

# Sete motivações teóricas para o uso da modelagem baseada no indivíduo em ecologia

Henrique C. GIACOMINI<sup>1</sup>

## RESUMO

A modelagem baseada no indivíduo tem sido crescentemente empregada para analisar processos ecológicos, desenvolver e avaliar teorias, bem como para fins de manejo da vida silvestre e conservação. Os modelos baseados no indivíduo (MBI) são bastante flexíveis, permitem o uso detalhado de parâmetros com maior significado biológico, sendo portanto mais realistas do que modelos populacionais clássicos, mais presos dentro de um rígido formalismo matemático. O presente artigo apresenta e discute sete razões para a adoção dos MBI em estudos de simulação na Ecologia: (1) a inerente complexidade de sistemas ecológicos, impassíveis de uma análise matemática formal; (2) processos populacionais são fenômenos emergentes, resultando das interações entre seus elementos constituintes (indivíduos) e destes com o meio; (3) poder de predição; (4) a adoção definitiva, por parte da Ecologia, de uma visão evolutiva; (5) indivíduos são entidades discretas; (6) interações são localizadas no espaço e (7) indivíduos diferem entre si.

## PALAVRAS-CHAVE

Modelagem baseada no indivíduo, Ecologia, Dinâmica de populações.

## Seven theoretical reasons for using individual-based modeling in Ecology

## ABSTRACT

Individual-based modeling has been increasingly used to analyze ecological processes, to develop and to evaluate theories, as well as to the management of wild life and conservation. The individual-based models (IBM) are quite flexible, allowing a detailed inclusion of parameters with greater biological meaning, therefore being more realistic than classical population models, which are too constrained inside mathematical formalisms. The present paper discuss seven reasons for IBM to be adopted in simulation studies inside Ecology: (1) ecological systems are inherently complex, being not open to a complete formal mathematical analysis; (2) population processes are emergent outputs from the interactions among individuals and the environment; (3) predictive power; (4) the evolutive view as a definitive guide for ecological studies; (5) individuals are discrete entities; (6) interactions are localized in space and (7) individuals present differences among them.

## KEYWORDS

Individual-based modeling, Ecology, Population dynamics.

<sup>1</sup> Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia. Av. 24-A, 1515, Vila da Bela Vista. CEP: 13506-900. Rio Claro, SP. e-mail: hgjacomini@gmail.com

## INTRODUÇÃO

As duas últimas décadas têm sido marcadas por uma nova abordagem para a modelagem de sistemas ecológicos. Embora utilizados ocasionalmente desde a década de setenta (Kaiser, 1979), os Modelos Baseados no Indivíduo (MBI) passaram a ser amplamente reconhecidos apenas no final dos anos 80, principalmente após a publicação do influente trabalho de Huston *et al.* (1988). Desde então, os MBI têm encontrado crescente aplicação (Grimm, 1999; Figura 1). Sua importância é promissora dentro de diversas áreas na Ecologia e também fora dela. Durante esses anos de existência e amadurecimento, a modelagem baseada no indivíduo já apresentou implicações teóricas importantes e mostrou ser uma ferramenta conceitualmente poderosa para fazer frente a algumas dificuldades presentes na teoria ecológica clássica. Além de tudo, os MBI apresentam crescente importância prática, em estudos de conservação, como Modelos de Viabilidade Populacional de espécies ameaçadas, e no manejo e exploração de populações naturais.

Este artigo pretende discutir alguns tópicos que cercam o tema, ressaltando suas motivações teóricas mais relevantes. Neste sentido, ele vem fortalecer a discussão científica sobre o assunto, juntando-se a outras revisões já publicadas na literatura (Huston *et al.*, 1988; De Angelis & Gross, 1992; Judson, 1994; Uchmanski & Grimm, 1996; Grimm, 1999). A participação de pesquisadores brasileiros neste cenário da

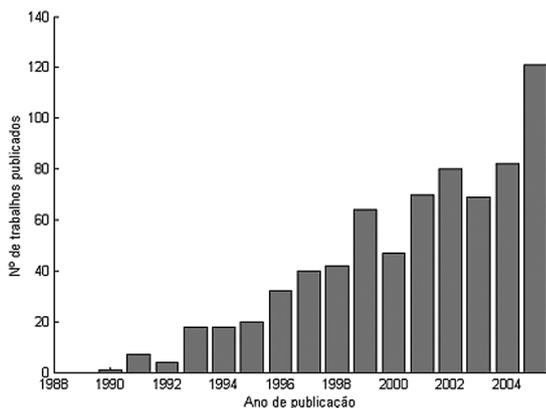
modelagem é ainda escassa, e, portanto, a presente revisão é importante para divulgá-lo no meio científico nacional. Seu intuito é o de apresentar uma série de motivações teóricas por trás do desenvolvimento conceitual e prático da modelagem baseada no indivíduo. Críticas à respeito dessa abordagem, e discussões sobre suas principais deficiências podem ser encontrados em Grimm (1999) e Railsback (2001).

## MBI VERSUS MODELOS CLÁSSICOS

Antes de tudo, vale ressaltar algumas diferenças básicas entre os MBI e os modelos tradicionalmente usados em Ecologia, além de delimitá-los conceitualmente. A característica primordial de um MBI é a utilização do indivíduo como unidade básica. Nele, uma população não é mais representada por uma variável contínua, ou variável de estado, como é comumente denominada na literatura (Jorgensen, 1994). No caso de um MBI, a população é exatamente o conjunto das entidades discretas das quais é composta: os indivíduos. Nos modelos tradicionais, as variáveis de estado (e.g. densidade populacional) podem ser pensadas como compartimentos, que aumentam e diminuem de nível conforme as regras definidas por sistemas de equações diferenciais, que modelam as taxas de crescimento populacional. Vejamos o modelo Lotka-Volterra de predador-presa, por exemplo (Begon *et al.*, 1996):

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = r \cdot N - \alpha \cdot N \cdot P \\ \frac{dP}{dt} = f \cdot \alpha \cdot N \cdot P - q \end{cases}$$

Nele, a dinâmica é determinada por duas variáveis de estado, a densidade do predador (P) e a densidade da presa (N). Estas variáveis podem adquirir qualquer valor dentro de determinado intervalo contínuo, e a existência de indivíduos é assumida apenas implicitamente. Os parâmetros  $r$  (taxa intrínseca de crescimento da presa),  $\alpha$  (eficiência de captura),  $f$  (eficiência de conversão reprodutiva do predador) e  $q$  (taxa de mortalidade do predador), não variam dentro da população, o que quer dizer que os elementos das populações são idênticos, ou então que podem ser representados por um indivíduo "médio". O nível de detalhamento em um modelo como esse depende da quantidade de compartimentos, ou variáveis, que ele contém. Caso se queira levar em conta diferenças de tamanho corporal dentro de uma espécie, o que normalmente se faz é criar compartimentos que representem classes de tamanho, e relacioná-los através de equações, de acordo com regras desejadas. Esse seria um modelo estruturado por tamanho. Mais comuns são os modelos estruturados por idade, como aqueles baseados na matriz de Leslie para transição populacional (Caswell, 1989). No último caso, os



**Figura 1** - Progressão do número de trabalhos publicados com alguma relação com a modelagem baseada no indivíduo. Os dados para a figura resultaram de uma pesquisa no site da Web of Science (<http://portal.isiknowledge.com>), feita no dia 29/06/2006, utilizando como termo de busca "individual-based model\*" como título (TI) ou tópico (TS) dos artigos publicados entre 1988 e 2006 (embora o ano 2006 não conste no gráfico). De todos os trabalhos, apenas 4 continham pelo menos algum autor com endereço de trabalho no Brasil, sendo eles: Vittori *et al.* (2006), Berger *et al.* (2006), Schwammle (2005) e Barbosa *et al.* (2005). Outras referências de trabalhos realizados por brasileiros (embora não constem no referido site) são: De Marco(1999) e Giacomini (2006).

compartimentos representam diferentes classes de idade. É interessante notar que essa forma de construção do modelo usa uma lógica de representação de certa maneira invertida: a população é definida por uma quantia contínua; já uma característica individual naturalmente contínua, como o tamanho corporal, é definida por meio de entidades discretas (Figura 2, a).

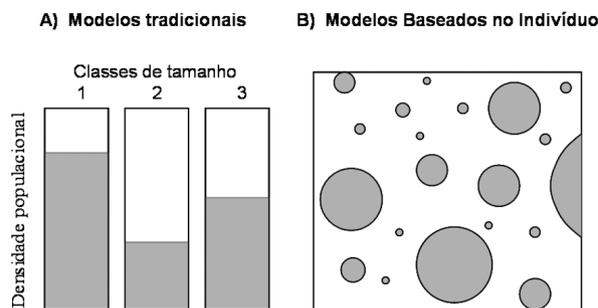
Em um MBI, os indivíduos são representados explicitamente. O indivíduo é o objeto, ou compartimento, para o qual as regras do modelo são voltadas. Ele carrega tantas informações quantas forem convenientes para o interesse do modelador. Idade, sexo, peso, condição nutricional, e muitas outras características bionômicas e comportamentais podem ser incluídas no modelo, dependendo do organismo a ser modelado. Existem basicamente duas categorias de características associadas aos indivíduos: aquelas inatas, ou seja, adquiridas logo no nascimento e que moldam todo o potencial de desenvolvimento e interações do indivíduo com o meio; e aquelas descritoras de condição, que influenciam na dinâmica, mas que são influenciadas pelas características inatas e pela interação com o meio. Dentro da primeira categoria se enquadram geralmente características como sexo, idade mínima de maturação, longevidade, dentre outras, que não variem em um mesmo indivíduo com o passar do tempo. Na segunda, encontram-se características como peso, idade, condição nutricional e até fecundidade, além de outras que são dependentes do meio e passíveis de modificação ao longo do tempo.

Por modelar separadamente cada indivíduo, um MBI pode levar em conta diferenças individuais. Essas diferenças podem ter origem inata ou puramente casual, dependendo da categoria

das características envolvidas na diferenciação. No primeiro caso, os indivíduos se diferenciam por características inatas, e portanto possuem diferentes potenciais de desenvolvimento e interação com o meio. A inclusão de diferenças inatas pode ser interpretada como diferenciação genotípica. No segundo caso, os indivíduos são potencialmente idênticos, mas podem diferenciar-se ao longo do tempo por eventos ao acaso que modificam as variáveis descritoras de condição.

O detalhamento em um MBI depende geralmente da quantidade de características associadas ao indivíduo. A dinâmica de natalidade, crescimento e mortalidade é resultado de um conjunto de regras que associam as características individuais à forma como os indivíduos interagem entre si e com o meio. Por meio desses processos, na escala elementar do indivíduo, emergem naturalmente os padrões observáveis em níveis maiores de organização: populacional, comunitário ou até ecossistêmico (De Angelis *et al.*, 1994). Devido a essa qualidade, a modelagem baseada no indivíduo permite não só a visualização de padrões mais próximos à realidade, mas também uma investigação profunda sobre os mecanismos responsáveis por tais padrões. Não foi sem motivo que Huston *et al.* (1988) chegaram a vislumbrar essa abordagem como uma possibilidade de unificação da teoria ecológica. Além disso, a modelagem baseada no indivíduo apresenta uma lógica de representação mais natural e intuitiva: a população é de fato uma coleção de entidades discretas, ou indivíduos; e características individuais matematicamente contínuas podem ser modeladas como tal, de maneira bem mais flexível e intuitiva (Figura 2, b).

Por um certo ponto de vista, os modelos clássicos e os MBI podem ser pensados simplesmente como posições diferentes dentro de um gradiente de precisão e de generalidade inerente à prática da modelagem (De Angelis & Rose, 1992; Judson, 1994). É consenso no meio científico que modelos mais gerais perdem em precisão, e modelos mais precisos perdem em capacidade de generalização (Levins, 1968). Modelos mais próximos ao extremo de maior generalidade são tradicionalmente denominados *estratégicos*, e no outro extremo encontram-se os modelos denominados como *táticos* (Murdoch *et al.*, 1992). O primeiro tipo tem como motivação captar o que há de essencial, ou de comum, entre os diversos sistemas ecológicos, deixando de lado singularidades relativas a cada sistema (May, 1973). É normal que esse tipo de modelo utilize menos variáveis e parâmetros e, por isso, seja mais simples. O segundo tipo compreende aquele conjunto de modelos voltados para o entendimento de situações particulares, normalmente utilizados em situações de manejo ambiental e conservação. Tais modelos geralmente necessitam de uma grande quantidade de informações sobre o sistema de interesse, sendo portanto mais complexos. Se classificados dessa forma, os MBI certamente estariam posicionados no



**Figura 2** - Ilustração de como as variáveis "tamanho populacional" e "tamanho corporal" são diferentemente representadas por modelos tradicionais (A) e modelos baseados no indivíduo (B). Em modelos tradicionais, o tamanho populacional é representado por uma variável contínua, que "preenche" cada classe de tamanho conforme regras estabelecidas. Em modelos baseados no indivíduo, cada indivíduo é representado separadamente (círculos), e o peso corporal aumenta continuamente (círculos de diferentes tamanhos). A população é meramente a coleção dos objetos, ou indivíduos, representados.

extremo de maior precisão e menor generalidade, sendo, portanto, denominados táticos.

De fato, uma grande fatia da modelagem baseada no indivíduo tem sido voltada para fins “táticos”. Entretanto, algumas questões teóricas gerais também têm sido as motivações de alguns MBI. Mais importante, algumas implicações teóricas relevantes, passíveis de observação apenas por meio de uma abordagem orientada ao indivíduo, têm surgido nos últimos anos (De Angelis & Rose, 1992; Uchmanski, 1999; 2000). Isso constitui uma evidência de que os MBI podem ser capazes de demonstrar determinadas características ou “essências” dos sistemas ecológicos que modelos tradicionais, muito simples e confinados apenas à escala populacional, não são. Por essa razão, é razoável sugerir que a modelagem baseada no indivíduo possa representar uma mudança de paradigma na modelagem ecológica, e não simplesmente uma transição dentro do espectro estratégico-tático acima mencionado (Uchmanski & Grimm, 1996). Suas motivações são muito mais do que um mero resultado do aumento da capacidade de processamento nos computadores de hoje.

## MOTIVAÇÕES TEÓRICAS

### SIMPLICIDADE MATEMÁTICA VERSUS REALISMO BIOLÓGICO

A tradição histórica de modelagem na Ecologia é marcada pela perseguição de um ideal representado pelos modelos da Física. Não é de se surpreender, dada a relativa simplicidade dos modelos físicos, seu histórico mais antigo, e seu incomparável poder de predição e generalização. A Ecologia, assim como outros ramos da Ciência, tem se dedicado incansavelmente à utilização de métodos quantitativos e modelos matemáticos que expliquem fenômenos de forma objetiva e permitam o conhecimento acerca de regras gerais ou “leis” que governem os sistemas estudados. Tal obsessão, embora louvável, teve como um dos seus efeitos o estabelecimento de uma aparente necessidade por modelos passíveis de solução analítica (Maynard Smith, 1974), que possam ser usados como provas matemáticas. Tais modelos foram, e continuam sendo, empregados com sucesso na Física. Na Ecologia, a história tem sido um pouco diferente. Sistemas ecológicos não são como os sistemas estudados pelos físicos. Os modelos analíticos, por não se aplicarem a muitas das situações complexas observadas na natureza, têm falhado em demonstrar dinâmicas realistas e em confirmar a existência de regras gerais (Judson, 1994). O realismo biológico foi historicamente deixado de lado em troca da conveniência matemática.

A escolha de modelos simples é guiada muitas vezes pela adjacente necessidade pelo rigor matemático. Tal necessidade, entretanto, é hoje questionável por duas principais razões :

i) Simplicidade matemática não implica necessariamente em simplicidade no comportamento de um modelo. Modelos

não-lineares, mesmo os mais simples, exibem comportamentos complexos (May, 1973; May & Oster, 1976; May, 1986). Ainda mais, sistemas não-lineares podem dar origem a dinâmicas caóticas, que são intrinsecamente imprevisíveis (May, 1974; May, 1989; Hastings *et al.*, 1993). A existência de não-linearidade em sistemas ecológicos é muito mais a regra do que a exceção (May, 1986). Pode ser, portanto, que tentar obter leis universais a partir de modelos não-lineares, mesmo aqueles simples, não seja uma atividade frutífera. Ou, mais importante, pode ser que tais leis nem existam ou sejam raras na natureza (Judson, 1994).

ii) mesmo modelos com nível intermediário de complexidade são de difícil tratamento matemático. Soluções analíticas são normalmente encontradas apenas em modelos bem simples. Sistemas que incluam mais de três espécies, mais do que três níveis tróficos, ou que incluam ainda maiores detalhes de história de vida, são tipicamente analisados por simulação (Pimm & Lawton, 1977; Pimm & Rice, 1987; Drake, 1991). Mesmo que soluções analíticas existam para tais modelos, é provável que sejam demasiadamente complicadas para a interpretação por ecólogos não muito experimentados com matemática, o que restringiria sobremaneira o seu alcance científico. Portanto, o fato de os MBI serem modelos de simulação não diminui sua validade. A simulação, mesmo que condenada dentro de um círculo acadêmico mais rigoroso, pode ser a verdadeira vocação da modelagem ecológica.

Não estamos questionando aqui a utilidade dos modelos tradicionais mais simples. Estamos apenas destacando suas limitações. Modelos simples, como aqueles derivados de Lotka-Volterra, são, de fato, muito úteis para uma compreensão inicial de idéias, sobretudo de idéias novas. São relevantes, portanto, para gerar teorias novas. Basta uma investigação inicial na literatura científica para verificar a grande quantidade de hipóteses geradas com a ajuda de tais modelos. Várias concepções importantes sobre a estrutura e evolução de comunidades por meio de interações bióticas e variabilidade ambiental têm sido construídas desta forma, sobre uma mesma base matemática encerrada dentro de uma família de poucas equações (MacArthur & Levins, 1967; Levin, 1970; Levins, 1979; Tilman, 1982; Holt, 1984; Holt *et al.*, 1994; Abrams, 1999; Abrams, 2000).

O que deve ficar claro neste ponto, é que modelos matemáticos simples são válidos apenas para uma investigação teórica inicial. Modelos muito simples possuem necessariamente pressupostos simplistas, pouco condizentes com a realidade biológica. O progresso da teoria ecológica não pode se limitar, portanto, a tais modelos. Sua continuidade depende da construção e aplicação de modelos mais realistas, voltados para o complexo conjunto de objetos estudados pela Ecologia. Os MBI, por serem extremamente flexíveis e conceitualmente

poderosos, apresentam-se hoje como uma promissora abordagem para a realização dessa tarefa.

#### PROCESSOS POPULACIONAIS SÃO FENÔMENOS EMERGENTES

A modelagem baseada no indivíduo pode ser encarada como uma aplicação parcial da lógica reducionista na Ecologia (Lomnicki, 1992). A metodologia reducionista procura entender o funcionamento de um sistema com base nas propriedades de seus componentes. Tal abordagem foi, de certa maneira, desprivilegiada ao longo de décadas. Lomnicki (1992) argumenta que a inclinação por uma tradição mais holística na Ecologia está ligada a razões práticas e teóricas. Na prática, identificar todos elementos constituintes de populações, comunidades ou ecossistemas, além de inferir a respeito de suas inter-relações é uma tarefa de proporções inalcançáveis. Dada a complexidade hierárquica existente na biologia, usar indivíduos como unidades básicas poderia ser encarado como um esforço inútil, uma vez que ignora órgãos, tecidos, células e moléculas que os constituem. Uma utilização completa do método reducionista, então, não seria algo factível. Por esta dificuldade, parece justificável estudar um sistema ou uma estrutura biológica sem a necessidade de conhecer os detalhes de seus componentes mais básicos, assim como estudar a morfologia de uma espécie seria apropriado mesmo sem conhecimento aprofundado de sua anatomia ou fisiologia internas. Tal visão pode ser invocada como uma razão teórica pela qual muitos dos estudos de populações têm focado apenas em aspectos no patamar populacional, e estudos de comunidades são baseados muitas vezes em descrições superficiais de sua estrutura, como a apresentação de listas de espécies e relações de abundância, sem conhecer, no entanto, as relações entre seus constituintes.

Contudo, a Modelagem Baseada no Indivíduo, como método reducionista, apresenta grandes vantagens sobre a tradicional abordagem holística, também por razões práticas e teóricas (Lomnicki, 1992). Na prática, definir população ou comunidade como uma unidade é algo complicado, se não impossível, sem fazer uso de critérios arbitrários e ecologicamente vagos. Alguns autores chegam inclusive a argumentar em favor da abolição do termo comunidade (Underwood & Petraitis, 1993). Indivíduos, ao contrário, representam unidades bem delimitadas e facilmente identificáveis (à exceção de certos organismos com reprodução clonal, por exemplo). Apresentam também uma característica chave, de importante implicação teórica: são unidades portadoras da informação genética. Na maioria das espécies estudadas em Ecologia, indivíduos diferentes apresentam genótipos diferentes. Tal diferença não é encontrada entre partes de um mesmo indivíduo. Populações e Comunidades, por suas vez, são uma mistura complexa e inconstante de genótipos. Além disso, os eventos de reprodução, morte, interações tróficas e fluxo genético ocorrem numa base

“indivíduo-por-indivíduo”. Partes de um mesmo indivíduo não podem se dissociar para, digamos, predar ou se reproduzir com partes de outros indivíduos. Elas estão unificadas funcionalmente, o que justifica ignorar seus detalhes e focar em manifestações externas dos indivíduos, como comportamento e características de história de vida, ao objetivar a compreensão dos processos que regem a dinâmica de uma população ou de um conjunto de espécies.

Do ponto de vista reducionista, a dinâmica populacional deve vir como uma resposta do modelo, e não como uma imposição dentro do próprio modelo. É essa a grande vantagem de um MBI. Ele trabalha com pressupostos no nível do indivíduo, embora, em muitos dos casos, seja a população o objeto de interesse. Os eventos populacionais são, dessa forma, propriedades emergentes em um MBI. E é assim que se espera que também ocorra na natureza. Populações são compostas por indivíduos, sendo os efeitos mútuos destes e sobre estes que determinam sua dinâmica. A questão de por que uma população encontra-se em determinado estado, ou possui valores particulares de capacidade suporte ou taxa de crescimento não pode ser respondida por modelos populacionais, pois estes valores são assumidos por tais modelos. Apenas pelo conhecimento sobre o que ocorre com seus componentes é que podemos entender de fato os mecanismos que a definem.

#### PODER DE PREDIÇÃO

Como dito anteriormente, a estrutura interna de um MBI é definida por um conjunto de regras voltadas para o indivíduo. Tais regras, que determinam como os indivíduos devem interagir entre si, são elaboradas com base em preceitos biológicos. Conceitos de forrageamento ótimo, seleção de habitat, seleção sexual, assim como outros aspectos do comportamento, amplamente utilizados em Ecologia e Evolução, podem ser usados de forma explícita e bastante flexível em um MBI. Características mais detalhadas de história de vida, como crescimento corporal, investimento reprodutivo, intervalos entre reproduções, ou mudanças ontogenéticas, tróficas ou de habitat, também podem ser incluídas e avaliadas. Ou seja, conhecimentos de Biologia, e não puramente da Dinâmica e do Cálculo, são utilizados para entender processos ecológicos. Sem dúvida, esta é uma característica de grande importância, pois representa um avanço na unificação da modelagem ecológica com o conhecimento biológico acumulado ao longo de muitas décadas. Dois campos, que antes se desenvolviam de forma quase paralela, podem agora funcionar de forma conjunta e interativa.

Características ou regras biológicas dos indivíduos são elementos muito mais consolidados em uma espécie do que parâmetros puramente populacionais, que são uma combinação complexa da história de vida com condições

ambientais variáveis. Tais características, bem como sua resposta ao meio, já foram estimadas para um grande número de grupos taxonômicos. Ao contrário, parâmetros como capacidade suporte e taxa intrínseca de crescimento são muito mais dependentes de circunstâncias, servindo para caracterizar uma espécie apenas dentro de um limitado contexto geográfico e temporal. Além disso, são menos compreensíveis e de difícil mensuração.

A conclusão acima permite perceber um outro lado da moeda, dentro da discussão estratégico-tático, que tem a ver com a seguinte lógica: todas as espécies apresentam características populacionais como capacidade suporte e taxa intrínseca de crescimento (daí a vocação generalista do modelo populacional clássico), mas os seus valores dependem estritamente do local e do tempo considerado (agora não mais generalista); por outro lado, cada espécie possui suas características biológicas, mas tais características podem ser aplicadas para diversas situações, em locais e períodos de tempo diferentes. Isso, em outras palavras, quer dizer que modelos com enfoque mais biológico, e menos fenomenológico, apresentam maior poder de predição.

Hoje os MBI são freqüentemente empregados para a Análise de Viabilidade Populacional (PVA). A PVA objetiva acessar o risco de extinção de espécies ameaçadas, possibilitando avaliar a influência de diversos cenários de interesse (Boyce; 1992). Por sua própria natureza, a PVA requer o uso de uma série de características biológicas refinadas, e daí a justificativa para uma orientação voltada para o indivíduo. Por ser mais detalhado e realista, um MBI tem maiores chances de prever o comportamento de sistemas ecológicos particulares. Isso já foi verificado em alguns casos específicos, como por exemplo, no lago Oneida, EUA, sobre o qual já existia um grande volume de informações (Rose *et al.*, 1999). Neste caso, os resultados previstos pelo MBI elaborado se ajustaram muito bem aos padrões dinâmicos observados em dados de séries temporais.

É claro que essa abordagem vem acompanhada de custos: é necessária uma grande quantidade de informações biológicas para se proceder com uma Análise de Viabilidade Populacional ou com qualquer outro tipo de análise preditiva que requeira o uso de um MBI. Em muitas situações, os dados necessários para parametrizar um MBI não estão disponíveis. Ainda assim, existem soluções bastante poderosas conceitualmente. O uso de *surrogates*, que são características-chave de fácil mensuração, e que sozinhas agregam informações à respeito de uma série de outros parâmetros importantes, alivia a necessidade de uma infundável quantidade de dados biológicos, facilitando a aplicação dos MBI. Por exemplo, o tamanho corporal explica grande parte da variação em características tão diversas quanto a taxa de metabolismo, a área de vida e os parâmetros de história de vida em organismos de praticamente todos os

grupos taxonômicos bem estudados (Gould, 1966; Calder, 1984; Peters, 1987; West *et al.*, 1997; Brown, 2004). Através do tamanho corporal, pode-se avaliar o risco de extinção de algumas espécies mesmo que pouco se conheça acerca de sua biologia, o que tem implicações práticas importantes para a conservação (De Marco, 1999). O tamanho corporal é também um poderoso preditor de relações tróficas (Cohen *et al.*, 1993; Jennings *et al.*, 2001; Woodward *et al.*, 2005), o que facilita a construção de redes complexas e realistas de interações por meio de regras simples. Tais facilitadores permitem a construção de modelos para simular grandes números de espécies (Shin & Cury, 2001; van Nes *et al.*, 2002; Mamedov & Udalov, 2002; Parrott & Kok, 2002), que podem inclusive auxiliar a investigar questões teóricas mais profundas como, por exemplo, a influência de características bionômicas sobre as regras de assembléia em comunidades naturais (Giacomini, 2006).

#### ECOLOGIA EVOLUTIVA

O progresso da Ecologia Evolutiva teve um papel importante na concepção de uma visão mais orientada ao indivíduo (Lomnicki, 1999). Durante as primeiras décadas do desenvolvimento teórico da Ecologia, não existia ainda uma percepção concisa das implicações da teoria evolutiva da seleção natural. As populações eram vistas como unidades autorreguladoras, e as adaptações biológicas, como características desenvolvidas para o bem geral da espécie (Lomnicki, 1999). Hoje esta visão não encontra mais suporte, sendo reconhecido o papel crucial do indivíduo como unidade de seleção (para uma visão alternativa, veja Dawkins, 1989).

De certa forma, pode-se dizer que modelos populacionais clássicos também utilizam características individuais como parâmetros. A taxa intrínseca de crescimento, no modelo logístico, ou a taxa de ataque do predador num modelo de Lotka-Volterra, são exemplos de parâmetros que traduzem performance individual. A mudança no valor médio destes parâmetros pode então servir como um fator para se modelar tendências evolutivas. De fato, modelos populacionais, como os de Lotka-Volterra, são extensivamente utilizados para investigar a evolução de interações ecológicas por alguns autores, destacando-se Peter Abrams (1986; 1994; 1998; 2000). Seus resultados, no entanto, não podem ser encarados como suficientes, pois possuem pressupostos demasiadamente simplistas. Uma aproximação de situações mais naturais, nas quais a herança e a evolução de traços biológicos se dão numa base individual, e não por valores médios, pode ser feita por meio de MBI. Esse parece ser um caminho apropriado entre as aproximações teóricas iniciais e aquilo que se pode verificar em situações de campo.

Fielding (2004) é um exemplo recente de como um MBI pode ser usado para a compreensão de mudanças evolutivas e seu contexto ecológico. Ele construiu um MBI para simular

o efeito da competição intraespecífica (exploração e/ou interferência) e da distribuição espacial de recursos sobre características de história de vida de gafanhotos. Tamanho do ovo, idade e tamanho de maturação foram modeladas como características herdáveis e variáveis dentro das populações virtuais. Cada indivíduo herdava características idênticas às do progenitor e as transmitia para seus filhotes, com uma taxa de mutação (modificação nos valores de algumas características) incluída no processo. Ao longo das simulações, aquelas linhagens de indivíduos com as características mais adequadas ao cenário simulado eventualmente tomavam conta da população. Por meio de tais simulações, foi possível estabelecer uma relação previsível entre a história de vida dos gafanhotos e os fatores investigados. A variação, por exemplo, no tamanho de maturação foi fortemente afetada pelo tipo de competição (exploração ou interferência), e pelo padrão de distribuição espacial do recurso alimentar, mas apenas sob competição por exploração (o que mostra uma interação entre os dois fatores). O MBI mostra como padrões ecológicos e evolutivos surgem como resultado de interações localizadas entre indivíduos, sem a necessidade de quaisquer outras pressuposições forçadas no nível populacional. Outros MBI dedicam-se também à análise de processos evolutivos de forma similar (Jager, 2001; Warren & Topping, 2001).

Analisar a variação de características biológicas por meio da modelagem de indivíduos é, de fato, algo formidável. Incluí-la num MBI pode também ser útil mesmo quando ela não for o foco de estudo. A persistência populacional e a dinâmica de interações devem muito provavelmente ser afetadas pela variabilidade intraespecífica dos traços bionômicos. A construção de comunidades virtuais pode ser auxiliada por meio desta variabilidade. Neste processo de construção, é difícil imaginar um ajuste fixo de características (sendo elas, muitas) das espécies, de modo que estas permaneçam, como desejado, no sistema. Ao permitir que as características variem, existe uma chance que ocorra a seleção por valores que promovam um melhor ajuste das espécies componentes da comunidade. Embora isso apresente potenciais vantagens, ainda não tenho o conhecimento de trabalhos publicados que utilizem esse método.

A aplicação de MBI pode ir além da escala de processos microevolutivos. Ela abrange também estudos sobre eventos de especiação. Em um influente trabalho, Dieckmann & Doebeli (1999) utilizaram um MBI para demonstrar que a especiação simpátrica é bem mais plausível do que costumava-se pensar. Uma condição necessária para que ela ocorra é a existência de reprodução seletiva (*assortative mating*), na qual os indivíduos escolhem parceiros mais semelhantes entre si para acasalar. Um dos principais argumentos teóricos contra a especiação simpátrica diz que a recombinação genética promovida pela reprodução sexuada impede a formação

de linhagens ecologicamente diferenciadas e o posterior isolamento reprodutivo necessário para a formação de espécies (Felsenstein, 1981). O que Dieckmann & Doebeli (1999) fizeram foi desenvolver um MBI no qual cada indivíduo é caracterizado basicamente por três variáveis: i) uma de significado ecológico, que atribui ao indivíduo um valor abstrato de “nicho” e determina o grau de competição e consequentemente as taxas de natalidade e mortalidade; ii) um caráter de escolha reprodutiva, que determina o grau de seletividade no acasalamento conforme o grau de semelhança entre os indivíduos e iii) um caráter neutro, sem influência ecológica direta. Cada característica era determinada explicitamente por uma série de loci gênicos com dois possíveis alelos, o que confere um grande realismo ao modelo. Em situações em que o grau de competição entre indivíduos com valores ecológicos próximos era relativamente alto, aqueles com valores mais extremos e divergentes eram favorecidos (seleção disruptiva). Mas a divergência evolutiva (*evolutionary branching*) só poderia acontecer se o caráter de seletividade reprodutiva sofresse seleção para valores que favorecessem o acasalamento de indivíduos ecologicamente similares. Isso foi de fato observado nas simulações, ocorrendo de forma espontânea, e a população pôde divergir em duas linhagens evolutivamente estáveis. Pode-se imaginar, como exemplo de tal situação, uma população de pássaros em que o tamanho do bico (caráter ecológico) é que determina o tipo de recursos alimentares consumidos pelos indivíduos e na qual o alto grau de competição entre indivíduos com fenótipos intermediários acaba por favorecer indivíduos com bicos extremos (pequenos ou grandes). Se nessa população as fêmeas de bico pequeno preferirem sempre machos de bico pequeno, e vice-versa, teríamos as condições propícias para a divergência evolutiva de duas linhagens.

As conclusões do trabalho de Dieckmann & Doebeli (1999) são bastante robustas: mesmo quando a seletividade reprodutiva não era influenciada diretamente pelo caráter ecológico, mas pelo caráter neutro, a divergência foi também observada. Esse último fenômeno pode ser entendido pelo seguinte mecanismo: indivíduos com caráter ecológico favorável, e que ao mesmo tempo possuam valores do caráter neutro que facilite seu acasalamento com semelhantes, têm maior chance de produzir descendentes que também possuam caráter ecológico favorável, e isso tudo resulta na seleção a longo prazo por uma correlação genética entre os dois tipos de caracteres. No exemplo dos pássaros dado acima, seria como se a preferência sexual fosse baseada não no bico, mas em outro caráter como o tom de coloração das penas. Ao longo do tempo, o processo descrito acima poderia resultar em duas linhagens: uma com bicos menores e cores mais escuras e outra com bicos maiores e cores mais claras, ou vice-versa. A divergência evolutiva intermediada por um caráter neutro era anteriormente desacreditada (Felsenstein, 1981). Naquela

época, não existiam as facilidades computacionais de hoje e os MBI eram pouco conhecidos. Somente através de um MBI é que foi possível mostrar que tal fenômeno é de fato provável de ocorrer na natureza. A divergência evolutiva pode resultar também de interações diversas como a predação e o mutualismo, conforme demonstrado posteriormente pelos mesmos autores (Doebeli & Dieckmann, 2000).

Vale ressaltar, ao final, que a relação entre Ecologia Evolutiva e modelagem baseada no indivíduo vai além da simulação de processos evolutivos. A Biologia Evolutiva propiciou uma base teórica importante para o uso dos MBI. Sem esta base, não existiriam regras bem delimitadas para modelar o comportamento dos indivíduos, o que, por sua parte, é essencial para o funcionamento de um MBI. Como ressaltou Lomnicki (1999): “Sem uma teoria geral de comportamento animal, nenhuma teoria ecológica geral baseada nas propriedades comportamentais pode ser desenvolvida. Agora, quando modelos ecológicos contêm propriedades comportamentais, o comportamento não pode entrar em conflito com a teoria da seleção natural”. Embora a citação se refira ao comportamento animal, é válida também para outros organismos. Basta que o conceito de comportamento seja ampliado, ao olhar da modelagem, de modo a incluir qualquer regra que delimite o funcionamento de um organismo, desde sua fisiologia, história de vida, até o modo como interage com outros indivíduos e com o meio.

#### ENTIDADES DISCRETAS E FINITAS

Populações são constituídas por indivíduos, que são entidades discretas (em oposição a entidades contínuas, ou fluidas). Conceitualmente, não existem vivos na natureza partes ou frações de indivíduos, pois estes já são, por definição, as partículas elementares de uma população (a não ser que se considere que um elefante pesando 500Kg é um “meio” indivíduo quando comparado a outro pesando 1000Kg, o que não faz sentido do ponto de vista da Ecologia de Populações, pois ambos são indivíduos, portadores de genótipos característicos, mas que diferem entre si pelo peso). Portanto, o tamanho populacional deveria ser representado por números naturais. Como dito anteriormente, a tendência histórica da Ecologia em representar o tamanho populacional por medidas contínuas, representadas por números reais, ignora solenemente este fato. Ainda assim, as conseqüências de se levar em conta o comportamento discreto dos componentes de sistemas ecológicos já estão surgindo e ainda merecem a atenção de futuros esforços.

Shnerb *et al.* (2000) demonstraram, através de um modelo bem geral, que levar em conta o comportamento discreto e localizado de componentes microscópicos de um sistema é essencial para entender o seu comportamento macroscópico. O trabalho evidencia a situação em que um sistema, quando examinado pelas propriedades macroscópicas, pode ser

considerado inviável, quando na verdade, ele se torna viável pelo comportamento adaptativo de suas partículas, que formam núcleos localizados e proliferativos. Esse resultado pode ser generalizado para sistemas biológicos, químicos, econômicos e sociais (Shnerb *et al.*, 2000). Em termos ecológicos, significaria dizer que mesmo uma população com taxa geral de crescimento negativa, aparentemente a caminho da extinção, pode apresentar subpopulações prósperas, que acabam por sustentar sua persistência. Essa situação pode ser ainda mais pronunciada quando a seleção natural é o fator evolutivo preponderante. É importante notar que uma situação contrária à descrita acima pode também acontecer. Ou seja, modelos contínuos podem prever a persistência de uma população, quando na verdade, por eventos fortuitos, indivíduos em pequeno número podem falhar em gerar descendentes viáveis.

Modelos clássicos, nos quais a população é uma variável de estado, modelam apenas densidades populacionais. Como características individuais, são usados valores que representem um indivíduo “médio” da população. Assim, ao se usar um determinado valor de taxa intrínseca de crescimento para caracterizar uma população, assume-se que esta taxa é o resultado médio das taxas de mortalidade e natalidade do conjunto total de indivíduos. Alguns indivíduos não reproduzem, outros reproduzem bastante, alguns tem mais chance de morrer, outros menos. O que se espera, nesse caso, é que possíveis diferenças individuais se mantenham constantes em proporção dentro de uma população. Tal aproximação, no entanto, só pode ser válida quando o número de “partículas” constituintes do sistema, ou seja, indivíduos, tende a um valor infinito ou muito grande. Populações animais ou vegetais dificilmente correspondem a essa exigência. Ao contrário, a raridade é um fenômeno onipresente em comunidades ecológicas (Preston, 1948; Kunin & Gaston, 1993; Magurran, 2004). E mesmo se considerarmos aquelas poucas espécies mais abundantes, devemos ainda levar em conta o fato de que seus indivíduos não estão perfeitamente misturados no ambiente, mas limitados em porções menores do espaço e apresentando interações localizadas.

Modelos tradicionais falham em reproduzir processos que ocorrem em populações pequenas, pois, nelas, cada indivíduo assume uma grande importância. Por isso, a modelagem de um número pequeno de indivíduos, sendo estes entidades discretas, não pode ser feita adequadamente por meio de valores médios, ou mesmo por distribuições contínuas como é feito em modelos de distribuição individual (*i-distribution*), que não representam explicitamente os indivíduos de uma população (Caswell & John, 1992). Essa limitação apresenta conseqüências importantes, e se agrava quanto maior for a variabilidade individual (De Angelis & Rose, 1992).

Dependendo do conjunto inicial de indivíduos, as dinâmicas resultantes podem adquirir rumos bastante diferentes. Tal sensibilidade às condições iniciais é bem exemplificada no trabalho de DeAngelis *et al.* (1979). Os autores realizaram um experimento para estudar distribuições de frequência de tamanhos corporais em uma espécie de peixe, resultantes de interações principalmente de canibalismo. Em resumo, foram montados 50 aquários, cada um com cerca de 250 indivíduos, retirados ao acaso de um grupo maior de peixes. Os peixes foram alimentados e podiam também comer uns aos outros. Ao final do período experimental, aquários diferentes apresentaram distribuições de frequência bastante distintas. A causa para esta diversidade de resultados é atribuída ao fato de que pequenas diferenças individuais nos tamanhos corporais podem desencadear seqüências díspares de interações canibais, o que ao longo do tempo pode se traduzir em frequências de tamanhos completamente diferentes. Utilizando um MBI de configuração individual (*i-configuration*), ou seja, que representa explicitamente os indivíduos, os autores simularam situações similares nas quais os poucos indivíduos maiores apresentavam pequenas diferenças de tamanho inicial. Os resultados encontrados se ajustaram muito bem à variedade observada experimentalmente. Tal nuance, de um sistema aparentemente simples, não poderia ser analisada em modelos de distribuição contínua (*i-distribution*) (De Angelis & Rose, 1992). Uma distribuição de frequência hipotética contínua, calculada a partir de um grupo grande de indivíduos (a “população” da qual os grupos foram sorteados para diferentes aquários), não é capaz de representar as seqüências particulares de eventos que tomam conta da dinâmica em subsistemas isolados e com pequeno número de elementos constituintes.

Eventos estocásticos assumem maiores conseqüências quanto menor for o tamanho populacional (Lande, 1993). Populações pequenas têm maiores chances de serem extintas por meio de flutuações demográficas, seja por mecanismos internos (estocasticidade demográfica) ou externos (estocasticidade ambiental) (Pimm *et al.*, 1988; Pimm, 1991; Lande, 1993). A natalidade em uma população pequena pode ser afetada negativamente pela diminuição, por exemplo, da chance de indivíduos encontrarem parceiros para acasalamento (quando a reprodução em questão é sexuada) (Hackney & McGraw, 2001). Existe uma chance aumentada de que eventos catastróficos de mortalidade dizimem por completo, ou quase, uma população com poucos indivíduos. Essa chance é ainda maior se os indivíduos estiverem localizados de forma agregada no espaço. Além disso, eventos genéticos importantes como deriva genética e endogamia são também potencializados em populações pequenas (Futuyma, 1992).

Em suma, a capacidade de uma população persistir é posta realmente em prova quando esta apresenta tamanhos

pequenos. No geral, modelos tradicionais são capazes de ilustrar esse fato. Incorporar estocasticidade em um modelo como o logístico não é muito complicado. Sua versão estocástica nos diz qual é a probabilidade, de que em um dado tempo, uma população venha a ter um determinado número de indivíduos (Renshaw, 1991). Entretanto, modelos desse tipo não nos permitem discernir entre os diferentes processos estocásticos que podem implicar na persistência ou extinção de uma população. Uma outra forma de incluir estocasticidade em modelos populacionais consiste na inclusão de um fator estocástico que modifica (por adição ou multiplicação) parâmetros populacionais como capacidade suporte ou taxas de crescimento (mortalidade e/ou natalidade). Isso se dá de uma maneira mais superficial ainda, pois a estocasticidade afeta a densidade populacional diretamente e arbitrariamente, e não através dos processos básicos que determinam suas mudanças no tempo. Ao contrário, em Modelos Baseados no Indivíduo, os mecanismos demográficos susceptíveis à variação aleatória podem ser explicitamente examinados. Movimentação e distribuição espacial, crescimento corporal, eventos reprodutivos individuais, dispersão de propágulos e limitação no recrutamento, interações tróficas individuais, susceptibilidade individual a doenças, assim como outros processos, podem ter, cada um, um fator estocástico incluído de forma intrínseca no modelo.

Se os MBI são vantajosos para lidar com populações pequenas, podem parecer, à primeira vista, desfavorecidos quando lidamos com populações grandes. Isso porque seria altamente dispendioso, em termos de tempo e memória de computadores, modelar separadamente um número na ordem de milhões de indivíduos. De fato, isso ainda é uma grande limitação (cada vez menor por causa da crescente capacidade dos atuais processadores). Entretanto, existe uma série de soluções que aliviam esse tipo de problema. Por exemplo, indivíduos com características e ações similares podem ser agrupados em “super-indivíduos” (Scheffer *et al.*, 1995). Tal abordagem parte do pressuposto de que indivíduos co-ocorrentes muito parecidos não necessitam ser modelados separadamente, pois afetam o meio e são por ele afetados de maneira equivalente. No caso de organismos como peixes, tal representação não deixa de ser realista, uma vez que uma grande parcela de espécies forma cardumes, principalmente em fases iniciais do ciclo de vida (Shin & Cury, 2001). Para modelar um super-indivíduo, basta adicionar uma característica extra a cada objeto da população: o número de elementos que o constituem, utilizando da regra que for conveniente para dissociá-los em objetos independentes (por exemplo, pode-se definir um tamanho corporal limite à partir do qual esta dissociação deva ocorrer). O uso de computação paralela pode também ajudar a aliviar a demanda por memória computacional e a economizar tempo (Haefner, 1992).

Outra abordagem para lidar com populações grandes, principalmente para compreender processos de larga escala espacial, é integrar a modelagem baseada no indivíduo, em pequena escala, com modelos mais simples e mais abrangentes. Por exemplo, os padrões gerais verificados em um MBI para populações locais podem ser usados para parametrizar um modelo de autômato celular (Phipps, 1992), e extrapolado por meio deste para um contexto regional ou até continental. Tal abordagem pode beneficiar a modelagem de ecossistemas vastos como muitos da Amazônia.

### INTERAÇÕES LOCAIS

Qualquer modelo que desconsidere o espaço em sua formulação, na verdade está apenas assumindo implicitamente a concepção de um espaço homogêneo, dentro do qual as partículas constituintes (i.e. indivíduos) estão perfeitamente misturadas. Neste cenário, um dado indivíduo pode interagir com quaisquer outros indivíduos, e todos estão submetidos às mesmas condições. Na realidade, a ação de um organismo é restrita ao seu entorno. Os indivíduos interagem apenas localmente, limitados por sua capacidade de dispersão. Apenas em situações em que a espécie de interesse é ótima dispersora e os intervalos simulados (no caso de um modelo temporal discreto) são relativamente grandes, é que o pressuposto de “perfeita mistura” faz-se valer. Tal caso, no entanto, não é regra geral. Neste sentido, alguns MBI espacialmente explícitos vêm demonstrando algumas conseqüências importantes de se considerar interações como fenômenos localizados quando a capacidade de dispersão é limitada.

Em conjunto, os resultados dos MBI espacialmente explícitos mostram que a limitação na mobilidade e a localização das interações diminuem a magnitude das oscilações populacionais (de Roos *et al.*, 1991; McCauley *et al.*, 1993; Durrett & Levin, 1994; Wilson, 1996; Cuddington & Yodzis, 2000; Berec, 2002). De Roos *et al.* (1991), ao modelarem interações locais entre predador e presa, usaram o seguinte argumento para o aumento na estabilidade populacional promovido pela limitação na dispersão: como a influência do predador sobre a presa é limitada espacialmente, a dinâmica de interações ocorrerá de forma desconexa em pontos distanciados, o que leva à existência de sub-populações temporárias com oscilações fora de sincronia, de amplitudes diminutas, que em conjunto apresentam um efeito médio estabilizador. Em outras palavras, o efeito de aumento populacional em algumas sub-populações é amenizado ou cancelado pela diminuição populacional em outras, e vice-versa. Esse argumento, no entanto, não é novo. Ele está presente em modelos metapopulacionais (Hanski, 1991) e modelos de interações em manchas de habitat (Hassell & May, 1974; Hanski, 1981; Hanski, 1983), que também demonstram um efeito espacial estabilizador, sem a necessidade de modelar explicitamente os indivíduos. Mesmo assim, existe uma diferença entre os

MBI e os modelos metapopulacionais quanto ao aspecto em questão: nos últimos, as subpopulações são unidades fixas e suas divisões espaciais, impostas externamente; nos primeiros, as sub-populações são entidades efêmeras, sem localização fixa, que surgem naturalmente das interações entre indivíduos. Os MBI são importantes, portanto, em demonstrar que a heterogeneidade espacial, e seu efeito estabilizador, podem resultar de processos intrínsecos da população, por meio de interações individuais localizadas, mesmo sem a imposição externa de divisões ou gradientes ambientais.

A importância da localização é também evidente para organismos sésseis, como plantas. Para estes, a competição por luz tem um papel crucial. Normalmente indivíduos de maior altura são os que saem ganhando na disputa por luz, pois ao recebê-la no alto, acabam tornando-a indisponível para indivíduos mais baixos. O grau com que a luz é monopolizada por algumas plantas depende das relações de vizinhança existentes na população, uma vez que a competição ocorre apenas entre indivíduos próximos. O resultado final das interações numa população depende, portanto, da forma como os indivíduos se distribuem no espaço (Huston & De Angelis, 1987), bem como das diferenças iniciais nas alturas de indivíduos vizinhos entre si (Pacala & Silander, 1985). Se a variação na altura de árvores adjacentes for muito pequena, tais árvores deverão se desenvolver em velocidades parecidas, e a distribuição de tamanhos deverá se modificar pouco e lentamente. Entretanto, se existirem diferenças maiores nos tamanhos iniciais, os indivíduos maiores terão acesso a uma quantidade maior de luz e por isso crescerão mais rápido, aumentando ainda mais a diferença prévia de tamanho. Nessa situação, a distribuição de tamanhos terá mudado drasticamente no decorrer do tempo. A população terá poucos indivíduos muito grandes, e uma grande quantidade de indivíduos marginalizados com tamanhos bem menores. Tal variação será exacerbada quanto mais agregada for a população.

### DIFERENÇAS INDIVIDUAIS

Embora as diferenças entre indivíduos estejam intrinsecamente ligadas à Ecologia Evolutiva, já discutida acima, convém tratá-las como uma motivação à parte. Independente de como elas surgem ou se mantêm (preocupações da Evolução, como disciplina), sua mera existência tem implicações profundas na dinâmica das flutuações populacionais. O reconhecimento do papel das diferenças individuais na regulação das populações é talvez, hoje, o resultado teórico mais importante da aplicação dos MBI. Uchmanski (1999), por meio de um simples e geral MBI, mostrou que a variabilidade individual pode ser crucial para a regulação e persistência de uma população. Ele comparou os resultados de simulações em que não existiam diferenças individuais (todos indivíduos possuíam a mesma capacidade de assimilação de

recurso e de reprodução) com situações em que existiam tais diferenças. No último caso, os indivíduos podiam diferir pelo tamanho inicial (no nascimento), que influenciava na taxa de assimilação do recurso quando este se encontrava em níveis insuficientes para a população como um todo. Quanto maior o tamanho inicial, maior a capacidade de assimilação e maior a chance de obter recurso em níveis suficientes para sobrepor os gastos energéticos (fixos, no modelo) e produzir filhotes (em número proporcional ao saldo entre assimilação e gasto). Quando não existiam diferenças individuais, a população consumidora, inicialmente pequena, consumia recurso em quantidade suficiente para produzir mais que um filhote por indivíduo, tendendo assim a aumentar exponencialmente. Por causa de tal crescimento, ocorria a depleção do recurso, cada indivíduo passava a deixar apenas um descendente, e pouco depois (com a contínua depleção do recurso), nenhum, o que levava necessariamente à extinção da população. Ao incluir mortalidade aleatória dos indivíduos (o que os fazia diferenciar-se por um fator do acaso), a rápida extinção continuou a caracterizar a dinâmica populacional, embora o tempo para sua ocorrência tenha aumentado um pouco. Apenas quando diferenças inatas (e herdáveis) foram incluídas no modelo é que se tornaram possíveis a regulação e persistência populacional por longos períodos. Nesse caso, mesmo quando o recurso caía a níveis muito baixos, existiam ainda indivíduos capazes de reproduzir, por apresentarem maiores taxas de assimilação.

Diferenças na capacidade de assimilação de recurso, quando em condições de forte limitação, significam diferenças de competitividade entre indivíduos. A condição para uma população persistir, segundo os moldes do modelo, é que alguns indivíduos sejam capazes de reproduzir mesmo sobre pressão competitiva intensa, deixando marginalizados aqueles menos aptos. Pode-se concluir, por esta relação, que a assimetria na competição e a monopolização de recursos são fatores-chave para a persistência populacional em condições severas de suprimento. É claro que, na natureza, as populações não são limitadas apenas por recursos, mas também por diversos outros fatores, como predação, doenças e distúrbios ambientais (Hutchinson, 1961; Connell, 1975; Huston, 1979; Sih *et al.*, 1985; Begon *et al.*, 1996). Mesmo desconsiderando tais complexidades, os resultados alcançados servem para mostrar a importância do uso de MBI, pois eles explicitam propriedades das populações que não são aparentes em modelos clássicos.

Ao lidarem com valores médios, os modelos populacionais clássicos permitem que a densidade populacional seja representada por números reais, e, portanto contínuos. Nesta situação, é possível a existência de um valor de densidade em equilíbrio, que ocorre quando as taxas de mortalidade e natalidade, também contínuas, se igualam. A visão do

equilíbrio e da estabilidade em torno dele, é de grande importância na história da Ecologia teórica. Grande parte do que é feito por teóricos na Ecologia está confinado ao estado de equilíbrio dos sistemas modelados (Uchmanski & Grimm, 1996). Tal visão, entretanto, está presa à pressuposição de que os modelos populacionais clássicos são representações fiéis de sistemas ecológicos. Sabe-se que, na realidade, as populações são compostas por indivíduos, em quantias discretas. Simplesmente por esta propriedade, elas jamais podem alcançar um valor de equilíbrio. Os MBI mostraram que, ao assumir a natureza discreta das populações, a regulação e persistência populacional não são possíveis sem a existência de variabilidade individual (Uchmanski, 1999; 2000). Este talvez possa ser um golpe marcante na visão clássica sobre sistemas ecológicos, baseada cegamente no conceito de equilíbrio e que o utiliza como sustentação para a produção suspeita de idéias sobre uma natureza distorcida.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

As sete motivações discutidas neste trabalho foram escolhidas porque abordam questões que estão no cerne da teoria ecológica atual ou até futura. Seu apelo certamente contribuiu para o crescimento quase exponencial da quantidade de publicações que utilizam os MBI desde a década de 80. Muitas outras motivações, principalmente de ordem prática, também tiveram contribuição. A demanda por modelos bem detalhados biologicamente, para análises de viabilidade populacional ou para manejo de espécies exploradas, é a mais óbvia delas. Tais modelos podem inclusive ajudar biólogos de campo a definir quais dados são mais relevantes para uma dada finalidade.

O espaço foi aqui dedicado apenas às vantagens dos MBI. Nesse sentido, a comparação com modelos analíticos clássicos é inevitável, e por isso a discussão foi tendenciosa em ressaltar basicamente as limitações destes. No entanto, modelos analíticos são essenciais para a ciência, sendo os MBI complementos também necessários em campos onde os primeiros sejam impraticáveis ou insuficientes. Modelos analíticos apresentam soluções que são universais dentro do seu conjunto de pressupostos, enquanto que modelos de simulação apresentam resultados que rigorosamente valem apenas para os valores de parâmetros usados nas simulações. Além disso, os modelos analíticos são integralmente expressos pela linguagem simbólica matemática, universalmente empregada no meio científico, e por isso praticamente não dão chances para ambigüidades e interpretações errôneas. Já os MBI, estando entre os mais complexos modelos de simulação, não se apresentam de uma forma universal. Por ser uma intricada cadeia de regras matemáticas e lógicas programadas em computador, cada MBI pode ser desenvolvido, descrito e entendido de forma diferente por diferentes pessoas. Em

trabalhos publicados, a descrição de um MBI é em maior parte verbal, e pela limitação de espaço nos textos dos periódicos, quase nunca contempla todos os detalhes. Essa dificuldade de comunicação é uma das maiores limitações atuais dos MBI, responsável em grande parte pelo seu insucesso em cumprirem a ambiciosa promessa inicial de unificação da teoria ecológica (Grimm, 1999).

Recentemente, avanços importantes têm ocorrido no sentido de aliviar as dificuldades enfrentadas. Dentre eles, está a proposta corrente de padronização da forma de descrição dos MBI, através de protocolos organizados por alguns dos mais experientes cientistas da área (Grimm *et al.*, 2006). Outros problemas, como a necessidade de dados refinados ainda inexistentes para a maioria das espécies, e que são necessários até para a validação dos modelos, deverão se resolver apenas aos poucos, em longo prazo. Estes dependem do próprio avanço em outros campos da Ecologia. Em parte serão resolvidos pela obtenção de informações empíricas, que se acumulam em quantidade e qualidade de forma crescente. Por outro lado, o próprio avanço da teoria já se encarrega de delimitar o universo de regras que podem ser aplicadas aos modelos, o que em consequência permite que se tornem mais simples sem perder a capacidade de predição. Princípios unificadores, que explicitam padrões e relações consistentes entre entidades e processos ecológicos antes considerados independentes, nos livram da necessidade de uma série de informações redundantes. Frentes de pesquisa como a Macroecologia (Brown, 1995), teorias de escala e alometria (West *et al.* 1997; Brown, 2004), o estudo de teias tróficas (Cohen *et al.*, 1993; Williams & Martinez, 2000; Loeuille & Loreau, 2005; Pascual & Dunne, 2006) e a análise de história de vida (Charnov, 1993; 1997; West *et al.* 2001; Shuter *et al.*, 2005) já fornecem algumas regras simples e poderosas que facilitam a prática da modelagem. Dificuldades técnicas sempre existirão. Entretanto, sabemos pela história que o avanço científico e tecnológico age diminuindo-as, trazendo novas possibilidades. Basta lembrar que antes de existirem computadores, era inimaginável trabalhar com MBI. A modelagem baseada no indivíduo deve ser avaliada pelo mérito dos avanços teóricos que propiciou e pela relevância das questões que tem potencial para responder. Os temas aqui discutidos nos mostram que temos fortes motivos para continuar a adotá-la em estudos ecológicos.

## AGRADECIMENTOS

Ao CNPq, pelo suporte financeiro e à Unesp-Rio Claro pelo suporte institucional. Ao Prof. Dr. Paulo de Marco Jr. e ao Prof. Dr. Miguel Petrere Jr. pelas valiosas orientações nestes anos de trabalho conjunto. Agradeço também a dois revisores anônimos pelos comentários e sugestões que ajudaram a melhorar este trabalho.

## BIBLIOGRAFIA CITADA

- Abrams, P.A. 1986. Character displacement and niche shift analysed using consumer-resource models of competition. *Theoretical Population Biology*, 29: 107-160.
- Abrams, P.A. 1994. Should prey overestimate the risk of predation? *The American Naturalist*, 144: 317-328.
- Abrams, P.A. 1998. High competition with low similarity and low competition with high similarity: Exploitative and apparent competition in consumer-resource systems. *The American Naturalist*, 152: 114-128.
- Abrams, P.A. 1999. Is predator-mediated coexistence possible in unstable systems? *Ecology*, 80: 608-621.
- Abrams, P.A. 2000. The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 79-105.
- Barbosa, L.A.; Martins, M.L.; Lima, E.R. 2005. 1/f oscillations in a model of moth populations oriented by diffusive pheromones. *Physica A-Statistical Mechanics and its Applications*, 345: 143-158.
- Begon M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R. 1996. *Ecology: Individuals; Populations and Communities.*, 3rd edition. Blackwell Science, Oxford.
- Berec; L. 2002. Techniques of spatially explicit individual-based models: construction, simulation, and mean-field analysis. *Ecological modelling*, 150: 55-81.
- Berger; U.; Adams, M.; Grimm, V.; Hildenbrandt, H. 2006. Modelling secondary succession of neotropical mangroves: Causes and consequences of growth reduction in pioneer species. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 7: 243-252.
- Boyce; M.S. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 481-506.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press.
- Brown; J.H. 2004. Toward a metabolic theory of Ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789.
- Calder, W.A. 1984. *Size, Function and Life history*. Harvard University Press, Cambridge.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland.
- Caswell, H.; John, A. M. 1992. From individual to the population in demographic models. Pages 36-61. In D.L. DeAngelis, L.J.C.P. Gross editors. *Individual-Based Models and approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman & Hall VL.
- Charnov, E.L. 1993. *Life history invariants*. Oxford University Press.
- Charnov, E.L. 1997. Trade-off-invariant rules for evolutionarily stable life histories. *Nature*, 387: 393-394.
- Cohen, J.E.; Pimm, S.L.; Yodzis, P.; Saldana, J. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology*, 62: 67-78.
- Connell, J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities. A model and evidence from field

- experiments. Pages 460-490. In M. L. Cody, J. M. C. P. Diamond editors. *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press VL -.
- Cuddington, K.M.; Yodzis, P. 2000. Diffusion-limited predator-prey dynamics in Euclidian environments: an allometric individual-based model. *Theoretical Population Biology*, 58: 259-278.
- Dawkins R. 1989. *O Gene Egoísta*. 1ª ed. Editora Itatiaia, Belo Horizonte.
- De Angelis, D.L.; Cox, D.C.; Coutant, C.C. 1979. Cannibalism and size dispersal in young-of-the-year largemouth bass: experiments and model. *Ecological modelling*, 8: 133-148.
- De Angelis, D.L.; Rose, K.A. 1992. Which individual-based approach is most appropriate for a given problem? Pages 67-87. In D.L. De Angelis, L.J. Gross editors. *Individual-based models and approaches in Ecology: populations, communities and ecosystems*. Chapman & Hall, New York.
- De Angelis, D.L.; Rose, K.A.; Huston, M.A. 1994. Individual-oriented approaches to modeling ecological populations and communities. Pages 390-410. In S. A. Levin editor. *Frontiers in Mathematical Biology*. Springer, Berlin.
- De Angelis, D.L.; Gross, L.J. 1992. *Individual-Based Models and approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman and Hall, NY.
- De Marco, P. Jr. 1999. *Considerações sobre um mamífero esférico: modelos de simulação baseados no indivíduo aplicados à dinâmica de metapopulações*. UNICAMP, Campinas-SP.
- de Roos, A.M.; McCauley, E.; Wilson, W.G. 1991. Mobility versus density-limited predator-prey dynamics on different scales. *Proceedings of the Royal Society of London*, 246: 117-122.
- Dieckmann, U.; Doebeli, M. 1999. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400: 354-357.
- Doebeli, M.; Dieckmann, U. 2000. Evolutionary branching and sympatric speciation caused by different types of ecological interactions. *The American Naturalist*, 156: 77-101.
- Drake, J.A. 1991. Community-Assembly Mechanics and the Structure of an Experimental Species Ensemble. *The American Naturalist*, 137: 1-26.
- Durrett, R.; Levin, S. 1994. The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology*, 46: 363-394.
- Felsenstein, J. 1981. Skepticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kinds of animals? *Evolution*, 35: 124-138.
- Fielding, D.J. 2004. Intraspecific competition and spatial heterogeneity alter life history traits in an individual-based model of grasshoppers. *Ecological modelling*, 175: 169-187.
- Futuyma D.J. 1992. *Biologia Evolutiva*. 2ª ed. Soc. Bras. de Genética/CNPq, Ribeirão Preto, SP.
- Giacomini, H.C. 2006. *A vulnerabilidade da ictiofauna à invasão por espécies de peixes: um modelo baseado no indivíduo*. Universidade Estadual Paulista/Campus de Rio Claro-SP.
- Gould, S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 41: 587-640.
- Grimm, V. 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological modelling*, 115: 129-148.
- Grimm, V.; Berger, U.; Bastiansen, F.; Eliassen, S.; Ginot, V.; Giske, J.; Goss-Custard, J.; Grand, T.; Heinz, S. K.; Huse, G.; Huth, A.; Jepsen, J.U.; Jorgensen, C.; Mooij, W.M.; Müller, B.; Pe'er, G.; Piou, C.; Railsback, S.E.; Robbins, A.M.; Robbins, M.M.; Rossmanith, E.; Rüger, N.; Strand, E.; Souissi, S.; Stillman, R.A.; Vabo, R.; Visser, U.; DeAngelis, D.L. 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198: 115-126.
- Hackney, E.E.; McGraw, J.B. 2001. Experimental demonstration of Alee effect in American Ginseng. *Conservation Biology*, 15: 129-136.
- Haefner, J.W. 1992. Parallel computers and individual-based models: an overview. Pages 126-164 In: D.L. De Angelis, L.J. Gross editors. *Individual-based models and approaches in Ecology: populations, communities and ecosystems*. Chapman & Hall.
- Hanski, I. 1981. Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos*, 37: 306-312.
- Hanski, I. 1983. Coexistence of competitors in a patchy environment. *Ecology*, 64: 493-500.
- Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 17-38.
- Hassell, M. P.; May, R. M. 1974. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *Journal of Animal Ecology*, 43: 567-594.
- Hastings, A.; Hom, C.L.; Ellner, S.; Turchin, P.; Godfray, H.C.J. 1993. Chaos in ecology: is mother nature a strange attractor? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 1-33.
- Holt, R.D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *The American Naturalist*, 124: 377-406.
- Holt, R.D.; Grover, J.; Tilman, D. 1994. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *The American Naturalist*, 144: 741-771.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113: 81-101.
- Huston, M.; DeAngelis, D.L.; Post, W. 1988. New computer models unify ecological theory. Computer simulations show that many ecological patterns can be explained by interactions among individual organisms. *Bioscience*, 38: 682-691.
- Huston, M.A.; De Angelis, D.L. 1987. Size bimodality in monospecific plant populations: a critical review of potential mechanisms. *The American Naturalist*, 129: 678-707.
- Hutchinson, G.E. 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95: 137-145.
- Jager, H.I. 2001. Individual variation in the life history characteristics can influence extinction risk. *Ecological modelling*, 144: 61-76.
- Jennings, S.; Pinnegar, J.K.; Polunin, N.V.C.; Boon, T.W. 2001. Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 70: 934-944.

- Jorgensen S.E. 1994. *Fundamentals of ecological modeling*, 2ª ed. Elsevier Science B.V.
- Judson, O.P. 1994. The rise of the individual-based model in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 9: 9-14.
- Kaiser, H. 1979. The dynamics of populations as a result of the properties of individual animals. *Fortschr.Zool.*, 25: 109-136.
- Kunin, W.E.; Gaston, K.J. 1993. The biology of rarity - patterns, causes and consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, 8: 298-301.
- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist*, 142: 911-927.
- Levin, S.A. 1970. Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *The American Naturalist*, 104: 413-423.
- Levins R. 1968. *Evolution in Changing Environments - some theoretical explorations.*, 1ª ed. Princeton University Press, Princeton.
- Levins, R. 1979. Coexistence in a variable environment. *The American Naturalist*, 114: 765-783.
- Loeuille, N.; Loreau, M. 2005. Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 102(16): 5761-5766.
- Lomnicki, A. 1992. Population ecology from the individual perspective. Pages 3-17. In: D.L. DeAngelis; L.J. Gross editors. *Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems*. Chapman & Hall, NY.
- Lomnicki, A. 1999. Individual-based models and the individual-based approach to population ecology. *Ecological Modelling*, 115: 191-198.
- MacArthur, R.H.; Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.
- Magurran A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd.
- Mamedov, A.; Udalov, S. 2002. A computer tool to develop individual-based model for simulation of population interactions. *Ecological modelling*, 147: 53-68.
- May, R.M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press.
- May, R.M. 1974. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science*, 186: 645-647.
- May, R.M. 1986. The croonian lecture, 1985. When two and two do not make four: nonlinear phenomena in ecology. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 228: 241-266.
- May, R.M. 1989. The chaotic rhythms of life. *New Scientist*, 37-41.
- May, R.M.; Oster, G.F. 1976. Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *The American Naturalist*, 110: 573-599.
- Maynard Smith, J. 1974. *Models in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McCauley, E.; Wilson, W.G.; DeRoos, A.M. 1993. Dynamics of age-structured and spatially structured predator-prey interactions: individual-based models and population-level formulations. *The American Naturalist*, 142: 412-442.
- Murdoch, W.W.; McCauley, E.; Nisbet, R.M.; Gurney, W.S.C.; de Roos, A.M. 1992. Individual-based models: combining testability and generality. Pages 18-35. In: D.L. De Angelis; L.J. Gross editors. *Individual-based models and approaches in Ecology: populations, communities and ecosystems*. Chapman & Hall, New York; London.
- Pacala, S.W.; Silander, J.A. 1985. Neighborhood models of plant populations dynamics. I. Single-species models of annuals. *The American Naturalist*, 125: 385-411.
- Parrott, L.; Kok, R. 2002. A generic, individual-based approach to modelling higher trophic levels in simulation of terrestrial ecosystems. *Ecological modelling*, 154: 151-178.
- Pascual, M.; Dunne, J.A. 2006. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press.
- Peters R.H. 1987. *The Ecological Implications of Body Size.*, 1ª ed. Cambridge University press, Cambridge.
- Phipps, M.J. 1992. From local to global: the lesson of cellular automata. Pages 165-187. In: D.L. De Angelis; L.J. Gross editors. *Individual-based models and approaches in Ecology: populations, communities and ecosystems*. Chapman & Hall.
- Pimm, S.L. 1991. *The Balance of Nature: Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Pimm, S.L.; Jones, L.; Diamond, J. 1988. On the risk of extinction. *The American Naturalist*, 132: 757-785.
- Pimm, S.L.; Lawton, J.H. 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature*, 268: 329-331.
- Pimm, S.L.; Rice, J.C. 1987. The dynamics of multispecies, multi-life-stages models of aquatic food-webs. *Theoretical Population Biology*, 32: 303-325.
- Preston, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29: 254-283.
- Railsback, S.F. 2001. Concepts from complex adaptive systems as a framework for individual-based modelling. *Ecological modelling*, 139: 47-62.
- Renshaw E. 1991. *Modelling biological populations in space and time*. Cambridge University Press.
- Rose, K.A.; Rutherford, E.S.; McDermot, D.S.; Forney, J.L.; Mills, E.L. 1999. Individual-based model of yellow perch and walleye populations in Oneida Lake. *Ecological Monographs*, 69: 127-154.
- Scheffer, M.; Baveco, J.M.; DeAngelis, D.L.; Rose, K.A.; van Nes, E.H. 1995. Super-individuals a simple solution for modelling large populations on an individual basis. *Ecological modelling*, 80: 161-170.
- Schwammle, V. 2005. Simulation for competition of languages with an aging sexual population. *International Journal of Modern Physics*, 16: 1519-1526.
- Shin, Y.J.; Cury, P. 2001. Exploring fish community dynamics

- through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquat. Living Resour.*, 14: 65-80.
- Shnerb, N.M.; Louzoun, Y.; Bettelheim, E.; Solomon, S. 2000. The importance of being discrete: life always wins on the surface. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 97: 10322-10324.
- Shuter, B.J.; Lester, N.P.; LaRose, J.; Purchase, C.F.; Vascotto, K.; Morgan, G.; Collins, N.C.; Abrams, P.A. 2005. Optimal life histories and food web position: linkages among somatic growth, reproductive investment, and mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62: 738-746.
- Sih, A.; Crowley, P.; McPeck, M.; Petranka, J.; Strohmeier, K. 1985. Predation, Competition, and prey communities: A review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 269-311.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure.*, 1ª ed. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Uchmanski, J. 1999. What promotes persistence of a single population: an individual-based model. *Ecological modelling*, 115: 227-241.
- Uchmanski, J. 2000. Individual variability and population regulation: an individual-based model. *Oikos*, 90: 539-548.
- Uchmanski, J.; Grimm, V. 1996. Individual-based modelling in Ecology: what makes the difference? *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 437-441.
- Underwood, A.J.; Petraitis, P.S. 1993. Structure of intertidal assemblages in different locations: how can local processes be compared? Pages 39-51. In: R. E. Ricklefs, D. C. Schuluter editors. *Species Diversity in Ecological Communities*. The University of Chicago Press VL.
- van Nes, E.H.; Lammens, E.H.R.R.; Scheffer, M. 2002. PISCATOR, an individual-based model to analyze the dynamics of lake fish communities. *Ecological modelling*, 152: 261-278.
- Vittori, K.; Talbot, G.; Gautrais, J.; Fourcassie, V.; Araujo, A.F.R.; Theraulaz, G. 2006. Path efficiency of ant foraging trails in an artificial network. *Journal of Theoretical Biology*, 239: 507-515.
- Warren, J.; Topping, C. 2001. Trait evolution in an individual-based model of herbaceous vegetation. *Evolutionary Ecology*, 15: 15-35.
- West, G.B.; Brown, J.H.; Enquist, B.J. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276: 122-126.
- West, G.B.; Brown, J.H.; Enquist, B.J. 2001. A general model for ontogenetic growth. *Nature*, 413: 628-631.
- Williams, R.J.; Martinez, N.D. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404: 180-183.
- Wilson, W.G. 1996. Lotka's game in predator-prey theory: linking populations to individuals. *Theoretical Population Biology*, 50: 368-393.
- Woodward, G.; Ebenman, B.; Emmerson, M.C.; Montoya, J.M.; Olesen, J.M.; Valido, A.; Warren, P.H. 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 402-409.

Recebido em 06/10/2006

Aceito em 04/06/2007