interações e processos fundamentais, mesmo que de forma aproximada. Indo um pouco mais a fundo, voltando a atenção para sistemas naturais específicos, é possível constatar a ocorrência de padrões que são únicos e inerentes a cada sistema. Tal aspecto é evidenciado pelos resultados obtidos neste capítulo, os quais mostram que padrões de ecossistemas podem ser obtidos diretamente de superfícies adaptativas, sendo sumarizados como:

- Padrões de extinção e especiação ao longo do tempo obtidos pelos processos  $\mu_R$ ,  $M_{SS}$ ,  $\mu_{NS}$  e  $M_E$  e compondo a radiação adaptativa;
- Diferentes padrões de radiação adaptativa obtidos por diferentes superfícies adaptativas e pressões seletivas;
- Evolução e adaptação temporal de espécies e indivíduos;
- Evolução e adaptação sob demanda do meio ambiente, ou seja, só haverá diversidade de espécies se existirem variadas zonas adaptativas;
- Tamanho populacional determinado pelo potencial relativo da zona adaptativa a qual uma espécie pertence;
- Dinâmica multipopulacional na ocorrência de mais de uma espécie, similar aos modelos metapopulacionais discretos e contínuos;
- Diferentes padrões de superfícies adaptativas levam a diferentes dinâmicas populacionais e padrões de evolução;
- Tendência evolutiva de espécies ocuparem picos adaptativos devido à atração de sua zona adaptativa;
- Ocorrência de apenas uma espécie por zona adaptativa;
- A existência de apenas uma zona adaptativa implica que o isolamento biológico jamais ocorrerá;
- Fusão de duas espécies sob efeito da superfície adaptativa e seleção natural;
- O aumento da diversidade de espécies faz aumentar a divergência de fenótipos. Juntos e em níveis compatíveis, eles representam uma maior exploração do espaço de busca;
- Zonas adaptativas livres após a extinção podem ser ocupadas novamente.

Todos os resultados obtidos evidenciam que as superfícies adaptativas são ferramentas representativas na obtenção de informações a respeito do ecossistema. Em conjunto com a dinâmica proporcionada pelos processos  $\mu_R$ ,  $M_{SS}$ ,  $\mu_{NS}$  e  $M_E$ , mostram-se suficientes para representar diversos padrões de ecossistemas reais, que em alto nível representam a ocorrência de radiação adaptativa. Quando superfícies adaptativas representam também

problemas de otimização, a dinâmica proporcionada pelo algoritmo de radiação adaptativa mostra-se uma maneira inovadora de realizar otimização. Os padrões de ecossistemas obtidos na forma de soluções candidatas representam padrões de otimização que são fundamentais para a resolução de certos problemas, dentre os quais destacam-se:

- Diversidade de soluções representadas por espécies e indivíduos;
- Geração de diversidade de soluções sob demanda do problema;
- Se existe uma espécie ocupando uma zona adaptativa, que representa uma região de quasiconvexidade, então existe uma tendência de encontrar o ótimo local, através da adaptação continuada da espécie;
- Se a busca estiver sendo realizada em funções com a existência de uma única zona adaptativa (unimodal) todo o recurso computacional será concentrado em uma única espécie, ou seja, uma busca única e concentrada em uma região de quasiconvexidade;
- Eliminação de soluções redundantes através da seleção natural, se existirem espécies híbridas ocupando uma mesma zona adaptativa, a consequência é a permanência de uma única espécie por ótimo local;
- Controle automático do número de soluções ao longo do tempo, tanto em número de indivíduos quanto em número de espécies;
- Em regiões mais promissoras do espaço, intensifica-se o processo de busca através de um número maior de soluções candidatas;
- Dependendo da pressão seletiva aplicada, existe uma tendência de eliminação de soluções que ocupam regiões do espaço que são consideradas ruins perante outras já encontradas;
- Obtenção de um *tradeoff exploration-exploitation* através das diversidades inter e intraespecíficas;

Os resultados não apenas representam padrões de interesse para a resolução de problemas multimodais, mas também a obtenção de resultados competitivos em problemas de grande complexidade.

## 5.10 Resultados Tabulados

Esta seção contém todas as tabelas que servem de base para as conclusões experimentais da Seção 5.8. Estão divididas em seções, de acordo com o respectivo experimento.

---

**Tabela 5.12.** Experimento da Seção 5.8.1. *Trade-off* entre Diversidade Inter e Intraespecífica.

	<b>K = 10</b>	<b>K = 20</b>	<b>K = 30</b>	<b>K = 40</b>	<b>K = 50</b>
<b>F1</b>	2.5622e-004 ±5.0718e-004	1.1497e-007 ±1.7322e-007	9.5451e-012 ±2.2191e-011	2.0464e-014 ±3.9790e-014	9.0949e-015 ±2.6863e-014
<b>F2</b>	8.2442e-001 ±8.3372e-001	4.9405e-002 ±4.3809e-002	4.5687e-002 ±5.3316e-002	6.7226e-002 ±1.3810e-001	1.0252e-001 ±2.0933e-001
<b>F3</b>	8.0627e+005 ±5.9721e+005	6.2195e+005 ±4.1254e+005	5.8158e+005 ±2.9763e+005	6.6529e+005 ±4.0244e+005	7.3244e+005 ±3.8155e+005
<b>F4</b>	4.1390e+001 ±6.5151e+001	7.8338e+000 ±1.6260e+001	6.8544e+000 ±1.8322e+001	4.3689e+000 ±1.0849e+001	2.6704e+000 ±3.6569e+000
<b>F5</b>	5.3049e-002 ±2.5988e-001	6.6596e-002 ±3.2229e-001	1.2505e+000 ±5.9190e+000	7.3107e-001 ±3.6554e+000	1.0397e-003 ±5.1985e-003
<b>M</b>	1.6126e+005 ±3.6057e+005	1.2439e+005 ±2.7814e+005	1.1632e+005 ±2.6009e+005	1.3306e+005 ±2.9753e+005	1.4649e+005 ±3.2756e+005

**Tabela 5.13.** Experimento da Seção 5.8.1. *Trade-off* entre Diversidade Inter e Intraespecífica.

	<b>K = 60</b>	<b>K = 70</b>	<b>K = 80</b>	<b>K = 90</b>	<b>K = 100</b>
<b>F1</b>	0.0000e+000 ±0.0000e+000	2.2737e-015 ±1.1369e-014	0.0000e+000 ±0.0000e+000	0.0000e+000 ±0.0000e+000	0.0000e+000 ±0.0000e+000
<b>F2</b>	1.0144e-001 ±1.5697e-001	3.5525e-001 ±5.7893e-001	4.9818e-001 ±8.9315e-001	4.1727e-001 ±6.0292e-001	2.1831e-001 ±3.3703e-001
<b>F3</b>	6.3692e+005 ±2.9944e+005	8.8879e+005 ±4.9625e+005	8.5169e+005 ±4.5645e+005	7.5338e+005 ±2.8837e+005	1.0035e+006 ±5.6367e+005
<b>F4</b>	3.9532e+000 ±5.1506e+000	4.2378e+000 ±5.4080e+000	3.2186e+000 ±4.1980e+000	4.6062e+000 ±3.8200e+000	5.5977e+000 ±5.3561e+000
<b>F5</b>	1.1959e-001 ±5.9711e-001	3.5252e+000 ±1.7626e+001	1.2217e-001 ±5.4959e-001	7.3125e-003 ±3.3362e-002	2.9281e-003 ±1.4599e-002
<b>M</b>	1.2739e+005 ±2.8484e+005	1.7776e+005 ±3.9748e+005	1.7034e+005 ±3.8089e+005	1.5068e+005 ±3.3692e+005	2.0070e+005 ±4.4879e+005

**Tabela 5.14.** Experimento da Seção 5.8.1. *Trade-off* entre Diversidade Inter e Intraespecífica.

	<b>K = 150</b>	<b>K = 200</b>	<b>K = 250</b>	<b>K = 300</b>	<b>K = 350</b>
<b>F1</b>	0.0000e+000 ±0.0000e+000				
<b>F2</b>	2.4508e+000 ±3.5043e+000	4.6392e+000 ±3.8482e+000	5.0729e+000 ±3.9384e+000	8.1675e+000 ±6.0713e+000	8.6872e+000 ±7.2125e+000
<b>F3</b>	9.4369e+005 ±4.4853e+005	1.0151e+006 ±4.3182e+005	1.1404e+006 ±4.2649e+005	9.9616e+005 ±2.7220e+005	1.0629e+006 ±2.5414e+005
<b>F4</b>	7.1357e+000 ±7.3448e+000	1.0095e+001 ±8.5142e+000	1.2074e+001 ±7.6881e+000	1.3571e+001 ±1.0037e+001	2.1938e+001 ±1.4630e+001
<b>F5</b>	1.0361e-002 ±5.1803e-002	1.7787e-005 ±8.5698e-005	5.1963e-009 ±2.5693e-008	1.3676e-007 ±6.8370e-007	5.8048e-005 ±2.8930e-004
<b>M</b>	1.8874e+005 ±4.2203e+005	2.0303e+005 ±4.5398e+005	2.2809e+005 ±5.1001e+005	1.9924e+005 ±4.4549e+005	2.1259e+005 ±4.7535e+005

**Tabela 5.15.** Experimento da Seção 5.8.1. *Trade-off* entre Diversidade Inter e Intraespecífica.

	<b>K = 10</b>	<b>K = 20</b>	<b>K = 30</b>	<b>K = 40</b>	<b>K = 50</b>
<b>F6</b>	5.3673e+001 ±1.3790e+002	4.0294e+001 ±6.5892e+001	9.8608e+000 ±1.9738e+001	3.8679e+001 ±5.0670e+001	1.6184e+001 ±2.5173e+001
<b>F7</b>	1.3587e+001 ±1.2842e+001	1.0082e+000 ±5.6758e-001	4.7823e-001 ±2.9308e-001	3.8988e-001 ±1.6429e-001	2.7184e-001 ±1.5751e-001
<b>F8</b>	2.0502e+001 ±1.4732e-001	2.0523e+001 ±1.0597e-001	2.0494e+001 ±9.7989e-002	2.0508e+001 ±8.6632e-002	2.0431e+001 ±7.9156e-002
<b>F9</b>	7.7163e-001 ±1.0132e+000	3.5840e-001 ±5.6562e-001	1.5306e-001 ±3.5892e-001	4.8032e-008 ±1.4984e-007	3.9798e-002 ±1.9899e-001
<b>F10</b>	5.5403e+001 ±4.9719e+001	3.3915e+001 ±2.5911e+001	2.3831e+001 ±1.5594e+001	2.4607e+001 ±1.6602e+001	2.4977e+001 ±1.6880e+001
<b>F11</b>	6.2802e+000 ±1.8696e+000	4.9725e+000 ±2.1119e+000	4.3424e+000 ±1.9502e+000	4.0947e+000 ±2.4484e+000	3.1025e+000 ±1.8103e+000
<b>F12</b>	2.6681e+003 ±7.2000e+003	5.1736e+003 ±1.1309e+004	4.4164e+003 ±9.7500e+003	3.2655e+003 ±7.0051e+003	6.4446e+003 ±1.3095e+004
<b>F13</b>	6.8189e-001 ±2.2477e-001	7.0307e-001 ±2.4255e-001	6.4393e-001 ±1.4985e-001	9.9042e-001 ±7.3384e-001	8.7844e-001 ±7.4627e-001
<b>F14</b>	4.0469e+000 ±3.7867e-001	3.7038e+000 ±4.0289e-001	3.6878e+000 ±3.6534e-001	3.5833e+000 ±4.0723e-001	3.5244e+000 ±5.1144e-001
<b>F15</b>	3.4431e+002 ±2.8061e+002	2.7065e+002 ±2.5448e+002	3.1346e+002 ±3.0575e+002	2.2239e+002 ±2.8629e+002	2.7417e+002 ±2.9090e+002
<b>F16</b>	2.8694e+002 ±2.0770e+002	2.5496e+002 ±2.2157e+002	2.2270e+002 ±1.6897e+002	2.4139e+002 ±2.0004e+002	2.1859e+002 ±1.9105e+002
<b>F17</b>	2.1816e+002 ±1.5883e+002	1.9680e+002 ±1.1162e+002	1.7919e+002 ±1.1497e+002	1.9444e+002 ±1.3812e+002	1.8637e+002 ±4.5688e+001
<b>F18</b>	8.1817e+002 ±2.5107e+002	6.3320e+002 ±2.8593e+002	4.6899e+002 ±2.2952e+002	5.2332e+002 ±2.7287e+002	4.5946e+002 ±2.3852e+002
<b>F19</b>	7.3104e+002 ±2.3214e+002	5.8802e+002 ±2.7291e+002	5.3731e+002 ±2.2581e+002	4.8135e+002 ±2.4727e+002	3.8139e+002 ±1.6718e+002
<b>F20</b>	7.8621e+002 ±2.4528e+002	6.0106e+002 ±2.9058e+002	6.2852e+002 ±2.8759e+002	5.0940e+002 ±2.6134e+002	4.3223e+002 ±2.2322e+002
<b>F21</b>	9.2854e+002 ±2.7205e+002	6.8474e+002 ±2.3722e+002	7.7914e+002 ±2.1569e+002	7.2092e+002 ±2.1227e+002	6.8552e+002 ±2.1276e+002
<b>F22</b>	8.1746e+002 ±4.1226e+001	8.1530e+002 ±3.4101e+001	8.1407e+002 ±2.8532e+001	8.1335e+002 ±3.0421e+001	8.0422e+002 ±2.8052e+001
<b>F23</b>	7.9378e+002 ±2.5782e+002	7.8879e+002 ±2.2270e+002	7.5123e+002 ±2.4444e+002	7.3921e+002 ±2.1339e+002	7.0099e+002 ±2.0607e+002
<b>F24</b>	3.0837e+002 ±2.1306e+002	2.8400e+002 ±1.7243e+002	2.3600e+002 ±9.9499e+001	2.3600e+002 ±9.9499e+001	2.5600e+002 ±1.3565e+002
<b>F25</b>	4.3539e+002 ±1.0408e+002	4.0094e+002 ±2.1522e+001	3.9552e+002 ±7.0370e+000	3.9321e+002 ±4.6975e+000	3.9832e+002 ±2.1902e+001
<b>M</b>	4.6457e+002 ±6.2088e+002	5.3988e+002 ±1.1291e+003	4.9030e+002 ±9.6865e+002	4.2166e+002 ±7.2397e+002	5.6557e+002 ±1.4081e+003

**Tabela 5.16.** Experimento da Seção 5.8.1. *Trade-off* entre Diversidade Inter e Intraespecífica.

	<b>K = 60</b>	<b>K = 70</b>	<b>K = 80</b>	<b>K = 90</b>	<b>K = 100</b>
<b>F6</b>	1.1140e+001 ±1.9061e+001	1.6159e+001 ±2.6139e+001	8.6915e+000 ±1.8604e+001	2.0091e+001 ±3.6187e+001	1.6001e+001 ±2.5268e+001
<b>F7</b>	2.0317e-001 ±1.1929e-001	2.2251e-001 ±7.8553e-002	1.8110e-001 ±9.5992e-002	1.7019e-001 ±8.7460e-002	1.3878e-001 ±6.6896e-002
<b>F8</b>	2.0437e+001 ±9.6843e-002	2.0411e+001 ±8.6529e-002	2.0378e+001 ±9.8866e-002	2.0389e+001 ±8.7212e-002	2.0389e+001 ±7.3760e-002
<b>F9</b>	4.5558e-007 ±2.2709e-006	6.2535e-011 ±3.0088e-010	6.1989e-010 ±2.5273e-009	2.4959e-002 ±1.2480e-001	2.0372e-010 ±5.8332e-010
<b>F10</b>	3.0809e+001 ±2.4151e+001	2.7488e+001 ±1.5007e+001	2.6105e+001 ±1.1837e+001	2.0112e+001 ±1.3324e+001	2.0386e+001 ±1.3288e+001
<b>F11</b>	3.0988e+000 ±1.7093e+000	2.1431e+000 ±1.5939e+000	2.5066e+000 ±1.5439e+000	2.5026e+000 ±1.5098e+000	2.2988e+000 ±1.3444e+000
<b>F12</b>	3.9999e+003 ±8.3740e+003	8.2953e+003 ±1.2287e+004	5.1039e+003 ±9.5161e+003	4.5355e+003 ±7.8637e+003	4.6649e+003 ±8.0291e+003
<b>F13</b>	1.0488e+000 ±8.3418e-001	1.0165e+000 ±7.7782e-001	9.8632e-001 ±7.3088e-001	1.4275e+000 ±1.0295e+000	1.2936e+000 ±9.0043e-001
<b>F14</b>	3.5242e+000 ±4.8043e-001	3.3979e+000 ±4.4354e-001	3.3680e+000 ±5.2800e-001	3.3906e+000 ±4.5186e-001	3.3282e+000 ±4.3236e-001
<b>F15</b>	2.4940e+002 ±2.9166e+002	3.0997e+002 ±3.0056e+002	2.2954e+002 ±2.7415e+002	2.5700e+002 ±2.8737e+002	2.4000e+002 ±2.6615e+002
<b>F16</b>	2.1447e+002 ±2.0647e+002	2.0318e+002 ±1.5260e+002	1.9389e+002 ±1.5497e+002	1.9845e+002 ±1.8269e+002	2.3042e+002 ±2.0002e+002
<b>F17</b>	1.9241e+002 ±3.6122e+001	1.8441e+002 ±4.0900e+001	1.9815e+002 ±2.7878e+001	1.8501e+002 ±3.9723e+001	2.0586e+002 ±2.3328e+001
<b>F18</b>	4.2231e+002 ±2.2311e+002	4.1235e+002 ±2.0273e+002	4.2502e+002 ±2.4289e+002	4.3003e+002 ±2.4073e+002	3.8886e+002 ±2.0396e+002
<b>F19</b>	4.1589e+002 ±2.2492e+002	4.6800e+002 ±2.3580e+002	4.4446e+002 ±2.4369e+002	3.9023e+002 ±1.8704e+002	4.2753e+002 ±2.3427e+002
<b>F20</b>	4.2847e+002 ±2.3102e+002	4.1097e+002 ±2.2460e+002	3.9782e+002 ±2.0706e+002	3.7888e+002 ±1.9397e+002	3.9343e+002 ±1.8711e+002
<b>F21</b>	6.6273e+002 ±2.0429e+002	5.7101e+002 ±1.9894e+002	6.0591e+002 ±1.7274e+002	6.9055e+002 ±2.0035e+002	6.3369e+002 ±1.9043e+002
<b>F22</b>	7.8630e+002 ±1.0492e+002	7.9663e+002 ±2.5902e+001	8.0363e+002 ±2.7388e+001	7.9429e+002 ±4.0955e+001	8.0391e+002 ±3.4587e+001
<b>F23</b>	6.5854e+002 ±1.9493e+002	6.4080e+002 ±1.8853e+002	6.7176e+002 ±2.0962e+002	6.7214e+002 ±2.0149e+002	6.5390e+002 ±1.9627e+002
<b>F24</b>	2.4694e+002 ±1.3298e+002	2.3600e+002 ±9.9499e+001	2.5968e+002 ±1.4881e+002	2.3600e+002 ±9.9499e+001	2.3600e+002 ±9.9499e+001
<b>F25</b>	3.9821e+002 ±2.1678e+001	3.9064e+002 ±4.5512e+000	3.9200e+002 ±5.3556e+000	3.9199e+002 ±4.3462e+000	3.9129e+002 ±5.2762e+000
<b>M</b>	4.3729e+002 ±8.7562e+002	6.4950e+002 ±1.8164e+003	4.8940e+002 ±1.1148e+003	4.6141e+002 ±9.9216e+002	4.6668e+002 ±1.0191e+003

**Tabela 5.17.** Experimento da Seção 5.8.1. *Trade-off* entre Diversidade Inter e Intraespecífica.

	<b>K = 150</b>	<b>K = 200</b>	<b>K = 250</b>	<b>K = 300</b>	<b>K = 350</b>
<b>F6</b>	1.8545e+001 ±2.9945e+001	1.0882e+001 ±2.4700e+001	1.0575e+001 ±2.3723e+001	9.1444e+000 ±1.9612e+001	7.5330e+000 ±1.8759e+001
<b>F7</b>	1.3604e-001 ±6.2006e-002	1.1248e-001 ±3.4614e-002	1.0009e-001 ±4.9926e-002	9.1146e-002 ±4.0168e-002	8.2762e-002 ±2.4518e-002
<b>F8</b>	2.0350e+001 ±9.0220e-002	2.0357e+001 ±8.5386e-002	2.0320e+001 ±7.7603e-002	2.0324e+001 ±6.3772e-002	2.0301e+001 ±7.4360e-002
<b>F9</b>	2.8058e-009 ±1.2607e-008	3.0871e-010 ±1.3585e-009	2.0532e-008 ±1.0260e-007	7.5784e-012 ±3.6997e-011	3.1832e-014 ±5.7033e-014
<b>F10</b>	2.8298e+001 ±1.3322e+001	2.9516e+001 ±1.2447e+001	2.5862e+001 ±9.9498e+000	3.3254e+001 ±7.0898e+000	3.0443e+001 ±8.8949e+000
<b>F11</b>	2.3645e+000 ±1.4115e+000	2.1073e+000 ±1.4548e+000	1.9150e+000 ±1.4615e+000	1.8799e+000 ±1.5658e+000	2.3370e+000 ±1.6828e+000
<b>F12</b>	5.7643e+003 ±8.8307e+003	5.3626e+003 ±7.8756e+003	7.6076e+003 ±7.9319e+003	9.4059e+003 ±7.9432e+003	9.4651e+003 ±8.4308e+003
<b>F13</b>	1.7452e+000 ±9.4940e-001	1.6818e+000 ±9.3214e-001	1.9134e+000 ±8.0567e-001	2.1850e+000 ±6.9595e-001	2.2741e+000 ±5.6994e-001
<b>F14</b>	3.2306e+000 ±4.4459e-001	3.3751e+000 ±3.5387e-001	3.2812e+000 ±4.4843e-001	3.1846e+000 ±3.4585e-001	3.0890e+000 ±4.2863e-001
<b>F15</b>	2.6090e+002 ±2.8626e+002	2.5939e+002 ±2.6168e+002	2.2025e+002 ±2.2007e+002	2.0209e+002 ±2.2929e+002	2.4609e+002 ±2.6289e+002
<b>F16</b>	1.8786e+002 ±1.8518e+002	1.8661e+002 ±1.4837e+002	1.8980e+002 ±1.2944e+002	1.9309e+002 ±1.4643e+002	1.8761e+002 ±1.3005e+002
<b>F17</b>	2.0220e+002 ±2.0418e+001	1.9537e+002 ±2.4240e+001	1.9608e+002 ±3.0612e+001	1.9532e+002 ±1.7476e+001	1.9772e+002 ±1.7719e+001
<b>F18</b>	3.2000e+002 ±1.0000e+002	3.4000e+002 ±1.3845e+002	3.2800e+002 ±1.0615e+002	3.2800e+002 ±1.0615e+002	3.5483e+002 ±1.6644e+002
<b>F19</b>	4.0800e+002 ±2.0396e+002	3.4800e+002 ±1.4178e+002	3.6000e+002 ±1.6583e+002	3.2800e+002 ±1.0614e+002	3.2000e+002 ±1.0000e+002
<b>F20</b>	3.8800e+002 ±1.8780e+002	3.4000e+002 ±1.3845e+002	3.4000e+002 ±1.3844e+002	3.2800e+002 ±1.0615e+002	3.2800e+002 ±1.0615e+002
<b>F21</b>	6.2000e+002 ±1.6583e+002	5.9035e+002 ±1.5040e+002	5.9200e+002 ±1.5253e+002	5.9200e+002 ±1.5253e+002	5.5600e+002 ±1.3254e+002
<b>F22</b>	7.9316e+002 ±3.2792e+001	7.8938e+002 ±2.7327e+001	7.8396e+002 ±2.8458e+001	7.3018e+002 ±1.6307e+002	7.3792e+002 ±1.3914e+002
<b>F23</b>	6.3223e+002 ±1.6674e+002	6.7392e+002 ±1.8487e+002	5.9054e+002 ±1.5408e+002	6.3464e+002 ±1.8426e+002	6.2062e+002 ±1.5513e+002
<b>F24</b>	2.2400e+002 ±8.3066e+001	2.1200e+002 ±6.0000e+001	2.2400e+002 ±8.3066e+001	2.2400e+002 ±8.3066e+001	2.2400e+002 ±8.3066e+001
<b>F25</b>	3.9051e+002 ±4.1506e+000	3.8971e+002 ±3.8225e+000	3.9176e+002 ±4.8312e+000	3.9219e+002 ±3.9210e+000	3.9139e+002 ±4.6850e+000
<b>M</b>	5.1329e+002 ±1.2595e+003	4.8777e+002 ±1.1724e+003	5.9440e+002 ±1.6671e+003	6.8117e+002 ±2.0663e+003	6.8477e+002 ±2.0790e+003

Tabela 5.18. Experimento da Seção 5.8.1. *Trade-off* entre Diversidade Inter e Intraespecífica. Com  $f_s^{(ref)}=0,001$ 

	$K = 50 / m_{max} = 2$	$K = 20 / m_{max} = 5$	$K = 10 / m_{max} = 10$	$K = 5 / m_{max} = 20$
F6	8.9814e-001 ±4.8890e-001	<b>7.8551e-001 ±8.4836e-001</b>	1.5777e+000 ±1.4045e+000	4.4335e+001 ±1.7949e+002
F7	<b>1.5430e-001 ±8.5890e-002</b>	3.4837e-001 ±1.1878e-001	5.3694e-001 ±2.7396e-001	1.8085e+000 ±1.9235e+000
F8	2.0225e+001 ±1.5996e-001	2.0072e+001 ±8.1369e-002	<b>2.0053e+001 ±3.3852e-002</b>	2.0101e+001 ±6.0855e-002
F9	<b>6.8212e-015 ±3.4106e-014</b>	4.1523e-009 ±1.9815e-008	7.5914e-005 ±3.4869e-004	3.1954e-001 ±4.7297e-001
F10	1.3253e+001 ±6.1382e+000	1.3133e+001 ±6.6990e+000	1.3253e+001 ±5.8562e+000	<b>1.0512e+001 ±5.5613e+000</b>
F11	<b>1.9859e+000 ±1.4188e+000</b>	3.1357e+000 ±1.4266e+000	3.4373e+000 ±1.4421e+000	4.4703e+000 ±1.6238e+000
F12	2.6497e+002 ±5.1530e+002	8.0290e+000 ±9.4908e+000	<b>3.7046e+000 ±5.8845e+000</b>	1.2935e+001 ±1.3335e+001
F13	4.9615e-001 ±2.4700e-001	<b>3.6682e-001 ±1.0859e-001</b>	3.8737e-001 ±1.1069e-001	4.5510e-001 ±1.0353e-001
F14	<b>3.3559e+000 ±4.6150e-001</b>	3.4689e+000 ±5.0777e-001	3.4694e+000 ±4.3380e-001	3.4996e+000 ±3.3234e-001
F15	1.7600e+002 ±2.6814e+002	2.0508e+002 ±2.5826e+002	<b>1.1450e+002 ±2.0168e+002</b>	1.2999e+002 ±2.4424e+002
F16	<b>1.5303e+002 ±1.3640e+002</b>	1.5704e+002 ±9.6300e+001	1.6501e+002 ±1.4439e+002	1.9892e+002 ±2.1600e+002
F17	1.3891e+002 ±2.9255e+001	<b>1.2291e+002 ±1.6752e+001</b>	1.2735e+002 ±1.5907e+001	1.5409e+002 ±1.0034e+002
F18	<b>3.5600e+002 ±1.4457e+002</b>	3.7185e+002 ±1.7862e+002	4.9051e+002 ±2.3594e+002	5.6234e+002 ±2.2933e+002
F19	<b>3.8000e+002 ±1.8708e+002</b>	4.0956e+002 ±1.9710e+002	4.5740e+002 ±2.3409e+002	5.4226e+002 ±2.3826e+002
F20	<b>3.6443e+002 ±1.6492e+002</b>	3.7500e+002 ±1.8700e+002	4.5050e+002 ±1.7496e+002	5.3896e+002 ±2.3317e+002
F21	5.6842e+002 ±1.8154e+002	<b>5.0484e+002 ±1.8545e+002</b>	5.8864e+002 ±2.6216e+002	6.0357e+002 ±2.1981e+002
F22	7.9026e+002 ±2.1818e+001	7.9394e+002 ±3.6924e+001	<b>7.5599e+002 ±9.8063e+001</b>	7.7294e+002 ±2.4281e+001
F23	6.5960e+002 ±1.7726e+002	<b>5.9560e+002 ±1.7391e+002</b>	6.0818e+002 ±1.5946e+002	6.2591e+002 ±1.9383e+002
F24	2.1200e+002 ±6.0000e+001	2.2400e+002 ±8.3066e+001	<b>2.1200e+002 ±6.0000e+001</b>	2.3600e+002 ±9.9499e+001
F25	3.9570e+002 ±2.2242e+001	<b>3.9240e+002 ±2.2765e+001</b>	3.9808e+002 ±3.1082e+001	3.9636e+002 ±2.3741e+001
M	2.2498e+002 ±2.4282e+002	<b>2.1008e+002 ±2.3958e+002</b>	2.2073e+002 ±2.5411e+002	2.4299e+002 ±2.6843e+002

**Tabela 5.19.** Experimento da Seção 5.8.1. *Trade-off* entre Diversidade Inter e Intraespecífica. Com  $f_S^{(ref)}=0,01$ .

	$K = 50 / m_{max} = 2$	$K = 20 / m_{max} = 5$	$K = 10 / m_{max} = 10$	$K = 5 / m_{max} = 20$
<b>F6</b>	1.7041e+000 ±1.1159e+000	<b>1.1386e+000 ±1.1015e+000</b>	7.2582e+000 ±1.8837e+001	8.4311e+001 ±2.1351e+002
<b>F7</b>	<b>1.6239e-001 ±8.6302e-002</b>	3.1642e-001 ±1.3422e-001	5.1080e-001 ±2.7599e-001	2.4596e+000 ±2.5959e+000
<b>F8</b>	2.0217e+001 ±1.6755e-001	2.0070e+001 ±5.2871e-002	<b>2.0060e+001 ±4.5258e-002</b>	2.0157e+001 ±7.0945e-002
<b>F9</b>	<b>6.6643e-012 ±2.8586e-011</b>	5.6421e-008 ±2.2393e-007	3.5017e-005 ±8.6521e-005	3.5876e-001 ±4.8708e-001
<b>F10</b>	1.5486e+001 ±9.5787e+000	1.4765e+001 ±1.1455e+001	1.0905e+001 ±5.2607e+000	<b>1.0502e+001 ±4.6872e+000</b>
<b>F11</b>	<b>2.1898e+000 ±1.4961e+000</b>	2.7477e+000 ±1.2561e+000	4.2027e+000 ±1.3957e+000	4.3192e+000 ±1.4048e+000
<b>F12</b>	1.6871e+003 ±4.8752e+003	1.0304e+001 ±1.6030e+001	<b>5.6296e+000 ±6.5950e+000</b>	5.1869e+001 ±5.2627e+001
<b>F13</b>	5.1101e-001 ±2.2555e-001	<b>4.1078e-001 ±1.0901e-001</b>	4.2573e-001 ±1.1339e-001	4.4501e-001 ±8.7239e-002
<b>F14</b>	<b>3.3254e+000 ±4.6140e-001</b>	3.3939e+000 ±4.6314e-001	3.4982e+000 ±3.1933e-001	3.5019e+000 ±2.7928e-001
<b>F15</b>	<b>1.8400e+002 ±2.6090e+002</b>	1.8800e+002 ±2.9057e+002	2.2633e+002 ±3.0570e+002	2.0955e+002 ±2.6189e+002
<b>F16</b>	1.8899e+002 ±2.0037e+002	<b>1.8076e+002 ±1.5810e+002</b>	2.0428e+002 ±2.0164e+002	2.2718e+002 ±2.3280e+002
<b>F17</b>	1.4159e+002 ±2.1481e+001	1.2832e+002 ±3.2355e+001	<b>1.2792e+002 ±1.5419e+001</b>	1.4098e+002 ±7.4270e+001
<b>F18</b>	<b>3.4953e+002 ±1.3951e+002</b>	4.0427e+002 ±2.0056e+002	4.8063e+002 ±2.3438e+002	5.6013e+002 ±2.3954e+002
<b>F19</b>	<b>3.8286e+002 ±1.8635e+002</b>	3.8494e+002 ±1.6150e+002	4.7039e+002 ±2.1842e+002	5.0008e+002 ±2.4757e+002
<b>F20</b>	<b>3.7343e+002 ±1.7719e+002</b>	4.3186e+002 ±2.3149e+002	5.5102e+002 ±2.7998e+002	5.4457e+002 ±2.5639e+002
<b>F21</b>	<b>4.9867e+002 ±1.4938e+002</b>	5.6248e+002 ±2.2681e+002	6.1373e+002 ±2.7364e+002	6.2797e+002 ±2.1354e+002
<b>F22</b>	7.9498e+002 ±2.8667e+001	7.8580e+002 ±2.6301e+001	7.7891e+002 ±2.5434e+001	<b>7.7834e+002 ±2.5551e+001</b>
<b>F23</b>	6.2981e+002 ±1.9996e+002	6.4282e+002 ±2.0305e+002	6.3015e+002 ±2.0823e+002	<b>6.0939e+002 ±2.2440e+002</b>
<b>F24</b>	2.3600e+002 ±9.9499e+001	<b>2.2400e+002 ±8.3066e+001</b>	2.4800e+002 ±1.1225e+002	2.3600e+002 ±9.9499e+001
<b>F25</b>	3.9253e+002 ±4.0330e+000	4.0450e+002 ±8.0953e+001	3.9247e+002 ±2.3202e+001	<b>3.8772e+002 ±5.1595e+000</b>
<b>M</b>	2.9516e+002 ±4.0326e+002	<b>2.1954e+002 ±2.4923e+002</b>	2.3882e+002 ±2.6370e+002	2.4999e+002 ±2.6295e+002

Tabela 5.20. Experimento da Seção 5.8.1. *Trade-off* entre Diversidade Inter e Intraespecífica. Com  $f_S^{(ref)}=0,1$ .

	$K = 50 / m_{max} = 2$	$K = 20 / m_{max} = 5$	$K = 10 / m_{max} = 10$	$K = 5 / m_{max} = 20$
F6	<b>1.9538e+000 ±1.1019e+000</b>	3.7892e+000 ±9.6532e+000	2.3966e+001 ±3.5317e+001	1.1515e+002 ±3.0009e+002
F7	<b>1.7235e-001 ±7.9038e-002</b>	3.8359e-001 ±1.3487e-001	5.5102e-001 ±2.7927e-001	3.5351e+000 ±3.8631e+000
F8	2.0252e+001 ±1.7097e-001	<b>2.0088e+001 ±5.6026e-002</b>	2.0096e+001 ±5.7247e-002	2.0211e+001 ±8.5875e-002
F9	<b>7.1251e-010 ±2.8222e-009</b>	4.7303e-007 ±1.2573e-006	1.2365e-004 ±3.6542e-004	2.9720e-001 ±4.9000e-001
F10	1.5220e+001 ±7.3582e+000	1.2377e+001 ±7.3119e+000	1.1661e+001 ±4.8787e+000	<b>1.1069e+001 ±4.2833e+000</b>
F11	<b>2.7901e+000 ±1.5681e+000</b>	2.8815e+000 ±1.2067e+000	3.8511e+000 ±1.2640e+000	4.0016e+000 ±1.5038e+000
F12	3.8306e+003 ±9.1684e+003	4.9082e+001 ±9.8563e+001	<b>2.0244e+001 ±2.9546e+001</b>	9.4853e+001 ±1.0186e+002
F13	5.3766e-001 ±1.8290e-001	<b>4.1931e-001 ±1.1615e-001</b>	4.2149e-001 ±9.8679e-002	4.4300e-001 ±9.7814e-002
F14	<b>3.2114e+000 ±4.4614e-001</b>	3.3698e+000 ±4.3066e-001	3.4113e+000 ±3.2546e-001	3.3763e+000 ±3.2380e-001
F15	1.7883e+002 ±2.1900e+002	<b>1.4641e+002 ±2.4257e+002</b>	2.1956e+002 ±2.9396e+002	2.0720e+002 ±2.5252e+002
F16	<b>1.5253e+002 ±1.3604e+002</b>	1.8951e+002 ±1.6480e+002	1.9145e+002 ±1.6402e+002	2.7029e+002 ±2.5441e+002
F17	1.6136e+002 ±3.7540e+001	<b>1.2571e+002 ±1.7394e+001</b>	1.5432e+002 ±1.1213e+002	1.3758e+002 ±2.4066e+001
F18	<b>3.4000e+002 ±1.3844e+002</b>	4.2115e+002 ±2.1758e+002	4.5092e+002 ±2.4037e+002	5.7024e+002 ±2.7747e+002
F19	<b>3.1015e+002 ±4.0988e+001</b>	4.2613e+002 ±1.8124e+002	5.0312e+002 ±2.4769e+002	5.4891e+002 ±2.8200e+002
F20	<b>3.0916e+002 ±3.4307e+001</b>	5.2532e+002 ±2.8582e+002	4.5487e+002 ±2.3208e+002	5.8898e+002 ±2.8131e+002
F21	5.7200e+002 ±1.8601e+002	<b>5.3598e+002 ±2.4249e+002</b>	5.8573e+002 ±2.2213e+002	6.6663e+002 ±2.2478e+002
F22	8.0423e+002 ±3.0045e+001	7.9139e+002 ±3.0340e+001	7.9002e+002 ±2.6117e+001	<b>7.7746e+002 ±2.1804e+001</b>
F23	6.3041e+002 ±1.7054e+002	<b>6.1402e+002 ±1.8755e+002</b>	6.8111e+002 ±2.1899e+002	6.3449e+002 ±2.4151e+002
F24	<b>2.1200e+002 ±6.0000e+001</b>	2.3600e+002 ±9.9499e+001	2.6000e+002 ±1.2247e+002	2.7200e+002 ±1.3077e+002
F25	3.9383e+002 ±1.0093e+001	3.9802e+002 ±3.0885e+001	4.0703e+002 ±4.1696e+001	<b>3.9154e+002 ±2.3414e+001</b>
M	3.9696e+002 ±8.4239e+002	<b>2.2510e+002 ±2.5156e+002</b>	2.3912e+002 ±2.6101e+002	2.6591e+002 ±2.7103e+002

**Tabela 5.21.** Experimento da Seção 5.8.1. *Trade-off* entre Diversidade Inter e Intraespecífica. Com  $f_S^{(ref)}=0,2$ .

	$K = 50 / m_{max} = 2$	$K = 20 / m_{max} = 5$	$K = 10 / m_{max} = 10$	$K = 5 / m_{max} = 20$
<b>F6</b>	<b>2.5804e+000 ±1.4574e+000</b>	9.1577e+000 ±2.0802e+001	2.0325e+001 ±3.1604e+001	8.2291e+001 ±2.0792e+002
<b>F7</b>	<b>1.5392e-001 ±8.3127e-002</b>	3.2790e-001 ±1.3035e-001	6.3818e-001 ±5.5408e-001	3.1914e+000 ±3.3197e+000
<b>F8</b>	2.0218e+001 ±1.3915e-001	<b>2.0104e+001 ±8.8070e-002</b>	2.0137e+001 ±7.9482e-002	2.0198e+001 ±7.0619e-002
<b>F9</b>	<b>8.1916e-010 ±1.6420e-009</b>	1.5833e-006 ±2.8916e-006	1.6099e-001 ±4.6963e-001	1.3814e-001 ±3.3157e-001
<b>F10</b>	1.3517e+001 ±8.9224e+000	<b>1.0746e+001 ±3.6670e+000</b>	1.2696e+001 ±6.5512e+000	9.2081e+000 ±3.0267e+000
<b>F11</b>	<b>2.2069e+000 ±1.5425e+000</b>	3.1942e+000 ±1.3886e+000	3.2667e+000 ±1.4563e+000	3.5422e+000 ±1.6838e+000
<b>F12</b>	1.1416e+003 ±2.8150e+003	3.0662e+001 ±5.2059e+001	<b>1.5843e+001 ±2.5851e+001</b>	1.5748e+002 ±2.2198e+002
<b>F13</b>	7.3216e-001 ±6.6857e-001	<b>3.8587e-001 ±1.2508e-001</b>	4.5045e-001 ±1.1319e-001	4.0544e-001 ±1.1669e-001
<b>F14</b>	3.3149e+000 ±4.1190e-001	<b>3.2835e+000 ±4.0711e-001</b>	3.4164e+000 ±4.8040e-001	3.3012e+000 ±3.5121e-001
<b>F15</b>	1.9476e+002 ±2.6898e+002	<b>1.1759e+002 ±2.1026e+002</b>	2.2211e+002 ±2.7689e+002	2.4389e+002 ±2.7731e+002
<b>F16</b>	<b>1.5740e+002 ±1.3518e+002</b>	1.8609e+002 ±1.6557e+002	2.6380e+002 ±2.4851e+002	2.5116e+002 ±2.3449e+002
<b>F17</b>	1.6431e+002 ±3.9840e+001	1.3716e+002 ±1.8385e+001	1.5013e+002 ±6.8073e+001	<b>1.3114e+002 ±1.6602e+001</b>
<b>F18</b>	<b>3.1532e+002 ±4.7163e+001</b>	4.2316e+002 ±2.1557e+002	4.5374e+002 ±2.5026e+002	6.1641e+002 ±2.8115e+002
<b>F19</b>	<b>3.3156e+002 ±1.0666e+002</b>	4.4435e+002 ±2.2180e+002	4.4300e+002 ±2.2371e+002	5.8242e+002 ±2.8291e+002
<b>F20</b>	<b>3.7020e+002 ±1.6706e+002</b>	4.8697e+002 ±2.2740e+002	5.1266e+002 ±2.4715e+002	5.3833e+002 ±2.6082e+002
<b>F21</b>	5.9165e+002 ±1.8336e+002	<b>5.6575e+002 ±2.0191e+002</b>	5.9017e+002 ±2.4427e+002	7.0369e+002 ±2.7876e+002
<b>F22</b>	8.0241e+002 ±2.7813e+001	<b>7.6528e+002 ±1.0794e+002</b>	7.8765e+002 ±2.8044e+001	7.8461e+002 ±3.2610e+001
<b>F23</b>	6.1646e+002 ±1.5713e+002	<b>5.8440e+002 ±1.5763e+002</b>	6.5944e+002 ±1.9135e+002	6.9770e+002 ±2.3509e+002
<b>F24</b>	<b>2.2400e+002 ±8.3066e+001</b>	<b>2.2400e+002 ±8.3066e+001</b>	2.6000e+002 ±1.2247e+002	2.4800e+002 ±1.1225e+002
<b>F25</b>	4.0326e+002 ±2.9532e+001	<b>3.9092e+002 ±9.0703e+000</b>	3.9800e+002 ±3.0173e+001	4.0198e+002 ±3.157e+001
<b>M</b>	2.6778e+002 ±3.1560e+002	<b>2.2018e+002 ±2.4743e+002</b>	2.4088e+002 ±2.5922e+002	2.6626e+002 ±2.7943e+002

Tabela 5.22. Experimento da Seção 5.8.2. Aumento do Número de Espécies e Convergência de Adaptação.

	$K = 20 / m_{max} = 6$	$K = 20 / m_{max} = 7$	$K = 20 / m_{max} = 8$	$K = 20 / m_{max} = 9$	$K = 20 / m_{max} = 10$
<b>F6</b>	4.5671e+000 ±9.4503e+000	6.6854e+000 ±1.6731e+001	<b>3.6080e+000 ±6.9519e+000</b>	4.4495e+000 ±9.7790e+000	8.2899e+000 ±2.0137e+001
<b>F7</b>	3.0262e-001 ±1.5634e-001	2.6255e-001 ±1.2980e-001	2.5714e-001 ±1.2208e-001	2.3416e-001 ±9.8975e-002	<b>2.2626e-001 ±1.1487e-001</b>
<b>F8</b>	2.0126e+001 ±8.7104e-002	2.0100e+001 ±7.6585e-002	2.0080e+001 ±5.7935e-002	2.0090e+001 ±8.6199e-002	<b>2.0069e+001 ±4.7736e-002</b>
<b>F9</b>	9.4374e-007 ±2.1457e-006	<b>3.5671e-007 ±5.8680e-007</b>	8.5005e-007 ±1.8764e-006	9.0406e-007 ±2.1734e-006	6.6856e-007 ±1.2396e-006
<b>F10</b>	1.2633e+001 ±6.5523e+000	<b>9.5516e+000 ±4.6224e+000</b>	1.0507e+001 ±4.4692e+000	9.4721e+000 ±3.5424e+000	1.0228e+001 ±5.1501e+000
<b>F11</b>	3.0306e+000 ±1.0585e+000	2.6621e+000 ±8.1166e-001	3.1547e+000 ±1.1652e+000	2.4515e+000 ±1.1142e+000	<b>2.2827e+000 ±9.9903e-001</b>
<b>F12</b>	4.8493e+001 ±1.4151e+002	1.1345e+001 ±1.0432e+001	1.1042e+001 ±1.2318e+001	2.1139e+001 ±3.6723e+001	<b>8.5811e+000 ±9.3779e+000</b>
<b>F13</b>	3.6056e-001 ±7.2872e-002	4.1516e-001 ±1.1486e-001	3.5759e-001 ±1.2777e-001	3.7767e-001 ±1.2193e-001	<b>3.5135e-001 ±1.2517e-001</b>
<b>F14</b>	3.3217e+000 ±3.5664e-001	3.2268e+000 ±4.0178e-001	3.1822e+000 ±3.6013e-001	<b>3.1466e+000 ±3.4425e-001</b>	3.1575e+000 ±3.5026e-001
<b>F15</b>	2.0599e+002 ±2.6536e+002	1.9350e+002 ±2.6457e+002	2.0348e+002 ±2.6772e+002	1.8937e+002 ±2.6257e+002	1.8800e+002 ±2.6508e+002
<b>F16</b>	2.1603e+002 ±2.1836e+002	2.0824e+002 ±2.1466e+002	2.1562e+002 ±2.1865e+002	2.1430e+002 ±2.1925e+002	2.1431e+002 ±2.1904e+002
<b>F17</b>	1.2900e+002 ±1.5592e+001	1.2553e+002 ±1.3247e+001	1.2728e+002 ±1.4197e+001	<b>1.2267e+002 ±1.0682e+001</b>	1.2284e+002 ±1.4367e+001
<b>F18</b>	4.4285e+002 ±2.1212e+002	3.5944e+002 ±1.4136e+002	<b>3.4993e+002 ±1.4141e+002</b>	3.6533e+002 ±1.7769e+002	3.7801e+002 ±1.6820e+002
<b>F19</b>	4.3661e+002 ±1.9766e+002	4.0621e+002 ±2.0647e+002	<b>3.9098e+002 ±1.8379e+002</b>	4.1438e+002 ±2.1871e+002	4.0215e+002 ±1.8811e+002
<b>F20</b>	3.7816e+002 ±1.6836e+002	4.0261e+002 ±1.9985e+002	<b>3.4356e+002 ±1.3852e+002</b>	3.5848e+002 ±1.4233e+002	3.7472e+002 ±1.6582e+002
<b>F21</b>	5.7051e+002 ±1.8580e+002	5.2223e+002 ±1.8293e+002	5.4084e+002 ±1.9731e+002	5.1416e+002 ±1.9477e+002	<b>4.8849e+002 ±1.9203e+002</b>
<b>F22</b>	7.6572e+002 ±9.9909e+001	7.8957e+002 ±2.8279e+001	<b>7.5663e+002 ±9.7357e+001</b>	7.7932e+002 ±2.9134e+001	7.5712e+002 ±9.7631e+001
<b>F23</b>	6.4689e+002 ±1.9047e+002	6.2247e+002 ±1.7493e+002	6.5124e+002 ±2.0033e+002	6.1734e+002 ±1.7951e+002	<b>5.7039e+002 ±1.3965e+002</b>
<b>F24</b>	2.2400e+002 ±8.3066e+001	2.2400e+002 ±8.3066e+001	<b>2.3600e+002 ±9.9499e+001</b>	2.2400e+002 ±8.3066e+001	2.2400e+002 ±8.3066e+001
<b>F25</b>	3.9244e+002 ±2.3123e+001	3.9181e+002 ±2.3785e+001	3.9113e+002 ±2.3250e+001	3.8595e+002 ±3.7594e+000	<b>3.8556e+002 ±5.8745e+000</b>
<b>M</b>	2.2505e+002 ±2.4708e+002	2.1499e+002 ±2.4240e+002	2.1294e+002 ±2.3941e+002	2.1233e+002 ±2.3861e+002	2.0794e+002 ±2.3094e+002

**Tabela 5.23.** Experimento da Seção 5.8.3. Efeito da Diversidade Intraespecífica. Funções unimodais.

	$K = 20 / m_{max} = 1 / p_{hd} = 0$	$K = 20 / m_{max} = 1 / p_{hd} = 0,1$	$K = 20 / m_{max} = 1 / p_{hd} = 0,2$
<b>F1</b>	5.0022e-014 ±1.5767e-013	1.0948e-002 ±8.4482e-003	2.2110e-001 ±2.3742e-001
<b>F2</b>	3.3398e-002 ±5.4780e-002	2.4236e+001 ±1.8219e+001	1.5454e+002 ±6.6963e+001
<b>F3</b>	5.5146e+005 ±4.2368e+005	1.4001e+006 ±9.5499e+005	2.3939e+006 ±1.6288e+006
<b>F4</b>	7.7718e+000 ±3.1761e+001	7.8753e+001 ±7.6613e+001	2.3211e+002 ±1.2830e+002
<b>F5</b>	5.5079e-011 ±3.1293e-011	1.2622e+000 ±1.2756e+000	9.2721e+001 ±4.3703e+001
<b>M</b>	1.1029e+005 ±2.4662e+005	2.8005e+005 ±6.2615e+005	4.7887e+005 ±1.0705e+006

**Tabela 5.24.** Experimento da Seção 5.8.3. Efeito da Diversidade Intraespecífica. Funções multimodais.

	$K = 20 / m_{max} = 1 / p_{hd} = 0$	$K = 20 / m_{max} = 1 / p_{hd} = 0,1$	$K = 20 / m_{max} = 1 / p_{hd} = 0,2$
<b>F6</b>	1.1147e+001 ±2.0565e+001	1.2508e+002 ±1.8969e+002	1.7657e+003 ±2.8924e+003
<b>F7</b>	1.4462e+000 ±9.1148e-001	9.0282e-001 ±3.3724e-001	1.3061e+000 ±3.3790e-001
<b>F8</b>	2.0514e+001 ±9.9820e-002	2.0517e+001 ±9.4586e-002	2.0510e+001 ±1.0527e-001
<b>F9</b>	1.0280e+002 ±4.0897e+001	2.1510e+000 ±1.1383e+000	8.8899e+000 ±4.7292e+000
<b>F10</b>	7.7385e+001 ±8.1275e+001	3.3472e+001 ±1.4880e+001	4.8287e+001 ±8.5813e+000
<b>F11</b>	4.9089e+000 ±2.2553e+000	4.2794e+000 ±1.2602e+000	5.9778e+000 ±1.5427e+000
<b>F12</b>	3.5416e+002 ±5.4513e+002	3.9034e+004 ±1.5144e+004	4.7570e+004 ±1.3489e+004
<b>F13</b>	9.9884e-001 ±4.3055e-001	1.9073e+000 ±1.1462e+000	3.1996e+000 ±9.1830e-001
<b>F14</b>	4.8723e+000 ±1.6499e-001	3.5383e+000 ±2.6843e-001	3.6551e+000 ±1.6762e-001
<b>F15</b>	5.7657e+002 ±2.4314e+002	2.8111e+002 ±2.2439e+002	3.1609e+002 ±1.9957e+002
<b>F16</b>	2.9173e+002 ±2.4885e+002	1.6380e+002 ±4.7769e+001	2.0796e+002 ±3.0249e+001
<b>F17</b>	2.3463e+002 ±1.7650e+002	2.2358e+002 ±3.8106e+001	2.4228e+002 ±1.9514e+001
<b>F18</b>	5.5817e+002 ±2.3862e+002	4.8902e+002 ±2.0677e+002	5.5256e+002 ±1.8867e+002
<b>F19</b>	7.3921e+002 ±4.1860e+002	5.0148e+002 ±2.5673e+002	5.3326e+002 ±1.9549e+002
<b>F20</b>	6.0514e+002 ±2.8656e+002	5.1699e+002 ±2.3725e+002	5.7119e+002 ±1.9563e+002
<b>F21</b>	7.4349e+002 ±2.6359e+002	6.7372e+002 ±2.2173e+002	6.9507e+002 ±2.0569e+002
<b>F22</b>	8.1704e+002 ±3.4558e+001	8.0245e+002 ±2.1840e+001	8.1186e+002 ±2.8564e+001

<b>F23</b>	7.5821e+002 ±2.4584e+002	8.0558e+002 ±2.1561e+002	9.0442e+002 ±2.5819e+002
<b>F24</b>	3.2400e+002 ±1.8547e+002	2.2400e+002 ±8.3067e+001	2.6119e+002 ±1.2449e+002
<b>F25</b>	4.2878e+002 ±1.0414e+002	3.9938e+002 ±2.1933e+001	4.0170e+002 ±2.2420e+001
<b>M</b>	3.3276e+002 ±2.9990e+002	2.2154e+003 ±8.6706e+003	2.7463e+003 ±1.0559e+004

**Tabela 5.25.** Experimento da Seção 5.8.3. Efeito da Diversidade Intraespecífica. Funções multimodais.

	$K = 20 / m_{max} = 5 / p_{hd} = 0$	$K = 20 / m_{max} = 5 / p_{hd} = 0,1$	$K = 20 / m_{max} = 5 / p_{hd} = 0,2$
<b>F6</b>	1.9112e+000 ±1.7484e+000	1.1666e+001 ±2.1709e+001	8.6588e+002 ±1.4207e+003
<b>F7</b>	3.5135e-001 ±1.8508e-001	5.6928e-001 ±2.3460e-001	1.2447e+000 ±2.5142e-001
<b>F8</b>	2.0090e+001 ±5.7024e-002	2.0402e+001 ±9.4837e-002	2.0421e+001 ±8.2286e-002
<b>F9</b>	6.4594e+001 ±3.1836e+001	4.7599e-001 ±5.6311e-001	4.4422e+000 ±1.7369e+000
<b>F10</b>	2.2287e+001 ±4.2826e+001	1.3567e+001 ±5.5013e+000	3.2095e+001 ±1.2062e+001
<b>F11</b>	3.2401e+000 ±1.6641e+000	3.0564e+000 ±5.7913e-001	4.8555e+000 ±7.7261e-001
<b>F12</b>	8.7607e+000 ±1.4579e+001	1.9104e+004 ±1.0443e+004	3.4768e+004 ±8.3928e+003
<b>F13</b>	6.7352e-001 ±1.7146e-001	6.6740e-001 ±2.1942e-001	2.0849e+000 ±7.4151e-001
<b>F14</b>	4.8270e+000 ±2.7796e-001	3.2979e+000 ±1.7218e-001	3.4198e+000 ±1.3258e-001
<b>F15</b>	4.1097e+002 ±2.3163e+002	7.1875e+001 ±9.6426e+001	1.1520e+002 ±5.6383e+001
<b>F16</b>	2.5500e+002 ±2.4699e+002	1.3831e+002 ±7.6278e+001	1.7106e+002 ±3.1702e+001
<b>F17</b>	1.3005e+002 ±2.6077e+001	1.5941e+002 ±2.3111e+001	2.1330e+002 ±1.8583e+001
<b>F18</b>	4.7719e+002 ±2.4410e+002	3.5479e+002 ±1.3804e+002	3.7231e+002 ±3.6358e+001
<b>F19</b>	4.7986e+002 ±2.5834e+002	3.4237e+002 ±1.3818e+002	3.7927e+002 ±4.2040e+001
<b>F20</b>	4.2673e+002 ±2.0324e+002	3.3133e+002 ±1.0037e+002	3.6112e+002 ±3.7599e+001
<b>F21</b>	6.2126e+002 ±2.0478e+002	4.1935e+002 ±1.1982e+002	4.5424e+002 ±1.4033e+002
<b>F22</b>	7.9351e+002 ±2.6050e+001	7.8543e+002 ±7.6830e+000	7.9174e+002 ±5.5493e+000
<b>F23</b>	6.3445e+002 ±2.1408e+002	6.0655e+002 ±1.4197e+002	5.8316e+002 ±8.5234e+001
<b>F24</b>	2.3600e+002 ±9.9499e+001	2.1200e+002 ±6.0001e+001	2.0055e+002 ±8.5143e-001
<b>F25</b>	3.9415e+002 ±2.2987e+001	3.8970e+002 ±4.1831e+000	3.9083e+002 ±4.4230e+000
<b>M</b>	2.4930e+002 ±2.5979e+002	1.1484e+003 ±4.2323e+003	1.9868e+003 ±7.7205e+003

**Tabela 5.26.** Experimento da Seção 5.8.4. Algoritmo Sem Pseudodiferencial. Funções monomodais.

	$K = 20 / m_{max} = 1$	$K = 100 / m_{max} = 1$
<b>F1</b>	3.0260e-004 ±4.4895e-004	8.0317e-004 ±6.7953e-004
<b>F2</b>	1.5389e+001 ±1.4813e+001	1.0538e+001 ±7.1079e+000
<b>F3</b>	6.8104e+005 ±4.4930e+005	5.5342e+005 ±3.8032e+005
<b>F4</b>	4.8556e+001 ±4.6456e+001	2.1897e+001 ±1.3998e+001
<b>F5</b>	2.8585e+002 ±1.7945e+002	1.8393e+002 ±5.4835e+001
<b>M</b>	1.3628e+005 ±3.0453e+005	1.1073e+005 ±2.4747e+005

**Tabela 5.27.** Experimento da Seção 5.8.4. Algoritmo Sem Pseudodiferencial. Funções multimodais.

	$K = 20 / m_{max} = 1$	$K = 100 / m_{max} = 1$	$K = 20 / m_{max} = 5$
<b>F6</b>	1.6868e+002 ±4.0307e+002	4.2667e+001 ±4.9656e+001	2.8113e+001 ±4.5967e+001
<b>F7</b>	1.3053e+000 ±3.1784e-001	9.5982e-001 ±2.9187e-001	1.2023e+000 ±1.0464e+000
<b>F8</b>	2.0553e+001 ±1.0262e-001	2.0387e+001 ±8.0064e-002	2.0330e+001 ±1.5347e-001
<b>F9</b>	3.5846e+000 ±1.5938e+000	7.1094e+000 ±3.5485e+000	2.0226e+000 ±9.2703e-001
<b>F10</b>	2.4128e+001 ±1.5484e+001	3.3437e+001 ±8.3496e+000	1.1158e+001 ±4.6678e+000
<b>F11</b>	5.8094e+000 ±1.8549e+000	3.2111e+000 ±1.5111e+000	3.5143e+000 ±1.2548e+000
<b>F12</b>	2.8543e+004 ±2.0449e+004	2.8037e+004 ±1.1076e+004	3.9012e+003 ±8.1377e+003
<b>F13</b>	1.6927e+000 ±1.4392e+000	2.8187e+000 ±7.6682e-001	6.3771e-001 ±1.5085e-001
<b>F14</b>	3.6468e+000 ±2.2826e-001	3.5530e+000 ±1.7772e-001	3.4482e+000 ±1.9320e-001
<b>F15</b>	2.9600e+002 ±2.7439e+002	2.9787e+002 ±2.4616e+002	1.2929e+002 ±1.7330e+002
<b>F16</b>	2.3330e+002 ±1.6730e+002	1.6791e+002 ±2.8340e+001	1.1870e+002 ±2.2550e+001
<b>F17</b>	1.9576e+002 ±6.4081e+001	1.9948e+002 ±3.1280e+001	1.4180e+002 ±1.1267e+002
<b>F18</b>	8.5324e+002 ±2.1332e+002	6.7457e+002 ±2.2529e+002	7.1214e+002 ±2.3005e+002
<b>F19</b>	8.2347e+002 ±2.4612e+002	7.4593e+002 ±1.6966e+002	7.1071e+002 ±2.4463e+002
<b>F20</b>	8.0438e+002 ±2.4035e+002	7.6524e+002 ±1.8461e+002	6.7054e+002 ±2.4436e+002
<b>F21</b>	6.7926e+002 ±3.5441e+002	5.3822e+002 ±2.4261e+002	4.4164e+002 ±2.3426e+002
<b>F22</b>	7.7591e+002 ±1.0072e+002	6.2510e+002 ±2.2843e+002	7.0433e+002 ±1.8090e+002

<b>F23</b>	7.6409e+002 ±2.1926e+002	6.0191e+002 ±1.4873e+002	6.1477e+002 ±1.4207e+002
<b>F24</b>	3.2002e+002 ±1.9581e+002	2.8403e+002 ±1.3752e+002	2.7201e+002 ±1.3078e+002
<b>F25</b>	4.3909e+002 ±1.5374e+002	4.0452e+002 ±2.9455e+001	3.9746e+002 ±2.2647e+001
<b>M</b>	1.7478e+003 ±6.3154e+003	1.6728e+003 ±6.2118e+003	4.4425e+002 ±8.6106e+002

**Tabela 5.28.** Experimento da Seção 5.8.5. Fixando um Número Máximo de Chamadas à Função-Objetivo.

	$K = 20 / m_{max} = 1$	$K = 20 / m_{max} = 5$	Rank
<b>F1</b>	5.2296e-014 ±1.5732e-013	1.1361e-006 ±3.3601e-006	<b>1</b>
<b>F2</b>	9.2811e-002 ±1.2874e-001	2.4364e-001 ±2.8968e-001	<b>3</b>
<b>F3</b>	5.8818e+005 ±4.4586e+005	7.7921e+005 ±5.0401e+005	<b>2</b>
<b>F4</b>	8.8878e+000 ±3.1768e+001	1.7658e+002 ±9.3397e+001	<b>2</b>
<b>F5</b>	2.3836e-010 ±4.2838e-010	1.2385e-006 ±4.8435e-006	<b>1</b>
<b>F6</b>	1.5930e+001 ±3.8108e+001	2.6040e+001 ±4.6073e+001	<b>2</b>
<b>F7</b>	1.5601e+000 ±1.1044e+000	1.4042e+000 ±9.4468e-001	<b>3</b>
<b>F8</b>	2.0521e+001 ±1.0290e-001	2.0281e+001 ±1.2629e-001	<b>4</b>
<b>F9</b>	1.0280e+002 ±4.0897e+001	3.7537e+000 ±1.3225e+000	<b>4</b>
<b>F10</b>	7.7882e+001 ±8.1035e+001	2.0755e+001 ±1.1437e+001	<b>2</b>
<b>F11</b>	4.9138e+000 ±2.2537e+000	5.1233e+000 ±1.3652e+000	<b>2</b>
<b>F12</b>	5.5762e+002 ±1.0839e+003	1.8760e+003 ±2.0295e+003	<b>2</b>
<b>F13</b>	1.0294e+000 ±4.2691e-001	9.7485e-001 ±3.1049e-001	<b>2</b>
<b>F14</b>	4.8723e+000 ±1.6494e-001	3.6656e+000 ±2.7409e-001	<b>3</b>
<b>F15</b>	5.7657e+002 ±2.4314e+002	2.4702e+002 ±2.3622e+002	<b>4</b>
<b>F16</b>	2.9174e+002 ±2.4885e+002	2.3719e+002 ±2.1058e+002	<b>4</b>
<b>F17</b>	2.3816e+002 ±1.7920e+002	1.9861e+002 ±3.0189e+001	<b>2</b>
<b>F18</b>	5.5818e+002 ±2.3862e+002	4.3816e+002 ±2.2150e+002	<b>2</b>
<b>F19</b>	7.3921e+002 ±4.1861e+002	4.1820e+002 ±2.0008e+002	<b>2</b>
<b>F20</b>	6.0699e+002 ±2.8506e+002	5.0525e+002 ±2.4355e+002	<b>2</b>
<b>F21</b>	7.4349e+002 ±2.6359e+002	5.8737e+002 ±2.1324e+002	<b>2</b>

<b>F22</b>	8.1776e+002 ±3.5359e+001	8.0612e+002 ±3.2008e+001	<b>2</b>
<b>F23</b>	7.5985e+002 ±2.4637e+002	6.9897e+002 ±2.2709e+002	<b>3</b>
<b>F24</b>	3.2400e+002 ±1.8547e+002	2.4800e+002 ±1.1225e+002	<b>1</b>
<b>F25</b>	4.2947e+002 ±1.0398e+002	4.1140e+002 ±1.3559e+001	<b>3</b>
<b>M</b>	2.3802e+004 ±1.1758e+005	1.5433e+005 ±7.6640e+005	-----

**Tabela 5.29.** Experimento da seção 5.8.6. Ganho de Adaptação e Convergência de Adaptação.

	<b><math>K = 20 / m_{max} = 5</math></b>	<b><math>\omega</math></b>
<b>F1</b>	1.2942e-007 ±1.4597e-007	3.0840e+002 ±4.1834e+001
<b>F2</b>	6.1077e-005 ±5.8109e-005	1.4681e+003 ±9.3481e+001
<b>F3</b>	2.7135e+005 ±2.5788e+005	1.4070e+003 ±2.8254e+002
<b>F4</b>	4.5986e-005 ±4.3692e-005	1.5000e+003 ±0.0000e+000
<b>F5</b>	1.2369e-011 ±2.9704e-012	8.2664e+002 ±1.0820e+002
<b>F6</b>	9.3224e-002 ±3.7674e-002	1.5000e+003 ±0.0000e+000
<b>F7</b>	2.8240e-001 ±1.4752e-001	1.4500e+003 ±1.5310e+002
<b>F8</b>	2.0071e+001 ±1.0926e-001	1.3458e+003 ±4.2619e+002
<b>F9</b>	2.0521e-009 ±3.4567e-009	5.0908e+002 ±7.4640e+001
<b>F10</b>	1.5720e+001 ±1.2087e+001	5.8712e+002 ±1.9251e+002
<b>F11</b>	3.2073e+000 ±1.5039e+000	1.3711e+003 ±2.4057e+002
<b>F12</b>	1.1385e+000 ±3.7970e+000	1.5000e+003 ±0.0000e+000
<b>F13</b>	2.8494e-001 ±1.0879e-001	1.4804e+003 ±9.8200e+001
<b>F14</b>	3.3190e+000 ±4.9145e-001	1.0469e+003 ±5.1069e+002
<b>F15</b>	1.9200e+002 ±2.6913e+002	6.0312e+002 ±2.0717e+002
<b>F16</b>	1.8647e+002 ±1.5783e+002	1.0073e+003 ±2.6404e+002
<b>F17</b>	1.4542e+002 ±1.1326e+002	6.7584e+002 ±1.7299e+002
<b>F18</b>	4.5858e+002 ±2.3757e+002	1.0286e+003 ±4.5236e+002
<b>F19</b>	4.6990e+002 ±2.4514e+002	9.7580e+002 ±4.5983e+002

<b>F20</b>	4.4670e+002 ±2.3039e+002	9.6880e+002 ±4.3034e+002
<b>F21</b>	5.9056e+002 ±2.2795e+002	6.0416e+002 ±2.9910e+002
<b>F22</b>	7.7194e+002 ±1.0242e+002	6.4776e+002 ±4.9070e+002
<b>F23</b>	6.0944e+002 ±1.6400e+002	3.6600e+002 ±9.6024e+001
<b>F24</b>	2.3600e+002 ±9.9499e+001	7.2116e+002 ±3.8373e+002
<b>F25</b>	2.4800e+002 ±1.1225e+002	4.9976e+002 ±1.2157e+002
<b>M</b>	1.1030e+004 ±5.4234e+004	

**Tabela 5.30.** Resultados dos algoritmos dopt-aiNet, cob-aiNet, G-CMA-ES e Algoritmo de Radiação Adaptativa em dois cenários para comparação. ARA 1: Algoritmo de Radiação Adaptativa com número máximo de chamadas à função-objetivo (Seção 5.8.5); e ARA 2: com ganho de adaptação como critério de parada da (Seção 5.8.6).

	<b>dopt-aiNet</b>	<b>cob-aiNet</b>	<b>G-CMA-ES</b>	<b>ARA 1</b>	<b>ARA 2</b>
<b>F1</b>	1.8793e+004±5.8715e+003	4.8192e-011±2.5294e-011	5.2000e-009±1.9400e-009	5.2296e-014 ±1.5732e-013	1.2942e-007 ±1.4597e-007
<b>F2</b>	1.7326e+004±5.9042e+003	8.3417e-010±6.2444e-011	4.7000e-009±1.5600e-009	9.2811e-002 ±1.2874e-001	6.1077e-005 ±5.8109e-005
<b>F3</b>	2.0685e+008±1.1432e+008	9.5889e+005±4.0960e+005	5.6000e-009±1.9300e-009	5.8818e+005 ±4.4586e+005	2.7135e+005 ±2.5788e+005
<b>F4</b>	2.3318e+004±8.1798e+003	3.9601e+004±5.9727e+003	5.0200e-009±1.7100e-009	8.8878e+000 ±3.1768e+001	4.5986e-005 ±4.3692e-005
<b>F5</b>	1.8177e+004±8.1798e+003	6.7246e+003±1.1534e+003	6.5800e-009±2.1700e-009	2.3836e-010 ±4.2838e-010	1.2369e-011 ±2.9704e-012
<b>F6</b>	4.3460e+009±2.6633e+009	1.8111e+002±4.1378e+002	4.8700e-009±1.6600e-009	1.5930e+001 ±3.8108e+001	9.3224e-002 ±3.7674e-002
<b>F7</b>	3.3752e+003±2.7311e-002	9.0553e-003±9.6478e-003	3.3100e-009±2.0200e-009	1.5601e+000 ±1.1044e+000	2.8240e-001 ±1.4752e-001
<b>F8</b>	2.0317e+001±6.5269e-002	2.0128e+001±2.4342e-002	2.0000e+001±3.8900e-003	2.0521e+001 ±1.0290e-001	2.0071e+001 ±1.0926e-001
<b>F9</b>	3.6143e+001±9.8170e+000	6.8244e-011±6.0851e-011	2.3900e-001±4.3400e-001	1.0280e+002 ±4.0897e+001	2.0521e-009 ±3.4567e-009
<b>F10</b>	8.2344e+001±1.5718e+001	1.2966e+002±2.5193e+001	7.9600e-002±2.7500e-001	7.7882e+001 ±8.1035e+001	1.5720e+001 ±1.2087e+001
<b>F11</b>	7.6796e+000±6.0765e-001	2.7778e+001±1.3818e+000	9.3400e-001±9.0000e-001	4.9138e+000 ±2.2537e+000	3.2073e+000 ±1.5039e+000
<b>F12</b>	3.5526e+003±1.8883e+003	7.2376e+004±1.4671e+004	2.9300e+001±1.4200e+002	5.5762e+002 ±1.0839e+003	1.1385e+000 ±3.7970e+000
<b>F13</b>	1.8836e+000±3.6872e-001	3.4531e+000±6.8894e-001	6.9600e-001±1.5000e-001	1.0294e+000 ±4.2691e-001	2.8494e-001 ±1.0879e-001
<b>F14</b>	4.2210e+000±2.0385e-001	1.3147e+001±2.6581e-001	3.0100e+000±3.4900e-001	4.8723e+000 ±1.6494e-001	3.3190e+000 ±4.9145e-001
<b>F15</b>	3.6264e+002±7.4990e+001	7.6400e-011±7.9718e-011	2.2800e+002±6.8000e+001	5.7657e+002 ±2.4314e+002	1.9200e+002 ±2.6913e+002
<b>F16</b>	2.6952e+002±3.8471e+001	1.5524e+002±1.8724e+001	9.1300e+001±3.4900e+000	2.9174e+002 ±2.4885e+002	1.8647e+002 ±1.5783e+002

<b>F17</b>	3.6372e+002±5.6464e+001	2.3951e+002±3.3555e+001	1.2300e+002±2.0900e+001	2.3816e+002 ±1.7920e+002	1.4542e+002 ±1.1326e+002
<b>F18</b>	1.0405e+003±5.4846e+001	9.2347e+002±5.1172e+000	3.3200e+002±1.1200e+002	5.5818e+002 ±2.3862e+002	4.5858e+002 ±2.3757e+002
<b>F19</b>	1.0469e+003±5.0851e+001	9.0427e+002±8.3882e+001	3.2600e+002±9.9300e+001	7.3921e+002 ±4.1861e+002	4.6990e+002 ±2.4514e+002
<b>F20</b>	1.0168e+003±1.2905e+002	8.9842e+002±1.0703e+002	3.0000e+002±0.0000e+000	6.0699e+002 ±2.8506e+002	4.4670e+002 ±2.3039e+002
<b>F21</b>	1.2049e+003±1.6139e+002	4.9275e+002±2.5101e+001	5.0000e+002±3.4800e-013	7.4349e+002 ±2.6359e+002	5.9056e+002 ±2.2795e+002
<b>F22</b>	9.0155e+002±6.5569e+001	9.8933e+002±2.6193e+001	7.2900e+002±6.8600e+000	8.1776e+002 ±3.5359e+001	7.7194e+002 ±1.0242e+002
<b>F23</b>	1.1981e+003±1.4161e+002	5.3195e+002±6.1406e+000	5.5900e+002±3.2400e-011	7.5985e+002 ±2.4637e+002	6.0944e+002 ±1.6400e+002
<b>F24</b>	1.0258e+003±2.5088e+002	2.0000e+002±1.1306e-003	2.0000e+002±2.2900e-006	3.2400e+002 ±1.8547e+002	2.3600e+002 ±9.9499e+001
<b>F25</b>	1.2775e+003±1.0083e+002	2.6456e+002±1.4484e+001	3.7400e+002±3.2200e+000	4.2947e+002 ±1.0398e+002	2.4800e+002 ±1.1225e+002



# CAPÍTULO 6

## DOS ECOSSISTEMAS PARA A

### COMPUTAÇÃO DE ECOSSISTEMAS E ALÉM

---

*But nature is always more subtle, more intricate, more elegant than what we are able to imagine – Carl Edward Sagan, The Demon-Haunted World: Science as a Candle in the Dark, 1997*

Diante do cenário apresentado por este trabalho, é possível concluir que ecossistemas podem ser vistos como processadores de informação. As características únicas e inerentes a ecossistemas motivam o estudo e aplicação da Computação Biogeográfica em diversos contextos: indo da concepção de modelos computacionais, que auxiliam no entendimento de ecossistemas, até a proposição de ferramentas computacionais que resolvem problemas do cotidiano. O primeiro passo dado por esta tese, no sentido de formalizar a computação de ecossistemas, abre diversas frentes de continuidade. Tal afirmação é tema de argumentação deste capítulo.

#### **6.1 Síntese da Computação Biogeográfica**

Através da Computação Natural, a natureza pode ser estudada, entendida, formalizada sob um ponto de vista computacional. É possível identificar elementos fundamentais, relações e processos e, com isso, entender os padrões emergentes dos sistemas naturais. A essência da Computação Natural se apresenta dessa forma, e representa uma grande motivação de aplicação de seus fundamentos. A ciência está distante de entender certos aspectos dos sistemas naturais, como os mecanismos que sustentam comportamentos inteligentes, e encontra barreiras até na obtenção de respostas elementares, como aquelas necessárias para explicar o surgimento da vida. Embora tais indagações sejam pertinentes, elas não impedem que sistemas naturais sejam estudados com diversos enfoques alternativos, entendidos, abstraídos e aplicados nos mais diversos contextos.

Esta tese buscou entender a computação de um sistema natural em particular: os ecossistemas. Tais sistemas fascinam há muito tempo quem os estuda, e a busca pelo seu entendimento se arrasta por séculos, indo da época dos primeiros naturalistas até os biogeógrafos de hoje. Existem grandes dificuldades inerentes ao entendimento de um ecossistema, como as escalas temporais e espaciais, e muitas vezes evidências empíricas se baseiam em registros do passado, com investigações geológicas e fósseis. Configura-se, portanto, um grande desafio entender em quais contextos espécies se diversificam, evoluem

e se adaptam a diferentes condições impostas por habitats. Para isso, existem inúmeras teorias presentes na ciência da Biogeografia, que juntas possuem um objetivo comum: entender os ecossistemas e explicar os aspectos essenciais de seus padrões emergentes.

A transposição do entendimento dos ecossistemas para um universo computacional dá origem à Computação Biogeográfica, proposta central desta tese. Ecossistemas artificiais são representações dos ecossistemas reais em um contexto computacional e manipulável em diferentes escalas de espaço e tempo. A Computação Biogeográfica representa, assim, a formalização computacional de ecossistemas. O primeiro passo para a construção de ecossistemas artificiais é o metamodelo, cujo propósito é gerar modelos computacionais. As possibilidades do metamodelo vão além do entendimento das computações de ecossistemas, pois permitem que os modelos gerados estejam inseridos em diversos contextos. É explorada, nesta tese, a formalização de processos e relações em superfícies adaptativas, posteriormente aplicadas na resolução de problemas de otimização no espaço contínuo.

## **6.2 Perspectivas Futuras da Computação Biogeográfica**

As contribuições desta tese passam pela formalização de ecossistemas artificiais por meio do metamodelo, pela proposição de dinâmicas em superfícies adaptativas, e chegam até a resolução de problemas de otimização em espaços contínuos. Em um contexto geral, o resultado final se apresenta na forma de uma nova linha de pesquisa da Computação Natural, que abre uma série de frentes de pesquisas que são discutidas a seguir.

As frentes de contribuição desta tese são devidamente formalizadas em seus respectivos Capítulos. A formalização da Computação Biogeográfica e do metamodelo se deu no Capítulo 3. A computação de ecossistemas em superfícies adaptativas foi abordada no Capítulo 4. E, por fim, o algoritmo de radiação adaptativa foi o tópico central do Capítulo 5. Uma síntese das contribuições e possibilidades foi discutida ao final de cada capítulo. A seguir, de forma sucinta, as subseções exploram as frentes de continuidade da tese. O estabelecimento da Computação Biogeográfica como linha de pesquisa da Computação Natural poderá ser conquistado a partir dessas frentes.

### **6.2.1 Computação de Ecossistemas e Metamodelo**

A Computação Biogeográfica contempla a formalização de relações e processos de ecossistemas. O metamodelo é a unificação de modelos de ecossistemas artificiais em uma só linguagem. Nesta tese, alguns dos processos principais foram formalizados. Diversos outros conceitos da Biogeografia deixaram de ser abordados nesta tese e podem ser devidamente formalizados, contribuindo para uma nova geração de modelos de Computação Biogeográfica. Uma lista abrangente de frentes candidatas podem ser encontradas em: Brown & Lomolino (2006), Stearns & Hoekstra (2003), Hall & Halliday

(1998), Myers & Giller (1991), Simmons (1982), dentre muitas outras obras já citadas ao longo do Capítulo 2.

Seguindo a metodologia e notação de processos do metamodelo, não apenas a extensão de relações e processos biogeográficos é possível, mas também a formalização de processos de outros sistemas naturais. Em destaque, aqueles já extensivamente estudados pela Computação Natural, como a Imunocomputação e a Neurocomputação. Definindo metamodelos específicos para cada sistema natural estudado, é possível ir além, e propor um metamodelo unificado para a Computação Natural.

As relações e processos formalizados no metamodelo da Computação Biogeográfica permitem desenvolver modelos computacionais que exploram a dinâmica de ecossistemas sob um ponto de vista de processamento de informação. Com isso, abrem-se diversas frentes de pesquisa que vão desde a proposição de novas teorias, até mesmo a validação de teorias existentes. E indo para um escopo mais prático, é possível desenvolver ferramentas computacionais objetivando a resolução de problemas, fazendo uso das características únicas dos ecossistemas artificiais. Em destaque, problemas já explorados pela Computação Natural, como otimização (Bazaraa *et al.*, 2006; Papadimitriou & Steiglitz, 1998), agrupamento de dados (Han *et al.*, 2005) e aprendizado de máquina (Bishop, 2006).

### 6.2.2 Computação de Ecossistemas em Superfícies Adaptativas

A transposição de relações e processos do metamodelo para as superfícies adaptativas de fenótipos resultaram em um conjunto de relações e processos que descrevem dinâmicas espaço-temporais dependentes da conformação das superfícies. Os resultados dos Capítulos 4 e 5 evidenciam os padrões únicos de ecossistemas, obtidos a partir dessa dinâmica. Com isso, abrem-se diversas frentes de aplicações dos conceitos estabelecidos no Capítulo 4. Qualquer sistema que seja representável através de superfícies adaptativas em espaços contínuos pode ser estudado através dos processos e relações definidos nesta tese. Isso inclui a investigação de aspectos teóricos de ecossistemas e a aplicação em resolução de problemas de otimização.

Seja em qual for o contexto, ainda abre-se a possibilidade de investigar o impacto das relações e processos em habitats variantes no tempo, que se traduzem em superfícies variantes no tempo. A obtenção de diferentes padrões de processos biogeográficos em habitats variantes no tempo leva a uma investigação teórica de padrões de ecossistemas, bem como a aplicação prática, como em problemas de otimização com superfícies variantes no tempo, ou seja, onde o ambiente é dinâmico.

Esta última frente permite a proposição de algoritmos que façam uso de um subconjunto das relações e processos. É possível pensar na proposição de novos algoritmos e a hibridização com algoritmos existentes. A investigação de certos aspectos pontuais de problemas também pode ser explorada a partir das definições do Capítulo 4, dentre as quais

---

é possível destacar: a eliminação de soluções redundantes através da relação de isolamento biológico, como em Pasti *et al.* (2011); reforço na exploração de regiões promissoras do espaço de busca através da relação de pressão seletiva; uso do pseudodiferencial como operador de busca local; e aplicação do ganho de adaptação em diferentes contextos, que vão desde a síntese de critérios de parada em algoritmos iterativos, até estudos de fenômenos espaço-temporais.

### **6.2.3 Algoritmo de Radiação Adaptativa**

O algoritmo de radiação adaptativa foi proposto a partir das definições do Capítulo 4. Verificou-se a obtenção de padrões de ecossistemas em superfícies adaptativas e a relação com problemas de otimização. Foram utilizadas todas as relações e processos apresentados no Capítulo 4, o que resultou em um algoritmo de otimização com diversos padrões de ecossistemas naturais. Tais padrões mostram-se essenciais quando se considera o processo de otimizar de forma eficiente, gerando diversidade de soluções, exploração do espaço sob demanda do problema, como o surgimento de espécies em superfícies multimodais, e intensificação do processo de busca em regiões mais promissoras. O resultado final se apresentou na forma de um algoritmo eficaz para os problemas estudados, o que motiva estudos mais avançados, por exemplo, voltados para a questão de escalabilidade e paralelização em sistemas computacionais multiprocessados, ou ainda a otimização em ambientes dinâmicos, representado por habitats e superfícies variantes no tempo. Extensões do algoritmo para o tratamento de outros tipos de problemas também devem ser buscadas, como otimização em espaços discretos e/ou com múltiplos objetivos.

## **6.3 Novas Hipóteses Para Uma Nova Fronteira: Os Grandes Desafios da Computação Biogeográfica**

Esta tese mostra-se como apenas o primeiro passo para a consolidação da Computação Biogeográfica. Através da construção da proposta, buscou-se responder duas questões fundamentais:

“Por que utilizar Computação Biogeográfica no entendimento de ecossistemas?”

“Por que utilizar a Computação Biogeográfica na resolução de problemas?”

Através do metamodelo, é possível representar os elementos e as computações de ecossistemas, o que se mostra uma ferramenta para a construção de modelos computacionais que representam ecossistemas artificiais. A partir deste ponto, é possível explorar as mais diversas frentes de investigação e são essas que suportarão progressivamente a respostas das duas perguntas acima. Todas as frentes devem seguir por caminhos específicos e, para isso, é necessária a transposição de uma série de desafios aqui postulados:

- Buscar e transpor processos e teorias da Biogeografia para a Computação Biogeográfica através de uma expansão sem fim do metamodelo;
  - Demonstrar que através da Computação Biogeográfica é possível sustentar o novo paradigma de computação proposto pela Computação Natural;
  - Buscar a proposição de novas teorias que ajudarão no entendimento de ecossistemas;
  - Buscar a validação de teorias existentes através de ecossistemas artificiais;
  - Buscar a relação entre computação de ecossistemas e computação em sistemas artificiais;
  - Buscar as similaridades entre ecossistemas e sistemas empregados na resolução de problemas, com o objetivo de aplicar as computações de ecossistemas na resolução de problemas de interesse prático;
  - Demonstrar que padrões de ecossistemas podem ser o diferencial na resolução de certos tipos de problemas;
  - Posicionar a Computação Biogeográfica perante as demais áreas do conhecimento e linhas de pesquisas da Computação Natural.
-



# REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

Arnold, S. J. (2003). "Performance Surfaces and Adaptive Landscapes", *Integrative e Comparative Biology*, no. 43, pp. 367–375.

Adami C. (1998). *An Introduction to Artificial Life*, Springer-Verlag/Telos.

Aho, A. V.; Hopcroft, J. E.; e Ullman, D. (1987). *Data Structures and Algorithms*, Addison-Wesley Publishing Co.

Aho, A. V.; Hopcroft, J. E.; e Ullman, D. (1974). *The Design and Analysis of Computer Algorithms*, Addison-Wesley Publishing Co.

Alexandrino, J.; Baird, S. J.; Lawson, L.; Macecy, J. R.; Moritze, C. e Wake, D. B. (2005). "Strong selection against hybrids at a hybrid zone in the *Ensatina* ring species complex and its evolutionary implications", *Evolution*, v. 59, n. 6, pp. 1334-1347.

Auger, A. e Hansen, N. (2005). "A Restart CMA Evolution Strategy With Increasing Population Size", *IEEE Congress on Evolutionary Computation*, pp. 1769-1776.

Bäck, T.; Fogel, D. B.; e Michalewicz, Z. (2000a). *Evolutionary Computation 1 Basic Algorithms and Operators*, Institute of Physics Publishing (IOP).

Bäck, T.; Fogel, D. B.; e Michalewicz, Z. (2000b). *Evolutionary Computation 2 Advanced Algorithms and Operators*, Institute of Physics Publishing (IOP). Bristol and Philadelphia.

Bäck, T. (1996). *Evolutionary Algorithms in Theory and Practice*, Oxford University Press.

Bazaraa M.; Sherali H.D. e Shetty C.M. (2006). *Nonlinear Programming – Theory and Algorithms*, 3a. ed.; John Wiley e Sons Inc.

Barton, N. H. (1991). "Speciation", em: A. A. Myers e P. S. Giller, *Analytical Biogeography*, Chapman e Hall.

Bedau, M. A. e Packard, N.H. (1992). "Measurement of evolutionary activity, teleology, and life", em: C. Langton, C. Taylor, D. Farmer, and S. Rasmussen *Artificial Life II*, pp. 431-461, Addison-Weley.

Benítez-Llambay, A, Navarro, J.F, Abadi, M.G.; Gottlöber, S.; Yepes, G.; Hoffman, Y.; e Steinmetz, M.; "Dwarf Galaxies and The Cosmic Web", *The Astrophysical Journal Letters*, vol.763, no.2.

Berryman, A. (2002). *Population Cycles: The Case for Trophic Interactions*, Oxford University Press.

- Birattari, M. e Dorigo, M. (2007). "How to assess and report the performance of a stochastic algorithm on a benchmark problem: mean or best result on a number of runs?", *Optimization Letters*, no. 1, pp. 309-311.
- Bishop, C. M. (2006). *Pattern Recognition and Machine Learning*, Springer.
- Borenstein, E.; Meilijson, I. e Ruppin, E. (2006). "The effect of phenotypic plasticity on evolution in multi-peaked fitness landscapes", *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 19, no. 5, pp. 1555–1570
- Brent R. and Bruck, J. (2006). "Can computers help to explain biology?", *Nature*, vol. 440, no. 23.
- Brown, J. H. e Lomolino, M. V. (2006). *Biogeografia*, 2a. ed.; FUNPEC Editora, 2006.
- Brown, J. H. (1991). "Species Diversity", em: A. A. Myers e P. S. Giller, *Analytical Biogeography*, Chapman e Hall.
- Bürger, R. e Lande, R. (1994). "On the distribution of the mean and variance of a quantitative trait under mutation-selection-drift balance", *Genetics*, vol. 138, no. 3, pp. 901-912.
- Coelho, G. P. (2011). *Redes Imunológicas Artificiais para Otimização em Espaços Contínuos: Uma Proposta Baseada em Concentração de Anticorpos*, tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas.
- Coelho, G. P.; e Von Zuben, F. J. (2010). "A concentration-based artificial immune network for continuous optimization", *IEEE Congress on Evolutionary Computation*, pp. 108-115.
- Calow, Peter P. (1999). *Encyclopedia of Ecology and Environmental Management*, Wiley-Blackwell.
- Cohen, I. R. (2009). Real and artificial immune systems: computing the state of the body, *Nature Reviews: Immunology*, vol.7, pp. 569-574.
- Cohen, I. R. (2000). *Tending Adam's garden: evolving the cognitive immune self*. London, UK: Academic Press.
- Cohen, I. R. e Harel, D. (2007). "Explaining a complex living system: dynamics, multi-scaling and emergence", *Journal of Royal Society Interface*, vol. 4, no. 13, pp. 175-182.
- Cormen, T. H.; Leiserson, C. E.; Rivest, R. L.; e Stein, C. (2001). *Introduction to Algorithms*, MIT Press, 2a. ed.
- Coyne, J. A. e Orr, H. A. (2004). *Speciation*, Sinauer Associates.
- Coyne, J. A. e Orr, H. A. (1999). "The evolutionary genetics of speciation", em: A. E. Magurran, e R. M. May, *Evolution of Biological Diversity*, Oxford University Press.

- Coyne, J. A.; Barton, N. H. and Turelli, M. (1997). "Perspective: a critique of Sewall Wright's shifting balance theory of evolution", *Evolution*, vol. 51, no. 3, pp. 643-671.
- Crnkovic, G. D. (2010). "Biological information and natural computation", em: J. Vallverdú, *Thinking Machines and the Philosophy of Computer Science: Concepts and Principles*, IGI Global, pp. 36-52.
- Crnkovic, G. D. (2011a). "Dynamics of information as natural computation", *Information*, vol. 2, no. (3). pp. 460-477.
- Crnkovic, G. D. (2011b). "Significance of Models of Computation, from Turing Model to Natural Computation", *Minds e Machines*, vol. 21, no. 2, pp. 301-322.
- Dame, R.F. e Prins, T. C. (1998). "Bivalve carrying capacity in coastal ecosystems", *Aquatic Ecology* nr 31, pp. 409-421.
- Dawkins, R. (1999). *Climbing mount improbable*, W. W. Norton and Co., New York.
- De Aguiar, M. A. M.; Barange, M.; Baptestini, E. M.; Kaufman, L. e Bar-Yam, Y. (2009). "Global patterns of speciation and diversity", *Nature*, vol. 460, pp. 384-387.
- De Castro, L. N.; Xavier, R. S.; Pasti, R. ; Maia, R. D.; Ferrari, D. G.; Szabo, A. (2011). "The grand challenges in natural computing research: the quest for a new science", *International Journal of Natural Computing Research*, vol. 2, pp. 17-30.
- De Castro, L. N. (2007). "Fundamentals of natural computing: an overview", *Physics of Life Review*, vol. 4, no. 1, pp. 1-36.
- De Castro, L. N. (2006). *Fundamentals of Natural Computing: Basic Concepts, Algorithms, and Applications*, CRC Press.
- De Castro L. N. e Timmis, J. (2002). *Artificial Immune Systems: A New Computational Intelligence Approach*, Springer-Verlag.
- De França, F. O.; Von Zuben, F. J.; e de Castro, L. N. (2005). "An artificial immune network for multimodal function optimization on dynamic environments", *Proceedings of the 2005 Conference on Genetic and Evolutionary Computation*, pp. 289-296.
- Deb, A. K. (2001). *Multi-Objective Optimization Using Evolutionary Algorithms*, Willey.
- Denning, P. J. (2007). "Computing is a natural science", *Communications of the ACM*, vol. 50, no. 7.
- Denning, P.J. (2001). *The Invisible Future: The Seamless Integration of Technology in Everyday Life*, McGraw-Hill Inc.

Deutsch, D. (2012). "What is computation? (how) does nature compute?", em: H. Zenil, *A Computable Universe: Understanding Computation e Exploring Nature as Computation*, World Scientific, Chapter 28.

Dixit, A. K. (1990). *Optimization in Economic Theory*, Oxford University Press.

Dobzhansky, T. (1970). *Genetics of the Evolutionary Process*, Columbia University Press.

Dobzhansky, T. (1935). "A critique of the species concept in biology", *Philosophy of Science*, no. 2, pp. 344-345.

Donaldson-Matasci, M.C.; Lachmann, M. e Bergstrom, C.T. (2008). "Phenotypic diversity as an adaptation to environmental uncertainty", *Evolutionary Ecology Research*, vol. 10, pp. 493-515.

Dorigo, M.; Maniezzo, V.; e Coloni, A. (1996). "The ant system: optimization by a colony of cooperating agents", *IEEE Transactions On Systems, Man, And Cybernetics – Part B*, vol. 26, no. 1, pp. 29-41.

Dowek, G. (2012). "The physical Church thesis as an explanation of the Galileo thesis", *Natural Computing*, vol. 11, no. 2, pp. 247-251.

Fear, K. e Price, T. (1998). "The adaptive surface in ecology", *Oikos*, vol. 82, no. 3, pp. 440-448.

Eiben, A. E. e Smith, J. E. (2003). *Introduction to Evolutionary Computing*, Springer-Verlag.

Eiben, A.E e Schippers, C.A (1998). "On evolutionary exploration and exploitation", *Fundamenta Informaticae*, vol 35, no. 1-4, pp. 1-16.

Eliasmith, C.; Stewart, T.C.; Choo, X.; Bekolay, T.; DeWolf, T.; Tang, Y. e Rasmussen, D. (2012). "A large-scale model of the functioning brain", *Science*, vol. 338, no. 6111, pp. 1202-1205.

Eldredge, N.; e J. Cracraft (1980). *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*, Columbia University Press.

Ferreira, M. A (2007). *Transformismo e extinção de Lamarck à Darwin*, Tese de doutorado, Faculdade de Filosofia, Letras e Ciências Humanas, Universidade de São Paulo, São Paulo/SP, Brasil.

Fisher, R. A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*, Clarendon.

Fleck, L. (1979). *Genesis and Development of a Scientific Fact*, University of Chicago Press.

- Galperin, M. Y. e and Koonin, E. V. (2003). *Frontiers in Computational Genomics*, Caister Academic Press.
- Gavrilets, S. (1997). "Evolution and speciation on holey adaptive landscapes", *TREE*, vol. 12, no. 8, pp. 307-312.
- Gavrilets, S. e Losos, J. B. (2009). "Adaptive Radiation: Contrasting Theory with Data", *Science*, vol. 323.
- Gavrilets, S. e Aaron Vose, A. (2005). "Dynamic patterns of adaptive radiation", *PNAS*, vol. 12, no. 50.
- Gavrilets, S. (2008). "Fitness landscapes", em: S. E. Jørgensen and B. D. Fath, *Encyclopedia of Ecology*, vol. 2, pp. 1612-1615, Oxford: Elsevier.
- Gavrilets, S.; Acton, R. e Gravner, J. (2000). "Dynamics of speciation and diversification in metapopulation dynamics", *Evolution*, vol. 54, no. 5, pp. 1493-1501.
- Gelende, E. (2011). "Natural computation", em: P. J. Denning, *Ubiquity Symposium 'What is Computation?'*, Ubiquity, 2011, February, Article n. 1.
- Gingerich, P.D. (1983). "Rates of evolution: effects of time and temporal scaling", *Science*, vol. 222, no. 4620, pp. 159-161
- Ginzburg L.R.; Colyvan M. (2004). *Ecological Orbits: How Planets Move and Populations Grow*, Oxford University Press, New York
- Gompert, Z.; Fordyce, J. A.; Forister, M. L.; Shapiro, A. M. e Nice, C. (2006). "Homoploid Hybrid Speciation in an Extreme Habitat", *Science*, Vol. 314 no. 5807 pp. 1923-1925.
- Gotelli, N. J. e Kelley, W. G. (1993). "A general model of metapopulation dynamics" *Oikos*, vol. 68, no. 1, pp. 36-44.
- Griewank, A. O. (1981). "Generalized decent for global optimization", *Journal of Optimization Theory and Applications*, vol. 34, pp. 11-39.
- Grimm V.; R Railsback, S. F. (2005). *Individual-based Modeling and Ecology*, Princeton University Press.
- Hall, M. e Halliday (1998). *Behaviour and Evolution*, Springer-Verlag.
- Han, J.; Kamber, M.; Pei, J. (2005). *Data Mining: Concepts and Techniques*, Morgan Kaufmann, 2a. edição.
- Harel, D. (2003). "A grand challenge for computing: full reactive modeling of a multi-cellular animal", *Bull EATCS*, vol. 81, pp. 226-235.
- Hart, E. and Bersini, H. e Santos, F. (2007). "How affinity influences tolerance in an idiotypic network", *Journal of Theoretical Biology*, vol. 249, no. 3.

- Hengeveld, R. (1990). *Dynamic Biogeography*, Cambridge University Press.
- Hobbs, N. T. e Swift, D. M. (1985). "Estimates of habitat carrying capacity incorporating explicit nutritional constraints", *The Journal of Wildlife Management*, vol. 49, no. 3, pp. 814-822
- Holland, J. H. (1992). *Adaptation in Natural and Artificial Systems: An Introductory Analysis with Applications to Biology, Control, and Artificial Intelligence*, Bradford Book.
- Hopcroft, J. E.; Motwani R. e Ullman, J. D. (2001). *Introduction to Automata Theory, Languages, and Computation*, 2a. ed.; Pearson Education.
- Howard, D.J.; e Berlocher, S. H. (1998). *Endless Forms: Species and Speciation*, Oxford University Press.
- Hubbel, S. P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Princenton University Press.
- Hubbel, S. P. (1997). "A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs", *Coral Reefs*, vol. 16, no. 1, pp. S9-S21.
- Hui, C. (2006). "Carrying capacity, population equilibrium, and environment's maximal load", *Ecological Modelling*, no. 192, pp. 317-320.
- Huston, M. A. (1994). *Biological Diversity: The coexistence of Species on Changing Landscapes*, Cambridge University Press.
- Irwin, D. E.; Irwin, J. H. e Price, T. D. (2001). "Ring species as bridges between microevolution and speciation", *Genetica*, vol. 112-113, no. 1, pp. 223-243.
- Jantsch, E. (1972). "Towards interdisciplinarity and transdisciplinarity in education and innovation", *Interdisciplinarity: Problems of Teaching and Research in Universities*, Paris: Organization for Economic Cooperation and Development, pp. 97-121.
- Jin ,Y. e Branke, J. (2005). "Evolutionary Optimization in Uncertain Environments – A Survey", *IEEE Transactions on Evolutionary Computation*, vol. 9, no. 3, pp. 303-317.
- Jorgensen, S. E.; Patten, B. C. e Stragkraba, M.(1992). "Ecosystems emerging: toward an ecology of complex systems in a complex future", *Ecological Modelling*, vol. 62, no. 1-3, pp. 1-27.
- Kanipe, J. (2010). "Modeling the astronomical", *Communications of the ACM*, vol. 53, no. 5, pp. 13-15.
- Karr, J. R, Sanghvi, J.C.; Macklin, D. N.; Gutschow, M. V.; Jacobs, J. M.; Bolival, B.; Assad-Garcia, N.; Glass, J. I.; and Covert, M. W. (2012). "A whole-cell computational model predicts phenotype from genotype", *Cell* 150, pp. 389–401.

- Kauffman, S. A. (1993). *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*, Oxford University Press.
- Kauffman, S. A. (1989). "Cambrian explosion and Permian quiescence: implications of rugged fitness landscapes", *Evolutionary Ecology*, no. 3, pp. 274-281.
- Kirkpatrick, M. (1982). "Quantum evolution and punctuated equilibria in continuous genetic characters", *The American Naturalist*, vol. 119, no. 6, pp. 833-848.
- Kleindorfer, S.; Chapman, T. W.; Winkler, H. e Sulloway, F. J. (2006). "Adaptive divergence in contiguous populations of Darwin's Small Ground Finch (*Geospiza fuliginosa*)", *Evolutionary Ecology Research*, no. 8, pp. 357-372.
- Komosiński, M.; e Ulatowski, S. (1999). "Framsticks: towards a simulation of a nature-like world, creatures and evolution", *Advances in Artificial Life, Lecture Notes in Computer Science*, vol. 1674, pp 261-265.
- Kube, C. R.; Parker, C. A. C.; Wang, T. e Zhang, H. (2004). "Biologically Inspired Collective Robotics", em: L. N. de Castro, F. J. Von Zuben, F. J., *Recent Developments in Biologically Inspired Computing*, Idea Group Publishing, Chapter XV, pp. 367-397.
- Lande, R. (1985a). "Expected time for random genetic drift of a population between stable phenotypic states", *Proceedings of National Academy of Sciences*, vol. 82, pp. 7641-7645.
- Lande, R. (1985b). "Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation", *The American Naturalist*, vol. 116, no. 4, pp. 463-479.
- Lande, R. (1976). "Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution", *Evolution*, vol. 30, no. 2, pp. 314-334.
- Langerhans, R. B.; Layman, C.A.; Shokrollahi, A.M e Dewitt, T.J. (2004) "Predator-driven phenotypic diversification in gambusia affinis", *Evolution*, vol. 58, no. 10, pp. 2305-2318.
- Levins, R. (1969). "Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control", *Bulletin of the Entomological Society of America*, no. 15, pp. 237-240.
- Li, C.; Yang, S.; Nguyen, T. T.; Yu, E. L.; Y. Jin, Yao, X.; Beyer, H.-G. e Suganthan, P. N. (2008). "Benchmark generator for CEC'2009 competition on dynamic optimization", Technical Report.
- Lihoreau, M.; Chittka, L.; e Raine, N. E. (2010). "Travel optimization by foraging bumblebees through readjustments of traplines after discovery of new feeding locations", *The American Naturalist*, vol. 176, no. 6, pp. 744-757.
- Limpert, E. Stahel, W. A e Abbt, M. (2001). "Log-normal distributions across the sciences: keys and clues", *BioScience*, vol. 51, no. 5, pp. 341-352

Lloyd, S. (2006). *Programming the Universe: A Quantum Computer Scientist Takes On the Cosmos*, Knopf.

Lloyd, S. (2002). The Computational Universe, URL: <http://edge.org/conversation/the-computational-universe>.

Losos, J. B. e Mahler, D. L. (2010) "Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation", em: M. A. Bell, D. J. Futuyma, W. F. Eanes, e J. S. Levint, *Evolution since Darwin: The First 150 Years*, Sinauer Associates.

MacArthur, R. H. e Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press.

Magurran, A. (1999). "Population differentiation without speciation", em: A. E. Magurran, R. M. May, *Evolution of Biological Diversity*, Oxford University Press.

Magurran, A. E. e May, R. M. (1999). *Evolution of Biological Diversity*, Oxford University Press.

Magurran, A. (1988). *Ecological Diversity and its Measurement*, Princeton University Press, 1988.

Maia, R. D. (2012). *Colônia de Abelhas como Modelo para Otimização Multimodal em Espaços Contínuos: Uma Abordagem Baseada em Alocação de Tarefas*, tese de doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais.

Maia, R. D. e de Castro, L. N. (2012). "Bee colonies as model for multimodal continuous optimization: the optbees algorithm", *World Congress on Computational Intelligence*, pp. 1-8.

Mallet, J. (1996). "The genetics of biological diversity: from varieties to species", em: K. J. Gaston, *Biodiversity: a biology of numbers and difference*, Oxford University Press.

Mallet, J. (2007). "Hybrid speciation", *Nature*, vol. 446, pp. 279-283.

Mayr, E. e Bock, W.J. (2002). "Classifications and other ordering systems", *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research Research*, no. 4, vol. 40, pp 169–94.

Mayr, E. (2001). *What Evolution Is*, Basic Books.

Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species*, Columbia University Press.

Mayr, E. e Diamond, J. (2001). *The Birds of Northern Melanesia: Speciation, Ecology and Biogeography*, Oxford University Press.

Mayr, E. (1982). *The Growth Of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*, Belknap Press.

- Mehta, P.; Goyal, S.; Long, T.; Bassler, B. L. and Wingreen, N. (2009). "Information processing and signal integration in bacterial quorum sensing", *Molecular Systems Biology*, vol. 5, artigo no. 325.
- Melville, J. Nicholson K. E.; Harmon L. J.; Losos J. B. (2005). "Intercontinental community convergence of ecology and morphology in desert lizards", *Proceedings of The Royal Society*, no. 273, pp. 557–563
- Milligan, B. G. (1986). "Punctuated evolution induced by ecological change", *American Naturalist*, vol. 127, no. 4, pp. 522-532.
- Milne, B. T. (1998). "Motivation and Benefits of Complex Systems Approaches in Ecology", *Ecosystems*, vol. 1, no. 5, pp. 449–456.
- Mitchel, M. (2011). "Biological computation", In Denning, P. J., *Ubiquity Symposium: 'What is Computation'?*, artigo no. 3.
- Myers, A. A. e Giller, P. S. (1991). *Analytical Biogeography*, Chapman e Hall.
- Myers, E. A. e Burbrink, F. T.; (2012). "Ecological opportunity: trigger of adaptive radiation", *Nature Education Knowledge*, vol. 10, no. 3.
- Newton I. (2003). *Speciation and Biogeography of Birds*, Academic Press.
- Nicholson K. E.; Harmon L. J.; Losos J. B. (2007). "Evolution of anolis lizard dewlap diversity", *PLoS One*, vol 2, no. 3.
- Niculescu, C. e Persson L. (2005). *Convex Functions and their Applications: A Contemporary Approach*, Springer.
- Niklas, K. J. (1995). "Morphological evolution through complex domains of fitness", em: W. M. Fitch, F. J. Ayala, *Tempo and Mode in Evolution: Genetics and Paleontology 50 Years After Simpson*, National Academies Press.
- Onal, H. (1997). "A computationally convenient diversity measure: theory and application", *Environmental and Resource Economics*, no. 9, pp. 409-427.
- Papadimitriou, C. H.; Steiglitz, K. (1998). *Combinatorial Optimization: Algorithms and Complexity*, Dover Publications.
- Pardalos, P. M.; e Resende, M. G. C. (Ed.). (2002). *Handbook of Applied Optimization*, Oxford University Press.
- Parsons, P. A. (1991). "Adaptation", em: A. A. Myers, A. A., P. S. Giller, *Analytical Biogeography*, Chapman e Hall.
- Pasti, R.; Von Zuben, F. J.; Maia, R. D. e Castro, L. N. (2011). "Heuristics to avoid redundant solutions on population-based multimodal continuous optimization", *Proceedings of the IEEE Congress on Evolutionary Computation*, pp. 2321-2328.

- Pearson, K. (1903). "Mathematical contributions to the theory of evolution. XI. On the influence of natural selection on the variability and correlations of organs", *Philosophical Transactions of the Royal Society A*, no. 200, pp. 1–66.
- Polasky, S.; Costello, C. e Solow, A. (2005). "The economics of biodiversity", em: K.G. Maler, J. R. Vincent, *Handbook of Environmental Economics*, Elsevier.
- Pratt, S. C.; Mallon, E. B.; Sumpter, D. J. T.; e Franks, N. R. (2002). "Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albigenis*", *Behavioral Ecology and Sociobiology*, no. 52, pp. 117-127.
- Price, T.; Turelli, M. e Slatkin, M. (1993). "Peak shifts produced by correlated response to selection", *Evolution*, no. 47, pp. 280-290.
- Provata A.; Sokolov I. M. e Spagnolo B. (2008). "Ecological Complex Systems", *The European Physical Journal B - Condensed Matter and Complex Systems*, vol. 65, no. 3, pp. 307-314.
- Provine, W. B. (1986). *Sewall Wright and Evolutionary Biology*, University of Chicago Press.
- Rardin, L. e Uzsoy, R. (2001). "Experimental Evaluation of Heuristic Optimization Algorithms: A Tutorial", *Journal of Heuristics*, vol. 7, no. 3, pp. 261-304.
- Resende, M. G. C.; e Pardalos, P. M. (2006). *Handbook of Optimization in Telecommunications*, Springer.
- Ricci, F.; Rokach, L.; Shapira, B.; e Kantor, P. B. (2010). *Recommender Systems Handbook*, Springer.
- Rosenbluma, E. B.; Römplerb, H.; Schönebergb, T. e Hoekstrac, H. E. (2009). "Molecular and functional basis of phenotypic convergence in white lizards at White Sands", *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 107, no. 5, pp. 2113-2117.
- Ridley, M. (2004). *Evolution*, 3a. ed.; Wiley-Blackwell.
- Ronkkonen, J.; Li, X.; Kyrki, V.; e Lampinen, J. "A generator for multimodal test functions with multiple global optima", *Proceedings of the 7th International Conference on Simulated Evolution and Learning*, pp. 238-248.
- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species Diversity in Space and Time*, Cambridge University Press.
- Rubinoff, D. e Schmitz, P. (2010). "Multiple aquatic invasions by an endemic, terrestrial Hawaiian moth radiation", *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 107, no. 13, pp. 5903-5906.

- Schoener, T. W. (1991). "Ecological interactions", em: A. A. Myers, P. S. Giller, *Analytical Biogeography*, Chapman e Hall.
- Schwefel, H. P. (1981). *Numerical Optimization of Computer Models*, John Wiley & Sons.
- Schwenk, K.; Padilla, D.K.; Bakkenand, G.S, e Full, R. J. (2009). "Grand challenges in organismal biology", *Integrative and Comparative Biology*, vol. 49, no. 1, pp. 7–14.
- Seehausen, O. (2004). "Hybridization and adaptive radiation", *TRENDS in Ecology and Evolution* vol.19, no.4., pp. 198-207.
- Seehausen, O.; van Alphen, J. J. M.; Witte, F. (1997). "Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection". *Science*, vol. 277, no. 19, pp. 1808–1811.
- Setiadi, M. I.; McGuire, J.A, Brown, R. M.; Zubairi, M.; Iskandar, D. T.; Andayani, N.; Supriatna, J. e Evans, B. J. (2011). "Adaptive Radiation and Ecological Opportunity in Sulawesi and Philippine Fanged Frog (*Limnonectes*) Communities". *The American Naturalist*, vol. 178, no. 2, pp. 221-240.
- Shmida, A. e Wilson, M. V. (1985). "Biological Determinants of Species Diversity", *Journal of Biogeography*, Vol. 12, nro. 1, pp. 1-20.
- Sijacki1, D.; Vogelsberger, M.; Kere, D.S, Springel, V. e Hernquist, L. (2012). "Moving mesh cosmology: the hydrodynamics of galaxy formation", *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, vol. 424, no. 4, pp. 2999–3027.
- Simberloff, D.S. e Wilson, E. O. (1970). "Experimental zoogeography of islands: a two-year record of colonization, *Ecology*, Vol. 51, No. 5, pp. 934-937.
- Simberloff, D.S. e Wilson, E. O. (1969). "Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands", *Ecology*, vol. 50, no. 2, pp. 278-296.
- Simmons, I. (1982). *Biogeographical Processes*, Allen e Unwin.
- Simon, D. (2008). "Biogeography-Based Optimization", *IEEE Transactions on Evolutionary Computation*, vol. 12, no. 6, pp. 702-713.
- Simon, H. (1996). *The Sciences of the Artificial*, The MIT Press.
- Sipser, M. (2006). *Introduction to the Theory of Computation*, 2a. ed., Course Technology.
- Smith, T. B.; Wayne, R. K.; Girman, D.J.; Bruford, M. W. (1997). "A Role for Ecotones in Generating Rainforest Biodiversity", *Science*, vol. 276, no. 5320, pp. 1855-1857.
- Solow, A.; Polasky, S. e Broadus, J. (1993). "On the measurement of biological diversity", *Journal of Environmental Economics and Management*, vol. 24, no. 1, pp. 60–68.

- Stallings, W. (2003). *Computer Organization and Architecture: Designing for Performance*, 6a. ed., Prentice Hall.
- Stanley, S. M. (1985). "Rates of evolution", *Paleobiology*, vol. 11, no. 1, pp. 13-26.
- Stearns, S. C. e Hoekstra, R. F. (2003). *Evolução: Uma Introdução*, Atheneu Editora.
- Suganthan, P. N.; Hansen, N.; Liang, J. J.; Deb, K.; Chen, Y. P. e A. Auger, S. Tiwari (2005). "Problem definitions and evaluation criteria for the cec 2005 special session on real-parameter optimization", Technical Report, Nanyang Technological University.
- Taylor, D. e Dirks, J. (2012). "Shape optimization in exoskeletons and endoskeletons: a biomechanics analysis", *Journal of The Royal Society Interface*, vol. 9, no. 77.
- Vandermeer, J.H.; Goldberg, D.E. (2003). *Population Ecology: First Principles*, Princeton University Press.
- Vandermeer, J.H. (1969). "The competitive structure of communities: an experimental approach using protozoa", *Ecology*, vol. 50, no. 3, pp. 362–371.
- Veron, J. E. N. (1995). *Corals in Space e Time: The Biogeography e Evolution of the Scleractinia*, UNSW Press.
- Vittori, K.; Talbot, G.; Gautrais, J.; Fourcassié, V.; Araujo, A. F. R.; e Theraulaz, G. (2006). "Path efficiency of ant foraging trails in an artificial network", *Journal of Theoretical Biology*, vol. 239, no. 4, p. 507-515.
- Vittori, K.; e Araujo, A. F. R. (2001). "Agent-oriented routing in telecommunications networks", *IEICE Transactions on Communications*, vol. E84-B, no. 11, p. 3006-3013.
- Vogelsberger, M.; Sijacki, D.; Kere D.S, Springel, V. e Hernquist, L. (2012). "Moving mesh cosmology: numerical techniques and global statistics", *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, vol. 425, no. 4, pp. 3024–3057.
- Wake, D. B. (2001). "Evolution: speciation in the round", *Nature*, vol. 409, pp. 299-300.
- Walker, S.I. e Davies, P.C.W.(2012). "The algorithmic origins of life", *Journal of the Royal Society Interface*, vol. 10 no. 79.
- Weiss, K. M. e Fullerton, S. M. (2000). "Phenogenetic Drift and the Evolution of Genotype Phenotype Relationships", *Theoretical Population Biology*, vol. 57, no., pp. 187-195.
- Welch, J. J. e Waxman, D. (2002). "Nonequivalent Loci and the Distribution of Mutant Effects", *Genetics*, vol. 161, no. 2, 897-904.
- Whitley, D. (2001). "An overview of evolutionary algorithms: practical issues and common pitfalls", *Information and Software Technology*, vol. 43, no. 14, pp. 817-831.

- Whitley, D.; Ranaa, S.; Dzubera, J.; e Mathias, K. E. (1996). "Evaluating evolutionary algorithms", *Artificial Intelligence*, vol. 85, no. 1-2, pp. 245-276.
- Wiens J. J. e Donoghue M. J. (2004). "Historical biogeography, ecology and species richness", *TRENDS in Ecology and Evolution*, vol. 19, no. 12, pp. 639-644.
- Wolpert, D.H. e Macready, W. G. (1997). "No Free Lunch Theorems for Optimization", *IEEE Transactions on Evolutionary Computation*, vol. 1, no. 1, pp. 67-82.
- Wootton J. T. e Emmerson M. (2005). "Measurement of Interaction Strength in Nature", *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 36, pp. 419-444
- Wright, S. (1932). "The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution", *Proceedings of VI International Congress of Genetics*, pp. 356-366.
- Wright, S. (1931). "Evolution in mendelian populations". *Genetics*, no. 16, 97-159.
- Xavier, R. S.; Omar N.; e de Castro, L. N. (2011). "Bacterial colony: information processing and computational behavior", *Third World Congress on Nature and Biologically Inspired Computing*, pp. 439-443.
- Yam, Y. (1997). *Dynamics of Complex Systems*, Westview Press.
- Yoder, J.B.; Clancey, E.; Des Roches, S.; Eastman, J.M.; Gentry, L.; Godsoe, W.K.W.; Hagey, T. ; Jochimsen, D.; Oswald, B.P.; Robertson, K.; Sarver, B.A.J.; Schenk, J.J.; Spear, S, e Harmon, LJ (2010). "Ecological opportunity and the origin of adaptive radiations", *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 8, no. 23, pp. 1581-96
- Zeng, Z. (1987). "Genotypic distribution at the limits to natural and artificial selection with mutation", *Theoretical Population Biology*, vol. 32, no. 1, pp. 90–113.
- Zenil, H. (2012a). *A Computable Universe: Understanding Computation e Exploring Nature as Computation*, World Scientific.
- Zenil, H. (2012b). "Introducing the computable universe", em: H. Zenil, *A Computable Universe: Understanding Computation e Exploring Nature as Computation*, World Scientific.