

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM MATEMÁTICA

Felipe Schardong

**MODELOS MATEMÁTICOS PARA EVOLUÇÃO DE
RESISTÊNCIA DE INSETOS-PRAGA A TRANSGÊNICOS**

Santa Maria, RS

2021

Felipe Schardong

MODELOS MATEMÁTICOS PARA EVOLUÇÃO DE RESISTÊNCIA DE
INSETOS-PRAGA A TRANSGÊNICOS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Matemática, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para a obtenção do grau de **Mestre em Matemática**.

ORIENTADORA: Profa. Dra. Diomar Cristina Mistro

Santa Maria, RS
2021

Schardong, Felipe
MODELOS MATEMÁTICOS PARA EVOLUÇÃO DE RESISTÊNCIA DE
INSETOS-PRAGA A TRANSGÊNICOS / Felipe Schardong.- 2021.
91 p.; 30 cm

Orientadora: Diomar Cristina Mistro
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de
Pós-Graduação em Matemática, RS, 2021

1. Evolução da Resistência 2. Modelos Discretos 3.
Equações a Diferenças 4. Redes de Mapas Acoplados I.
Mistro, Diomar Cristina II. Título.

Sistema de geração automática de ficha catalográfica da UFSM. Dados fornecidos pelo autor(a). Sob supervisão da Direção da Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central. Bibliotecária responsável Paula Schoenfeldt Patta CRB 10/1728.

Declaro, FELIPE SCHARDONG, para os devidos fins e sob as penas da lei, que a pesquisa constante neste trabalho de conclusão de curso (Dissertação) foi por mim elaborada e que as informações necessárias objeto de consulta em literatura e outras fontes estão devidamente referenciadas. Declaro, ainda, que este trabalho ou parte dele não foi apresentado anteriormente para obtenção de qualquer outro grau acadêmico, estando ciente de que a inveracidade da presente declaração poderá resultar na anulação da titulação pela Universidade, entre outras consequências legais.

Felipe Schardong

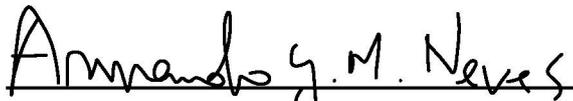
**MODELOS MATEMÁTICOS PARA EVOLUÇÃO DE RESISTÊNCIA DE
INSETOS-PRAGA A TRANSGÊNICOS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Matemática, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para a obtenção do grau de **Mestre em Matemática**.

Aprovado em 30 de Abril de 2021:



Diomar Cristina Mistro, Dra.(UFSM)
(Orientadora)



Armando Gil Magalhães Neves,
Dr.(UFMG)



José Bruno Malaquias, Dr.(UNESP)

Santa Maria, RS
2021

AGRADECIMENTOS

À professora Diomar Cristina Mistro pela dedicação, empenho e por todos os ensinamentos passados durante o período de graduação, pós-graduação e neste trabalho.

Ao professor Luiz Alberto Díaz Rodrigues, por tudo que me ensinou sobre Biomatemática e por sempre estar disposto a ajudar.

Aos professores que tive durante todo o período escolar, de graduação e pós-graduação. Vocês foram fundamentais para o meu desenvolvimento até aqui, tanto profissional quanto pessoal.

À Universidade Federal de Santa Maria pela oportunidade de estudar em uma universidade gratuita e de qualidade.

À minha família por todo o apoio e incentivo recebido durante esses anos. Um agradecimento especial a minha irmã Solange Schardong, por toda ajuda e conselhos nos momentos de dificuldade.

Aos meus amigos, que me apoiaram e estiveram presentes durante esta caminhada, me ajudando e incentivando de alguma forma.

À CAPES, pelo apoio financeiro através da bolsa de estudos.

*Nossa maior fraqueza está em desistir. O caminho
mais certo de vencer é tentar mais uma vez.
(Thomas Edison)*

RESUMO

MODELOS MATEMÁTICOS PARA EVOLUÇÃO DE RESISTÊNCIA DE INSETOS-PRAGA A TRANSGÊNICOS

AUTOR: Felipe Schardong

ORIENTADORA: Diomar Cristina Mistro

Organismos Geneticamente Modificados (OGM) são organismos que sofreram alterações artificiais em seu material genético. Podemos citar como um exemplo de OGM, as culturas geneticamente modificadas ou, simplesmente, culturas transgênicas. Os principais objetivos destas culturas são suprir certas necessidades, que as culturas convencionais não oferecem, como por exemplo: resistência a doenças, insetos e inseticidas químicos, aumento da produção, tolerância à seca, dentre outros. Porém, o uso intenso de culturas transgênicas pode levar a alguns problemas que tornam esta tecnologia ineficiente, dentre eles, o principal está relacionado ao desenvolvimento da resistência às toxinas inseticidas destas culturas, por parte dos insetos-praga. Uma das formas encontradas para retardar ou até mesmo evitar que os insetos se tornem resistentes às toxinas é fazer o uso da área de refúgio, que consiste em plantar uma variedade sem a tecnologia transgênica. Neste trabalho, formulamos modelos discretos para descrever a evolução da resistência às toxinas inseticidas presentes em culturas transgênicas observadas em populações de insetos-praga. Os modelos foram formulados em termos de Equações a Diferenças – em que o espaço é tratado implicitamente – e Redes de Mapas Acoplados – que consideram a variável espacial explicitamente. Por meio dos modelos propostos, analisamos os efeitos da estrutura do refúgio sobre a evolução da resistência à cultura transgênica. Nossos resultados indicam que quanto maior o tamanho do refúgio, menor a frequência do alelo que confere a resistência. De um modo geral, as configurações em torno do refúgio e bloco resultaram em uma menor taxa de aumento na frequência do alelo resistente quando consideramos uma movimentação local. Por outro lado, quando a movimentação é não-local, os melhores resultados, no sentido de retardar a evolução da resistência, foram obtidos com as configurações de refúgio distribuído aleatoriamente e em faixas. Além disso, o *fitness* que os indivíduos apresentam, tanto na área de refúgio quanto na transgênica têm grande influência na evolução da resistência às proteínas com efeito inseticida introduzidas nas culturas transgênicas.

Palavras-chave: Evolução da Resistência, Modelos Discretos, Equações a Diferenças, Redes de Mapas Acoplados.

ABSTRACT

MATHEMATICAL MODELS FOR EVOLUTION OF PEST INSECT RESISTANCE TO TRANSGENICS

AUTHOR: Felipe Schardong

ADVISOR: Diomar Cristina Mistro

Genetically Modified Organisms (GMOs) are organisms that have undergone artificial changes in their genetic material. We can cite as an example of GMOs, genetically modified crops or, simply, transgenic crops. The main objectives of these crops are to meet certain needs, which conventional crops do not offer, such as: resistance to diseases, insects and chemical insecticides, increased production, drought tolerance, among others. However, the intense use of transgenic crops can lead to some problems that make this technology inefficient, among them, the main one is related to the development of resistance to the insecticidal toxins of these cultures, by the pest insects. One of the ways found to delay or even prevent insects from becoming resistant to toxins is to make use of the refuge area, which consists of planting a variety without transgenic technology. In this work, we formulated discrete models to describe the evolution of resistance to transgenic crops observed in insect pest populations. The models are formulated in terms of Difference Equations - in which space is treated implicitly - and Coupled Map Lattices - which explicitly consider the spatial variable. The proposed models, allows us to analyze the effects of the size and structure of the refuge on the evolution of resistance to transgenic cultures. Our results indicate that the larger the size of the refuge, the lower the frequency of the allele that confers resistance. In general, the configurations around the refuge and block resulted in a lower rate of increase in the frequency of the resistant allele when considering a local movement. On the other hand, when the movement is non-local, the best results, in the sense of delaying the evolution of resistance, were obtained with the refuge distributed at random and in bands. In addition, the fitness that individuals show, both in the refuge area and in the transgenic area, has a great influence on the evolution of resistance to proteins with an insecticidal effect introduced in transgenic cultures.

Keywords: Evolution of Resistance, Discrete Models, Difference Equations, Coupled Map Lattices.

Sumário

1	INTRODUÇÃO	7
2	CULTURAS TRANSGÊNICAS	10
2.1	Breve histórico	10
3	GENÉTICA DE POPULAÇÕES: CONCEITOS, MODELOS E EXEMPLOS	16
4	MODELOS PARA EVOLUÇÃO DA RESISTÊNCIA SEM ESTRUTURA ESPACIAL	28
4.1	Hipóteses Gerais e Dinâmica da População	28
4.1.1	Resultados	34
4.1.1.1	Caso I: Resistentes têm bom <i>fitness</i> no refúgio	34
4.1.1.2	Caso II: Resistentes têm baixo <i>fitness</i> no refúgio	36
4.1.1.3	Caso III: Resistência Incompleta	38
5	REDES DE MAPAS ACOPLADOS	42
5.1	Movimentação Local	45
5.1.1	Resultados	49
5.1.1.1	Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em torno da área cultivada	50
5.1.1.2	Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em um bloco adjacente à área cultivada	51
5.1.1.3	Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em faixas na área cultivada	52
5.1.1.4	Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto aleatoriamente na área cultivada	55
5.2	Dispersão Não-Local	60
5.2.1	Resultados para $K = 5$	62
5.2.1.1	Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em torno da área cultivada	63
5.2.1.2	Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em um bloco adjacente à área cultivada	64
5.2.1.3	Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em faixas na área cultivada	66
5.2.1.4	Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto aleatoriamente na área cultivada	69
5.2.2	Resultados para $K = 10$	72
5.2.2.1	Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em torno da área cultivada	72
5.2.2.2	Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em um bloco adjacente à área cultivada	74
5.2.2.3	Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em faixas na área cultivada	74
5.2.2.4	Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto aleatoriamente na área cultivada	76
6	CONCLUSÃO	87

REFERÊNCIAS	89
-----------------------	----

1 Introdução

Uma das técnicas mais utilizadas atualmente para controlar insetos-praga no meio agrícola é o uso de produtos químicos que, sabidamente, causam grandes problemas ao meio ambiente além de afetarem de forma direta e indireta a saúde humana. A utilização intensa de pesticidas gera ainda outros problemas, como, por exemplo: prejudicam espécies que não são alvos, causam o desenvolvimento de indivíduos resistentes aos inseticidas, dentre outros. Algumas das consequências do desenvolvimento da resistência a pesticidas por insetos são: o aumento nos custos de controle de pragas, aumento da probabilidade de ocorrerem doenças em humanos, animais e vegetais cuja transmissão é através de insetos vetores e, no pior dos cenários, uma destruição total dos sistemas de produção agrícola a nível local ou regional (ROUSH and TABASHNIK, 2012).

Além de todos estes problemas, a pulverização de inseticidas apresenta algumas deficiências, como: cobertura incompleta da superfície da planta, degradação sob radiação UV, instabilidade contra aquecimento e secagem, entre outros problemas. Esses fatores reduzem a eficiência dos inseticidas causando grandes custos ao produtor e sendo ineficientes no controle dos insetos-praga (TYUTYUNOV *et al.*, 2007).

Uma forma de contornar alguns dos problemas causados pelos pesticidas é fazer o uso da tecnologia de culturas geneticamente modificadas. Vamos considerar, neste trabalho, culturas geneticamente modificadas, também conhecidas como culturas transgênicas, que possuem em seu genoma (conjunto de todas as informações genéticas de um organismo) genes de bactérias que promovem nas plantas a produção de uma proteína tóxica específica para determinados grupos de insetos (TYUTYUNOV *et al.*, 2007).

Culturas transgênicas proporcionam um controle bastante eficiente das pragas. No entanto, alguns cuidados devem ser tomados no uso desta tecnologia pois, quando usada de forma intensa, pode levar a uma rápida evolução da adaptação por parte dos insetos e torná-los resistentes à mesma.

Podemos definir a resistência como a capacidade, obtida por meio de processos biológicos e evolucionários, de um organismo sobreviver em resposta à pressão de seleção exercida pelos diferentes agentes de controle (MAIA, 2003).

Muitos insetos-praga se adaptam aos métodos de controle impostos e consequentemente evoluem, de modo que limitam a eficiência e viabilidade do controle a longo prazo. Casos de resistência não são observados apenas em inseticidas químicos, mas incluem uma ampla variedade de produtos naturais tais como reguladores de crescimento e agentes de controle biológico. Entre eles estão as toxinas introduzidas em culturas transgênicas (MAIA, 2003).

O trabalho teórico de H. N. Comins (1977) foi o primeiro a mostrar que é possível retardar, desde que o alelo que confere a resistência seja recessivo, a evolução da resistência

a inseticidas através de trocas aleatórias de genes de duas populações de insetos, uma delas submetida ao tratamento com inseticidas e a outra não. São dele (COMINS, 1977) as ideias que permitiram o desenvolvimento de um mecanismo de gerenciamento em culturas transgênicas:

- A frequência do alelo que confere resistência em uma população tratada com inseticidas pode ser atenuada pela produção de genes suscetíveis em áreas sem o tratamento de inseticidas, que mais tarde foram denotadas de refúgios;
- o tratamento intenso de uma cultura com inseticidas, junto com uma distribuição adequada dos refúgios, garante que ocorra uma diminuição da propagação da resistência.

A área de refúgio consiste em plantar uma variedade convencional, de ciclo vegetativo semelhante ao da área cultivada com plantas geneticamente modificadas, onde o inseto-praga não seja exposto aos efeitos da proteína inseticida presente no campo transgênico. O objetivo do refúgio é preservar indivíduos suscetíveis para que os mesmos possam acasalar com os possíveis indivíduos que sobreviveram na área transgênica. Dessa forma, entre os descendentes destes cruzamentos, haverá indivíduos suscetíveis à cultura transgênica. Todo este processo, resulta em um retardamento na evolução da adaptação do inseto às toxinas presentes na cultura transgênica e garante a suscetibilidade à cultura transgênica nas futuras gerações das pragas alvo (TYUTYUNOV *et al.*, 2007).

O processo de evolução de um gene resistente na estrutura genética de uma determinada população pode ser muito rápido ou se prolongar por muito tempo e este processo é influenciado por alguns fatores como: nível de dominância do alelo que confere resistência e sua frequência inicial, eficiência da área de refúgio, migração dos insetos tanto na região transgênica como na região de refúgio, entre outros (TYUTYUNOV *et al.*, 2007).

Experimentos agrícolas demandam, na maioria das vezes, altos custos e se prolongam por um longo tempo. Além disso, em algumas situações, podem apresentar riscos, pois podem ocasionar a introdução de indivíduos indesejados e prejudiciais ao ecossistema. Diante disto, a modelagem matemática vem sendo usada como uma ferramenta muito útil e prática, que auxilia na tomada de decisões, pois diversas situações podem ser propostas e simuladas virtualmente em um curto espaço de tempo, de forma segura e pouco dispendiosa.

Neste trabalho, propomos modelos teóricos para estudar a dinâmica da frequência do alelo que confere a resistência em uma população de insetos-praga. O objetivo principal é analisar os efeitos da área e da estrutura de refúgios sobre a evolução da adaptação dos indivíduos resistentes às toxinas presentes nas plantas transgênicas.

No capítulo 2, apresentamos um breve histórico de algumas culturas transgênicas e os cuidados que devem ser adotados ao se usar essa tecnologia para prolongar sua vida útil. No capítulo 3, abordamos conceitos e modelos básicos de genética de populações.

No capítulo 4, apresentamos um modelo discreto de equações a diferenças que representa a dinâmica de uma população insetos-praga em uma área cultivada, composta por uma parcela transgênica e outra parcela de cultura convencional (refúgio). No modelo proposto, a população é dividida em suscetíveis, heterozigotos e resistentes. No modelo apresentado neste capítulo, não incluímos a variável espacial explicitamente, de modo que as áreas de refúgio e cultura transgênica são consideradas implicitamente. No capítulo 5, analisamos, através de simulações numéricas, a dinâmica espaço-temporal de uma população de insetos através de um modelo de Redes de Mapas Acoplados. Iniciamos com um modelo em que a movimentação dos indivíduos adultos é local e, posteriormente, consideramos movimentação de longo alcance. A discussão dos resultados será apresentada nas conclusões.

2 CULTURAS TRANSGÊNICAS

Neste capítulo, vamos apresentar um breve histórico das culturas transgênicas, mostrar alguns dados que demonstram que a utilização destas culturas vem crescendo nos últimos anos no cenário agrícola brasileiro e falar sobre alguns cuidados que precisam ser tomados no uso desta tecnologia para prolongar sua eficácia, principalmente contra os insetos-praga.

2.1 Breve histórico

Culturas geneticamente modificadas ou culturas transgênicas, são culturas tradicionais que sofrem modificações através da inserção de um ou mais genes de uma outra espécie (vegetal ou não) em seu genoma. Os genes que são retirados de uma espécie e inseridos em outra, são selecionados por possuírem certas características que permitem o melhor desempenho das culturas de interesse dos produtores. Entre outras características, a tolerância a certos pesticidas e herbicidas, a resistência a pragas e doenças, o fato de diminuir a necessidade de aplicação de defensivos agrícolas para combater as pragas, fazem com que as culturas transgênicas apresentem maior produção e, conseqüentemente, despertem interesse em seu desenvolvimento e utilização (KUMAR *et al.*, 2020).

Segundo o Serviço Internacional para Aquisição de Aplicações Agrobiotecnológicas (ISAAA sigla em inglês), as culturas geneticamente modificadas constituem a tecnologia agrícola mais rapidamente adotada nos últimos anos. Ainda, de acordo com dados do ISAAA, em 1996 foram cultivados 1,7 milhões de hectares com culturas transgênicas no mundo, que atingiram, em 2019, os 190,4 milhões de hectares cultivados, um aumento de 112 vezes, durante o período analisado.

As primeiras plantas transgênicas foram introduzidas no mundo na década de 1990 e proporcionavam tolerância a herbicidas e resistência a insetos. A comercialização de culturas transgênicas teve início com uma linhagem de tabaco, no qual foi introduzido um gene que auxiliava no controle de pragas. Algum tempo depois, os Estados Unidos começaram a comercialização de uma variedade de tomate, na qual estava inserido um gene que retardava seu amadurecimento. No ano de 1995, nos Estados Unidos, foi aprovada uma soja transgênica tolerante a herbicidas, que inseriu definitivamente as culturas transgênicas no meio agrícola em diversos países. Atualmente, existe um grande número de culturas que possuem versões transgênicas, dentre elas podemos citar: soja, milho, algodão, cana-de-açúcar, batata-doce, feijão, entre outras. (KUMAR *et al.*, 2020).

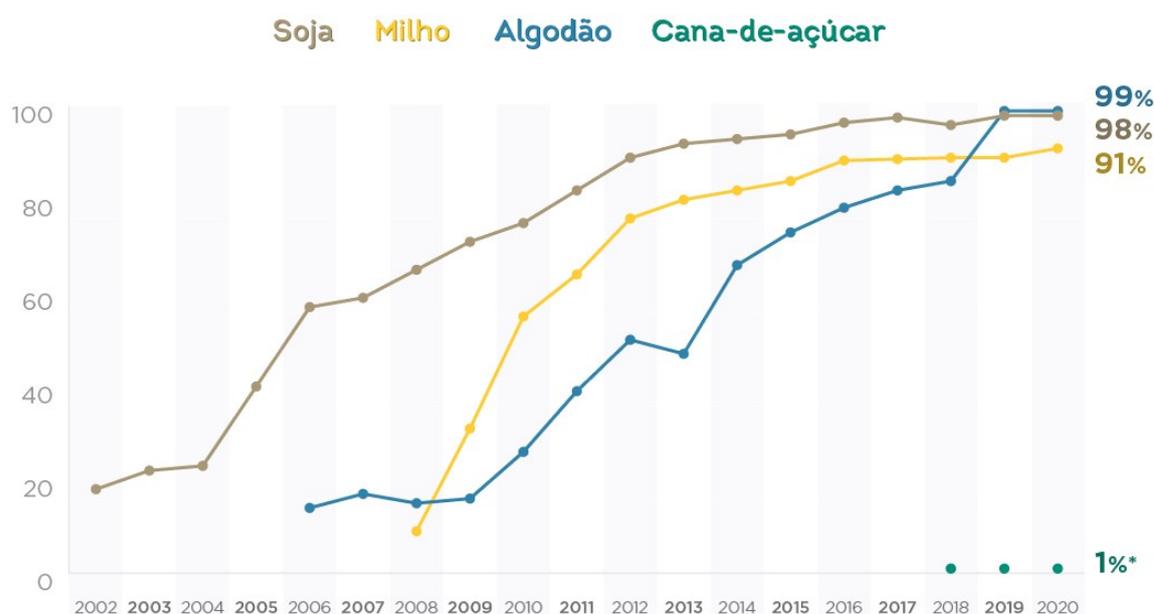
No Brasil, os primeiros relatos de culturas geneticamente modificadas são do ano de 1998, ano em que a Comissão Técnica Nacional de Biossegurança (CTNBio) aprovou

o plantio da primeira soja geneticamente modificada, tolerante a herbicidas. Segundo a CTNBio, os eventos transgênicos liberados para a comercialização no Brasil são: soja, milho, algodão, cana-de-açúcar, feijão e eucalipto. Estes três últimos possuem poucas variedades transgênicas e sua produção no Brasil é menor, quando comparados aos três primeiros.

De acordo com dados do ISAAA 2019, um total de 72 países adotaram as culturas geneticamente modificadas, dos quais 29 países cultivam e os outros 43 países importam safras de culturas transgênicas para alimentação ou produção de rações. O Brasil ocupa a segunda posição no plantio de culturas transgênicas, com uma área total plantada em torno de 52,8 milhões de hectares. Em primeiro lugar estão os Estados Unidos, com uma área de 71,5 milhões de hectares plantados. As áreas plantadas no Brasil com culturas transgênicas são constituídas por: soja (35,1 milhões de hectares), milho (16,3 milhões de hectares), algodão (1,4 milhões de hectares) e em torno de 18,000 hectares de cana-de-açúcar.

A Figura 1 mostra, do ano de 2002 a 2020, o crescimento das culturas transgênicas no Brasil. O destaque maior é para a cultura de milho, que começou a ser inserida no ano de 2008 e logo alcançou altas porcentagens de cultivo. Além disso, a cana-de-açúcar transgênica, disponibilizada recentemente aos agricultores (2018), já foi cultivada em cerca de 1% das lavouras.

Figura 1 – Uso de culturas transgênicas no Brasil.



Fonte: <https://croplifebrasil.org/noticias/plantas-transgenicas-no-brasil/>.

Podemos observar pela Figura 1 que cada vez mais os agricultores brasileiros estão adotando as culturas transgênicas em suas lavouras. Este crescimento está relacionado

com os inúmeros benefícios que estas culturas oferecem, principalmente no que diz respeito ao ataque de insetos-praga. No entanto, alguns cuidados devem ser tomados no uso de culturas transgênicas pois, quando usadas de forma intensa, podem levar a uma rápida evolução da adaptação por parte dos insetos-praga e assim, torná-las totalmente ineficientes. Para amenizar este problema, recomenda-se fazer o uso da área de refúgio (ROUSH and TABASHNIK, 2012).

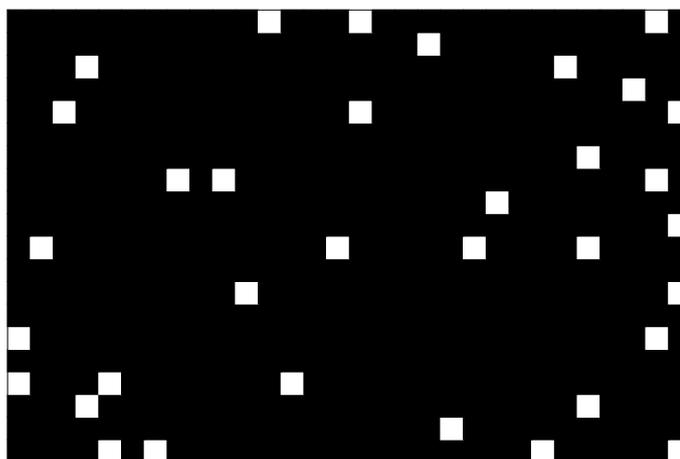
A área de refúgio consiste em plantar uma variedade não-transgênica de ciclo vegetativo semelhante ao da área cultivada com plantas transgênicas. Isto é, uma área onde o inseto-praga não é exposto aos efeitos da proteína inseticida presente no campo transgênico e assim, pode sobreviver e acasalar com os possíveis indivíduos que sobreviveram na área transgênica. Desta forma, espera-se preservar na população indivíduos suscetíveis à cultura transgênica, retardando assim a evolução da adaptação do inseto às toxinas presentes na cultura transgênica e garantindo a suscetibilidade a estas culturas nas futuras gerações das pragas alvo (ROUSH and TABASHNIK, 2012).

Existem dois tipos de refúgio: o refúgio estruturado e o refúgio não estruturado. O refúgio estruturado consiste no plantio da cultura não transgênica em áreas previamente determinadas junto com a cultura transgênica ou adjacentes à mesma (ZANCANARO et al., 2012).

O refúgio não estruturado, também denominado de refúgio no saco (“refuge in the bag”-RIB), consiste em misturar uma porcentagem definida de sementes não transgênicas com as sementes transgênicas. Para este tipo de refúgio, uma certa porcentagem definida de sementes não-transgênicas é misturada com sementes transgênicas em cada saco antes da venda para os produtores (ZANCANARO et al., 2012).

A Figura 2 mostra um exemplo de configuração de refúgio não estruturado ou refúgio no saco.

Figura 2 – Refúgio não estruturado ou refúgio no saco. A cor preta representa a cultura transgênica e a cor branca, o refúgio.



Na Figura 3 (a - f) apresentamos algumas configurações de refúgio estruturado. A configuração ilustrada na Figura 3 (f) pode ser usada quando existe um pivô de irrigação na área cultivada.

Para implementar a área de refúgio algumas recomendações devem ser seguidas, pois, caso contrário, o acasalamento de indivíduos resistentes e suscetíveis será muito difícil de ocorrer. São elas (ROUSH and TABASHNIK, 2012):

- O tamanho da área de refúgio deve possuir uma porcentagem adequada, dependendo do tipo de cultura que será cultivada;
- o refúgio deve ser plantado ao mesmo tempo e com híbridos de ciclo vegetativo igual ao da cultura transgênica;
- o refúgio deve estar situado a uma distância adequada da cultura transgênica, para que proporcione o encontro dos indivíduos adultos das duas áreas;
- no refúgio, para controlar os indivíduos, não é recomendado a aplicação de inseticidas à base de transgênicos, pois isso reduz a efetividade da tecnologia da cultura transgênica ao longo do tempo.

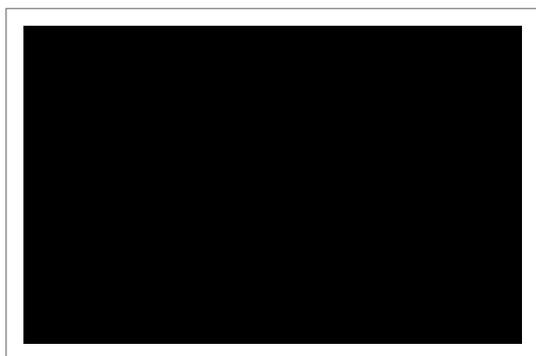
Seguindo essas regras de implementação da área de refúgio, a evolução da adaptação dos indivíduos às toxinas presentes em culturas transgênicas pode ser retardada por vários anos, ou até mesmo, ser evitada.

De todas as recomendações para a implementação das áreas de refúgio, uma das mais importantes é a distância entre esta área e a cultura transgênica. Essa distância deve levar em consideração a distância máxima de dispersão dos indivíduos adultos. Se essa distância for superior à dispersão dos adultos, o acasalamento entre indivíduos do campo transgênico e do refúgio torna-se muito difícil ou não ocorre. Desta forma, os efeitos de retardar a evolução do alelo que confere a resistência não serão alcançados. A seguir, apresentamos algumas culturas de grande importância econômica em vários países e estudos sobre a dispersão das principais pragas presentes nestas culturas.

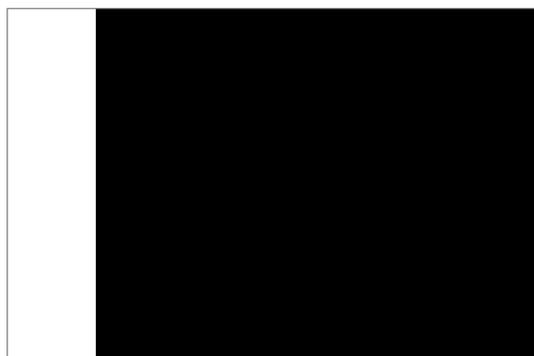
Na cultura soja existe uma grande variedade de insetos-praga que atacam e prejudicam o desenvolvimento das plantas. Dentre as principais pragas podemos citar: a lagarta-da-soja (*Anticarsia gemmatalis*), a lagarta helicoverpa (*Helicoverpa armigera*), a lagarta-do-cartucho (*Spodoptera frugiperda*), o percevejo-marrom (*Euschistus heros*), dentre outras.

A lagarta-da-soja causa grandes reduções na área foliar das plantas de soja e consequentemente compromete toda a produção. Em seu trabalho, Caixeta (2014), analisou a dispersão de *A. gemmatalis* e relatou que mais de 10% dos adultos estudados alcançaram distâncias superiores a 800 m. Propôs, assim, que a área de refúgio ficasse a uma distância máxima de 800 m da área de soja transgênica. Outra lagarta que tem causado prejuízos expressivos às plantações de soja é a *H. armigera*. De acordo com dados da EMBRAPA,

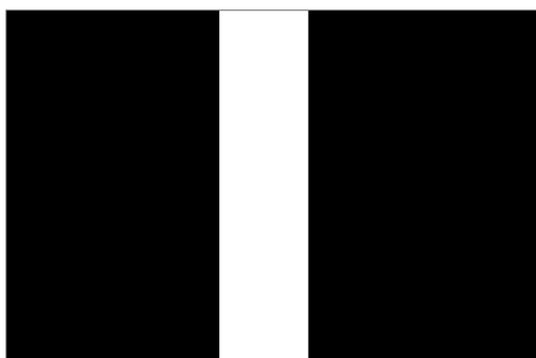
Figura 3 – Diferentes configurações de refúgio estruturado. Nas imagens abaixo a área de refúgio está representada na cor branca e a área da cultura transgênica na cor preta.



(a) Perímetro



(b) Bloco



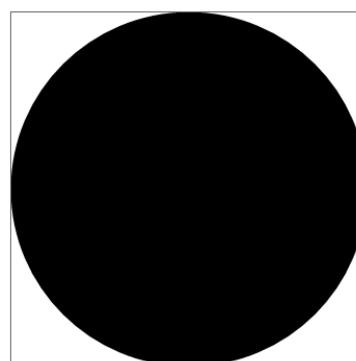
(c) Blocos alternados



(d) Faixas



(e) Adjacente



(f) Talhão circular

Fonte: Elaborado pelo autor.

este inseto praga possui uma grande movimentação que pode chegar a 10 *km* em voos não migratórios e variar de 250 *km* a 1000 *km* em voos migratórios.

A lagarta-do-cartucho é considerada a principal praga da cultura do milho pois, ataca as plantas em todos os seus estágios de desenvolvimento. Este inseto-praga possuiu uma dispersão muito variada. Segundo Johnson (1987), os adultos de *S. frugiperda* realizam movimentações de curtas e longas distâncias. Ele relatou em seus estudos, uma migração de longo alcance de 1600 *km* entre as cidades de Mississipi (EUA) e Sault Ste. Marie (Canadá), fortemente influenciada por condições climáticas. Em outro caso, foram encontradas, massas de ovos de *S. frugiperda* a cerca de 16 *km* de distância dos locais onde haviam sido detectados adultos deste inseto. Em outro trabalho, Vilarinho *et al.* (2011) avaliaram o movimento de adultos de *S. frugiperda* em milho no Brasil. Foi constatada a dispersão de 806 *m* para machos e 608 *m* para fêmeas fertilizadas.

O bicudo-do-algodoeiro (*Anthonomus grandis*) é um dos principais insetos-praga da cultura do algodão em vários países. Em estudos de campo, Rummel *et al.* (1975), analisaram a imigração do bicudo considerando um lote isolado de algodão e armadilhas de feromônios no norte do Texas (EUA). Os autores constataram que alguns dos bicudos se dispersaram mais de 5 *km*. Já em trabalhos de Spurgeon *et al.* (1997), foram capturados bicudos em armadilhas de feromônios, no noroeste do México, que estavam entre 144 *km* a 240 *km* de distância da área de algodão mais próxima. Ainda, nos estudos de Johnson *et al.* (1975), foi verificada a dispersão do bicudo-do-algodoeiro em campos no Mississipi (EUA), foram recapturados bicudos marcados em distâncias que variaram de 2 *km* a 66 *km* de distância do ponto de soltura.

Na cultura da cana-de-açúcar encontramos diversos insetos-praga que ameaçam a produtividade. Dentre elas podemos citar como principal, a broca da cana-de-açúcar (*Diatraea saccharalis*). Segundo Francischini *et al.* (2019), este inseto-praga possui uma baixa capacidade de dispersão, cerca de 50 *m* do ponto de liberação. A distância sofreu um aumento para cerca de 800 *m* quando a dispersão das mariposas foi auxiliada pelo vento.

Com base nesses dados, percebemos a importância de uma área de refúgio bem posicionada e a uma distância adequada da cultura transgênica. No Brasil, segundo o Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA, 2014), a área de refúgio deve estar a uma distância de no máximo 800 metros das plantas transgênicas, independente da cultura. Ainda, de acordo com o MAPA, o percentual da área da lavoura a ser plantado com milho não-transgênico é de 10%, independente da tecnologia a ser utilizada e para a soja recomenda-se um total de 20% de refúgio. Quanto ao algodão, no entanto, o refúgio varia de 5% a 20%.

3 GENÉTICA DE POPULAÇÕES: CONCEITOS, MODELOS E EXEMPLOS

Neste capítulo, vamos tratar de conceitos de um ramo da genética conhecido como genética de populações.

As características genéticas de uma população são determinadas através de suas frequências alélicas e genotípicas. As frequências alélicas correspondem às proporções dos diferentes alelos de um determinado gene na população e as frequências genotípicas representam as proporções dos diferentes genótipos (composição genética de um indivíduo) para o gene considerado (RAMALHO *et al.* 2012).

No ano de 1908, o matemático inglês Godfrey H. Hardy (1877 – 1947) e o médico alemão Wilhem Weinberg (1826 – 1937) demonstraram, de maneira independente, que, se nenhum fator evolutivo atuasse sobre uma população que satisfaz certas condições, as frequências alélicas e conseqüentemente as frequências genotípicas permaneceriam inalteradas ao longo das gerações. Esse fenômeno ficou conhecido como Teorema de Hardy-Weinberg e pode ser enunciado da seguinte forma (ALLEN, 2007):

Teorema 1 (Teorema de Hardy-Weinberg). *Suponha que em uma população parental e infinitamente grande existam dois alelos para um determinado gene, A e a, cujas frequências iniciais são dadas por p_0 e q_0 , respectivamente. Considere ainda que:*

- (i) o acasalamento dos indivíduos seja aleatório;
- (ii) não ocorra variação no número dos descendentes de progenitores de genótipos diferentes;
- (iii) todos os genótipos possuam o mesmo valor adaptativo;
- (iv) não ocorram migrações, emigrações e nem mutações;
- (v) as gerações não se sobreponham.

Então, na geração t , as frequências dos alelos não mudam, ou seja,

$$p_t = p_0 \quad e \quad q_t = q_0.$$

Além disso, denotando por p_{AA} , p_{Aa} e p_{aa} as frequências dos genótipos AA, Aa e aa, respectivamente, observamos que essas frequências não mudam a partir da segunda geração. Isto é,

$$p_{AA} = p_0^2, \quad p_{Aa} = 2p_0q_0 \quad e \quad p_{aa} = q_0^2.$$

Demonstração:

Seja N o número total de indivíduos da população, como cada indivíduo possui dois alelos por loco (posição que um gene ocupa no cromossomo), vão existir, nessa população, um total de $2N$ alelos.

Considere p e q como as frequências dos alelos A e a , respectivamente, na população. Isto é,

$$p = \frac{\text{Número total de alelos } A}{2N} \quad \text{e} \quad q = \frac{\text{Número total de alelos } a}{2N}.$$

Deste modo,

$$p + q = 1. \quad (3.1)$$

Como temos dois alelos A e a , os possíveis genótipos são AA , Aa e aa . Sejam p_{AA} , p_{Aa} e p_{aa} as frequências dos genótipos AA , Aa e aa , respectivamente.

Deste modo, as frequências dos alelos A e a são dadas respectivamente, por:

$$p = \frac{2Np_{AA} + Np_{Aa}}{2N} = p_{AA} + \frac{1}{2}p_{Aa} \quad \text{e} \quad q = \frac{2Np_{aa} + Np_{Aa}}{2N} = p_{aa} + \frac{1}{2}p_{Aa}. \quad (3.2)$$

Para determinar as novas frequências alélicas e genotípicas após uma geração, devemos considerar todos os possíveis acasalamentos e suas frequências, todos os possíveis descendentes destes acasalamentos e também suas frequências.

A Tabela 1 mostra as possibilidades de acasalamento, as frequências dos acasalamentos e as frequências de cada genótipo na primeira geração. As três colunas referentes à “fração de descendentes” são a fração de descendentes do acasalamento que pertence a um determinado genótipo. As colunas correspondentes à “contribuição para a próxima geração” são obtidas multiplicando a fração de descendentes de cada genótipo pela frequência do acasalamento.

Usando os dados da Tabela 1, calculamos as frequências de cada genótipo na geração seguinte, p'_{AA} , p'_{Aa} e p'_{aa} . Deste modo, obtemos:

$$p'_{AA} = p_{AA}^2 + p_{AA}p_{Aa} + \frac{p_{Aa}^2}{4} = \left(p_{AA} + \frac{p_{Aa}}{2}\right)^2 \stackrel{(3.2)}{=} p^2. \quad (3.3)$$

$$p'_{Aa} = p_{AA}p_{Aa} + 2p_{AA}p_{aa} + \frac{1}{2}p_{Aa}^2 + p_{Aa}p_{aa} = 2\left(p_{aa} + \frac{1}{2}p_{Aa}\right)\left(p_{AA} + \frac{1}{2}p_{Aa}\right) \stackrel{(3.2)}{=} 2pq. \quad (3.4)$$

$$p'_{aa} = p_{aa}^2 + p_{Aa}p_{aa} + \frac{p_{Aa}^2}{4} = \left(p_{aa} + \frac{p_{Aa}}{2}\right)^2 \stackrel{(3.2)}{=} q^2. \quad (3.5)$$

A partir das equações (3.3), (3.4) e (3.5), calculamos as novas frequências alélicas, p' e q' , dadas por:

$$p' = p'_{AA} + \frac{1}{2}p'_{Aa} = p^2 + pq = p(p + q) = p. \quad (3.6)$$

Tabela 1 – Possibilidades de acasalamentos, frequência dos acasalamentos e frequências de cada genótipo na primeira geração.

Possíveis acasalamientos	Frequência dos acasalamentos	Fração de descendentes			Contribuição para a próxima geração		
		AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
AA × AA	p_{AA}^2	1	0	0	p_{AA}^2	0	0
AA × Aa	$2p_{AA}p_{Aa}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$p_{AA}p_{Aa}$	$p_{AA}p_{Aa}$	0
AA × aa	$2p_{AA}p_{aa}$	0	1	0	0	$2p_{AA}p_{aa}$	0
Aa × Aa	p_{Aa}^2	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}p_{Aa}^2$	$\frac{1}{2}p_{Aa}^2$	$\frac{1}{4}p_{Aa}^2$
Aa × aa	$2p_{Aa}p_{aa}$	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$p_{Aa}p_{aa}$	$p_{Aa}p_{aa}$
aa × aa	p_{aa}^2	0	0	1	0	0	p_{aa}^2

Fonte: Elaborado pelo autor.

$$q' = p'_{aa} + \frac{1}{2}p'_{Aa} = q^2 + pq = q(p + q) = q. \tag{3.7}$$

Portanto, considerando as suposições (i) – (v) do Teorema de Hardy-Weinberg, podemos concluir que as frequências alélicas p e q permanecem constantes em cada geração. Isto é,

$$p_{t+1} = p_t \text{ e } q_{t+1} = q_t. \tag{3.8}$$

As frequências alélicas iniciais serão iguais em cada geração subsequente. Assim,

$$p_t = p_0 \text{ e } q_t = q_0. \tag{3.9}$$

■

No entanto, se qualquer uma das premissas do Teorema de Hardy-Weinberg for violada, esse princípio não se aplica. Por exemplo, se a suposição de que todos os genótipos têm o mesmo valor adaptativo for falsa, a taxa de sobrevivência dependerá do genótipo. Nesse caso, cada genótipo tem um nível diferente de valor adaptativo. Diante disto, vamos analisar o que ocorre em uma população que está sujeita à seleção. A seleção pode ser definida como a eliminação de determinado(os) genótipo(os) da população. Por meio desta eliminação, ocorrem alterações nas frequências alélicas, fazendo com que a população afasta-se do equilíbrio (RAMALHO *et al.* 2012).

A seleção pode ser natural ou artificial. Na seleção natural os indivíduos diferem em viabilidade e fertilidade. Assim, contribuem com números diferentes de descendentes na próxima geração. Ou seja, prevalecem os indivíduos que deixam o maior número de descendentes. Já a seleção artificial é feita pelo homem e tem por objetivo fazer o

melhoramento genético das populações. Para isso ocorrer, são escolhidos os indivíduos que mais atendem às necessidades humanas (RAMALHO *et al.* 2012).

A seleção natural atua sempre que os genótipos diferem no valor adaptativo (é a expressão que será usada para o termo *fitness*). O valor adaptativo de um genótipo, no contexto evolutivo, é o número médio de descendentes de um indivíduo com esse genótipo. Vamos descrever a seleção através dos valores adaptativos de cada indivíduo. Esses valores representam medidas da capacidade dos diferentes genótipos contribuírem com seus genes nas próximas gerações (RAMALHO *et al.* 2012).

O valor adaptativo de um genótipo, digamos i , normalmente é denotado por w_i . A média ponderada dos valores adaptativos dos indivíduos de uma população é denotada por \bar{w} e definida por $\bar{w} = \sum f_i w_i$, onde f_i representa a frequência do i -ésimo genótipo.

Vamos analisar agora o que acontece com as frequências alélicas quando a seleção natural está presente (HASTINGS, 1997). Suponhamos que dois alelos A e a , de uma população sexuada e com gerações discretas, com frequências p e q respectivamente, estão no equilíbrio de *Hardy-Weinberg* e possuem as frequências genotípicas e valores adaptativos apresentados na Tabela 2 (HASTINGS, 1997).

Tabela 2 – Frequências genotípicas e valores adaptativos dos indivíduos.

Genótipos	AA	Aa	aa
Frequência	p^2	$2pq$	q^2
Valor Adaptativo	w_{AA}	w_{Aa}	w_{aa}

Fonte: Elaborado pelo autor.

Logo, o valor adaptativo médio da população é dada por (HASTINGS, 1997):

$$\bar{w} = p^2 w_{AA} + 2pq w_{Aa} + q^2 w_{aa}.$$

Assim, a nova frequência do alelo A , após a seleção, será a proporção dos genes A que sobreviveram, dividida pela proporção de todos os genes que sobreviveram (\bar{w}). Ou seja,

$$p' = \frac{p^2 w_{AA} + \frac{1}{2} 2pq w_{Aa}}{\bar{w}}. \quad (3.10)$$

De maneira similar, obtemos a nova frequência para o alelo a . Isto é,

$$q' = \frac{q^2 w_{aa} + \frac{1}{2} 2pq w_{Aa}}{\bar{w}}. \quad (3.11)$$

Ao invés de utilizar os valores adaptativos podem ser usados os chamados valores adaptativos relativos, que são uma ponderação de cada valor adaptativo pelo valor adaptativo do genótipo mais favorecido. Digamos, por exemplo, que o genótipo AA seja o mais favorecido. Desse modo, os valores adaptativos relativos são $W_i = \frac{w_i}{w_{AA}}$. Se as frequências

dos alelos A e a forem, respectivamente, p e q , então a nova frequência do alelo A será

$$P' = \frac{p^2 W_{AA} + \frac{1}{2} 2pq W_{Aa}}{\bar{W}} = \frac{p^2 \frac{w_{AA}}{w_{AA}} + \frac{1}{2} 2pq \frac{w_{Aa}}{w_{AA}}}{w_{AA} \bar{w}} = p'.$$

De maneira similar, concluímos que $Q' = q'$.

A seguir apresentamos um exemplo adaptado de Tatum (2003) e de Vries et al. (2006), através do qual abordamos o estudo da seleção em uma população com dois e três fenótipos.

Exemplo 1 (População de mariposas). *Um dos exemplos mais conhecidos da evolução darwiniana por variação e seleção natural é o da mariposa apimentada (*Biston betularia*), comum na Europa e na América do Norte, incluindo a costa oeste do Canadá e dos Estados Unidos.*

Essa mariposa possui na sua forma normal uma aparência “salpicada”, que ao repousar sobre um tronco de árvore, coberto por líquen, torna sua visualização muito difícil. Deste modo, essa mariposa está bem protegida de possíveis predadores.

Mas esta mariposa possui outras formas de coloração, uma delas é a forma quase completamente escura ou melânica. Mariposas com essa cor são muito visíveis quando pousam sobre troncos de árvores cobertos por líquen e assim esse fenótipo possui grande desvantagem seletiva em relação a mariposas de forma salpicada, ou seja, mariposas dessa cor são mais fáceis de serem capturadas por predadores.

Nas áreas industriais da Inglaterra, no século *XIX*, as chaminés das indústrias lançavam enormes quantidades de fumaça preta, que matavam os líquens e cobriam os troncos das árvores com uma camada preta.

O efeito disto, foi que a forma normal da mariposa apimentada se tornou visível e a forma melânica ficou menos visível quando estas repousavam nas árvores. Assim, após algumas gerações, as populações dessas mariposas mudaram de quase inteiramente normal para quase inteiramente melânica. Diante desta situação, estamos interessados em saber a evolução dos fenótipos desta mariposa.

Suponha que estamos interessados em uma característica, determinada por um gene, para o qual existem dois alelos, por exemplo, a cor de uma mariposa. Sejam A e a os alelos responsáveis por definir tal característica, deste modo, cada mariposa pode ter apanas um dos genótipos: AA , Aa ou aa .

Denotemos por p_n , a frequência do alelo A na população, isto é, o número de alelos A dividido pelo número total de alelos na população, durante a n -ésima geração e por q_n , a frequência do alelo a durante a n -ésima geração. Assim, $p_n + q_n = 1$.

- Seleção na população com dois fenótipos.

O que vai acontecer com o fenótipo de uma população de mariposas sujeita a algum tipo de seleção? Suponhamos que as mariposas de cor salpicada sejam mais visíveis e assim

com uma maior probabilidade de serem predadas por pássaros do que as mariposas pretas. As mariposas salpicadas serão extintas? E se as mariposas salpicadas tiverem vantagem seletiva, as mariposas pretas serão extintas?

Para responder essas perguntas vamos introduzir os parâmetros α e β , que representam os valores adaptativos das mariposas salpicadas e pretas, respectivamente, com $\alpha, \beta \in [0, 1]$. Se $\alpha > \beta$ as mariposas salpicadas possuem uma vantagem sobre as pretas. Caso $\beta > \alpha$, as mariposas pretas têm vantagem sobre as salpicadas. Estamos supondo que o alelo A seja dominante. Isto é, o alelo A é capaz de determinar uma característica específica (cor das mariposas) mesmo quando existe sozinho em um par de alelos (por exemplo, em indivíduos com genótipo Aa).

Assim, antes da reprodução, as frequências dos genótipos AA , Aa e aa são, respectivamente, αp_n^2 , $2\alpha p_n q_n$ e βq_n^2 . Logo, usando (3.10) e o fato de que $p_n + q_n = 1$, a frequência do alelo A na geração seguinte é:

$$\begin{aligned} p_{n+1} &= \frac{\alpha(p_n^2) + \left(\frac{1}{2}\right) 2\alpha p_n q_n + 0\beta(q_n^2)}{\alpha p_n^2 + 2\alpha p_n q_n + \beta q_n^2}, \\ &= \frac{\alpha(p_n^2) + \alpha p_n(1 - p_n)}{\alpha p_n^2 + 2\alpha p_n(1 - p_n) + \beta(1 - p_n)^2}, \end{aligned} \quad (3.12)$$

$$= \frac{\alpha p_n}{(\beta - \alpha)p_n^2 - 2(\beta - \alpha)p_n + \beta}, \quad \forall n \geq 0. \quad (3.13)$$

Observamos, pela equação (3.12), que $0 \leq p_{n+1} \leq 1$. Além disso, se considerarmos na equação (3.13), que $\alpha = \beta$, ou seja, se não houver seleção, as populações estarão novamente em equilíbrio de *Hardy-Weinberg*. Agora, se $\alpha \neq \beta$ obtemos uma equação não linear para a qual iremos investigar o comportamento.

A equação (3.13) é uma equação a diferenças da forma

$$x_{n+1} = f(x_n), \quad (3.14)$$

onde a função f descreve a dinâmica em estudo. Em uma equação a diferenças, o estado da variável x , na geração discreta $n + 1$ é obtido como função de seu estado na geração n . Uma solução de equilíbrio, neste contexto, deve satisfazer $x_{n+1} = x_n = x^*$, isto é, $x^* = f(x^*)$. Portanto, as soluções de equilíbrio x^* , são pontos fixos da função f .

Uma solução de equilíbrio é dita localmente assintoticamente estável se, para qualquer pequena perturbação, a solução retorna ao equilíbrio. Mais formalmente, dizemos que uma solução de equilíbrio x^* de (3.14) é **localmente estável** se para qualquer $\epsilon > 0$, existe $\delta > 0$ de modo que se $|x_0 - x^*| < \delta$, então

$$|x_n - x^*| = |f^n(x_0) - x^*| < \epsilon,$$

$\forall n \geq 0$. Se x^* não for estável, então x^* é dito instável.

Uma solução de equilíbrio x^* de (3.14) é **um atrator local** se existe $\delta > 0$, tal que se $|x_0 - x^*| < \delta$, então

$$\lim_{n \rightarrow \infty} x_n = \lim_{n \rightarrow \infty} f^n(x_0) = x^*.$$

Uma solução de equilíbrio x^* de (3.14) é **localmente assintoticamente estável** se for localmente estável e um atrator local.

Soluções de equilíbrio que são assintoticamente estáveis, convergem ao equilíbrio se começarem suficientemente próximas a ele. A chamada estabilidade global de um equilíbrio, remove a restrição sobre a condição inicial. As soluções aproximam um equilíbrio globalmente estável para todas as condições iniciais (positivas, no caso de sistemas biológicos). Mais formalmente, o equilíbrio x^* de (3.14) é um **atrator global** se $\lim_{n \rightarrow \infty} x_n = x^*$ para toda condição inicial $x_0 \in [0, a)$, para $f : [0, a) \rightarrow [0, a)$.

Um atrator global é também um atrator local. Além disso, é possível mostrar que se f for contínua, um atrator global também é globalmente assintoticamente estável (ALLEN, 2007).

Para determinar a estabilidade de p_2^* , usaremos o teorema a seguir, que estabelece condições para que uma sequência seja convergente.

Teorema 2. *Toda sequência monótona e limitada é convergente (LIMA, 2017).*

A demonstração deste teorema pode ser encontrada em Lima (2017). ■

Assim, vamos encontrar as condições para que a sequência (p_n) , definida recursivamente por:

$$\begin{cases} p_0, \text{ onde } 0 < p_0 < 1, \\ p_{n+1} = \frac{\alpha p_n}{(\beta - \alpha)p_n^2 - 2(\beta - \alpha)p_n + \beta}, \quad \forall n \geq 0, \end{cases} \quad (3.15)$$

seja monótona e limitada. Em seguida, calculamos o limite, mostrando então, os parâmetros para os quais p_2^* é estável.

p_0 , em (3.15), representa o termo inicial da sequência (p_n) . A partir dele são calculados recursivamente os próximos termos, dados por $p_1 = f(p_0)$, \dots , $p_n = f(p_{n-1})$, $p_{n+1} = f(p_n)$.

Observamos que, a fim de mostrar que p_2^* é estável, não faz sentido considerar $p_0 = 0$ e $p_0 = 1$, uma vez que estes são os valores das soluções de equilíbrio p_1^* e p_2^* , respectivamente.

Como vimos, através da equação (3.12), os valores da sequência (p_n) satisfazem $0 \leq p_n \leq 1$. Ou seja, a sequência p_n é limitada inferiormente por zero e superiormente por um.

Vamos mostrar que se $\alpha > \beta$ a sequência (p_n) é monótona crescente e converge para 1. Isto é, vamos mostrar que $p < f(p)$:

$$p < \frac{\alpha p}{(\beta - \alpha)p^2 - 2(\beta - \alpha)p + \beta},$$

$$1 < \frac{\alpha}{(\beta - \alpha)p^2 - 2(\beta - \alpha)p + \beta} = \frac{\alpha}{(\beta - \alpha)p(p - 2) + \beta}. \quad (3.16)$$

$$(3.17)$$

Como $\beta - \alpha < 0$ e $p - 2 < 0$, segue que

$$\begin{aligned} (\beta - \alpha)p(p - 2) + \beta &< \alpha \\ (\beta - \alpha)p(p - 2) + \beta - \alpha &< 0 \\ p(p - 2) + 1 &> 0, \text{ pois } \beta - \alpha < 0, \\ (p - 1)^2 &> 0. \end{aligned}$$

Portanto, além de limitada, a sequência (p_n) é monótona crescente, quando $\alpha > \beta$. Assim, estamos nas hipóteses do Teorema 2 e deste modo, p_n é convergente. Logo, o limite de p_n que, denotamos por L , existe. Isto é,

$$\lim_{n \rightarrow \infty} p_n = L.$$

Sabemos que:

$$p_{n+1} = f(p_n),$$

tomando o limite dos dois lados e usando o fato de que f é contínua, chegamos a:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} p_{n+1} = \lim_{n \rightarrow \infty} f(p_n)$$

$$\lim_{n \rightarrow \infty} p_{n+1} = f\left(\lim_{n \rightarrow \infty} p_n\right)$$

$$L = f(L)$$

$$L = \frac{\alpha L}{(\beta - \gamma)L^2 - 2(\beta - \alpha)L - \beta}.$$

Por fim, obtemos:

$$L((\beta - \gamma)L^2 - 2(\beta - \alpha)L - \beta - \alpha) = 0,$$

cuja solução é $L = 0$ ou $L = 1$. Como $0 < p_n < 1, \forall n \in \mathbb{N}$ e p_n é monótona crescente, segue que $L = 1$. Isto é,

$$\lim_{n \rightarrow \infty} p_n = 1, \text{ quando } \alpha > \beta. \quad (3.18)$$

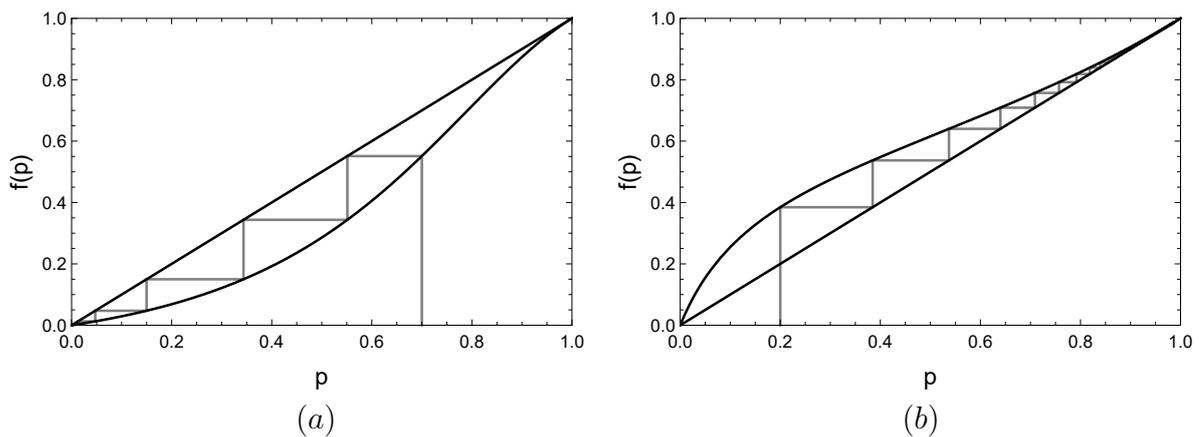
Mostramos, assim, que se $\alpha > \beta$, p_2^* é globalmente assintoticamente estável.

A demonstração que p_1^* é globalmente assintoticamente estável se $\alpha < \beta$ é muito semelhante ao caso desenvolvido aqui e, por este motivo, não será apresentada. O resultado correspondente é: Para $\alpha < \beta$, a sequência p_n é monótona decrescente. Como $0 < p_n < 1, \forall n \in \mathbb{N}$, valem as hipóteses do Teorema 2. Portanto, concluímos que:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} p_n = 0, \text{ quando } \alpha < \beta. \quad (3.19)$$

A Figura 4, mostra os chamados diagramas “teia de aranha” da equação (3.13) para diferentes valores de α e β . Estes diagramas ilustram as sucessivas iterações e permitem visualizar, graficamente, o comportamento da equação para diferentes valores dos parâmetros (EDELSTEIN-KESHET, 1988).

Figura 4 – Diagrama teia de aranha da equação (3.13), para: (a) $\alpha < \beta$ ($\alpha = 0.2$ e $\beta = 0.8$) e (b) $\alpha > \beta$ ($\alpha = 0.8$ e $\beta = 0.2$).



Fonte: Elaborado pelo autor.

Na Figura 4 (a), se $\alpha < \beta$, qualquer que seja a condição inicial p_0 com $0 < p_0 < 1$, a solução tende ao equilíbrio p_1^* . Deste modo, p_1^* é globalmente assintoticamente estável e p_2^* é instável. Para a Figura 4 (b), se $\alpha > \beta$, a situação é invertida. Isto é, o ponto p_1^* é instável e o ponto p_2^* é globalmente assintoticamente estável para qualquer $0 < p_0 < 1$. Em resumo, a seleção no nível do fenótipo (salpicada versus preta), quando um alelo é dominante e o outro recessivo, leva à extinção de um dos alelos.

• Seleção em uma população com três fenótipos

Vamos supor agora que o alelo A não é mais dominante e que os genótipos AA , Aa e aa dão origem a três fenótipos diferentes. Assumimos que o genótipo AA dá origem a mariposas salpicadas, cujo valor adaptativo é α ; o genótipo aa origina mariposas pretas, as quais possuem valor adaptativo β e o genótipo Aa produz mariposas cinzas, com valor adaptativo γ . Os valores adaptativos satisfazem $\alpha, \beta, \gamma \in [0, 1]$. As frequências dos genótipos AA , Aa e aa , antes da reprodução, são αp_n^2 , $2\gamma p_n q_n$ e βq_n^2 , respectivamente.

Algumas questões relevantes agora são: sob quais condições os três fenótipos coexistem? As mariposas cinzas podem ser extintas? Se isso acontecer, as mariposas salpicadas ou as mariposas pretas sobreviverão? Ou uma das duas será extinta?

A equação que descreve a frequência do alelo A na geração $n + 1$ é dada por

$$\begin{aligned} p_{n+1} &= \frac{1\alpha p_n^2 + \frac{1}{2}2\gamma p_n q_n + 0\beta q_n^2}{\alpha p_n^2 + 2\gamma p_n q_n + \beta q_n^2}, \\ &= \frac{(\alpha - \gamma)p_n^2 + \gamma p_n}{(\alpha - 2\gamma + \beta)p_n^2 + 2(\gamma - \beta)p_n + \beta}. \end{aligned} \quad (3.20)$$

As soluções de equilíbrio de (3.20) satisfazem $p^* = f(p^*)$, onde

$$f(p) = \frac{(\alpha - \gamma)p^2 + \gamma p}{(\alpha - 2\gamma + \beta)p^2 + 2(\gamma - \beta)p + \beta}. \quad (3.21)$$

Encontramos as soluções de equilíbrio $p_1^* = 0$, $p_2^* = 1$ e $p_3^* = \frac{\beta - \gamma}{\alpha - 2\gamma + \beta} = \frac{\beta - \gamma}{\alpha - \gamma + \beta - \gamma}$.

Para que p_3^* tenha sentido biológico e não coincida com p_1^* e p_2^* , devemos impor que $p_3^* \in (0, 1)$. Isto é,

$$0 < \frac{\beta - \gamma}{\alpha - \gamma + \beta - \gamma} < 1. \quad (3.22)$$

Para fazer a análise das desigualdades de (3.22), vamos separar em dois casos, que são dados por:

- *Caso 1* : $\beta > \gamma$.

Se $\beta > \gamma$, então $\beta - \gamma > 0$, logo $0 < p_3^* < 1$ se, e somente se, $\alpha > \gamma$.

- *Caso 2* : $\beta < \gamma$.

Se $\beta < \gamma$, então $\beta - \gamma < 0$, logo $0 < p_3^* < 1$ se, e somente se, $\alpha < \gamma$.

Portanto, para que $0 < p_3^* < 1$, devemos ter:

$$\underbrace{\beta > \gamma}_{(I)} \quad \text{e} \quad \underbrace{\alpha > \gamma}_{(II)}, \quad (3.23)$$

ou,

$$\underbrace{\beta < \gamma}_{(III)} \quad \text{e} \quad \underbrace{\alpha < \gamma}_{(IV)}. \quad (3.24)$$

Para determinar a estabilidade dos pontos de equilíbrio, vamos verificar os intervalos em que a sequência (p_n) é crescente e decrescente. Iniciamos supondo que $p_n < p_{n+1}$. Isto é, $p < f(p)$:

$$\begin{aligned} p &< \frac{(\alpha - \gamma)p^2 + \gamma p}{(\alpha - 2\gamma + \beta)p^2 - 2(\gamma - \beta)p + \beta}, \\ 1 &< \frac{(\alpha - \gamma)p + \gamma}{(\alpha - 2\gamma + \beta)p^2 - 2(\gamma - \beta)p + \beta}, \end{aligned}$$

Como $(\alpha - 2\gamma + \beta)p^2 - 2(\gamma - \beta)p + \beta = \alpha p^2 - 2p(p-1)\gamma + \beta(p-1)^2 > 0$ para $0 < p < 1$,

$$(\alpha - 2\gamma + \beta)p^2 - 2(\gamma - \beta)p + \beta < (\alpha - \gamma)p + \gamma,$$

ou

$$(\alpha - \gamma + \beta - \gamma)p^2 - [2(\gamma - \beta) + (\gamma - \alpha)]p + \beta < 0, \quad (3.25)$$

O lado esquerdo de (3.25) é uma parábola com raízes em $\bar{p}_1 = 1$ e $\bar{p}_2 = p_3^*$. Temos, então, quatro possibilidades dependendo dos valores de α , β e γ :

- **Caso I:** $\alpha < \gamma < \beta$.

Neste caso, o coeficiente de p^2 em (3.25) é negativo. Assim, temos uma parábola com concavidade para baixo e raízes 1 e $p_3^* < 0$. Logo, a desigualdade (3.25) não se cumpre no intervalo $0 < p < 1$ e a sequência (p_n) é decrescente.

Portanto, p_1^* é estável e p_2^* é instável. Isto é, as mariposas pretas possuem a vantagem seletiva e as mariposas salpicadas sofrem desvantagem seletiva. Assim o alelo A é extinto e todas as mariposas terão genótipo aa (mariposas pretas). Notamos ainda que, neste caso, $p_3^* \notin (0, 1)$. Isto é, p_3^* não biologicamente relevante.

- **Caso II:** $\beta < \gamma < \alpha$.

Aqui, o lado esquerdo de (3.25) é uma parábola com concavidade para cima e raízes em 1 e $p_3^* < 0$. Desse modo, (3.25) vale para todo $p \in (0, 1)$ e a sequência (p_n) é crescente. O ponto p_1^* é instável e o ponto p_2^* é estável. Ou seja, as mariposas salpicadas têm vantagem seletiva e as mariposas pretas têm desvantagem seletiva. O alelo a é extinto e todas as mariposas terão o genótipo AA (mariposas salpicadas). Neste caso, notamos que $p_3^* \notin (0, 1)$.

- **Caso III:** $\gamma < \beta < \alpha$ ou $\gamma < \alpha < \beta$.

Nesta situação, a parábola tem concavidade para cima e a raiz $p_3^* \in (0, 1)$. Assim, a sequência (p_n) é decrescente para $p_0 \in (0, p_3^*)$ e limitada inferiormente por 0 . Por outro lado, (p_n) é crescente para $p_0 \in (p_3^*, 1)$ e limitada superiormente por 1 . Desse modo, p_1^* e p_2^* são estáveis, enquanto que, p_3^* é biologicamente relevante, porém, instável. As mariposas cinzas são prejudicadas com a seleção. Sendo assim, dependendo das frequências iniciais, ou o alelo A ou o alelo a fica extinto e todas as mariposas terão o genótipo AA ou aa (mariposas salpicadas ou pretas).

Este é um caso de biestabilidade, em que dois estados de equilíbrio são simultaneamente estáveis. Surgem, então, as chamadas bacias de atração de cada ponto de equilíbrio. A bacia de atração de um equilíbrio p^* corresponde ao conjunto de

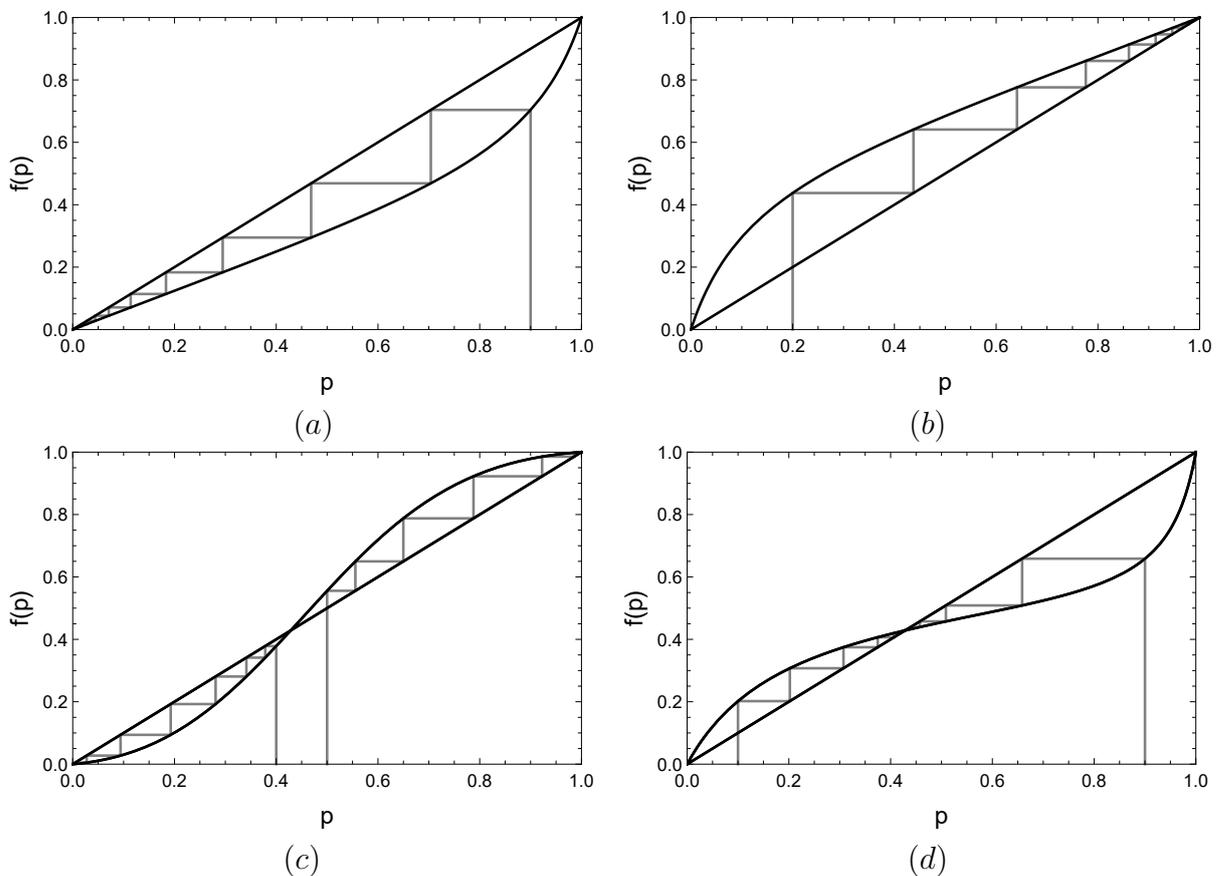
valores iniciais p_0 para as quais $p_t \rightarrow p^*$ quando $t \rightarrow \infty$ (STROGATZ, 2015). Neste caso, p_3^* delimita a bacia de atração de p_1^* e p_2^* . Se $p_0 < p_3^*$ então $p_t \rightarrow p_1^*$ e se $p_0 > p_3^*$ então $p_t \rightarrow p_2^*$.

- **Caso IV:** $\gamma > \beta > \alpha$ ou $\gamma > \alpha > \beta$.

Para este caso, a parábola tem concavidade para baixo e a raiz $p_3^* \in (0, 1)$. Assim, a sequência (p_n) é crescente para $p_0 \in (0, p_3^*)$ e, decrescente para $p_0 \in (p_3^*, 1)$. Portanto, chegamos à conclusão de que p_3^* é estável e p_1^* e p_2^* são instáveis. As mariposas cinzas têm vantagem seletiva. Deste modo, os alelos A e a permanecem na população e suas frequências alélicas atingem um equilíbrio, todos os genótipos coexistem.

A figura 5(a - d), ilustra cada um dos casos descritos acima para valores dos parâmetros α , β e γ convenientes.

Figura 5 – Diagrama teia de aranha para as frequências alélicas da equação (3.20). (a) Caso I com $\alpha = 0.1$, $\beta = 0.8$ e $\gamma = 0.5$. (b) Caso II com $\alpha = 0.8$, $\beta = 0.1$ e $\gamma = 0.5$. (c) Caso III com $\alpha = 0.9$, $\beta = 0.7$ e $\gamma = 0.1$. (d) Caso IV com $\alpha = 0.1$, $\beta = 0.3$ e $\gamma = 0.9$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

4 MODELOS PARA EVOLUÇÃO DA RESISTÊNCIA SEM ESTRUTURA ESPACIAL

Neste capítulo, vamos apresentar um modelo com tempo discreto para descrever a evolução da resistência de insetos-praga a toxinas presentes em culturas transgênicas. Não incluiremos, neste modelo inicial, a variável espacial. Deste modo, ainda não será possível considerar a estrutura do refúgio. No entanto, o modelo adotado aqui, embora simples, nos permite abordar a fração de área destinada ao refúgio.

Modelos discretos são adequados para representar populações que sofrem mudanças bruscas ou passam por uma sequência de estágios à medida que amadurecem. Ou seja, apresentam estágios discretos de crescimento durante o ciclo de vida. Alguns exemplos são as plantas anuais, algumas espécies de insetos, divisão celular, dentre outros (KOT, 2001). São formulados em termos de equações a diferenças. Isto é, equações em que a população de uma espécie em uma determinada geração é descrita em termos da população na geração anterior. Ou seja, a densidade ou número de indivíduos de uma população no tempo $t + 1$, denotada por x_{t+1} , é descrita pela equação a diferenças (EDELSTEIN-KESHET, 1988):

$$x_{t+1} = f(x_t), \quad (4.1)$$

onde x_t representa a densidade da população na geração t e f é a função que descreve a dinâmica da população.

Como as equações são, em geral, não lineares, o estudo de um modelo que descreve a variação de uma população no tempo baseia-se em encontrar as soluções de equilíbrio e analisar sua estabilidade.

4.1 Hipóteses Gerais e Dinâmica da População

Para a formulação do modelo para a evolução de resistência em uma população de um inseto, vamos considerar as seguintes hipóteses:

1. A área cultivada, que está uniformemente distribuída no espaço, é composta por:
 - **área transgênica** - área plantada com a cultura transgênica. Denotamos essa área por N_1 ;
 - **área não-transgênica ou refúgio** - área plantada com a cultura convencional. Representamos essa área por N_2 .

2. Os insetos passam por estágios de ovos, larvas, pupa e adultos. Apenas as larvas alimentam-se da cultura alvo e portanto, apenas as larvas estão expostas aos efeitos dos transgênicos. Os indivíduos adultos põem ovos sobre as plantas.
3. Assumimos que a resistência individual a cultura transgênica na população de insetos-praga é determinada por um único locus, com dois alelos. Pelo alelo que confere a suscetibilidade S e pelo alelo que confere a resistência R , formam-se três genótipos:

- **homozigoto resistente** (RR);
- **homozigoto suscetível** (SS);
- **heterozigoto** (RS).

Indivíduos heterozigotos apresentam alelos diferentes de um mesmo gene e indivíduos homozigotos apresentam alelos iguais.

4. As larvas de muitas espécies apresentam movimento de curto alcance, principalmente quando há abundância de recursos. Por este motivo, o movimento das larvas será desprezado. Desse modo, larvas que emergem em plantas transgênicas, aí permanecem em todos os seus instares. O mesmo vale para larvas que emergem no refúgio.
5. Embora as larvas estejam restritas a uma área pequena, os adultos se misturam completamente para fins de reprodução. A escala de movimentação dos adultos é grande o suficiente para permitir que adultos com os três fenótipos se misturem completamente, tanto aqueles que emergiram no transgênico como aqueles provenientes do refúgio. Observamos que essa hipótese será modificada no capítulo seguinte.
6. Pelo fato de existirem indivíduos resistentes, heterozigotos e suscetíveis em ambas as áreas, o valor adaptativo de cada genótipo muda em diferentes regiões. Assim, denotamos por:
 - r_i - valor adaptativo do genótipo resistente RR na área N_i , $i = 1, 2$;
 - h_i - valor adaptativo do genótipo heterozigoto RS na área N_i , $i = 1, 2$;
 - s_i - valor adaptativo do genótipo suscetível SS na área N_i , $i = 1, 2$.

7. Descrevemos o crescimento populacional através do modelo de Beverton-Holt. Este é o modelo discreto equivalente ao modelo logístico contínuo, no sentido de que há apenas um equilíbrio não nulo, que é estável para todos os valores dos parâmetros (KOT, 2001).

O modelo de Beverton-Holt é representado pela equação a diferenças:

$$N_{t+1} = \frac{cN_t}{1 + bN_t}, \quad (4.2)$$

onde N_t representa a densidade de indivíduos no tempo t , c ($c > 0$) descreve a taxa de crescimento da população e b ($b > 0$) representa o fator de competição intraespecífica devido a disputas por espaço e fontes de alimento, entre outros motivos (KOT, 2001).

A competição intraespecífica nos instares iniciais da fase de lagartas de muitos insetos, pode ser representada aplicando-se o crescimento de Beverton-Holt. Por A_t representamos a densidade de fêmeas adultas no início da geração t e por $L(\tau)$, a densidade de indivíduos jovens (lagartas) no instante τ , onde $\tau \in \mathbb{R}$ está restrito ao intervalo de maturação $0 \leq \tau \leq T$. Assim, $L(0) = cA_t$, onde c é o número de ovos per capita, representa a densidade de descendentes da população A_t . No final da etapa de maturação, as larvas que sobreviverem à competição intra-específica, darão origem à população de adultos no tempo $t + 1$. Isto é, $L(T) = A_{t+1}$. A dinâmica da população de jovens, durante a etapa de maturação, pode ser modelada por uma equação diferencial que leva em conta a competição entre larvas, ou seja,

$$\frac{dL}{d\tau} = -\lambda L^2,$$

onde λ é a taxa de competição. Encontrando a solução desta equação diferencial e usando as condições em $\tau = 0$ e $\tau = T$, obtemos a equação de Beverton-Holt (4.2) para A_t , onde $b = c\lambda$ (ESKOLA, 2006).

Estamos supondo que cada fêmea adulta do inseto-praga deposita, em média, c ovos viáveis a cada geração. De cada ovo emerge uma única lagarta. Assim, as lagartas geradas pelas fêmeas adultas podem ser classificadas em resistentes, heterozigotos e suscetíveis, respectivamente,

$$\begin{cases} L_r = p_t^2 c A_t, \\ L_h = 2p_t q_t c A_t, \\ L_s = q_t^2 c A_t, \end{cases}$$

onde p_t^2 , $2p_t q_t$, q_t^2 são as frequências dos genótipos RR , RS e SS , respectivamente, e A_t representa o total de fêmeas adultas dos três genótipos do inseto-praga.

Na ausência da pressão de seleção imposta pela cultura transgênica, haveria, a cada geração, uma frequência p_t^2 do genótipo resistente, q_t^2 do genótipo suscetível e $2p_t q_t$, do genótipo heterozigoto. No entanto, com a pressão de seleção, é necessário considerar o valor adaptativo de cada genótipo em cada área, bem como, a fração relativa de cada tipo de cultura.

A razão da área não-transgênica pela área transgênica é dada por:

$$\theta = \frac{N_2}{N_1}. \quad (4.3)$$

Vamos considerar valores de θ restritos a $0 < \theta \leq 1$. Quando a área de refúgio for maior do que a área de transgênico, $\theta > 1$. No entanto, os agricultores destinam uma pequena área para o refúgio, em geral, em torno de 10% a 20% da área total. Por este motivo, não analisaremos o comportamento do sistema para $\theta > 1$. Apesar da plausibilidade matemática e da importância que pode ter em determinadas situações, este caso será deixado para trabalhos futuros.

A média do valor adaptativo em toda a cultura, que denotamos por \bar{w} , é dada por:

$$\bar{w} = \left(\frac{1}{1+\theta} \right) (p_t^2 r_1 + 2p_t q_t h_1 + q_t^2 s_1) + \left(\frac{\theta}{1+\theta} \right) (p_t^2 r_2 + 2p_t q_t h_2 + q_t^2 s_2), \quad (4.4)$$

onde o primeiro termo representa a média do valor adaptativo na cultura transgênica e o segundo termo, a média do valor adaptativo na cultura não transgênica. $p_t^2 r_i$, $2p_t q_t h_i$ e $q_t^2 s_i$ são as frequências dos genótipos RR (lagartas resistentes), RS (lagartas heterozigotos) e SS (lagartas suscetíveis) antes da reprodução, respectivamente, com $i = 1, 2$.

Deste modo, a densidade de adultos resistentes, heterozigotos e suscetíveis que sobrevive, após a competição intraespecífica é dado por:

$$\begin{cases} AR_{t+1} = p_t^2 \frac{cA_t}{1+bA_t} \left(\frac{1}{1+\theta} r_1 + \frac{\theta}{1+\theta} r_2 \right), \\ AH_{t+1} = 2p_t q_t \frac{cA_t}{1+bA_t} \left(\frac{1}{1+\theta} h_1 + \frac{\theta}{1+\theta} h_2 \right), \\ AS_{t+1} = q_t^2 \frac{cA_t}{1+bA_t} \left(\frac{1}{1+\theta} s_1 + \frac{\theta}{1+\theta} s_2 \right), \\ A_{t+1} = \frac{1}{2} (AR_t + AH_t + AS_t), \end{cases} \quad (4.5)$$

onde AR_{t+1} , AH_{t+1} e AS_{t+1} representam adultos resistentes, heterozigotos e suscetíveis na geração $t+1$, respectivamente. p_t e q_t são as frequências dos alelos que conferem resistência e suscetibilidade aos indivíduos, respectivamente. Os parâmetros c e b são correspondentes ao crescimento de Beverton-Holt e a fração $\frac{1}{2}$ vem do fato de considerarmos razão sexual 1 : 1.

Para estudar a evolução da resistência, não é necessário considerar a variação da densidade de indivíduos de cada genótipo. É suficiente conhecer a fração de cada alelo na população. O modelo (4.5) será importante para o modelo que considera o espaço explicitamente e que será estudado no Capítulo 5.

A frequência do alelo R na geração t , representado por p_t , é equivalente à probabilidade de obter um alelo R , escolhendo aleatoriamente um alelo de um indivíduo qualquer. Isto é, a probabilidade de obter um alelo R de um indivíduo com genótipo RR é 1, de um indivíduo com genótipo RS é $\frac{1}{2}$ e de um indivíduo com genótipo SS é 0. Para obter a frequência do alelo S na geração t , representado por q_t , seguimos um raciocínio

semelhante. Isto é,

$$p_{t+1} = \frac{AR_t + \frac{1}{2}AH_t}{AR_t + AH_t + AS_t}, \quad (4.6)$$

$$q_{t+1} = \frac{AS_t + \frac{1}{2}AH_t}{AR_t + AH_t + AS_t}.$$

Assim, substituindo as expressões para AR_t , AH_t e AS_t de (4.5), obtemos o seguinte sistema de equações para descrever a evolução da fração de alelos que conferem resistência e suscetibilidade na população quando os indivíduos vivem em duas áreas, nas quais os genótipos apresentam valores adaptativos diferentes:

$$\left\{ \begin{array}{l} p_{t+1} = \frac{\left(\frac{1}{1+\theta}\right)(p_t^2 r_1 + p_t q_t h_1) + \left(\frac{\theta}{1+\theta}\right)(p_t^2 r_2 + p_t q_t h_2)}{\left(\frac{1}{1+\theta}\right)(p_t^2 r_1 + 2p_t q_t h_1 + q_t^2 s_1) + \left(\frac{\theta}{1+\theta}\right)(p_t^2 r_2 + 2p_t q_t h_2 + q_t^2 s_2)}, \\ q_{t+1} = \frac{\left(\frac{1}{1+\theta}\right)(q_t^2 s_1 + p_t q_t h_1) + \left(\frac{\theta}{1+\theta}\right)(q_t^2 s_2 + p_t q_t h_2)}{\left(\frac{1}{1+\theta}\right)(p_t^2 r_1 + 2p_t q_t h_1 + q_t^2 s_1) + \left(\frac{\theta}{1+\theta}\right)(p_t^2 r_2 + 2p_t q_t h_2 + q_t^2 s_2)}. \end{array} \right. \quad (4.7)$$

Como $p_t + q_t = 1$, podemos substituir q_t na primeira equação do sistema (4.7) e analisar apenas a equação:

$$p_{t+1} = \frac{(p_t^2 r_1 + p_t(1-p_t)h_1) + \theta(p_t^2 r_2 + p_t(1-p_t)h_2)}{(p_t^2 r_1 + 2p_t(1-p_t)h_1 + (1-p_t)^2 s_1) + \theta(p_t^2 r_2 + 2p_t(1-p_t)h_2 + (1-p_t)^2 s_2)}, \quad (4.8)$$

que, após algumas simplificações, chega a:

$$p_{t+1} = \frac{p_t^2(r_1 + \theta r_2 - (h_1 + \theta h_2)) + p_t(h_1 + \theta h_2)}{p_t^2[r_1 + \theta r_2 - 2(h_1 + \theta h_2) + s_1 + \theta s_2] + 2p_t[h_1 + \theta h_2 - (s_1 + \theta s_2)] + s_1 + \theta s_2}. \quad (4.9)$$

Denotando $\alpha = r_1 + \theta r_2$, $\beta = s_1 + \theta s_2$ e $\gamma = h_1 + \theta h_2$, a equação (4.9) fica reescrita como:

$$p_{t+1} = \frac{p_t^2(\alpha - \gamma) + p_t\gamma}{p_t^2(\alpha - 2\gamma + \beta) + 2p_t(\gamma - \beta) + \beta}. \quad (4.10)$$

Observamos que (4.10) coincide com (3.20), estudada no capítulo 3. Diante disto, pelo fato de termos feito uma análise detalhada dos pontos de equilíbrio e de suas respectivas condições de estabilidade, não é necessário repetir todos os cálculos para a equação (4.10).

As soluções de equilíbrio são:

$$\begin{aligned} p_1^* &= 0, \\ p_2^* &= 1, \\ p_3^* &= \frac{\beta - \gamma}{\alpha - 2\gamma + \beta} = \frac{s_1 + \theta s_2 - (h_1 + \theta h_2)}{r_1 + \theta r_2 - 2(h_1 + \theta h_2) + s_1 + \theta s_2}. \end{aligned} \tag{4.11}$$

Na Tabela (3), apresentamos as condições de estabilidade para cada equilíbrio.

Tabela 3 – Condições de estabilidade dos equilíbrios da equação (4.9).

Caso	Estabilidade dos equilíbrios	Interpretação biológica
$\alpha < \gamma < \beta.$ $h_1 - s_1 + \theta(h_2 - s_2) < 0$ e $r_1 - h_1 + \theta(r_2 - h_2) < 0.$	p_1^* é estável, p_2^* é instável e $p_3^* \notin (0, 1).$	O alelo p é extinto da população e só existirão indivíduos suscetíveis no limite de tempo infinito.
$\beta < \gamma < \alpha.$ $s_1 - h_1 + \theta(s_2 - h_2) < 0$ e $h_1 - r_1 + \theta(h_2 - r_2) < 0.$	p_1^* é instável, p_2^* é estável e $p_3^* \notin (0, 1).$	O alelo q é extinto da população e só existirão indivíduos resistentes no limite de tempo infinito.
$\gamma < \beta < \alpha$ ou $\gamma < \alpha < \beta.$ $h_1 - s_1 + \theta(h_2 - s_2) < 0$ e $h_1 - r_1 + \theta(h_2 - r_2) < 0.$	p_1^* e p_2^* são estáveis e p_3^* é instável.	Um dos alelos p ou q será extinto da população, no limite de tempo infinito. Os indivíduos serão todos resistentes ou todos suscetíveis, dependendo da condição inicial.
$\gamma > \beta > \alpha$ ou $\gamma > \alpha > \beta.$ $s_1 - h_1 + \theta(s_2 - h_2) < 0$ e $r_1 - h_1 + \theta(r_2 - h_2) < 0.$	p_1^* e p_2^* são instáveis e p_3^* é estável.	Os alelos p e q permanecem na população e suas frequências alélicas atingem um equilíbrio, todos os genótipos coexistem.

Fonte: Elaborado pelo autor.

4.1.1 Resultados

Vamos ilustrar os resultados analíticos descritos na Tabela 3, esboçando a região dos parâmetros em que cada equilíbrio é estável. Para tanto, fixamos valores para os parâmetros s_1 , s_2 , r_1 e r_2 e analisamos a região de estabilidade dos equilíbrios em função de h_1 e h_2 . Para o parâmetro $\theta = \frac{N_2}{N_1}$ consideramos os seguintes valores: $\theta = 0,12$ ($N_2 = 11\%$ da área total), $\theta = 0,28$ ($N_2 = 22\%$ da área total), $\theta = 0,47$ ($N_2 = 32\%$ da área total), $\theta = 0,69$ ($N_2 = 41\%$ da área total) e $\theta = 1$ ($N_2 = 50\%$ da área total).

Do ponto de vista prático, é importante para o agricultor que faz uso de uma cultura transgênica, saber o tempo em que a fração de alelo que confere a resistência atinge $\frac{1}{2}$. Quando isto ocorre, a população de insetos resistentes causa um dano significativo e se faz necessário outra medida de controle, em geral, por pesticidas. Desta forma, o uso do transgênico deixa de ser vantajoso. Diz-se que a resistência evoluiu no sentido de que a bactéria utilizada para produzir a variedade transgênica não tem mais utilidade. Neste caso, um outro transgênico precisa ser desenvolvido e utilizado. Assim, para alguns valores fixos dos parâmetros, medimos o tempo em que a fração do alelo que confere a resistência atinge 0,5. Isto é, para cada valor de θ , implementamos a equação (4.8) e calculamos t_* tal que

$$p_{t_*} = \frac{1}{2}.$$

Com isto, podemos analisar os efeitos da área de refúgio em retardar a evolução da resistência.

4.1.1.1 Caso I: Resistentes têm bom *fitness* no refúgio

Vamos fixar os parâmetros $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $r_1 = 0,9$ e $r_2 = 0,8$. Consideramos aqui, que os suscetíveis não sobrevivem na cultura transgênica e têm *fitness* excelente no refúgio. Os resistentes, por sua vez, têm bom *fitness* tanto no transgênico como no refúgio, embora tenham *fitness* inferior ao dos suscetíveis no refúgio.

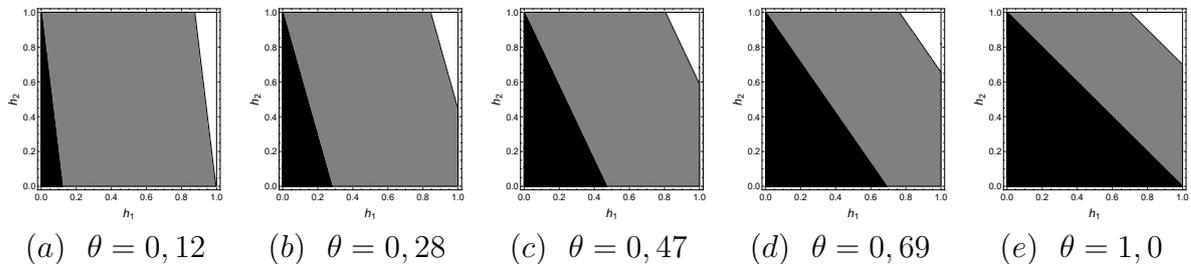
Na Figura 6 mostramos as regiões no espaço de parâmetros h_1 , h_2 nas quais os equilíbrios do sistema (4.7) possuem diferentes comportamentos. Nestes gráficos, para parâmetros escolhidos na região cinza, todas as soluções de (4.7), com $p_0 \in (0, 1)$, convergem para o ponto fixo p_2^* . Na região preta, observamos biestabilidade do ponto de equilíbrio p_1^* e do ponto de equilíbrio p_2^* . Isto é, com as gerações sucessivas, todas as soluções de (4.7), com $p_0 \in (p_1^*, p_3^*)$, convergem para o ponto fixo p_1^* . Por outro lado, soluções com $p_0 \in (p_3^*, p_2^*)$, convergem para o ponto fixo p_2^* . Isto significa que na região preta, o equilíbrio de coexistência dos alelos p_3^* existe, porém é instável. Finalmente, para parâmetros na região branca, todas as soluções de (4.7), com $p_0 \in (0, 1)$, convergem para o ponto fixo p_3^* , garantindo que os três genótipos da população vão persistir com o passar do tempo.

Podemos observar, através da Figura 6 que, aumentando o valor de $\theta \in (0, 1)$, a área da região preta aumenta e a área da região cinza diminui. Ou seja, aumentos em θ

favorecem a persistência do alelo que confere a suscetibilidade pois, em N_2 os indivíduos suscetíveis possuem um valor adaptativo melhor ($s_2 = 1$) quando comparado ao dos indivíduos resistentes nesta mesma área ($r_2 = 0,8$). Ressaltamos que estamos restringindo o estudo aos valores $0 < \theta \leq 1$. Com valores $\theta > 1$, aparece também uma região em que somente o equilíbrio p_1^* é estável e todas as soluções convergem a esse ponto fixo.

A região branca nas Figuras 6 (a - e), onde ocorre a coexistência dos alelos, não varia muito com aumentamos de θ . Esta região somente ocorre para valores altos de h_1 (Figura 6 (a)) ou quando ambos os valores de h_1 e h_2 , forem mais elevados (Figuras 6 (b - e)). A coexistência dos três genótipos é dificultada quando os valores de h_1 e h_2 forem baixos em virtude da pressão de seleção sobre os indivíduos heterozigotos nas regiões transgênica e de refúgio. Para valores baixos de h_1 e h_2 (região preta), este genótipo é extinto da população em poucas gerações, prevalecendo apenas indivíduos resistentes ou suscetíveis, dependendo das condições iniciais. Por outro lado, quanto maiores forem os valores de h_1 e h_2 , menor será a pressão seletiva sobre os heterozigotos, fazendo com que os três genótipos coexistam na população.

Figura 6 – Regiões de estabilidade dos pontos de equilíbrio. Na região cinza apenas o ponto de equilíbrio p_2^* é estável; na região preta, os pontos de equilíbrio p_1^* e p_2^* são estáveis; na região branca somente o equilíbrio p_3^* é estável. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $r_1 = 0,9$ e $r_2 = 0,8$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

Um diagrama de bifurcação mostra graficamente as mudanças que ocorrem no comportamento qualitativo das soluções de equilíbrio quando acontecem variações em um parâmetro de interesse. O valor do parâmetro para o qual ocorre uma mudança no comportamento da solução de equilíbrio é chamado de ponto de bifurcação (KOT, 2001).

Vamos fixar os parâmetros que descrevem os valores adaptativos dos diferentes genótipos e analisar o efeito da área de refúgio sobre a evolução da resistência. Na Figura 7 (a) e (b) mostramos os diagramas de bifurcação para as frequências dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto em função de θ . Lembramos que estamos considerando $\theta \in (0, 1]$ em nossas simulações.

Observamos na Fig. 7 (a) que, para $0 \leq \theta \leq 0,5$, o ponto de equilíbrio p_2^* é estável. Neste caso, os parâmetros h_1 e h_2 encontram-se na região cinza da figura 6. Para valores

de $0,5 \leq \theta \leq 1$, p_2^* perde a estabilidade; os parâmetros h_1 e h_2 encontram-se na região preta, de biestabilidade, da figura 6. Além do ponto p_2^* , o ponto de equilíbrio p_1^* , também é estável. Como a condição inicial está na bacia de atração de p_1^* , as soluções tendem para este ponto de equilíbrio.

Agora, na figura 7 (b), notamos que o ponto que representa a persistência somente do alelo que confere a resistência p_2^* é sempre estável para os valores de $0 < \theta < 1$. O par de parâmetros $h_1 = 0,9$ e $h_2 = 0,3$ encontra-se na região cinza da figura 6 para todos os valores de $\theta < 1$.

As Figuras 7 (c) e (d) mostram o tempo necessário para que o alelo que confere a resistência atinja a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Observamos, na Figura 7 (c), que aumentos na área de refúgio promovem um retardamento na evolução da resistência. Isto é, t_* cresce com θ . Observamos que, para $0,5 \leq \theta \leq 1$, a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ do alelo que confere a resistência não é atingida. $h_1 = 0,05$ e $h_2 = 0,9$ significa que os heterozigotos são um pouco menos frágeis que os suscetíveis na área transgênica e quase tão aptos quanto eles na área de refúgio. Em outras palavras, o alelo R é aproximadamente recessivo. Neste caso, existe um valor crítico de θ ($\theta < 0,5$) além do qual os indivíduos resistentes não prosperam. Isto é, quando a fração de área de refúgio for suficientemente grande, o alelo que confere resistência não atingirá a frequência de $\frac{1}{2}$ na população.

Na Figura 7 (d), notamos que um pequeno aumento no *fitness* dos heterozigotos na cultura transgênica pode fazer com que a evolução da resistência ocorra em tempo finito, mesmo com altas frações de refúgio na plantação. Novamente, quanto menor for o valor de θ , mais rapidamente a frequência de $\frac{1}{2}$ do alelo que confere a resistência é atingida. À medida que θ cresce, o número de gerações para que a resistência evolua aumenta.

Na Figura 8 ilustramos as bacias de atração dos equilíbrios p_1^* e p_2^* . Em azul, os valores de p_0 para os quais a solução converge para p_1^* , em vermelho os valores de p_0 para os quais a solução converge para p_2^* . Notamos que, ao diminuir o valor de h_2 (figura 8 (b)), a região azul aumenta. A curva em preto corresponde à expressão de p_3^* , que é instável nesta região dos parâmetros.

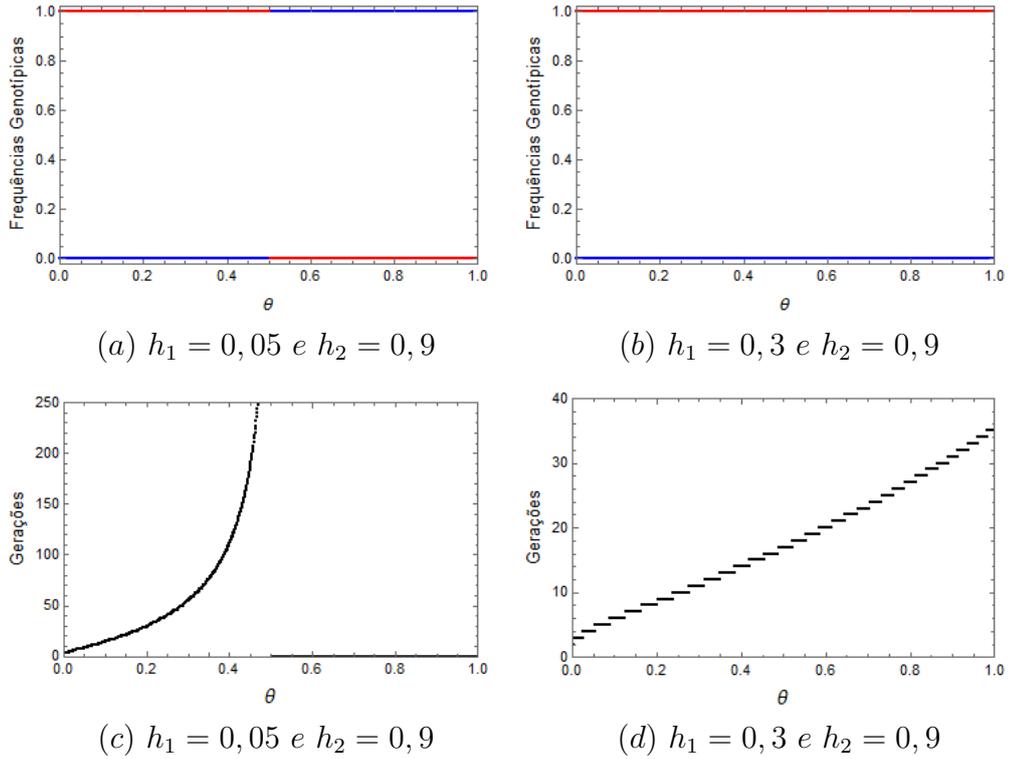
4.1.1.2 Caso II: Resistentes têm baixo *fitness* no refúgio

Neste cenário, diminuímos o valor adaptativo dos indivíduos resistentes (r_2) na área de refúgio (N_2). Isto significa que há um custo adaptativo para o genótipo resistente que, conseqüentemente, terá um *fitness* mais baixo na área de refúgio. Assim, fixamos os parâmetros $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $r_1 = 0,8$ e $r_2 = 0,3$.

Observamos, pela Figura 9, que um aumento no parâmetro θ , ocasiona redução na área da região cinza e o aumento na área das regiões preta e branca. Notamos ainda, que a área da região branca é maior, quando comparada ao *Caso I*. Isto se deve ao fato dos indivíduos resistentes apresentarem *fitness* mais baixo na região de refúgio.

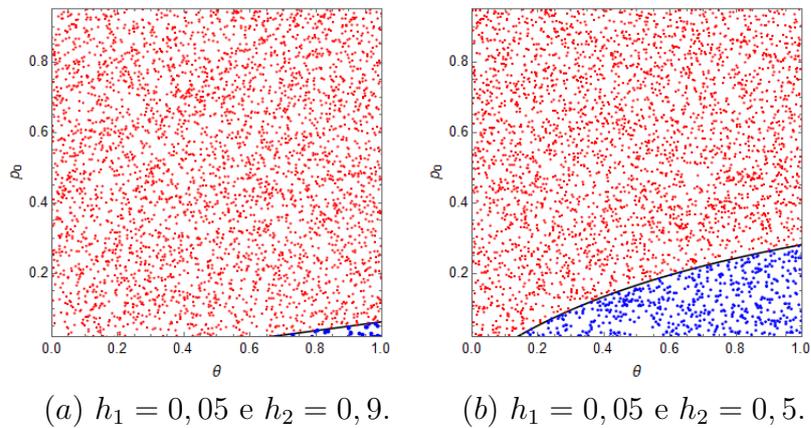
Na Figura 10 são mostrados os diagramas de bifurcação e o tempo necessário para

Figura 7 – (a) e (b) Diagramas de bifurcação das frequências dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto com relação a θ . A curva vermelha representa indivíduos resistentes, a curva azul indivíduos suscetíveis e a curva preta indivíduos heterozigotos, cuja frequência é nula nestes casos. (c) e (d) Tempo necessário para que o alelo que confere a resistência alcance a frequência de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $p_0 = 0,01$ e $q_0 = 0,99$.



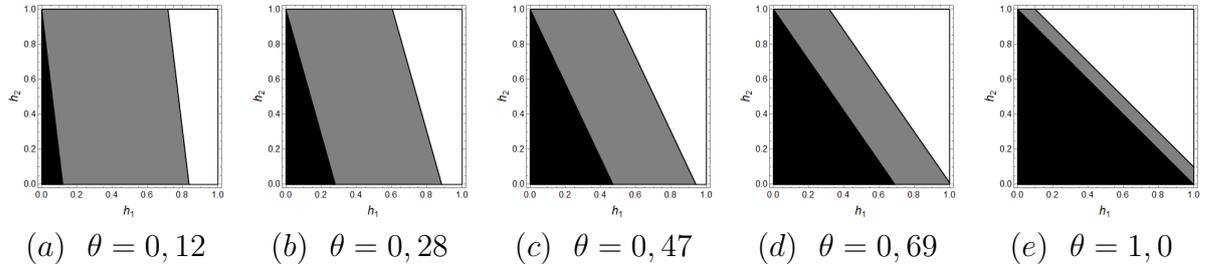
Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 8 – Bacia de atração dos pontos de equilíbrio p_1^* e p_2^* . A região azul representa a bacia de atração de $p_1^* = 0$ e a região vermelha, de $p_2^* = 1$. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 9 – Regiões de estabilidade dos pontos de equilíbrio. Na região cinza apenas o ponto de equilíbrio p_2^* é estável; na região preta, tanto o ponto de equilíbrio p_1^* quanto o ponto de equilíbrio p_2^* são estáveis; na região branca somente o equilíbrio p_3^* é estável. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $r_1 = 0,8$ e $r_2 = 0,3$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

que o alelo que confere a resistência atinja a frequência de $\frac{1}{2}$. Na Figura 10 (a), notamos que ocorre uma bifurcação em $\theta \approx 0,5$, pois o ponto de equilíbrio p_2^* deixa de ser estável e o ponto p_1^* passa a ser estável. Na Figura 10 (b), observamos que p_2^* é estável para valores de $0 < \theta \lesssim 0,8$ e para $0,8 \lesssim \theta \leq 1$ o ponto de equilíbrio p_3^* é estável. Ou seja, ocorre uma bifurcação para $\theta \approx 0,8$.

Observamos, nas Figuras 10 (c) e (d), que quanto maior a área de refúgio, mais lenta é a evolução da resistência. A Figura 10 (c) mostra que, quando os heterozigotos têm *fitness* muito baixo no transgênico, o tempo para a perda da tecnologia cresce consideravelmente com a área de refúgio. Além disso, para refúgios suficientemente grandes ($0,5 \lesssim \theta \leq 1$), o alelo que confere a resistência não atingirá a marca de $\frac{1}{2}$. Já na Figura 10 (d), o alelo que confere a resistência atinge a frequência de $\frac{1}{2}$ para todos os valores de θ .

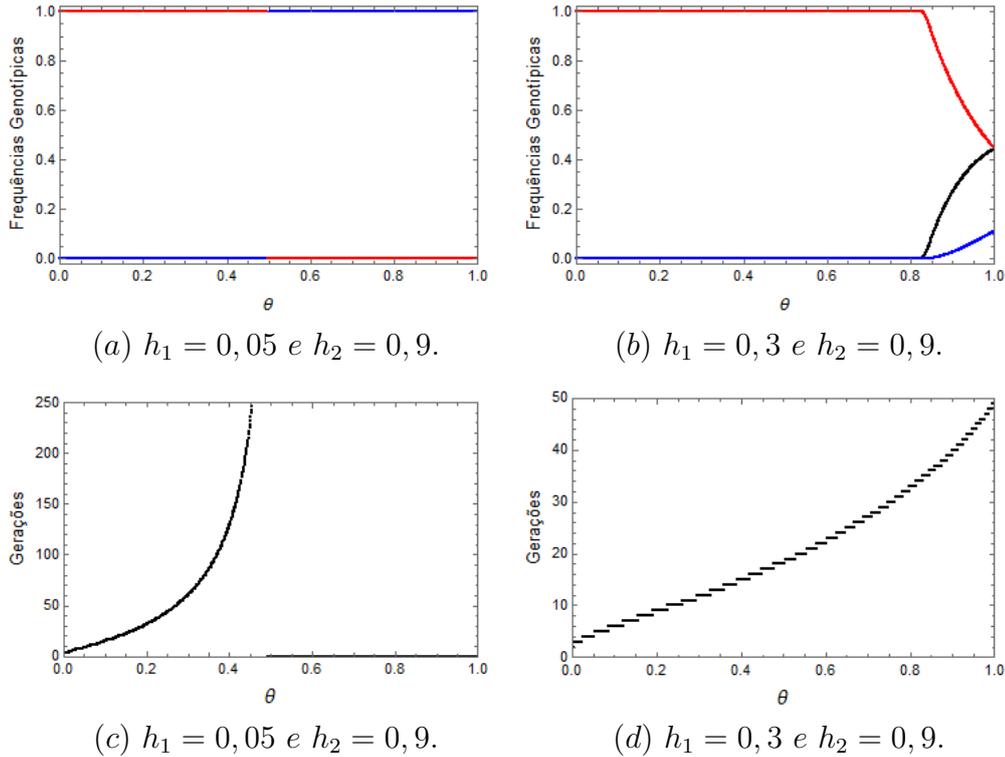
Na Figura 11, apresentamos a bacia de atração para os pontos de equilíbrio p_1^* , em azul e, p_2^* , em vermelho. Notamos na Figura 11 (b) que, ao diminuir o valor adaptativo dos indivíduos heterozigotos no refúgio (h_2), ocorre um aumento na área da região azul. A curva em preto representa p_3^* , que é instável para os parâmetros considerados.

4.1.1.3 Caso III: Resistência Incompleta

Consideramos, neste cenário, que a resistência dos indivíduos à cultura transgênica é incompleta. Segundo Garcia *et al.* (2016), a resistência incompleta ocorre quando os indivíduos que se desenvolvem em culturas transgênicas, estão em desvantagem em comparação com aqueles que se desenvolvem em culturas não transgênicas. Ou seja, quando a pressão de seleção é maior para os indivíduos localizados na área transgênica. Assim, fixamos os parâmetros $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $r_1 = 0,5$ e $r_2 = 0,8$.

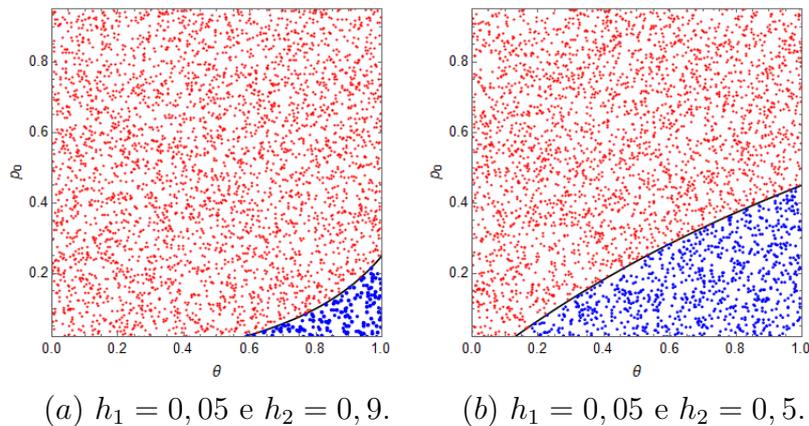
Na Figura 12 mostramos as regiões, no espaço de parâmetros h_1, h_2 , para as quais as soluções da equação (4.9) possuem diferentes comportamentos. Notamos que, à medida

Figura 10 – (a) e (b) Diagramas de bifurcação das frequências dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto com relação a θ . A curva vermelha representa indivíduos resistentes, a curva azul, indivíduos suscetíveis e a curva preta, indivíduos heterozigotos. (c) e (d) Tempo necessário para que o alelo resistente alcancem a frequência de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $r_1 = 0,8$ e $r_2 = 0,3$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

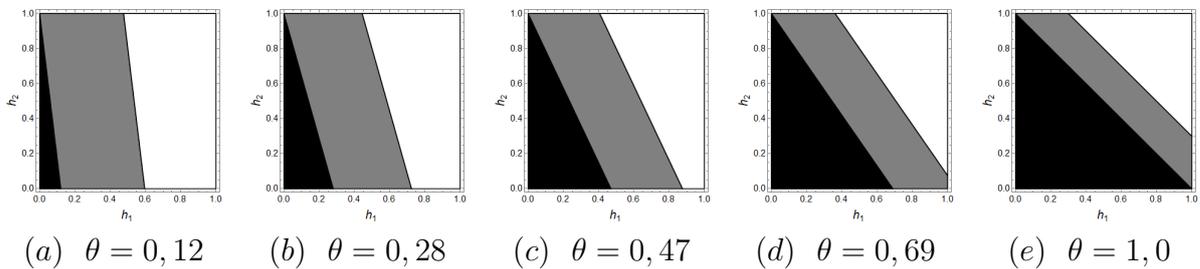
Figura 11 – Bacias de atração dos pontos de equilíbrio p_1^* , p_2^* . A região azul representa a bacia de atração de $p_1^* = 0$ e a região vermelha, de $p_2^* = 1$. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $r_1 = 0,8$, $r_2 = 0,3$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

que o valor de θ aumenta, a área da região preta também aumenta, fato este que também foi observado no *Caso I* e *Caso II*. A área das regiões branca e cinza, por outro lado, diminuem com aumentos de θ . No entanto, a região branca é consideravelmente maior do que nos casos anteriores. Isto significa que resistência incompleta favorece a coexistência dos três genótipos.

Figura 12 – Regiões de estabilidade dos pontos de equilíbrio. Na região cinza apenas o ponto de equilíbrio p_2^* é estável; na região preta, os equilíbrios p_1^* e p_2^* são estáveis; na região branca, somente o equilíbrio p_3^* é estável. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $r_1 = 0,5$ e $r_2 = 0,8$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

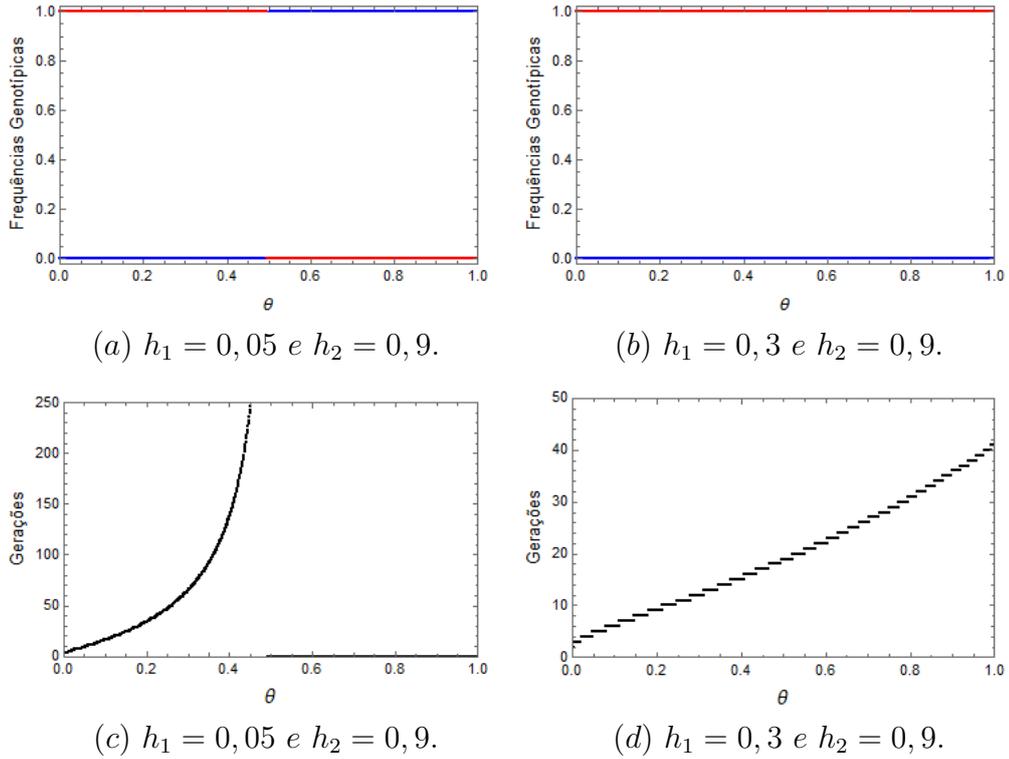
Nas Figuras 13 (a) e (b) são mostrados os diagramas de bifurcação para os parâmetros considerados neste caso. Observamos, na Figura 13 (a), uma bifurcação para $\theta \simeq 0,5$. Na Figura 13 (b), não ocorrem bifurcações em nenhum valor do parâmetro θ .

O tempo para o alelo que confere a resistência atingir a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ apresenta o mesmo comportamento dos casos anteriores (Figuras 13 (a) e (b)).

A bacia de atração para os pontos de equilíbrio p_1^* e p_2^* é mostrada na Figura 14. Em azul, os valores de p_0 para os quais as soluções da equação (4.9) convergem para p_1^* . Em vermelho, os valores de p_0 para os quais as soluções de (4.9) convergem para p_2^* . Novamente, diminuindo h_2 aumenta a área da região azul.

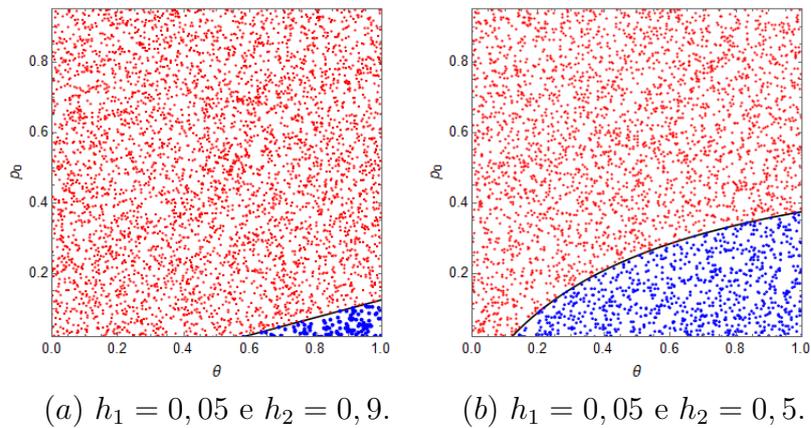
Podemos concluir, através dos três casos analisados, que o parâmetro θ exerce grande influência no comportamento das soluções da equação (4.9). Ou seja, os tamanhos relativos das áreas de refúgio e transgênica são muito relevantes para determinar o comportamento do sistema. Outro fator importante, são os valores adaptativos dos indivíduos em ambas as áreas pois, para diferentes conjuntos de valores adaptativos, observamos diferentes comportamentos do sistema.

Figura 13 – (a) e (b) Diagramas de bifurcação das frequências dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto com relação a θ . A curva vermelha representa indivíduos resistentes, a curva azul indivíduos suscetíveis e a curva preta indivíduos heterozigotos, cuja frequência é nula nestes casos. (c), (d) Tempo necessário para que o alelo resistente alcance a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $r_1 = 0,5$ e $r_2 = 0,8$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 14 – Bacias de atração dos pontos de equilíbrio p_1^* e p_2^* . A região azul representa a bacia de atração de $p_1^* = 0$ e a região vermelha, de $p_2^* = 1$. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $r_1 = 0,5$, $r_2 = 0,8$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

5 REDES DE MAPAS ACOPLADOS

A fim de analisar os efeitos da distribuição espacial do refúgio sobre a evolução da resistência à cultura transgênica, é essencial considerarmos a variável espacial explicitamente no modelo.

As equações de reação-difusão são frequentemente usadas na formulação de modelos para populações cujos indivíduos interagem (reação ou dinâmica vital) e também se movimentam. Os modelos de Equações Diferenciais Parciais são particularmente adequados para analisar fenômenos biológicos quando a variável de estado (densidade), o espaço e o tempo são tratados como contínuos. Se as populações apresentam características sazonais (tempo discreto), ou como no caso em que estamos estudando, no qual a dinâmica das frequências alélicas é descrita por um sistema de equações discretas, uma opção para descrever a dinâmica espaço-temporal pode ser incorporar a movimentação pelo acoplamento espacial de equações a diferenças (Redes de Mapas Acoplados).

Uma Rede de Mapas Acoplados (RMA) pode ser definida como um sistema dinâmico com tempo e espaço discretos e densidade contínua. Estes modelos, que representam uma poderosa ferramenta para analisar padrões espaciais e temporais resultantes das interações biológicas entre as espécies em estudo, constituem-se de um reticulado de equações a diferenças acopladas pela dispersão (SOLÉ and BASCOMPTE, 1994; COMINS et al., 1992).

A dinâmica da rede é constituída por duas fases diferentes: a fase de movimentação, onde ocorre a dispersão espacial dos indivíduos seguida de uma fase de reação, onde ocorrem as interações entre as espécies.

Na construção destes modelos, o espaço é um domínio bidimensional dividido em $n \times n$ sítios. Cada sítio é identificado pela posição central $x = (i, j)$, com $1 \leq i, j \leq n$.

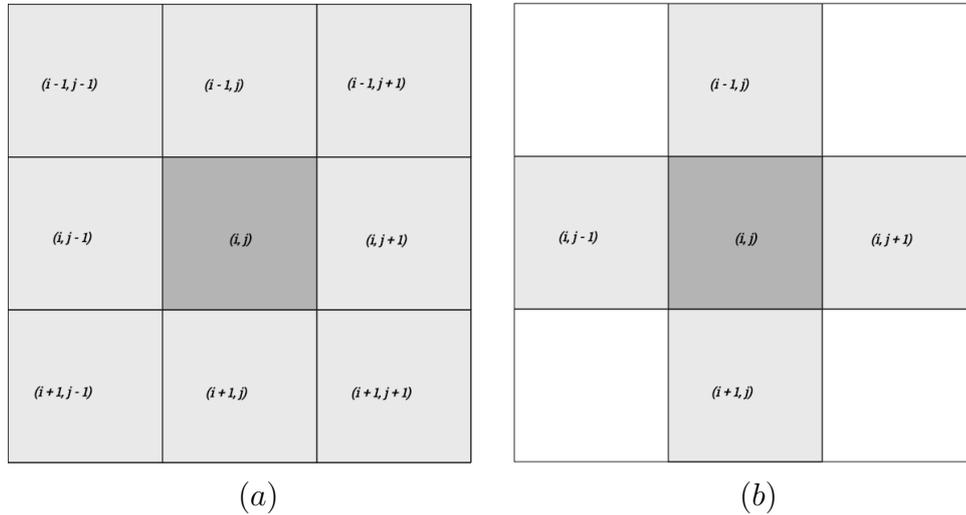
Fase de dispersão

Durante a fase de movimentação, os indivíduos se redistribuem no reticulado de acordo com alguma regra que depende do comportamento de movimentação da espécie. Vamos supor aqui que os indivíduos se movimentam no reticulado da seguinte maneira: em cada etapa de tempo, uma fração μ abandona o sítio x de origem e se dispersa de maneira equitativa para os sítios de uma vizinhança pré-determinada, de modo que a fração $1 - \mu$ de indivíduos permanece no sítio x de origem. Com isto, estamos supondo que o meio é homogêneo. Isto é, não há regiões de maior qualidade que atraiam os indivíduos ou outro fator que promova um movimento direcionado.

Entre as vizinhanças mais usadas estão a vizinhança de Moore, que considera os oito vizinhos mais próximos e a vizinhança de Neumann, que consiste dos quatro vizinhos

mais próximos. A Figura 15 ilustra esses dois tipos de vizinhança (DE VRIES et al., 2006).

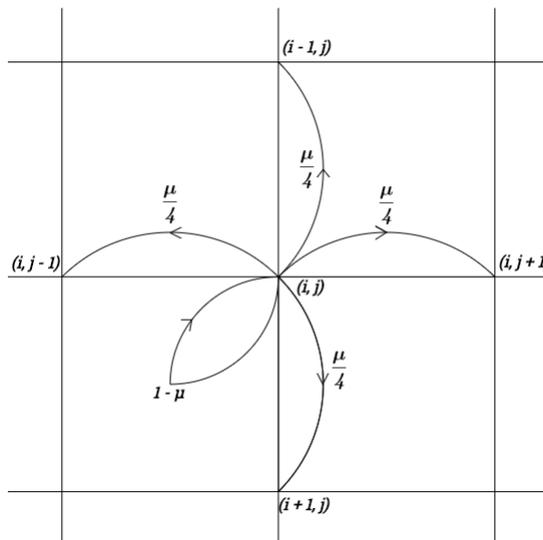
Figura 15 – Vizinhança de Moore (a) e Vizinhança de Neumann (b). O tom de cinza mais claro representa os sítios que pertencem à vizinhança do sítio central.



Fonte: Elaborado pelo autor.

Utilizando a vizinhança de Neumann, um esquema para descrever a movimentação dos indivíduos é ilustrado na Figura 16.

Figura 16 – Esquema de movimentação dos indivíduos.



Fonte: Elaborado pelo autor.

A fase de dispersão pode ser descrita através da seguinte equação:

$$H'_{x,t} = (1 - \mu)H_{x,t} + \frac{\mu}{4} \sum_{y \in V_x} H_{y,t}, \tag{5.1}$$

onde $H_{x,t}$ e $H'_{x,t}$ representam a densidade média de indivíduos no sítio x antes e depois da dispersão na geração t , respectivamente. μ representa a fração de indivíduos que abandona o sítio de origem.

Para os sítios dispostos na fronteira do domínio é necessário impor um conjunto de regras que descrevam a movimentação. Estas regras recebem o nome de Condições de Fronteira (CF). Usamos, neste trabalho, as chamadas condições de fronteira reflexivas. Neste tipo de CF, os indivíduos permanecem no interior do domínio, ou seja, não ultrapassam as fronteiras. Isso deve-se ao fato de o domínio não permitir a saída da população (por exemplo, em uma ilha), ou ainda, porque os indivíduos são dotados de algum mecanismo de percepção, que de alguma forma faz com que permaneçam neste domínio e ali se desenvolvam.

Fase de reação

Ocorrida a movimentação, descrevemos os processos da dinâmica populacional como mortalidade, crescimento, competição ou predação, etc, que ocorrem localmente (entre os indivíduos de cada sítio). Deste modo, a chamada fase reação é descrita por uma ou mais equações a diferenças, conforme a quantidade de espécies envolvidas, da forma

$$H_{x,t+1} = f(H'_{x,t}), \quad (5.2)$$

onde f é a função que descreve a dinâmica da população e $H'_{x,t}$, a densidade populacional no sítio x , no tempo t após a dispersão.

Neste capítulo, vamos propor um modelo de Redes de Mapas Acoplados para analisar os efeitos da estrutura do refúgio na evolução da resistência à cultura transgênica de uma população de insetos-praga. O domínio é composto por uma cultura composta por duas variedades de plantas: uma área de plantas geneticamente modificadas e a outra, com cultivo tradicional da mesma espécie (refúgio). Supomos a cultura transgênica e a não-transgênica possuem a mesma fenologia. Isto é, as duas variedades de cultura apresentam as mesmas etapas de crescimento. Além disso, nenhuma das culturas exerce atração sobre os insetos.

Diferentemente dos capítulos anteriores, nos quais a dinâmica de evolução foi estudada através de equações para as frações alélicas, neste modelo vamos considerar as densidades de indivíduos suscetíveis, heterozigotos e resistentes em reticulado bidimensional.

Uma questão de grande importância na formulação de modelos matemáticos diz respeito às escalas temporal e espacial adotadas. A escolha das escalas depende dos aspectos que se pretende enfatizar e elucidar.

Em uma RMA, em cada etapa de tempo ocorrem a movimentação e a reprodução. Assim, vamos considerar que uma unidade de tempo do modelo corresponde ao tempo de

uma geração do inseto-praga. Para a lagarta-do-cartucho, por exemplo, o ciclo de vida pode variar de 30 a 50 dias aproximadamente, dependendo da temperatura. A fase larval dura de 14 a 22 dias enquanto que a fase adulta tem duração de 10 a 12 dias.

A escolha da escala espacial deve ser feita de modo que a distribuição dos indivíduos, dentro do sítio, possa ser bem representada por uma densidade média. O tamanho do sítio deve ser estipulado quando a espécie em estudo for estabelecida. Dado o caráter teórico deste trabalho, não fixamos as dimensões do sítio. A vizinhança de um sítio x está relacionada com o comportamento de movimentação dos indivíduos.

Nos insetos lepidópteros, as lagartas apresentam uma movimentação de curto alcance quando comparada à movimentação dos indivíduos adultos e, por esse motivo, sua movimentação não será considerada no presente modelo. Os indivíduos adultos (borboletas ou mariposas), por sua vez, podem apresentar movimentos de curto ou longo alcance. Quando o ciclo de uma cultura se acaba, os indivíduos adultos são obrigados a percorrer longas distâncias em busca de outras culturas. Além disso, movimentos de maior alcance também podem ocorrer em algumas espécies de insetos quando a densidade populacional for baixa e a busca por parceiros reprodutivos exigir que se atravesse grandes distâncias ou quando houver escassez de recursos. Assumimos uma cultura com recursos suficientes para permitir a permanência dos insetos durante o tempo de observação. Desse modo, o domínio espacial consiste de uma plantação (uma ou mais propriedades contíguas) na qual consideramos a dinâmica espaço-temporal de uma população de insetos lepidópteros.

5.1 Movimentação Local

Nesta seção, vamos formular um modelo para espécies que apresentam movimentação local. Isto é, os adultos se dispersam apenas para os quatro sítios adjacentes. A etapa de movimentação dos adultos é descrita por:

$$\begin{cases} R'_{x,t} = (1 - \mu)AR_{x,t} + \frac{\mu}{4} \sum_{y \in V_x} AR_{y,t}, \\ S'_{x,t} = (1 - \mu)AS_{x,t} + \frac{\mu}{4} \sum_{y \in V_x} AS_{y,t}, \\ H'_{x,t} = (1 - \mu)AH_{x,t} + \frac{\mu}{4} \sum_{y \in V_x} AH_{y,t}, \end{cases} \quad (5.3)$$

onde $AR_{x,t}$, $AS_{x,t}$, $AH_{x,t}$ representam, respectivamente, as densidades de indivíduos adultos resistentes, suscetíveis e heterozigotos na posição $x = (i, j)$ no tempo t ; $R'_{x,t}$, $S'_{x,t}$, $H'_{x,t}$ denotam as respectivas densidades depois da movimentação. V_x representa a vizinhança para onde os indivíduos se movimentam, μ é a fração de indivíduos que deixa o sítio de origem a cada geração e $(1 - \mu)$ representa a fração de indivíduos que permanecem no sítio de origem.

Com estas equações para a etapa de movimentação, estamos considerando que não há uma direção preferencial para a movimentação. Isto é, os indivíduos não distinguem as

plantas transgênicas e se movimentam para qualquer direção, indistintamente. Podemos mostrar, que numa escala macroscópica, as equações que estamos utilizando correspondem a uma movimentação de difusão clássica.

A fase de reação é descrita por:

$$\begin{cases} p_{x,t+1} = \frac{R'_{x,t} + \frac{1}{2}H'_{x,t}}{R'_{x,t} + S'_{x,t} + H'_{x,t}}, \\ q_{x,t+1} = \frac{S'_{x,t} + \frac{1}{2}H'_{x,t}}{R'_{x,t} + S'_{x,t} + H'_{x,t}}, \\ A_{x,t+1} = \frac{1}{2} (R'_{x,t} + S'_{x,t} + H'_{x,t}), \\ AR_{x,t+1} = p_{x,t+1}^2 \frac{cA_{x,t+1}}{1+bA_{x,t+1}} r_x, \\ AH_{x,t+1} = 2p_{x,t+1}q_{x,t+1} \frac{cA_{x,t+1}}{1+bA_{x,t+1}} h_x, \\ AS_{x,t+1} = q_{x,t+1}^2 \frac{cA_{x,t+1}}{1+bA_{x,t+1}} s_x, \end{cases} \quad (5.4)$$

onde $p_{x,t+1}$ e $q_{x,t+1}$ são, respectivamente, as frequências dos alelos que conferem a resistência e a suscetibilidade dos indivíduos presentes no sítio x no tempo $t+1$; $AR_{x,t+1}$, $AH_{x,t+1}$ e $AS_{x,t+1}$ representam, respectivamente, a densidade de adultos resistentes, heterozigotos e suscetíveis no sítio x , no tempo $t+1$ e $A_{x,t+1}$ descreve a densidade de fêmeas adultas na população no sítio x , no tempo $t+1$. O parâmetro c corresponde ao número médio de ovos viáveis depositados por fêmea adulta; b representa o fator de competição intraespecífica das lagartas e r_x , s_x , h_x representam, respectivamente, os valores adaptativos que os indivíduos resistentes, suscetíveis e heterozigotos apresentam no sítio x . Observamos que os valores adaptativos dependem do sítio onde os indivíduos se encontram na área cultivada (transgênica ou de refúgio).

As duas primeiras equações de (5.4) calculam a frequência de cada alelo no sítio x , após a movimentação dos indivíduos adultos da geração t e antes da reprodução da geração $t+1$. A terceira equação de (5.4), soma todos os adultos que migraram para o sítio x e calcula a densidade de fêmeas que irá ovipositar para produzir a nova geração de lagartas no sítio x , na geração $t+1$. Após a oviposição, emergem as lagartas que irão competir por espaço e alimento para produzir a nova geração de adultos suscetíveis, resistentes e heterozigotos, representados nas três últimas equações de (5.4).

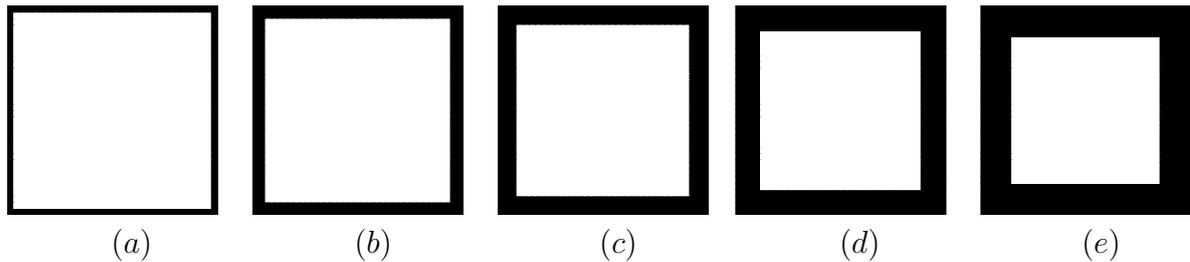
Vamos implementar as equações (5.3) e (5.4) para analisar a evolução da resistência para diferentes proporções e distribuições espaciais do refúgio.

- Refúgio disposto em torno da área cultivada.

No refúgio disposto em torno da área cultivada, consideramos faixas, de diferentes larguras, da cultura não-transgênica distribuídas em torno da área cultivada. Na Figura 17, ilustramos a área de refúgio com proporções: 11% ($\theta = 0,12$), 22% ($\theta = 0,28$), 32% ($\theta = 0,47$), 41% ($\theta = 0,69$) e 50% ($\theta = 1$) da área total cultivada. Correspondem a uma variação de 1 a 5 carreiras de sítios de refúgio em torno da cultura transgênica. A

distribuição espacial da cultura não-transgênica ou refúgio, é representada em preto e, em branco, a cultura transgênica.

Figura 17 – Distribuição do refúgio em torno da área cultivada representando em torno de $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$) da área total cultivada em ((a) - (e)), respectivamente.

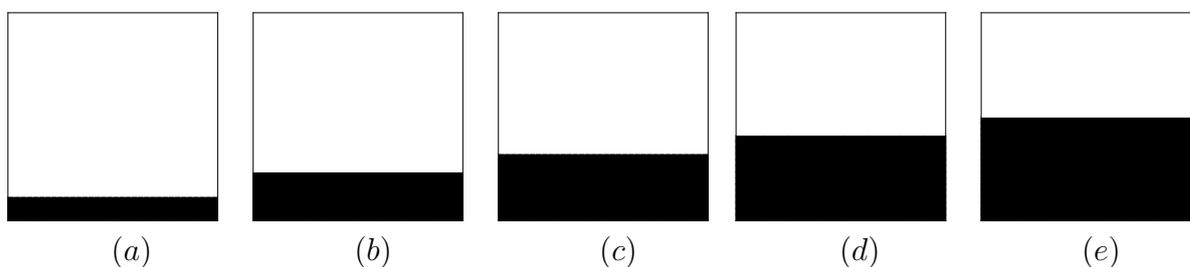


Fonte: Elaborado pelo autor.

- Refúgio disposto em um bloco na área cultivada.

Uma possibilidade para a distribuição do refúgio, muito utilizada pelos agricultores é a distribuição em blocos, na qual o refúgio é disposto em um bloco adjacente à área cultivada. Consideramos os diferentes tamanhos de blocos de refúgio, que representam, aproximadamente: 11% ($\theta = 0,12$), 22% ($\theta = 0,28$), 32% ($\theta = 0,47$), 41% ($\theta = 0,69$) e 50% ($\theta = 1$) da área total cultivada, respectivamente. A Figura 18 mostra as distribuições da área de refúgio adjacente à área da cultura transgênica.

Figura 18 – Distribuição do refúgio em bloco representando em torno de $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$) da área total cultivada em ((a) - (e)), respectivamente.



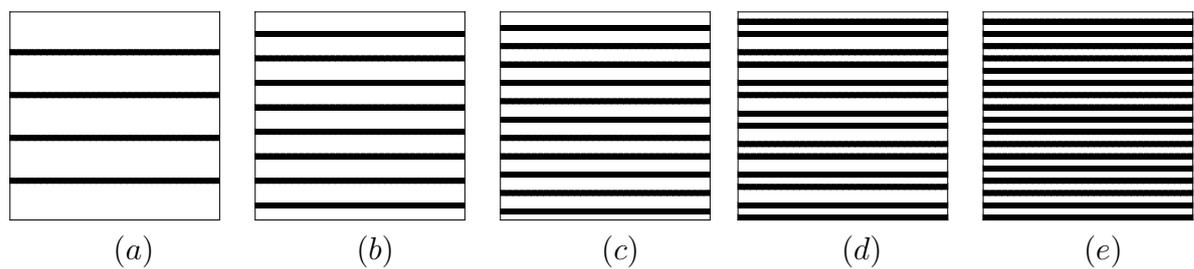
Fonte: Elaborado pelo autor.

- Refúgio disposto em faixas na área cultivada.

Para esta configuração, inserimos a área de refúgio em faixas intercalando faixas da cultura não-transgênica em meio à cultura transgênica. As faixas de refúgio têm a

mesma largura (correspondente à largura de um sítio). Aumentamos a proporção de refúgio, aumentando o número de faixas de cultura não transgênica de modo a obter, aproximadamente, as proporções: 11% ($\theta = 0,12$ com 4 faixas), 22% ($\theta = 0,28$ com 8 faixas), 32% ($\theta = 0,47$ com 11 faixas), 41% ($\theta = 0,69$ com 14 faixas) e 50% ($\theta = 1$ com 17 faixas) da área total a ser cultivada. A figura 19 mostra as distribuições das faixas de refúgio.

Figura 19 – Distribuição do refúgio em faixas de aproximadamente $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$) da área total cultivada em ((a) - (e)), respectivamente.

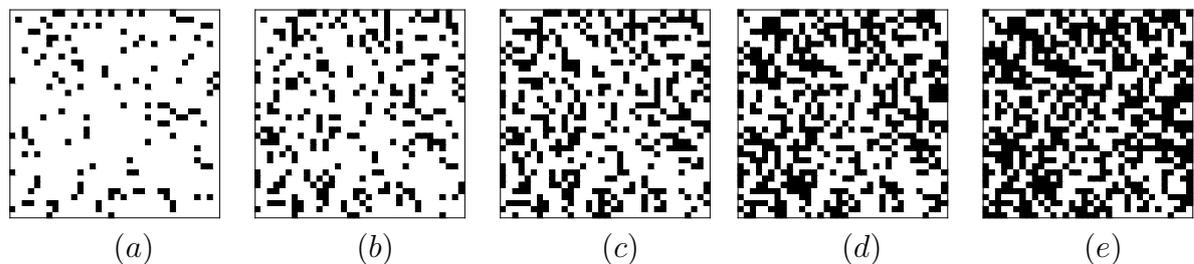


Fonte: Elaborado pelo autor.

- Refúgio disposto aleatoriamente na área cultivada.

Consideraremos uma distribuição aleatória da área de refúgio na região cultivada, inserindo sítios de refúgio, ao acaso, na proporção de, aproximadamente: 11% ($\theta = 0,12$), 22% ($\theta = 0,28$), 32% ($\theta = 0,47$), 41% ($\theta = 0,69$) e 50% ($\theta = 1$) do total de sítios (Figura 20 (a - e)).

Figura 20 – Distribuição aleatória do refúgio representando, aproximadamente: (a) $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), (b) $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), (c) $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), (d) $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e (e) $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$) da área total cultivada.



Fonte: Elaborado pelo autor.

5.1.1 Resultados

Implementamos as equações (5.3) e (5.4) para um domínio de 34×34 sítios com os quatro tipos de configuração de refúgio. Consideramos o habitat com condições de fronteira reflexivas e 50 gerações em todas as simulações. Os resultados serão mostrados através de gráficos que ilustram a frequência de indivíduos resistentes, suscetíveis e heterozigotos em todo o domínio, em função do tempo. Isto é, calculamos:

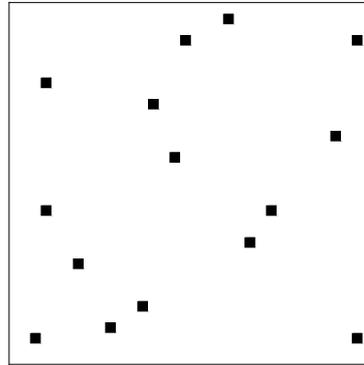
$$R_t^T = \frac{\Sigma AR_{x,t}}{\Sigma AR_{x,t} + \Sigma AS_{x,t} + \Sigma AH_{x,t}}, \quad (5.5)$$

com somas sobre x , que representa a fração de resistentes em todo o domínio, no tempo t . Equivalentemente, calculamos a frequência para os outros genótipos (suscetível e heterozigoto). Além destes gráficos, apresentamos também, o tempo para o alelo que confere a resistência atingir a frequência de $\frac{1}{2}$ e a distribuição espacial dos indivíduos resistentes, suscetíveis e heterozigotos para algumas etapas de tempo.

Como condição inicial, consideramos pequenas inoculações de indivíduos suscetíveis e heterozigotos distribuídas de forma aleatória no domínio. Em cada sítio escolhido para ser inicialmente inoculado, inserimos 49 indivíduos suscetíveis e 1 indivíduo heterozigoto. Desta forma, inicialmente não existem indivíduos resistentes no domínio. No entanto, uma baixa frequência do alelo que confere a resistência está presente nos indivíduos heterozigotos. A Figura 21, mostra a distribuição inicial dos indivíduos. Para evitar efeitos decorrentes de condições iniciais diferentes, utilizamos uma “semente” para gerar a mesma distribuição inicial em todas as simulações.

Os parâmetros da dinâmica vital são fixados em $b = 0,5$ e $c = 400$. Vamos considerar que os indivíduos suscetíveis têm excelente *fitness* no refúgio porém, não sobrevivem na cultura transgênica. Isto é, $s_2 = 1$ e $s_1 = 0$. Os indivíduos resistentes possuem valor adaptativo alto no transgênico bem como no refúgio, de modo que $r_1 = 0,9$ e $r_2 = 0,8$. Os heterozigotos, por sua vez, têm baixo *fitness* no transgênico ($h_1 = 0,05$) e alto valor adaptativo no refúgio ($h_2 = 0,9$). A fração de indivíduos que se movimenta é fixa em $\mu = 0,3$.

Figura 21 – Distribuição inicial aleatória dos indivíduos suscetíveis e heterozigotos.



Fonte: Elaborado pelo autor.

5.1.1.1 Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em torno da área cultivada

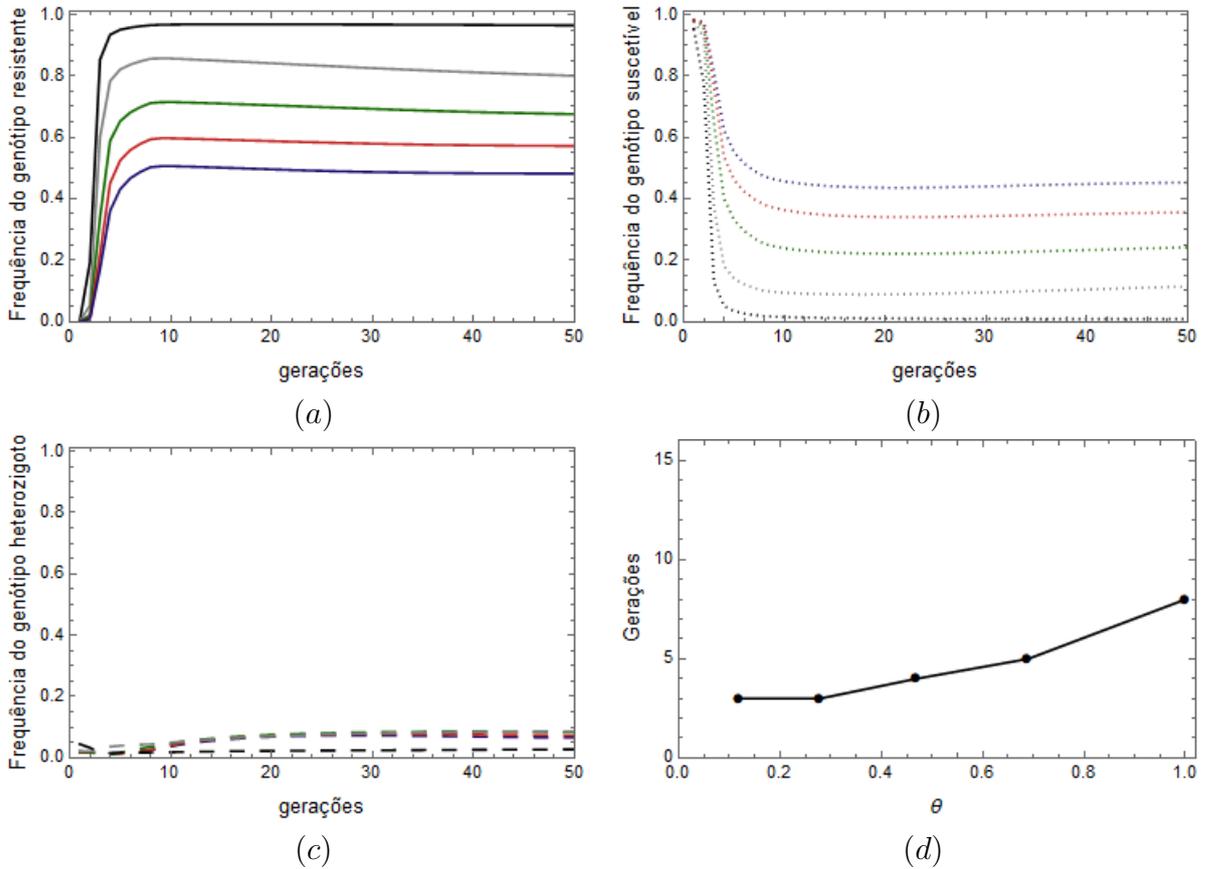
Na Figura 22 observamos que um aumento na porcentagem da área de refúgio causa uma diminuição na frequência assintótica do genótipo resistente e um aumento na frequência assintótica do genótipo suscetível. São observadas baixas frequências do genótipo heterozigoto, Figura 22 (c), para todos os tamanhos de refúgio. Podemos notar ainda a coexistência dos três genótipos para todos os valores de θ .

Observamos que na cultura transgênica temos praticamente somente o alelo resistente, enquanto que no refúgio, praticamente só o suscetível. O valor numérico da frequência do genótipo suscetível depois de algum tempo se estabiliza praticamente na fração da área de refúgio, uma vez que a dinâmica local predomina em cada sítio. Na região de interface devemos ter alguns heterozigotos. Estes resultados são consequência da movimentação local dos indivíduos e da configuração espacial do refúgio que não favorecem a mistura dos indivíduos com diferentes genótipos. Assim, a diminuição na frequência do genótipo resistente e aumento na frequência do suscetível, se deve ao fato de que, na região de refúgio os indivíduos suscetíveis não sofrem nenhum tipo de pressão seletiva, ao contrário do que ocorre para os indivíduos resistentes e heterozigotos nesta área. Ou seja, aumentando a região de refúgio estamos proporcionando condições mais favoráveis para o desenvolvimento dos indivíduos suscetíveis.

Na Figura 22 (d), é mostrado o tempo necessário para o alelo que confere a resistência atingir a frequência de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Notamos que a proporção de área de refúgio retarda a evolução da resistência.

Na Figura 23, apresentamos a distribuição espacial dos indivíduos resistentes, suscetíveis e heterozigotos, em diferentes tempos. Com o passar do tempo, as maiores densidades dos indivíduos resistentes encontram-se na área transgênica (Figura 23 (a - c)). Os indivíduos suscetíveis ficam concentrados na área de refúgio (Figura 23 (d - f)) e a densidade dos indivíduos heterozigotos é maior na interface entre as áreas de refúgio e

Figura 22 – (a), (b) e (c) Frequência dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto em função do tempo, respectivamente, para refúgio disposto em torno da área cultivada. A cor preta representa $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), cinza representa $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), verde representa $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), vermelho representa $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e azul representa $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$). (d) Tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$ e $c = 400$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

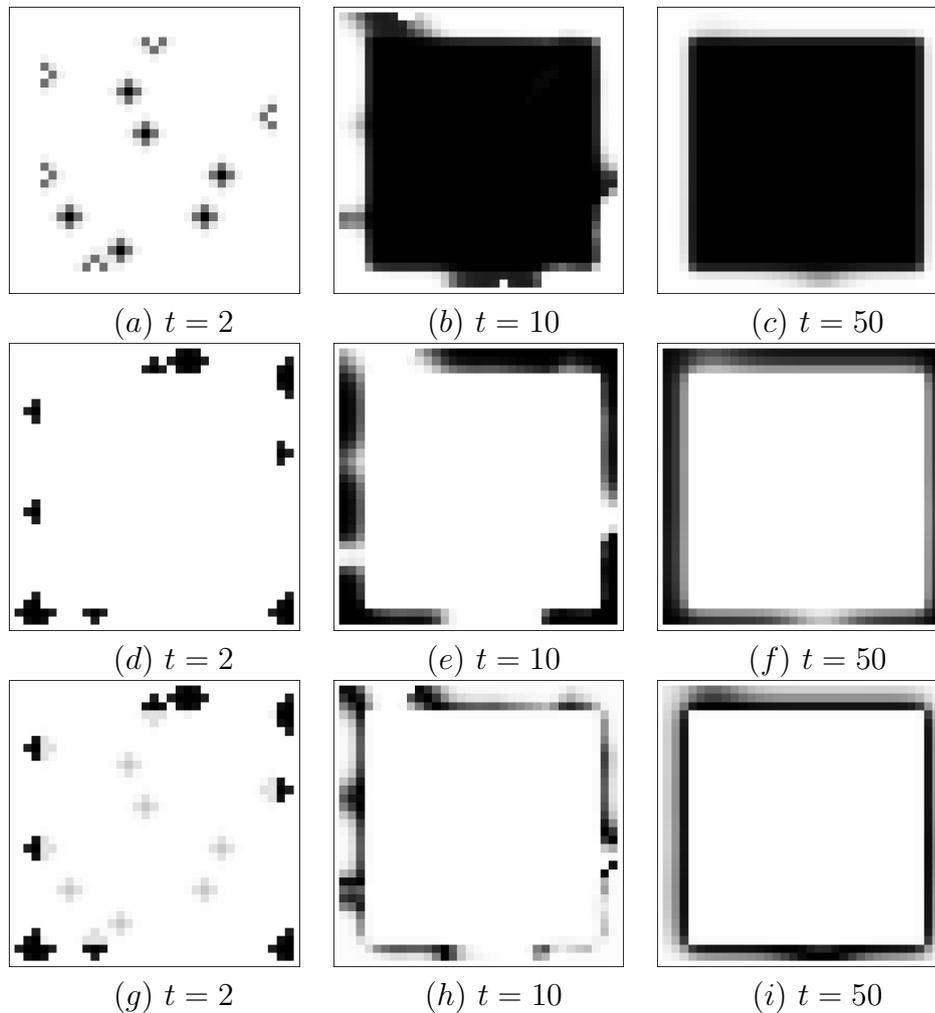
transgênica ((Figura 23 (g - i)).

5.1.1.2 Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em um bloco adjacente à área cultivada

Nesta configuração de refúgio observamos, nas Figuras 24 (a) e (b), um decréscimo na frequência assintótica de lagartas resistentes e um aumento na frequência assintótica de lagartas suscetíveis. A frequência de lagartas heterozigotos não sofre grandes alterações com o aumento da área de refúgio. Diferentemente do caso para o refúgio em torno da área cultivada, nesta configuração, observamos uma menor frequência do genótipo resistente para a porcentagem de refúgio $N_2 = 11\%$ (linha contínua preta).

O tempo para que a frequência do alelo que confere a resistência atinja $\frac{1}{2}$ (Figura

Figura 23 – Distribuição espacial dos indivíduos na área cultivada para diferentes etapas de tempo, considerando o refúgio disposto em torno da cultura transgênica. (a) - (c) Indivíduos resistentes, (d) - (f) indivíduos suscetíveis e (g) - (h) indivíduos heterozigotos. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$ e $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$).



Fonte: Elaborado pelo autor.

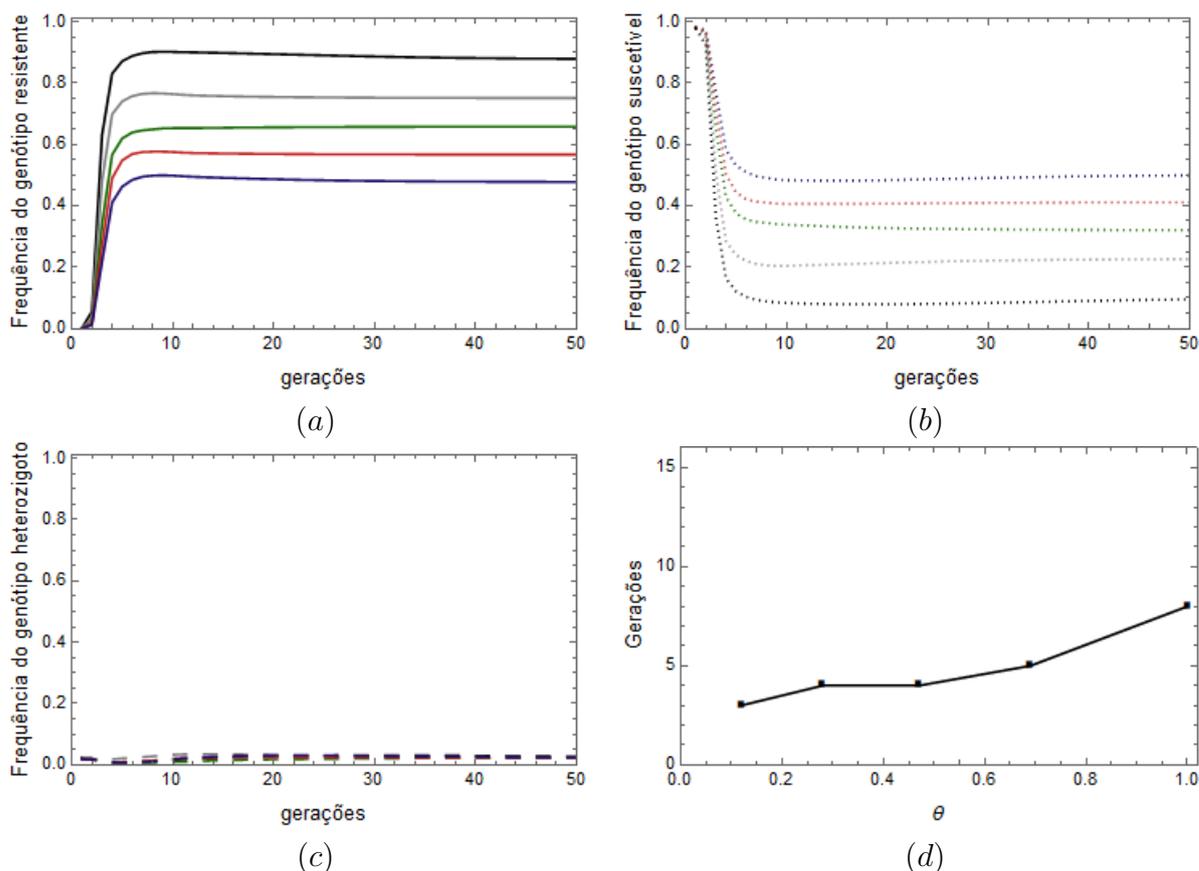
24 (d)), cresce com θ .

A Figura 25 apresenta a distribuição espacial dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto, para o refúgio disposto em um bloco adjacente à cultura transgênica. Novamente notamos que os indivíduos resistentes apresentam maiores densidades na área transgênica (Figura 25 (a - c)). Os indivíduos suscetíveis ficam restritos à área de refúgio (Figura 25 (d - f)) e os heterozigotos estão presentes em uma estreita faixa, na fronteira entre a área de refúgio e a área transgênica (Figura 25 (g - i)).

5.1.1.3 Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em faixas na área cultivada

A Figura 26 ilustra os resultados obtidos para o refúgio uniformemente distribuído em faixas pelo habitat. Observamos na Figura 26 (a) que, para baixas porcentagens de

Figura 24 – (a), (b) e (c) Frequência dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto em função do tempo, respectivamente, para refúgio disposto em bloco adjacente à cultura. A cor preta representa $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), cinza representa $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), verde representa $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), vermelho representa $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e azul representa $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$). (d) Tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$ e $c = 400$.



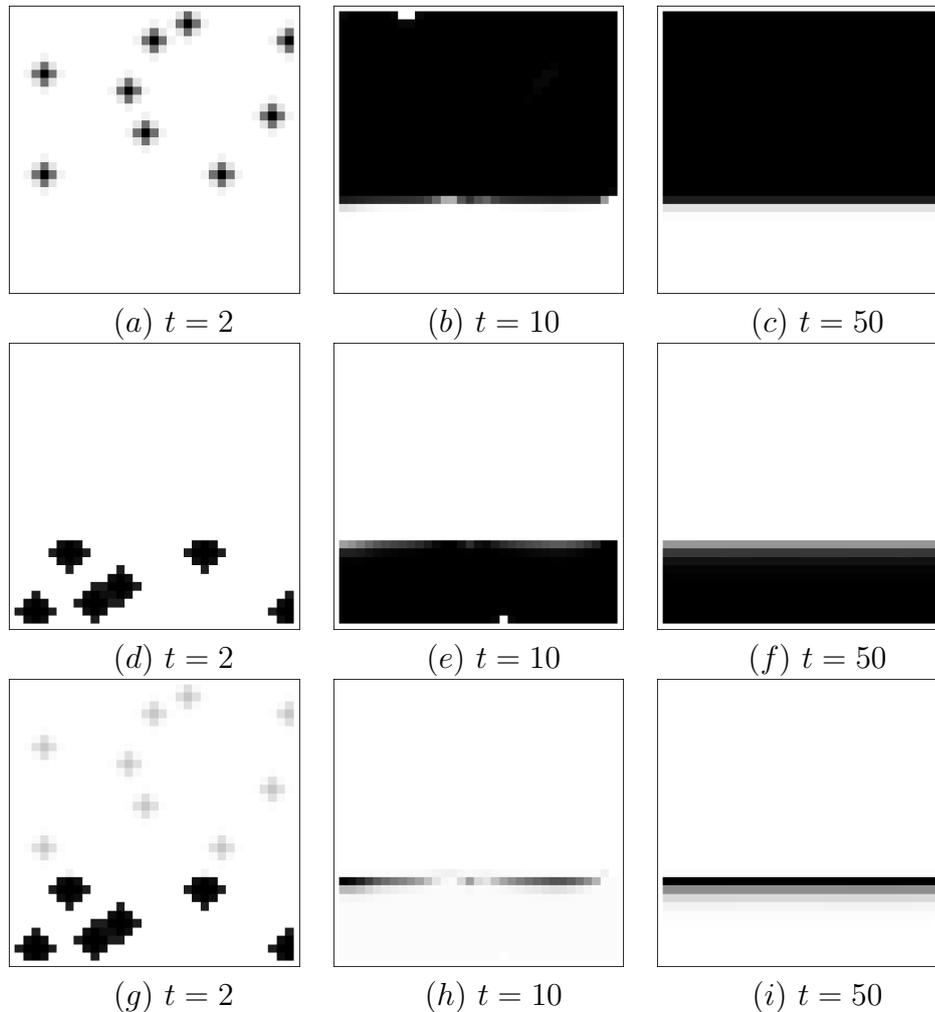
Fonte: Elaborado pelo autor.

refúgio, a frequência das lagartas resistentes cresce e atinge o valor 1 muito rapidamente. À medida que a proporção de refúgio cresce, a frequência do genótipo resistente cresce cada vez mais lentamente. No entanto, tende ao valor 1 em todos os casos. Consequentemente, a frequência dos suscetíveis decai, muito rapidamente para uma pequena fração de refúgio, tendendo a zero com o passar do tempo (Figura 26 (b)). A fração de indivíduos heterozigotos (Figura 26 (c)) apresenta um aumento inicial e posteriormente tende a zero.

Notamos, pela Figura 26 (d), que em poucas gerações o alelo que concede a resistência atinge a frequência de $\frac{1}{2}$, para os valores de θ considerados.

Na distribuição espacial dos indivíduos considerando o refúgio distribuído em faixas (Figura 27) notamos que, as maiores densidades do genótipo resistente se encontram na

Figura 25 – Distribuição espacial dos indivíduos na área cultivada para diferentes etapas de tempo, considerando o refúgio estruturado em um bloco adjacente a cultura transgênica. Em (a) - (c) indivíduos resistentes, (d) - (f) indivíduos suscetíveis e (g) - (h) indivíduos heterozigotos. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$ e $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$).

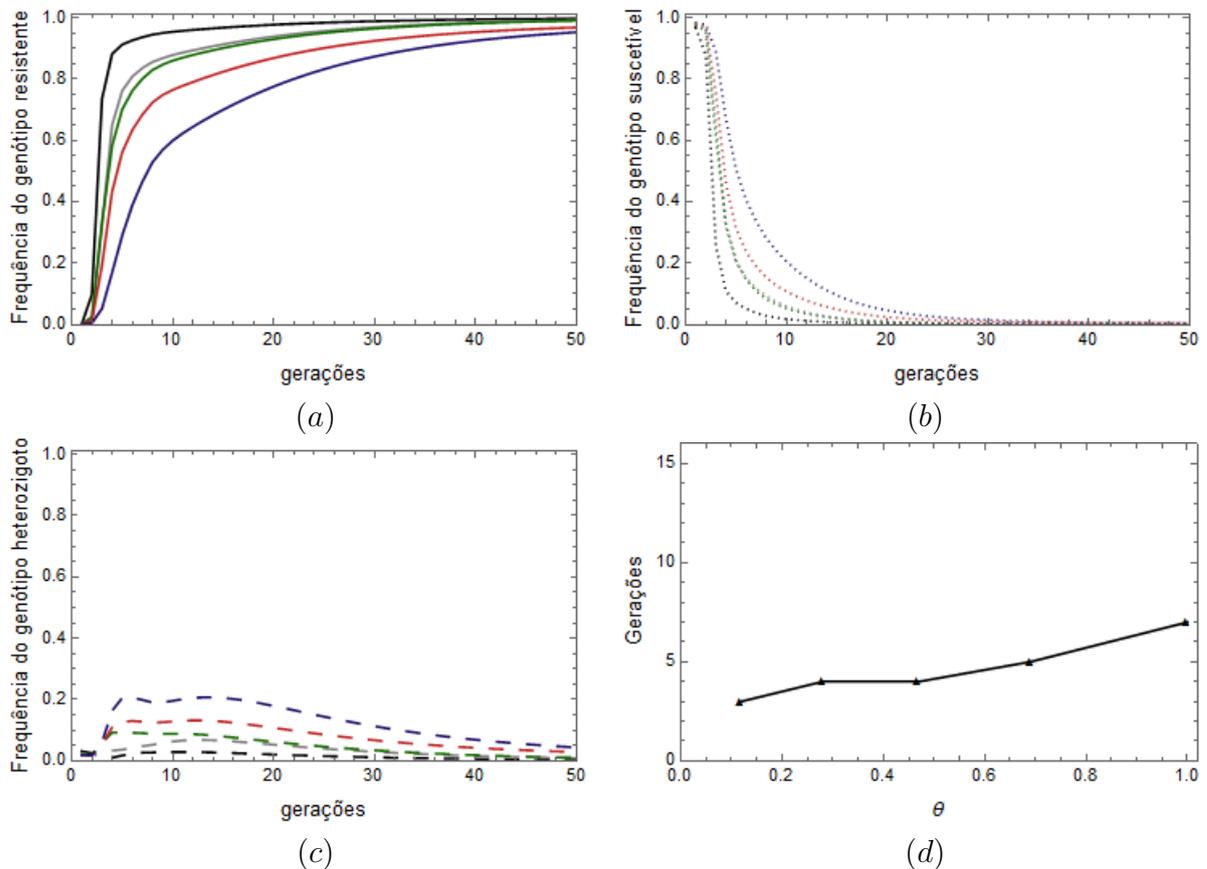


Fonte: Elaborado pelo autor.

área transgênica. Porém, observamos uma densidade considerável deste genótipo também no refúgio (Figura 27 (a - c)). A densidade dos suscetíveis é bem menor e se concentra nas faixas de refúgio (Figura 27 (d - f)). Os indivíduos heterozigotos possuem baixas concentrações nas faixas de refúgio (Figura 27 (g - i)).

A configuração em listras é muito mais eficiente que as outras duas analisadas anteriormente em permitir a mistura entre os alelos resistente e suscetível, pois a área de mistura é muito maior. Como os resistentes são em média mais aptos, a mistura acaba desfavorecendo os suscetíveis. Isto se vê também no fato de que em tempos intermediários a frequência dos heterozigotos alcança valores maiores do que nos casos precedentes. Conforme vimos nos outros casos, a movimentação local não é capaz de promover a

Figura 26 – (a), (b) e (c) Frequência dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto em função do tempo, respectivamente, para refúgio disposto em faixas intercaladas na cultura. A cor preta representa $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), cinza representa $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), verde representa $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), vermelho representa $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e azul representa $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$). (d) Tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$ e $c = 400$.



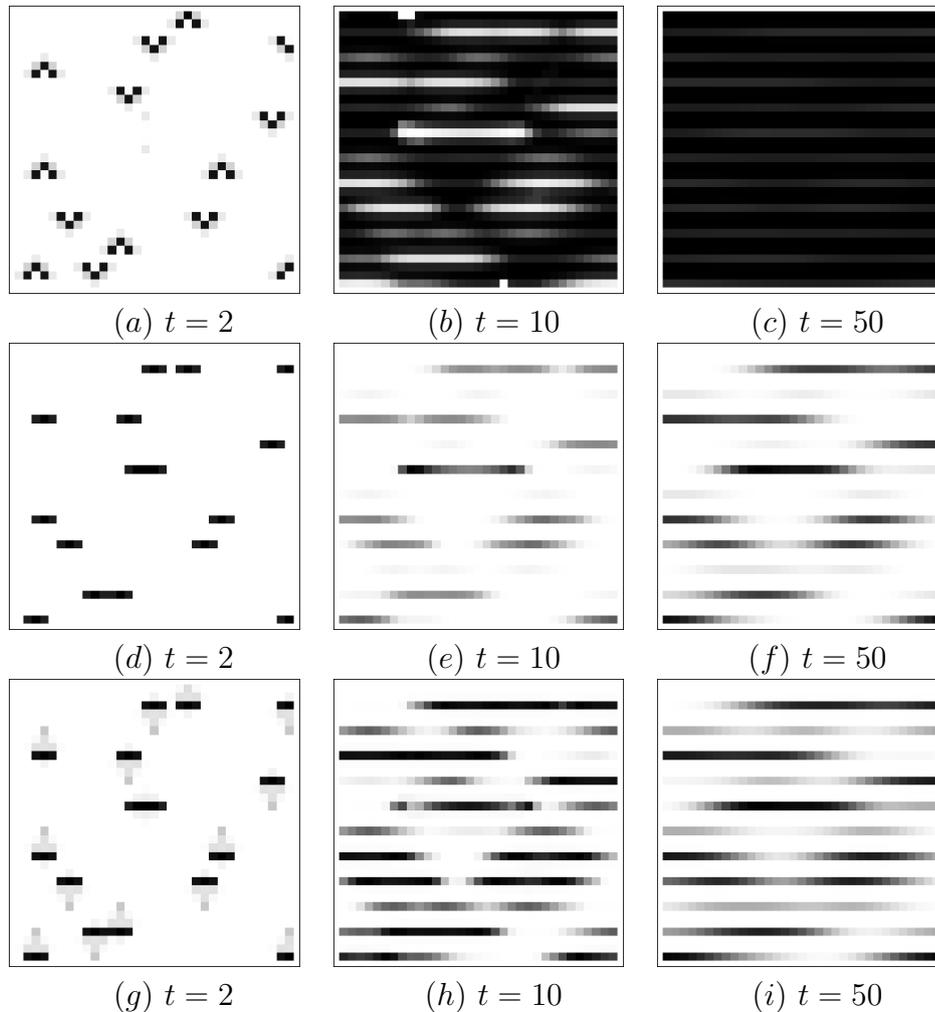
Fonte: Elaborado pelo autor.

mistura, mas a forma do refúgio, sim. Neste caso, a mistura dos indivíduos promove a resistência.

5.1.1.4 Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto aleatoriamente na área cultivada

Observamos pela Figura 28 (a) que, para a configuração de refúgio aleatória, a frequência do genótipo resistente cresce muito rapidamente e assume valores elevados para porcentagens de área de refúgio baixas. À medida que aumentamos a porcentagem de refúgio, a frequência assintótica deste genótipo diminui. A frequência do genótipo suscetível, ilustrada na Figura 28 (b), assume valores assintóticos próximos de zero, exceto para $\theta = 1$. Os indivíduos heterozigotos apresentam uma maior frequência quando

Figura 27 – Distribuição espacial dos indivíduos na área cultivada para diferentes etapas de tempo, considerando o refúgio disposto em faixas intercaladas com a cultura transgênica. Em (a) - (c) indivíduos resistentes, (d) - (f) indivíduos suscetíveis e (g) - (h) indivíduos heterozigotos. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$ e $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$).

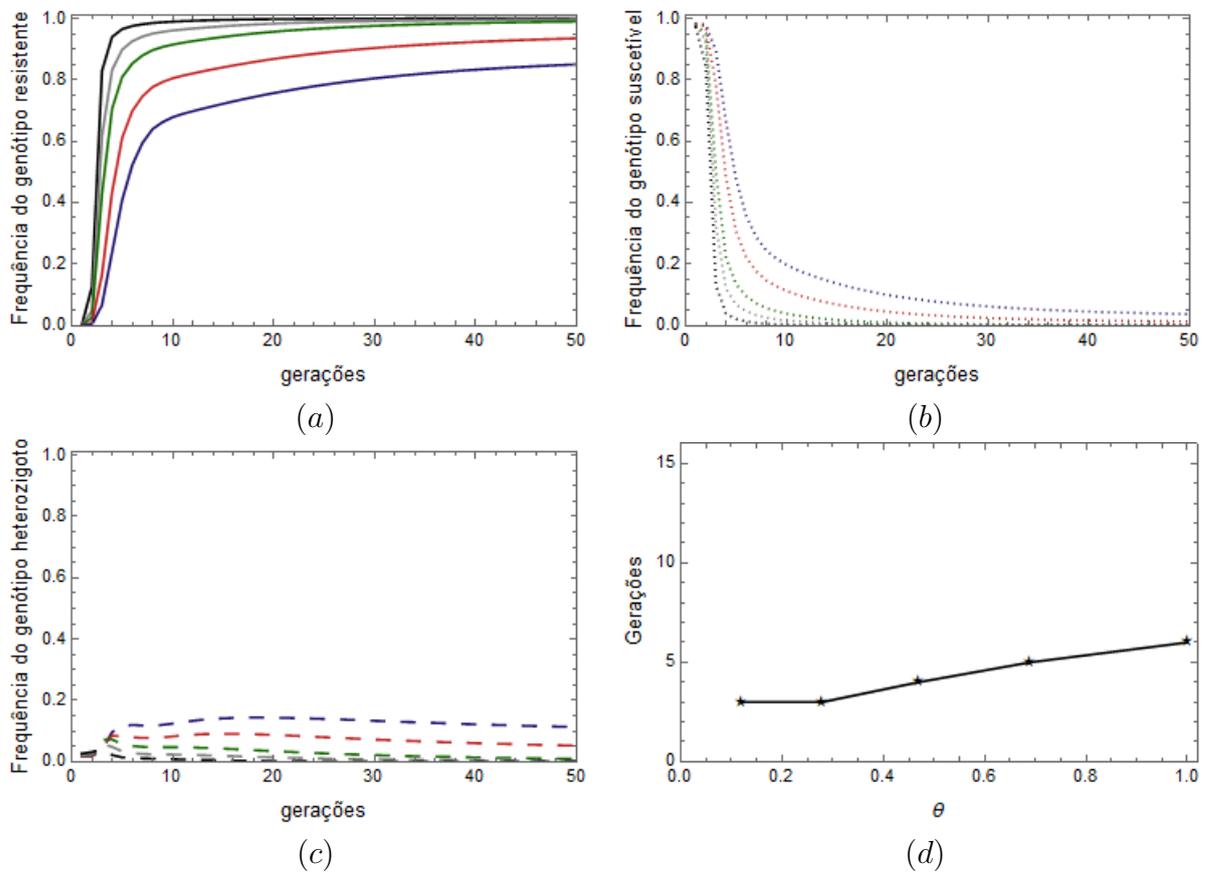


Fonte: Elaborado pelo autor.

comparados aos suscetíveis, para altas proporções de refúgio. Os resultados são parecidos com o caso em listras, em que houve mais mistura entre suscetíveis e resistentes, apesar da movimentação local.

Na Figura 29 estão expostas as distribuições espaciais dos indivíduos resistentes, suscetíveis e heterozigotos para a configuração de refúgio aleatória. Notamos, pelas Figuras 29 (a - c), que as densidades dos indivíduos resistentes são, inicialmente, baixas. Com o passar do tempo, essas densidades aumentam e os indivíduos resistentes passam a estar heterogeneamente distribuídos por todo o domínio. A distribuição dos indivíduos suscetíveis (Figuras 29 (d - f)) e dos heterozigotos (Figuras 29 (g - i)) é heterogênea, apresentando pequenas aglomerações distribuídas no domínio.

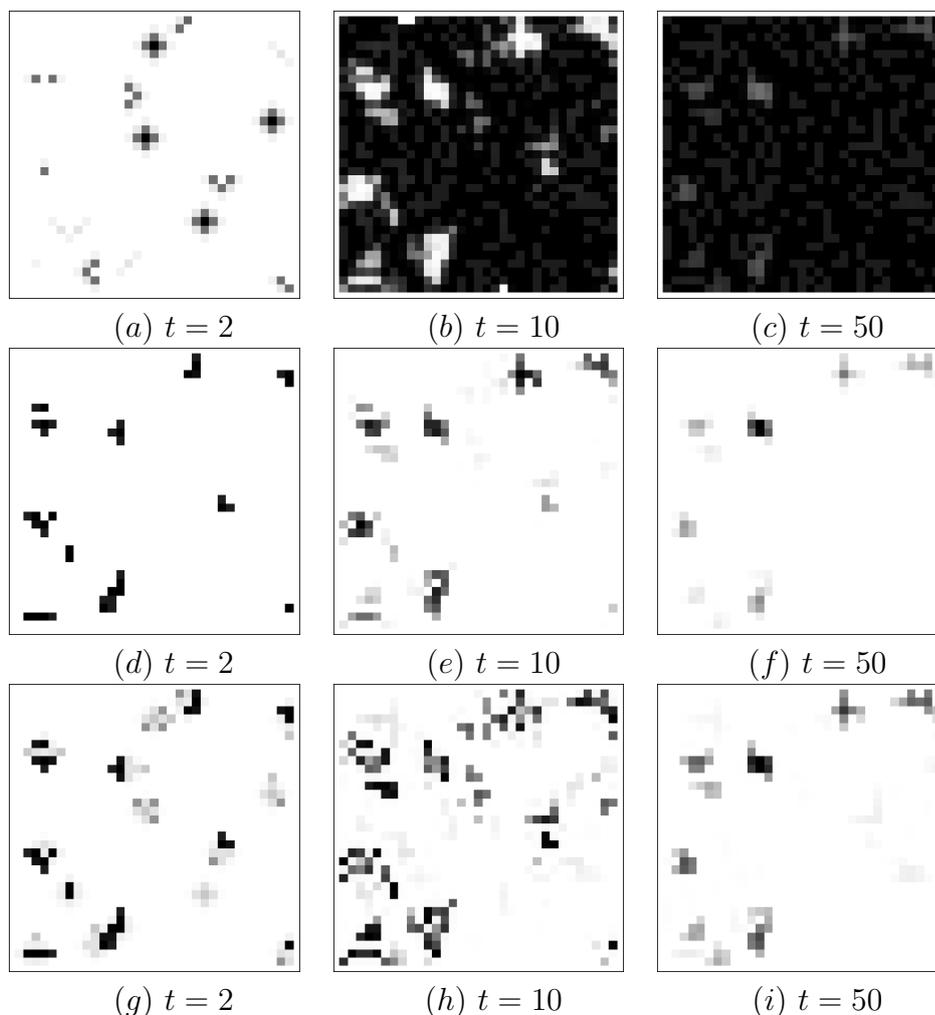
Figura 28 – (a), (b) e (c) Frequência dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto em função do tempo, respectivamente, para o refúgio distribuído aleatoriamente na área cultivada. A cor preta representa $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), cinza representa $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), verde representa $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), vermelho representa $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e azul representa $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$). (d) Tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$ e $c = 400$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

Os resultados obtidos para as quatro diferentes configurações de refúgio, podem ser comparados aos resultados da Figura 7 (a), que ilustra a dinâmica dos indivíduos sem estrutura espacial. Observamos na Figura 7 (a), que para valores de $0 \leq \theta \lesssim 0,57$ ocorre somente a persistência de indivíduos resistentes e para valores de $0,57 \lesssim \theta \leq 1$, a persistência de indivíduos suscetíveis também é observada. Para as configurações com o refúgio em torno da área cultivada e em forma de bloco observamos a coexistência dos três genótipos para todos os valores de θ considerados. Devemos ressaltar, no entanto, que os suscetíveis ficam confinados ao refúgio e, os resistentes, ao transgênico. Nas configurações de faixas e quando o refúgio está distribuído aleatoriamente, ocorre a persistência apenas de indivíduos resistentes para valores pequenos de θ ($\theta = 0,12$, $\theta = 0,28$ e $\theta = 0,47$),

Figura 29 – Distribuição espacial dos indivíduos na área cultivada para diferentes etapas de tempo, considerando o refúgio distribuído aleatoriamente entre a cultura transgênica. Em (a) - (c) indivíduos resistentes, (d) - (f) indivíduos suscetíveis e (g) - (h) indivíduos heterozigotos. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$ e $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$).



Fonte: Elaborado pelo autor.

fato que também foi observado na Figura 7 (a). Quando θ é maior ($\theta = 0,69$ e $\theta = 1$), ocorre a coexistência dos três genótipos nestas configurações.

Na Figura 30, mostramos uma comparação do tempo necessário para que a frequência do alelo que concede a resistência atinja $\frac{1}{2}$, para três diferentes conjuntos de valores adaptativos. Em todos os casos, fixamos $s_1 = 0$ e $s_2 = 1$. Em (a), utilizamos os mesmos parâmetros das figuras anteriores: $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$ e $r_2 = 0,8$. Na Figura 30 (b), consideramos os parâmetros do *Caso II* do Capítulo 4: $h_1 = 0,3$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,8$ e $r_2 = 0,3$ e, para a Figura 30 (c), consideramos parâmetros do *Caso III* do Capítulo 4: $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,5$, $r_2 = 0,8$.

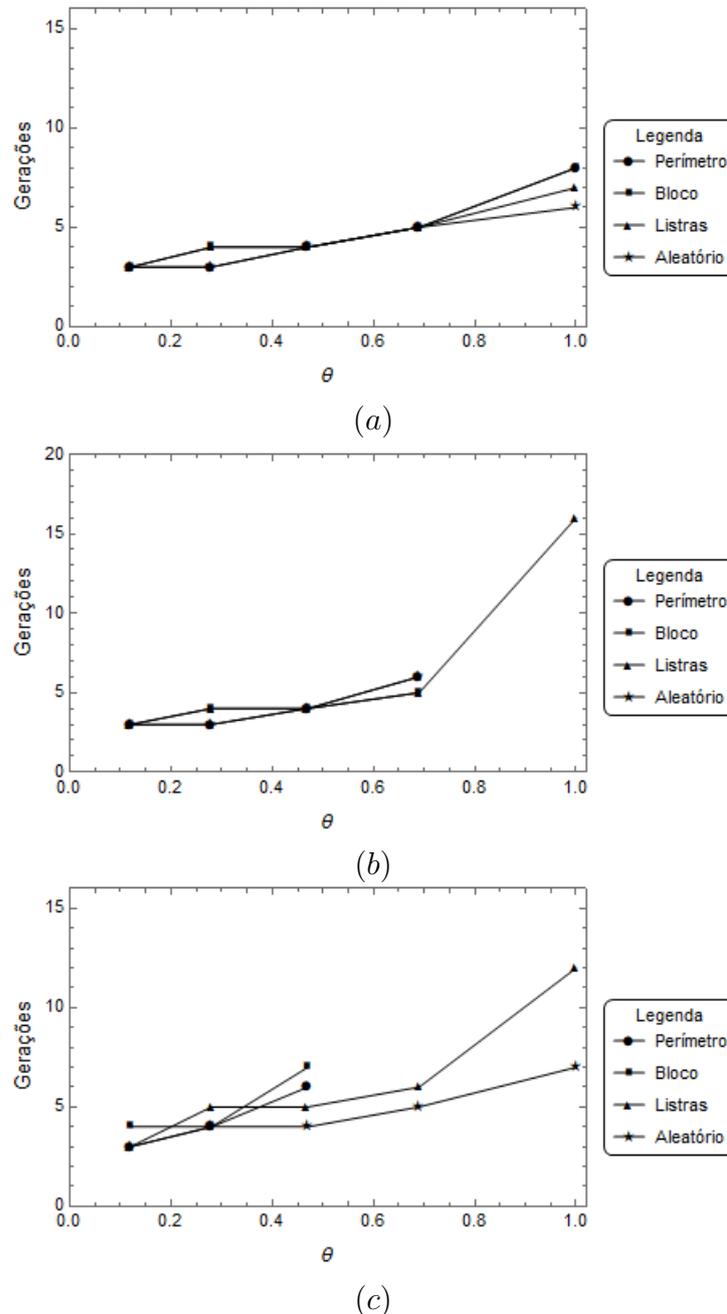
Observamos, na Figura 30 (a), que aumentos na porcentagem de refúgio, retardam

a evolução da resistência. Notamos também que o refúgio distribuído em torno e em um bloco adjacente à cultura são as estruturas de refúgio mais adequadas para frear a evolução da resistência. Por outro lado, as estruturas de refúgio que apresentaram os piores resultados foram as de faixas e aleatórias. Nos casos de bloco e em torno, os resistentes se multiplicam na área transgênica, praticamente sem interferência dos suscetíveis. Por outro lado, nos outros dois casos aconteceu interferência com os suscetíveis, mas, devido aos valores dos parâmetros, esta não foi suficiente para conter a expansão dos resistentes. O retardamento no crescimento do alelo resistente que foi observado não é devido à mistura genética com os suscetíveis, mas simplesmente porque a densidade de equilíbrio no refúgio é maior que a densidade de equilíbrio no transgênico.

Observamos, pela Figura 30 (b), que os melhores resultados correspondem às configurações de refúgio em torno da área cultivada, em bloco e distribuído aleatoriamente. Com estas configurações, quando $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$), o alelo que confere a resistência não alcançou um valor próximo de $\frac{1}{2}$ durante as 50 gerações consideradas. Isto acontece porque, sem considerar a movimentação, o valor de equilíbrio da proporção de alelo resistente na população total é menor que $1/2$. Com os valores considerados para os parâmetros, a densidade de equilíbrio em um sítio transgênico é aproximadamente 318, enquanto em um sítio do refúgio é um pouco maior: 398. Portanto, com $\theta = 1$ (áreas iguais de refúgio e transgênico), há em toda a plantação mais indivíduos suscetíveis do que resistentes. O fato de p não ter atingido o valor $1/2$ não foi causado pela mistura com os suscetíveis, já que estes ficaram segregados à área de refúgio. A causa é simplesmente o fato de que a densidade de equilíbrio na área de refúgio ser maior do que na transgênica.

Na Figura 30 (c), os piores cenários para retardar a evolução da resistência são quando o refúgio está aleatoriamente distribuído ou quando aparece em faixas. Nestas duas configurações, em poucas gerações, notamos que este alelo atinge a frequência de $\frac{1}{2}$. As configurações que mais retardaram a evolução da resistência foram a de bloco e quando o refúgio se encontra em torno da área cultivada. Notamos que para $\theta = 0,69$ e $\theta = 1$, o alelo que confere a resistência não atinge a frequência de $\frac{1}{2}$. Observamos que, com esses valores de parâmetros, a densidade de equilíbrio em cada sítio de refúgio é cerca de 398, enquanto que em um sítio de transgênico é bem menor: 198. Caso desprezemos a movimentação, p fica menor que $1/2$ se $\theta > 0,497$. Portanto, não parece ser o refúgio que freou o aparecimento da resistência. No caso de listras e aleatório parece ter havido, de fato, alguma mistura entre suscetíveis e resistentes, mas o resultado da Figura 30(c) parece indicar que, ao contrário do que seria esperado no modelo do Capítulo 4, a mistura não é grande o suficiente para que os resistentes sejam extintos.

Figura 30 – Tempo necessário para a frequência do alelo que confere a resistência atingir a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ , para as diferentes configurações de refúgio. Parâmetros: (a): $s_1 = 0, s_2 = 1, h_1 = 0,05, h_2 = 0,9, r_1 = 0,9, r_2 = 0,8$; (b): $s_1 = 0, s_2 = 1, h_1 = 0,3, h_2 = 0,9, r_1 = 0,8, r_2 = 0,3$ e (c): $s_1 = 0, s_2 = 1, h_1 = 0,05, h_2 = 0,9, r_1 = 0,5, r_2 = 0,8$. Demais parâmetros: $\mu = 0,3, b = 0,5$ e $c = 400$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

5.2 Dispersão Não-Local

No modelo estudado na seção anterior, várias hipóteses simplificadoras – sempre necessárias em modelagem matemática – ficam implícitas: a dispersão dos indivíduos

adultos ocorre por difusão; a reprodução e a dispersão ocorrem na mesma escala de tempo; a movimentação está restrita à vizinhança. Para efeito de estudo de evolução, fica implícito, nesse modelo, que a área em que ocorre a mistura dos indivíduos (que é dada pela movimentação) equivale à área de uma vizinhança.

Vamos considerar agora, espécies nas quais os indivíduos se dispersam em uma área maior no domínio do que suposto anteriormente. Apesar de ainda considerarmos que a reprodução ocorre entre os indivíduos presentes em cada sítio, ocorre uma interação dos indivíduos em uma região espacial maior do que no modelo da seção anterior uma vez que os indivíduos percorrem distâncias maiores.

Para descrever a movimentação de longo alcance, introduzimos um parâmetro K , inteiro e positivo. Consideramos que os adultos se movimentam, de acordo com as equações (5.3), K vezes no intervalo de tempo de uma geração. Após K movimentações, ocorre a reprodução. Ou seja, da geração t à geração $t + 1$, período de um ciclo de vida da população em estudo, assumimos que existam K unidades de tempo intermediárias, em que ocorre a movimentação dos indivíduos. Com isto, a área ocupada pelo indivíduos que emergiram em um sítio e , portanto, a vizinhança de cada sítio fica composta de $\sum_{m=1}^K 4m$ sítios, o que confere um caráter não local para a movimentação. Apesar de cada passo intermediário de movimentação corresponder a um movimento difusivo, ao final das K etapas, a distribuição dos indivíduos não corresponde à de um movimento de difusão. A difusão, ainda que com alto coeficiente, produz uma distribuição local dos indivíduos a cada etapa de tempo. O que obtemos aqui, é uma movimentação de longo alcance com núcleo de redistribuição gaussiano. Este modelo destina-se tanto a espécies que se movimentam numa escala de tempo mais rápida do que a reprodução, como a espécies que desenvolvem um movimento de longo alcance.

Dessa forma, a etapa de movimentação dos adultos é descrita por:

$$\begin{cases} R_{x,t}^{n+1} = (1 - \mu)AR_{x,t}^n + \frac{\mu}{4} \sum_{y \in V_x} AR_{y,t}^n, \\ S_{x,t}^{n+1} = (1 - \mu)AS_{x,t}^n + \frac{\mu}{4} \sum_{y \in V_x} AS_{y,t}^n, \\ H_{x,t}^{n+1} = (1 - \mu)AH_{x,t}^n + \frac{\mu}{4} \sum_{y \in V_x} AH_{y,t}^n, \quad n = 0, 1, 2, 3, \dots, K - 1, \\ R_{x,t}^0 = R_{x,t}, \quad S_{x,t}^0 = S_{x,t}, \quad H_{x,t}^0 = H_{x,t}, \end{cases} \quad (5.6)$$

onde $R_{x,t}^n$, $S_{x,t}^n$, $H_{x,t}^n$ representam, respectivamente, as densidades de indivíduos adultos resistentes, suscetíveis e heterozigotos na n -ésima etapa intermediária da geração t .

Após as K etapas de movimentação, ocorre a reprodução que irá fornecer a den-

sidade de indivíduos no início da geração $t + 1$:

$$\begin{cases} p_{x,t+1} = \frac{R_{x,t}^K + \frac{1}{2}H_{x,t}^K}{R_{x,t}^K + S_{x,t}^K + H_{x,t}^K}, \\ q_{x,t+1} = \frac{S_{x,t}^K + \frac{1}{2}H_{x,t}^K}{R_{x,t}^K + S_{x,t}^K + H_{x,t}^K}, \\ A_{x,t+1} = \frac{1}{2} \left(R_{x,t}^K + S_{x,t}^K + H_{x,t}^K \right), \\ AR_{x,t+1} = p_{x,t+1}^2 \frac{cA_{x,t+1}}{1+bA_{x,t+1}} r_x, \\ AH_{x,t+1} = 2p_{x,t+1}q_{x,t+1} \frac{cA_{x,t+1}}{1+bA_{x,t+1}} h_x, \\ AS_{x,t+1} = q_{x,t+1}^2 \frac{cA_{x,t+1}}{1+bA_{x,t+1}} s_x, \end{cases} \quad (5.7)$$

onde $p_{x,t+1}$, $q_{x,t+1}$ são, respectivamente, as frequências dos alelos que conferem a resistência e a suscetibilidade dos indivíduos presentes no sítio x após a movimentação do tempo $t + 1$; $AR_{x,t+1}$, $AH_{x,t+1}$ e $AS_{x,t+1}$ representam, respectivamente, a densidade de adultos resistentes, heterozigotos e suscetíveis no sítio x , no início da geração $t + 1$ e $A_{x,t+1}$ descreve a densidade de fêmeas adultas na população no sítio x , no início da geração $t + 1$. Os parâmetros μ , c e b dos sistemas (5.6) e (5.7) são positivos e possuem os mesmos significados mencionados na seção 5.1. r_x , s_x , h_x representam, respectivamente, o valor adaptativo que os indivíduos resistentes, suscetíveis e heterozigotos apresentam no sítio $x = (i, j)$.

5.2.1 Resultados para $K = 5$

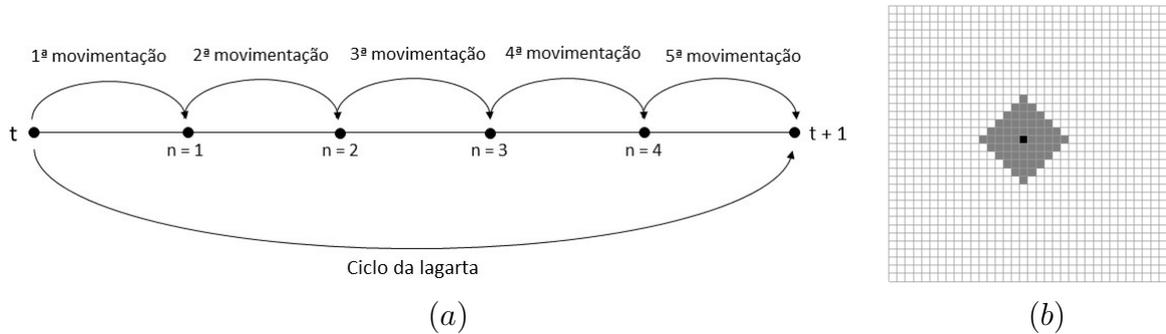
Vamos supor, nesta seção, que a cada geração ocorrem cinco etapas de movimentação ($K = 5$), como é ilustrado na Figura 31 (a). Desta forma, a vizinhança de cada sítio (localizado no interior do domínio) é formada pelos 60 sítios mais próximos, como pode ser observada na Figura 31 (b). Considerando ainda um domínio de 34×34 sítios, o modelo destina-se a espécies (ou situações) em que os indivíduos adultos, durante a fase de movimentação, podem colonizar uma área de 60 sítios em torno do sítio original. Isto é, uma área de aproximadamente 5% da plantação em questão.

Vamos implementar as equações (5.6) e (5.7) e analisar as frequências dos três genótipos para diferentes configurações de refúgio.

Consideramos 50 gerações em todas as simulações. Observamos que, em alguns casos, este número de gerações não é suficiente para o sistema atingir o equilíbrio. No entanto, em sistemas agrícolas, o tempo desde o plantio até a colheita de uma cultura, não ultrapassa algumas poucas gerações de muitas espécies de pragas. Desse modo, é importante estudar os transientes.

A distribuição inicial de indivíduos suscetíveis e heterozigotos é tomada aleatória no domínio, como na seção anterior (ver Figura 21). Desta forma, as frequências alélicas iniciais totais são $p = 0,01$ e $q = 0,99$. Os parâmetros utilizados são: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$ e $c = 400$.

Figura 31 – (a) Esquema das etapas de movimentação e reprodução da população em uma geração com $K = 5$. (b) Em cinza, os sítios da vizinhança do sítio central (em preto) para $K = 5$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

5.2.1.1 Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em torno da área cultivada

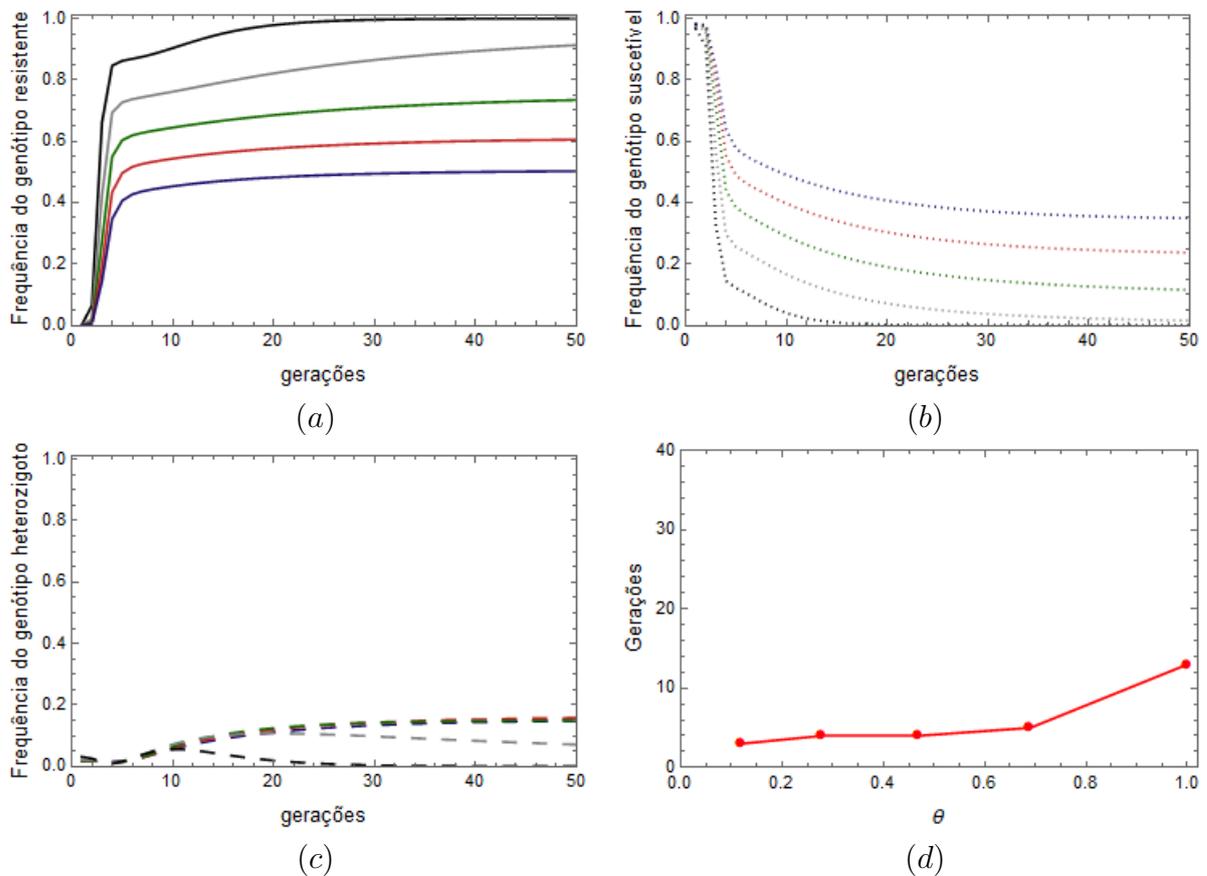
Na Figura 32 (a), podemos notar que a frequência assintótica do genótipo resistente diminui significativamente conforme aumentamos a porcentagem da área de refúgio em torno da área cultivada. Notamos ainda que, para o valor de $\theta = 0,12$, o genótipo resistente atinge a frequência absoluta igual a 1. Isto é, como passar do tempo, somente existirão indivíduos resistentes. Este fato não foi observado com movimentação local (Figura 22 (a)), para este tipo de configuração.

A frequência assintótica do genótipo suscetível, por sua vez, aumenta com a porcentagem de refúgio, Figura 32 (b). Este genótipo só é extinto para $\theta = 0,12$. Na Figura 32 (c), para $\theta = 0,12$, notamos que o genótipo heterozigoto é extinto da população e para os demais valores de θ , a frequência assintótica deste genótipo é baixa.

Quando aumentamos a área de refúgio, estamos aumentando a região na qual os indivíduos suscetíveis apresentam um bom *fitness*. Podemos notar, pela Figura 32 (d), que, exceto para $\theta = 1$, os aumentos da área de refúgio não promovem um aumento significativo no tempo necessário para o genótipo resistente atingir a frequência $\frac{1}{2}$.

Na distribuição espacial dos genótipos, considerando o refúgio disposto em torno da área transgênica, mostrada na Figura 33 percebemos que as maiores densidades do genótipo resistente se encontram na área transgênica, com densidades baixas na área de refúgio (Figuras 33 (a - c)). A densidade do genótipo suscetível está concentrada na área de refúgio (Figuras 33 (d - e)) e a densidade do genótipo heterozigoto apresenta densidades maiores na área de refúgio (Figuras 33 (f - i)). Este fato, nesta mesma configuração de refúgio, não foi observado quando consideramos a movimentação local. Observamos que a largura da área de refúgio é de 3 sítios, inferior a K . Portanto os resistentes, abundantes na fronteira da região transgênica, conseguem se difundir até o refúgio, deixando atrás de si um rastro de heterozigotos.

Figura 32 – (a), (b) e (c) Frequência dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto em função do tempo, respectivamente, para refúgio disposto em torno da área cultivada. A cor preta representa $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), cinza representa $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), verde representa $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), vermelho representa $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e azul representa $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$). Em (d) é mostrado o tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$ e $K = 5$.

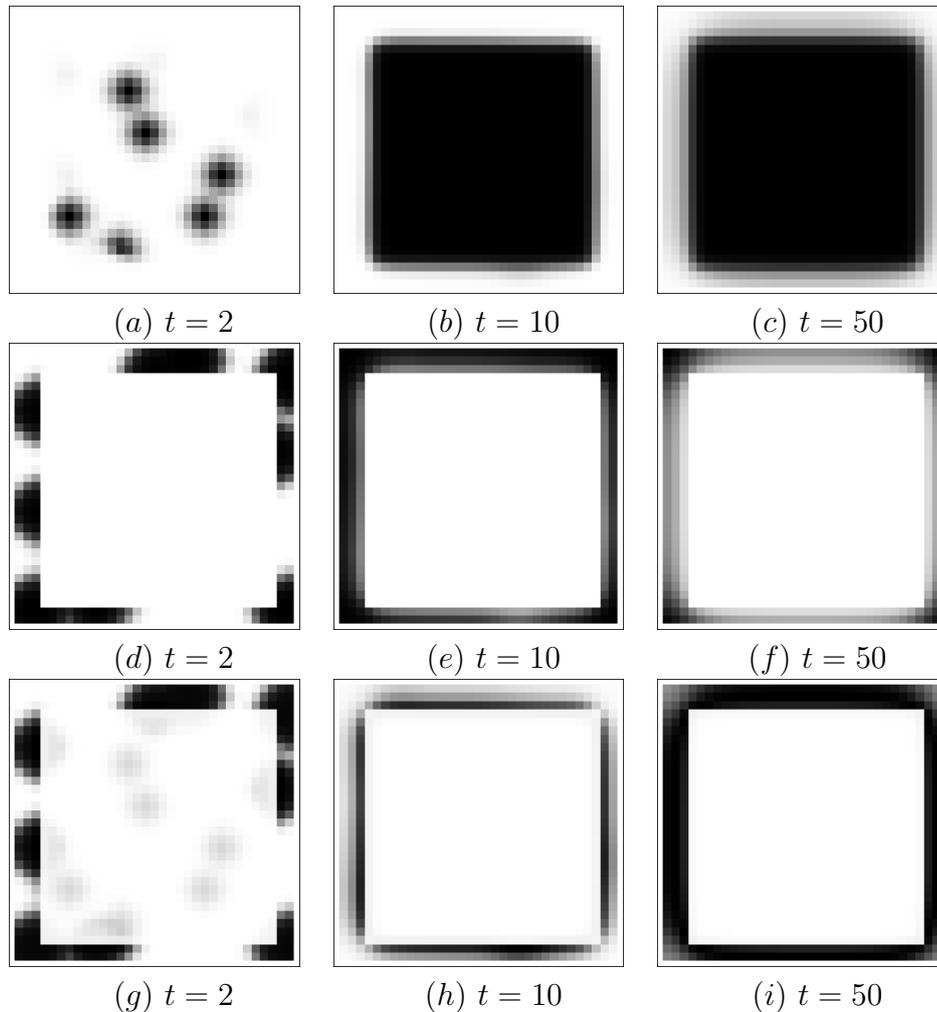


Fonte: Elaborado pelo autor.

5.2.1.2 Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em um bloco adjacente à área cultivada

Quando a área de refúgio aparece distribuída em um bloco adjacente à área cultivada observamos, através da Figura 34, que os resultados são bastante semelhantes aos vistos na Figura 32 para refúgio distribuído em torno da área cultivada. Ou seja, aumentos na porcentagem da área de refúgio fazem com que a frequência assintótica dos indivíduos resistentes diminua e a frequência assintótica dos suscetíveis aumente. Porém, notamos que, nesta configuração, o genótipo resistente não atinge a frequência igual a 1, fazendo assim que ocorra a coexistência dos três genótipos para todos os valores de θ considerados. Os resultados sugerem que a frequência assintótica do genótipo heterozigoto

Figura 33 – Distribuição espacial dos indivíduos na área cultivada para diferentes etapas de tempo, considerando o refúgio disposto em torno da cultura transgênica. Em (a) - (c) indivíduos resistentes, (d) - (f) indivíduos suscetíveis e (g) - (h) indivíduos heterozigotos. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$, $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$) e $K = 5$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

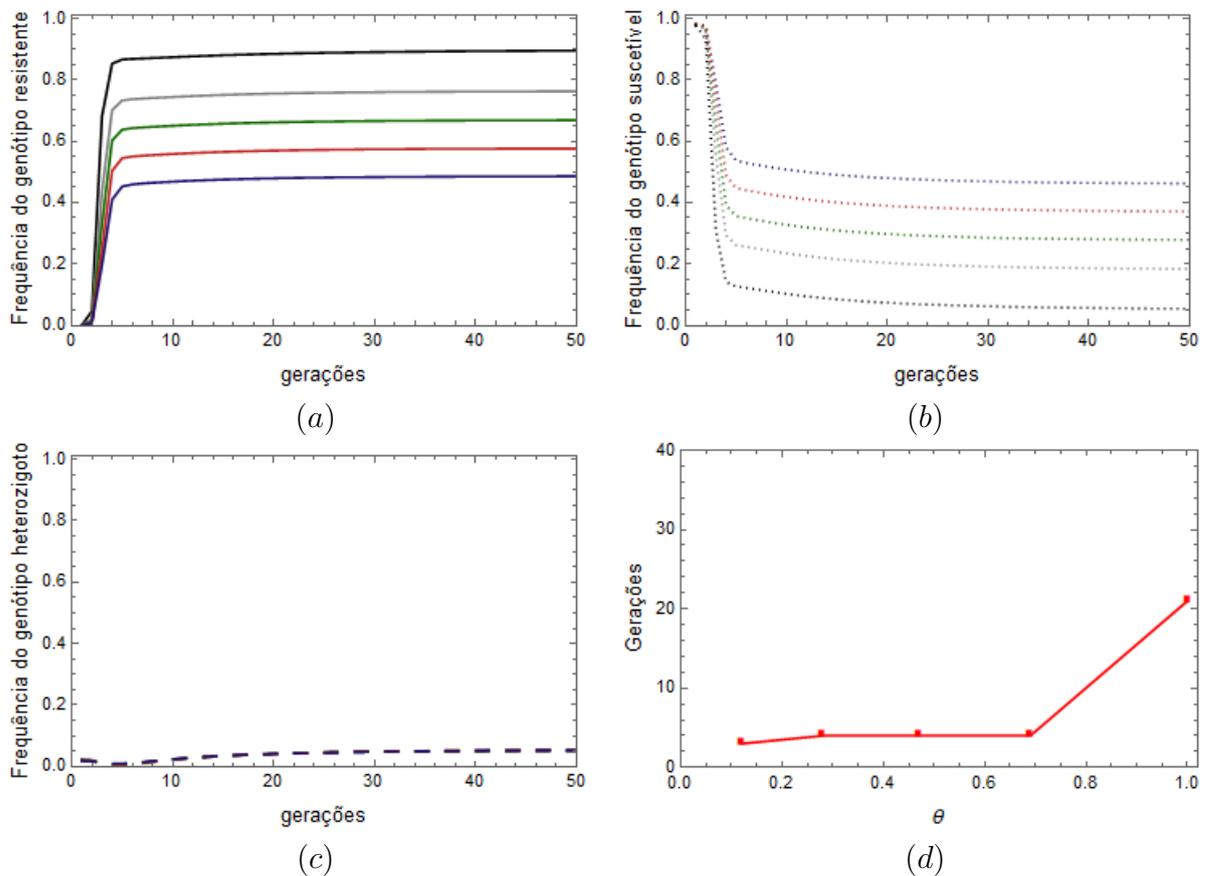
não depende da área de refúgio (Figura 34(c)).

Para esta disposição do refúgio, o tempo para a frequência do alelo que concede a resistência alcançar a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$, varia pouco com aumentos da porcentagem de refúgio, exceto para para $\theta = 1$, em que este tempo é significativamente maior.

Os resultados obtidos com esta configuração de refúgio e movimentação não-local (Figura 34) parecem não diferir significativamente dos resultados obtidos com movimentação local (Figura 24).

A distribuição espacial dos indivíduos para a configuração do refúgio em bloco (Figura 35) mostra que as maiores densidades de indivíduos resistentes são encontradas na área transgênica (Figuras 35 (a - c)). Os indivíduos suscetíveis estão distribuídos na

Figura 34 – (a), (b) e (c) Frequência dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto em função do tempo, respectivamente, para refúgio disposto em um bloco adjacente à cultura. A cor preta representa $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), cinza representa $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), verde representa $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), vermelho representa $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e azul representa $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$). (d) Tempo necessário para que a frequência do alelo que concede a resistência alcance a frequência $\frac{1}{2}$ em função de $\theta = \frac{N_2}{N_1}$. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$ e $K = 5$.



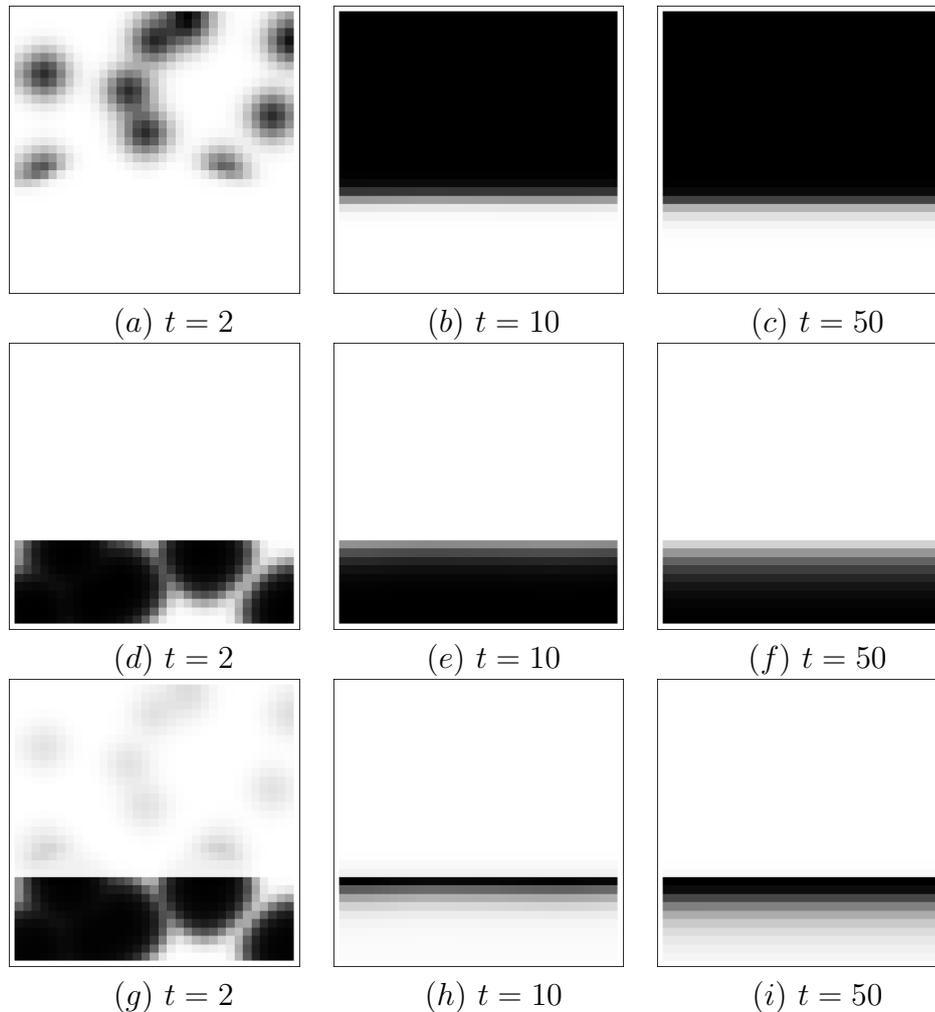
Fonte: Elaborado pelo autor.

área de refúgio (Figuras 35 (d - f)) e os indivíduos heterozigotos possuem uma maior densidade na fronteiras das áreas transgênica e de refúgio (Figuras 35 (g - i)).

5.2.1.3 Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em faixas na área cultivada

Para esta configuração de refúgio, notamos que com valores de θ pequenos ($\theta = 0,12$, $\theta = 0,28$ e $\theta = 0,47$), a frequência do genótipo resistente é predominante após algumas gerações (Figura 36 (a)). Ou seja, apenas indivíduos resistentes sobrevivem com o passar do tempo. Porém, quando $\theta = 0,47$, o crescimento da frequência dos indivíduos resistentes é bastante lenta. Para $\theta = 0,69$ e $\theta = 1$ o genótipo suscetível predomina após

Figura 35 – Distribuição espacial dos indivíduos na área cultivada para diferentes etapas de tempo, considerando o refúgio estruturado em um bloco adjacente a cultura transgênica. Em (a) - (c) indivíduos resistentes, (d) - (f) indivíduos suscetíveis e (g) - (h) indivíduos heterozigotos. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$, $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$) e $K = 5$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

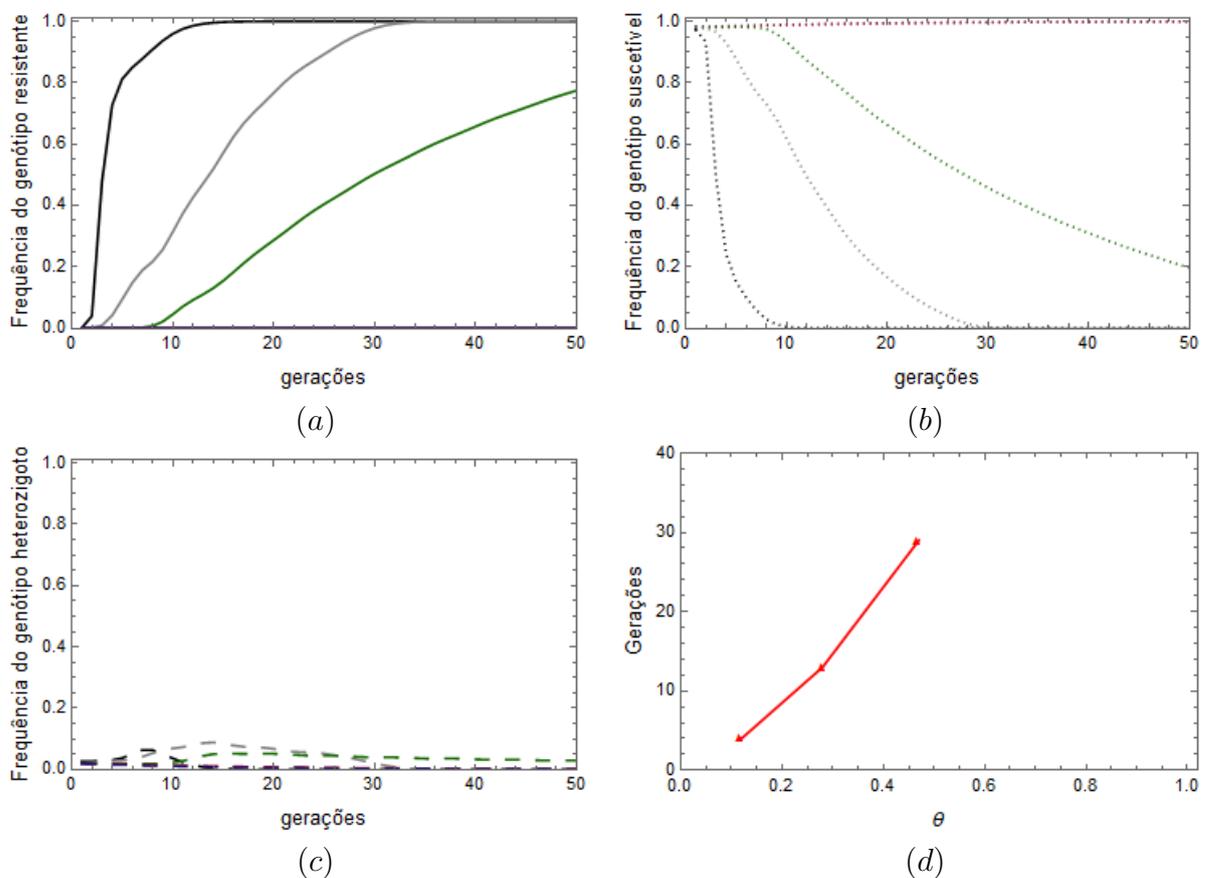
poucas gerações (Figura 36 (b)). Isto é, somente sobrevivem indivíduos suscetíveis no decorrer das gerações. O refúgio parece impedir completamente a evolução da resistência. Estes resultados estão de acordo com os resultados ilustrados na Figura 7(a) e (c).

Ao analisar a Figura 36 (d) notamos que a porcentagem da área de refúgio tem grande influência na velocidade da evolução da resistência. Aumentando θ , o tempo para o alelo que concede a resistência atingir a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ cresce significativamente. Além disso, para $\theta = 0,69$ e $\theta = 1$ a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ não é atingida no tempo considerado.

Diferentemente dos resultados observados na Figura 36, notamos que com movimentação local e refúgio também distribuído em faixas (Figura 26), não ocorre a extinção

do genótipo resistente para nenhum valor de θ .

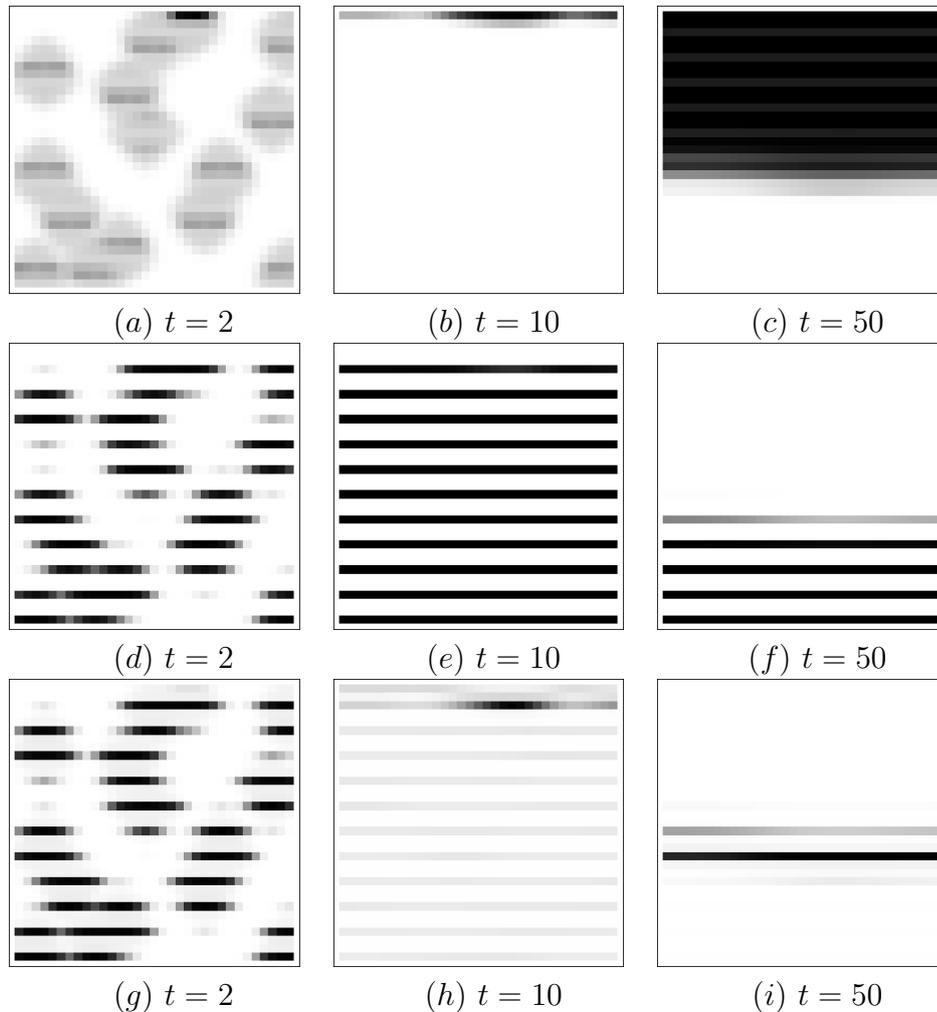
Figura 36 – (a), (b) e (c) Frequência dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto em função do tempo, respectivamente, para refúgio disposto em faixas intercaladas na cultura. A cor preta representa $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), cinza representa $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), verde representa $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), vermelho representa $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e azul representa $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$). (d) Tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$ e $K = 5$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

A Figura 37 ilustra as distribuições espaciais dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto para a configuração de refúgio em faixas. Percebemos que os indivíduos resistentes têm uma distribuição tanto na área transgênica quanto na área de refúgio (Figuras 37 (a - c)). A distribuição dos indivíduos suscetíveis está restrita ao refúgio (Figuras 37 (d - f)) e a distribuição dos heterozigotos ocorre em algumas regiões próximas às fronteiras entre as áreas transgênica e de refúgio (Figuras 37 (g - i)).

Figura 37 – Distribuição espacial dos indivíduos na área cultivada para diferentes etapas de tempo, considerando o refúgio disposto em faixas intercaladas com a cultura transgênica. Em (a) - (c) indivíduos resistentes, (d) - (f) indivíduos suscetíveis e (g) - (h) indivíduos heterozigotos. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$, $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$) e $K = 5$.



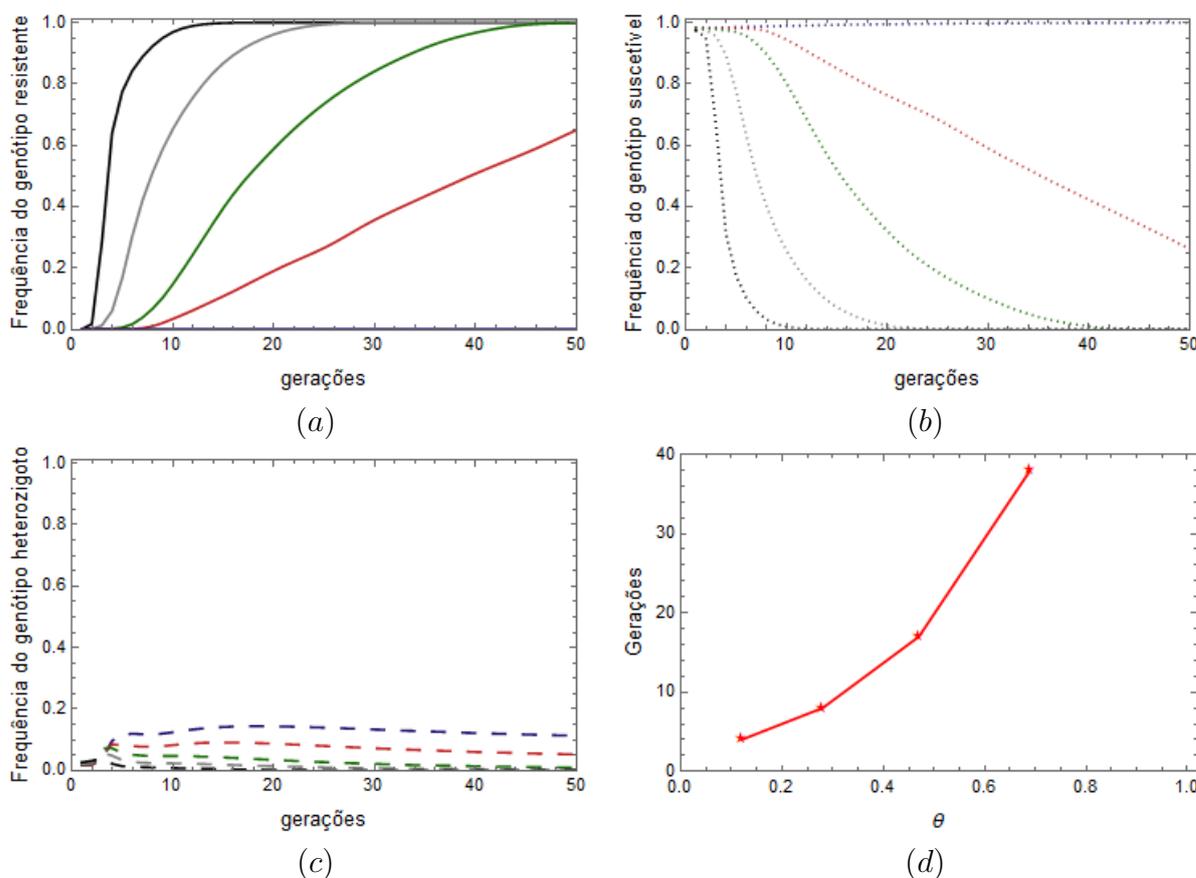
Fonte: Elaborado pelo autor.

5.2.1.4 Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto aleatoriamente na área cultivada

Podemos observar na Figura 38 (a), um rápido aumento na frequência do genótipo resistente para valores de θ baixos; os indivíduos resistentes atingem a frequência absoluta igual a 1. Aumentando θ , o crescimento da frequência dos indivíduos resistentes ocorre muito lentamente assim como é lenta a diminuição da frequência dos indivíduos suscetíveis (Figura 38 (b)). Quando $\theta = 1$, persistirão somente indivíduos suscetíveis. A frequência dos indivíduos heterozigotos atinge valores baixos (Figura 38 (c)).

O tempo para o alelo que concede a resistência atingir a frequência de $\frac{1}{2}$, aumenta conforme com a porcentagem da área de refúgio e para $\theta = 1$, esta frequência não é atingida no tempo considerado.

Figura 38 – (a), (b) e (c) Frequência dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto em função do tempo, respectivamente, para refúgio disposto aleatoriamente na área cultivada. A cor preta representa $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), cinza representa $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), verde representa $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), vermelho representa $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e azul representa $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$). Em (d) é mostrado o tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$ e $K = 5$.

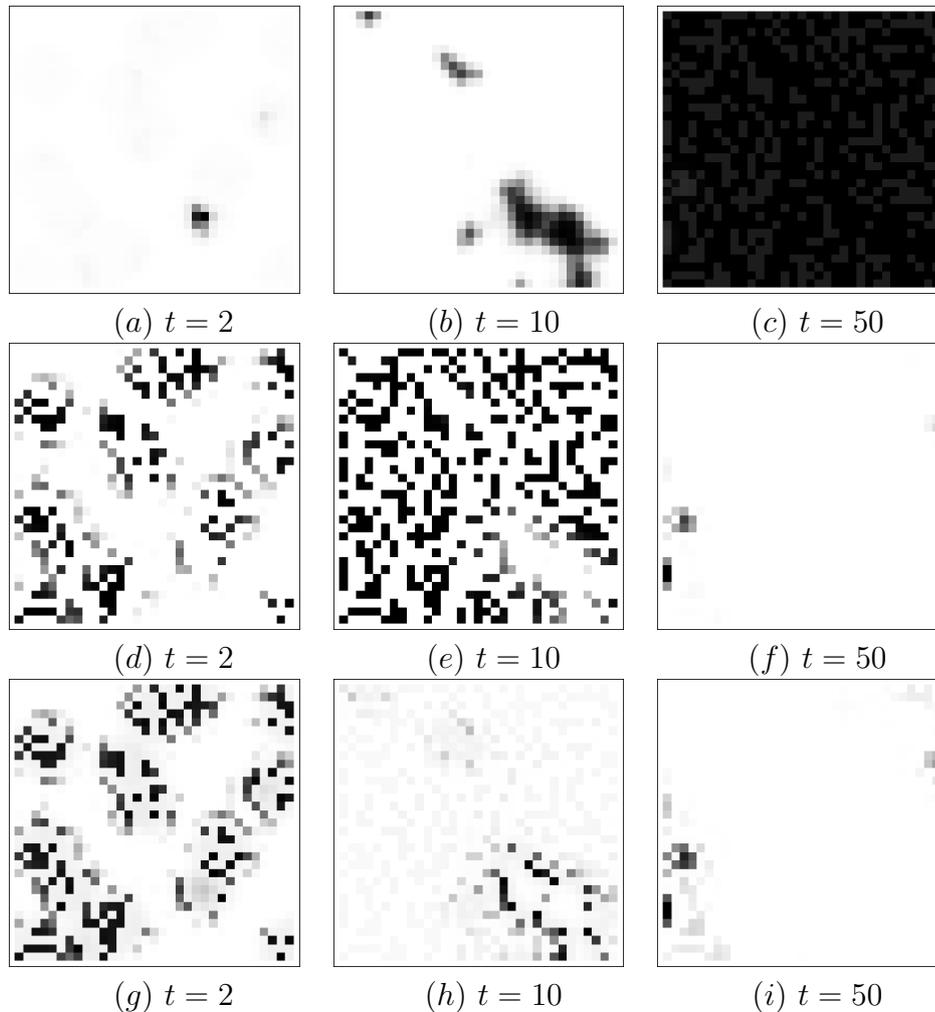


Fonte: Elaborado pelo autor.

Para a distribuição espacial dos indivíduos da Figura 39, notamos que os indivíduos resistentes estão distribuídos heterogeneamente em todo o domínio considerado (Figuras 39 (a - c)). As distribuições dos indivíduos suscetíveis (Figuras 39 (d - f)) e heterozigotos (Figuras 39 (g - i)) são observadas, em baixas densidades, em regiões isoladas do domínio.

Na Figura 40 (a), apresentamos uma comparação do tempo que o alelo que concede a resistência necessita para atingir a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$, para as diferentes configurações de refúgio consideradas. Notamos que os melhores resultados foram obtidos para as configurações de faixas e aleatória. Com estas configurações, o alelo que confere a resistência não atinge a frequência de $\frac{1}{2}$ para certos valores de θ . As configurações com o refúgio em torno da área cultivada e em bloco adjacente apresentaram resultados muito

Figura 39 – Distribuição espacial dos indivíduos na área cultivada para diferentes etapas de tempo, considerando o refúgio disposto aleatoriamente entre a cultura transgênica. Em (a) - (c) indivíduos resistentes, (d) - (f) indivíduos suscetíveis e (g) - (h) indivíduos heterozigotos. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$, $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$) e $K = 5$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

semelhantes para os valores de θ considerados, exceto quando $\theta = 1$, valor em que houve uma pequena diferença para estas configurações.

Nas Figuras 40 (b) e (c), mostramos uma comparação do tempo necessário para o alelo que confere resistência atingir a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ para diferentes conjuntos de parâmetros. Na Figura 40 (b) os parâmetros são os mesmos utilizados no *Caso II* do Capítulo 4: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,3$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,8$ e $r_2 = 0,3$. Para a Figura 40 (c) consideramos parâmetros do *Caso III* do 4: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,5$, $r_2 = 0,8$.

Observamos na Figura 40 (b) que, as configurações de bloco e perímetro apresentam resultados muito semelhantes. Notamos ainda que a configuração de faixas apresenta

os melhores resultados, exceto quando $\theta = 1$. Com este valor, para as demais configurações, o alelo que confere a resistência não atinge a frequência de $\frac{1}{2}$.

Pela Figura 40 (c), é observado que a configuração de faixas é a configuração em que a frequência do alelo que concede a resistência cresce mais lentamente. Notamos ainda, que o refúgio em bloco e perímetro apresentaram os piores resultados para valores de θ pequenos. Já para $\theta = 0,69$ e $\theta = 1$ em nenhuma configuração o alelo que concede a resistência consegue atingir a frequência de $\frac{1}{2}$ no tempo considerado.

5.2.2 Resultados para $K = 10$

Vamos supor, nesta seção, que a cada ciclo completo de reprodução dos indivíduos ocorram dez etapas de movimentação ($K = 10$), como ilustrado na Figura 41 (a). Desta forma, a vizinhança de cada sítio (localizado no interior do domínio) é formada pelos 220 sítios mais próximos (Figura 41 (b)). O modelo, neste caso, destina-se a espécies cuja movimentação dos indivíduos (ou situações em que a movimentação dos indivíduos) pode ser considerada de longo alcance. Mantendo um domínio de 34×34 sítios, durante uma geração, os adultos ocupam uma área de aproximadamente 20% da plantação em questão.

Vamos implementar as equações (5.6) e (5.7) e analisar as frequências dos três genótipos para diferentes configurações de refúgio utilizando o mesmo domínio, condições de contorno, distribuição inicial e parâmetros usados na Seção 5.1.1.

No que segue, apresentamos gráficos que ilustram o tempo para o alelo que confere a resistência atingir a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ e os gráficos que mostram a frequência dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto, além da distribuição espacial dos indivíduos.

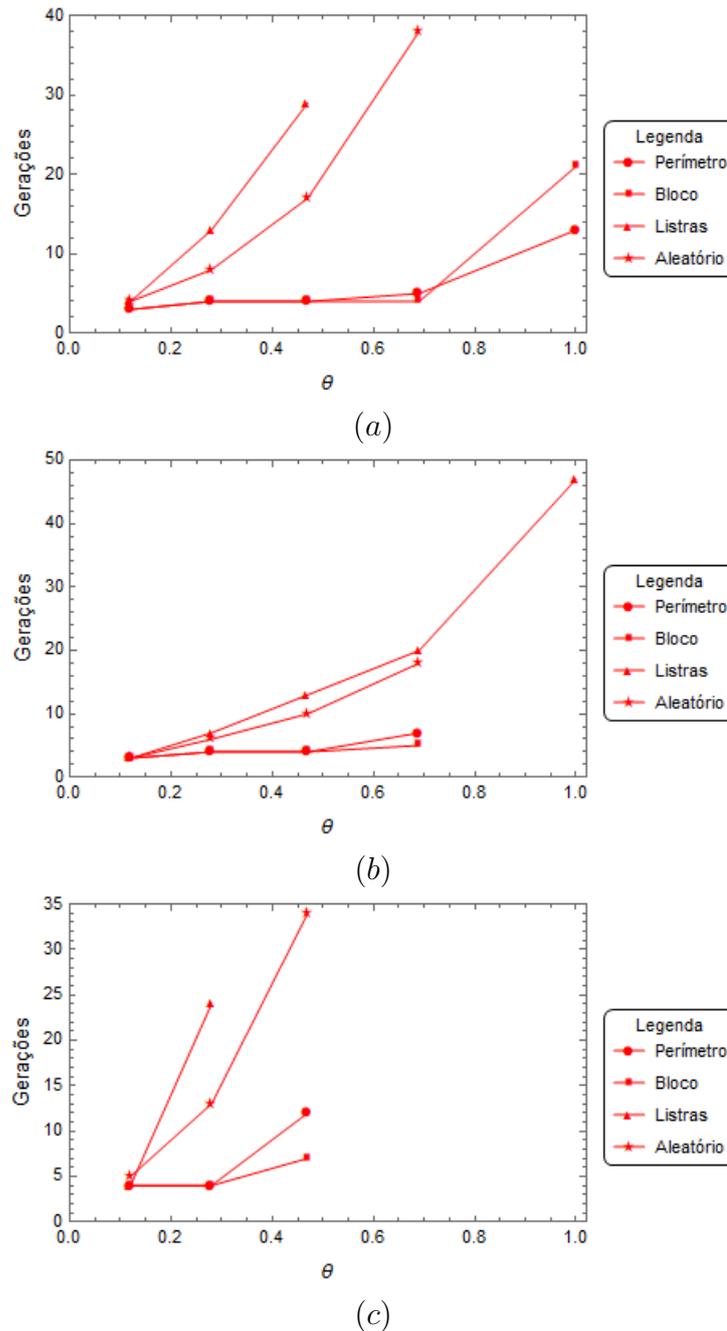
5.2.2.1 Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em torno da área cultivada

Podemos notar na Figura 42 (a), um rápido crescimento dos indivíduos resistentes para valores de θ baixos. No entanto, à medida que aumentamos θ , a frequência assintótica deste genótipo diminui. A frequência assintótica dos indivíduos suscetíveis, Figura 42 (b), aumenta à medida que θ cresce. Os indivíduos heterozigotos, possuem frequências não muito elevadas (Figura 42 (c)), que também aumentam quando θ aumenta. Para valores baixos de θ , os heterozigotos vão à extinção com o passar do tempo.

Assim como nos casos anteriores, o tempo para a frequência do alelo que concede a resistência atingir a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$, cresce com os valores de θ .

A Figura 43 apresenta a distribuição espacial dos indivíduos, com o refúgio disposto em torno da área transgênica. Notamos que existem densidades menores de indivíduos resistentes no refúgio mas, na área transgênica, a densidade deste genótipo é maior e predominante (Figuras 43 (a - c)). Os indivíduos suscetíveis estão distribuídos apenas no refúgio e em baixas densidades (Figuras 43 (d - f)). A distribuição dos heterozigotos

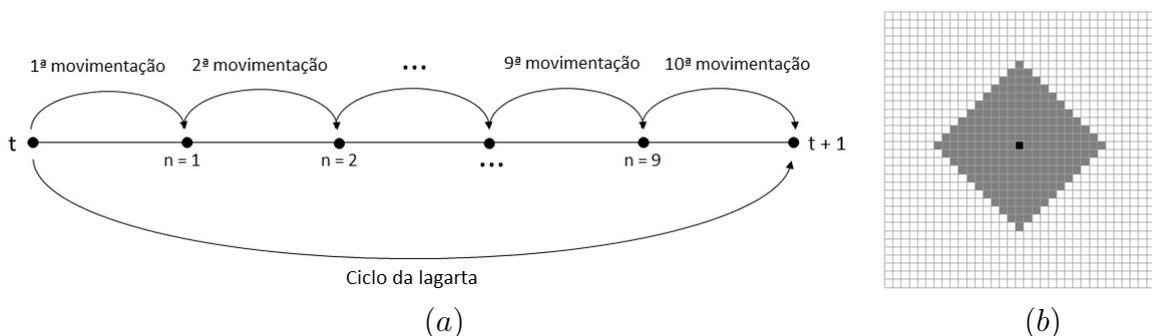
Figura 40 – Tempo necessário para a frequência do alelo que confere a resistência atingir a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ , para as diferentes configurações de refúgio. Parâmetros: (a) $s_1 = 0, s_2 = 1, h_1 = 0,05, h_2 = 0,9, r_1 = 0,9, r_2 = 0,8$; (b) $s_1 = 0, s_2 = 1, h_1 = 0,3, h_2 = 0,9, r_1 = 0,8, r_2 = 0,3$ e (c) $s_1 = 0, s_2 = 1, h_1 = 0,05, h_2 = 0,9, r_1 = 0,5, r_2 = 0,8$. Os demais parâmetros são: $\mu = 0,3, b = 0,5, c = 400, \theta$ e $K = 5$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

ocorre em grande parte do refúgio com as maiores densidade deste genótipo localizadas próximas à fronteira da área transgênica e de refúgio (Figuras 43 (g - i)).

Figura 41 – Em (a) temos o esquema das etapas de movimentação e reprodução da população em uma geração com $K = 10$. Em (b) a vizinhança de cada sítio após dez etapas de movimentação.



Fonte: Elaborado pelo autor.

5.2.2.2 Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em um bloco adjacente à área cultivada

Neste caso, o genótipo resistente apresenta frequência assintótica mais baixa à medida que as porcentagens de refúgio aumentam, Figura 44 (a). Os indivíduos suscetíveis, por outro lado, possuem frequência assintótica maior com o aumento do refúgio, Figura 44 (b). A frequência assintótica dos heterozigotos parece não depender da porcentagem de refúgio, Figura 44 (c).

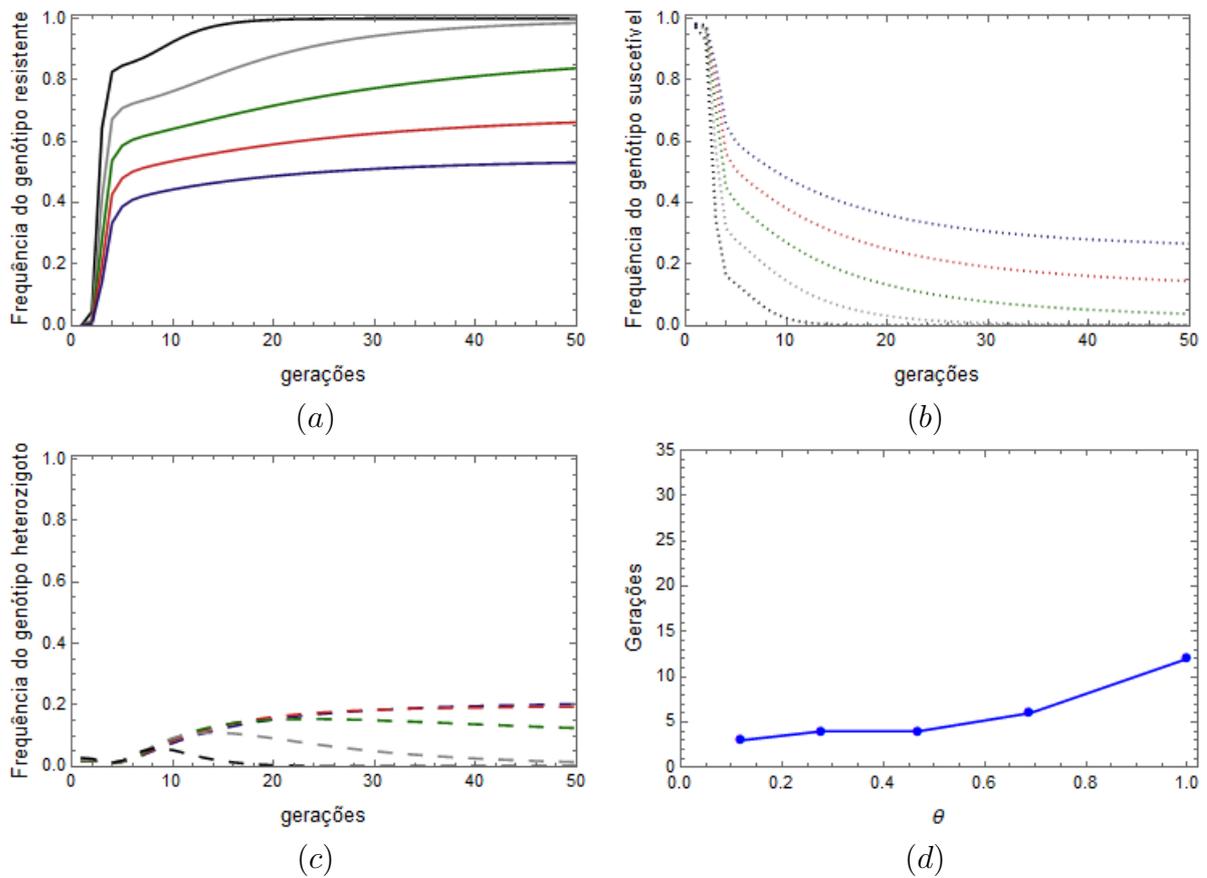
Observamos pela Figura 45 que, os indivíduos resistentes estão distribuídos apenas na área transgênica, onde sua densidade é muito elevada, formando um padrão de distribuição praticamente homogêneo em toda esta área (Figuras 45 (a - c)). A distribuição dos indivíduos suscetíveis está restrita à área de refúgio (Figuras 45 (d - f)). Os indivíduos heterozigotos estão distribuídos ao longo da fronteira das áreas transgênica e de refúgio (Figuras 45 (g - i)).

5.2.2.3 Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto em faixas na área cultivada

Percebemos, pela Figura 46, que para $\theta = 0,12$ e $\theta = 0,28$ a frequência do genótipo resistente assume, com o tempo, valor máximo (Figura 46 (a)). Para $\theta = 0,47$, $\theta = 0,69$ e $\theta = 1$, os indivíduos suscetíveis possuem frequência igual a 1 (Figura 46 (b)). O genótipo heterozigoto é extinto para todas as porcentagens de refúgio (Figura 46 (c)). O alelo que concede a resistência atinge a frequência de $\frac{1}{2}$ apenas para valores de θ pequenos (Figura 46 (d)). Uma comparação da Figura 46 com a Figura 36 mostra que os refúgios em listras são mais eficientes em impedir a evolução da resistência quando os indivíduos executam movimentação de longo alcance. Neste caso, com 32% de área de refúgio, o alelo resistente é extinto.

Na distribuição espacial da Figura 47, com o refúgio distribuído em faixas, percebemos que os indivíduos resistentes estão situados apenas em uma pequena região do

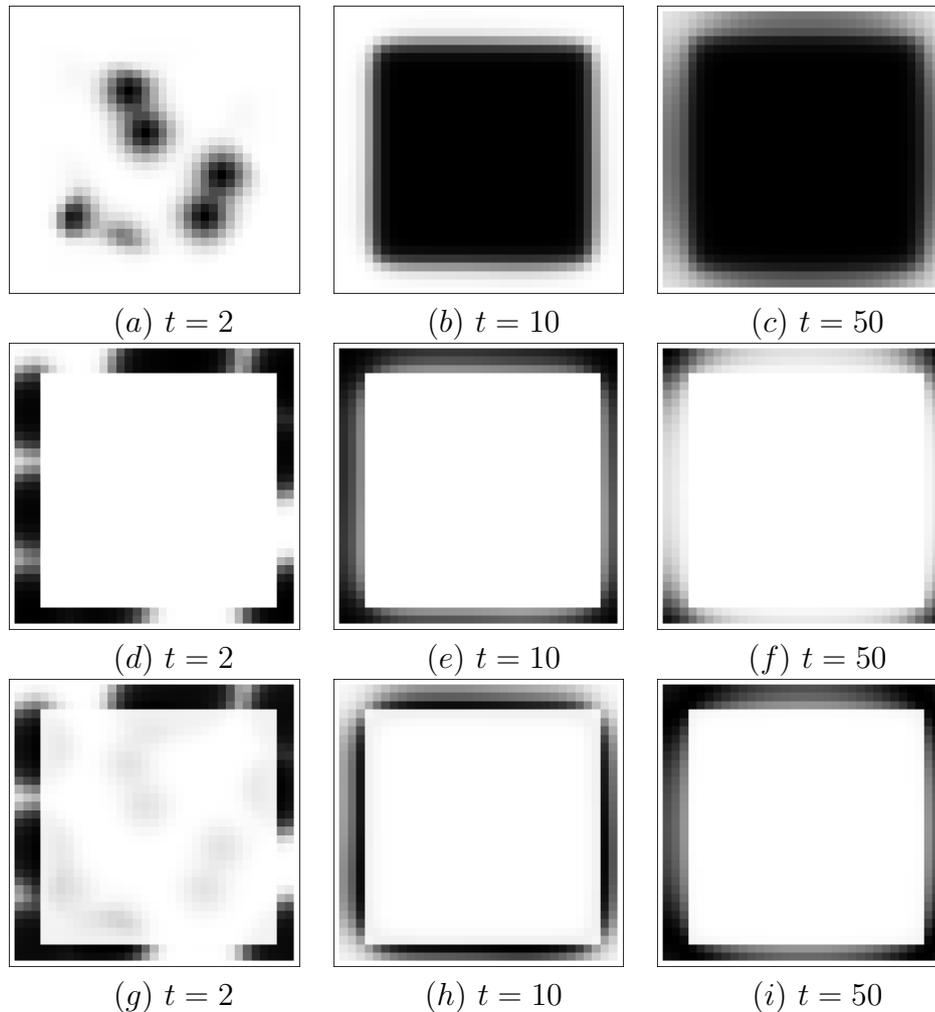
Figura 42 – (a), (b) e (c) Frequência dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto em função do tempo, respectivamente, para refúgio disposto em torno da área cultivada. A cor preta representa $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), cinza representa $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), verde representa $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), vermelho representa $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e azul representa $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$). (d) Tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$ e $K = 10$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

domínio e que este genótipo está sendo eliminado da população com o passar do tempo (Figuras 47 - (a - c)). Fato este que não foi observado na movimentação local e nem quando consideramos uma dispersão não-local com cinco etapas de movimentação. A distribuição dos indivíduos suscetíveis ocorre apenas no refúgio, com altas densidades (Figuras 47 - (d - f)). Os indivíduos heterozigotos possuem uma distribuição em grande parte do domínio porém, com baixas densidades no período considerado (Figuras 47 - (g - i)).

Figura 43 – Distribuição espacial dos indivíduos na área cultivada para diferentes etapas de tempo, considerando o refúgio disposto em torno da cultura transgênica. Em (a) - (c) indivíduos resistentes, (d) - (f) indivíduos suscetíveis e (g) - (h) indivíduos heterozigotos. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$, $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$) e $K = 10$.



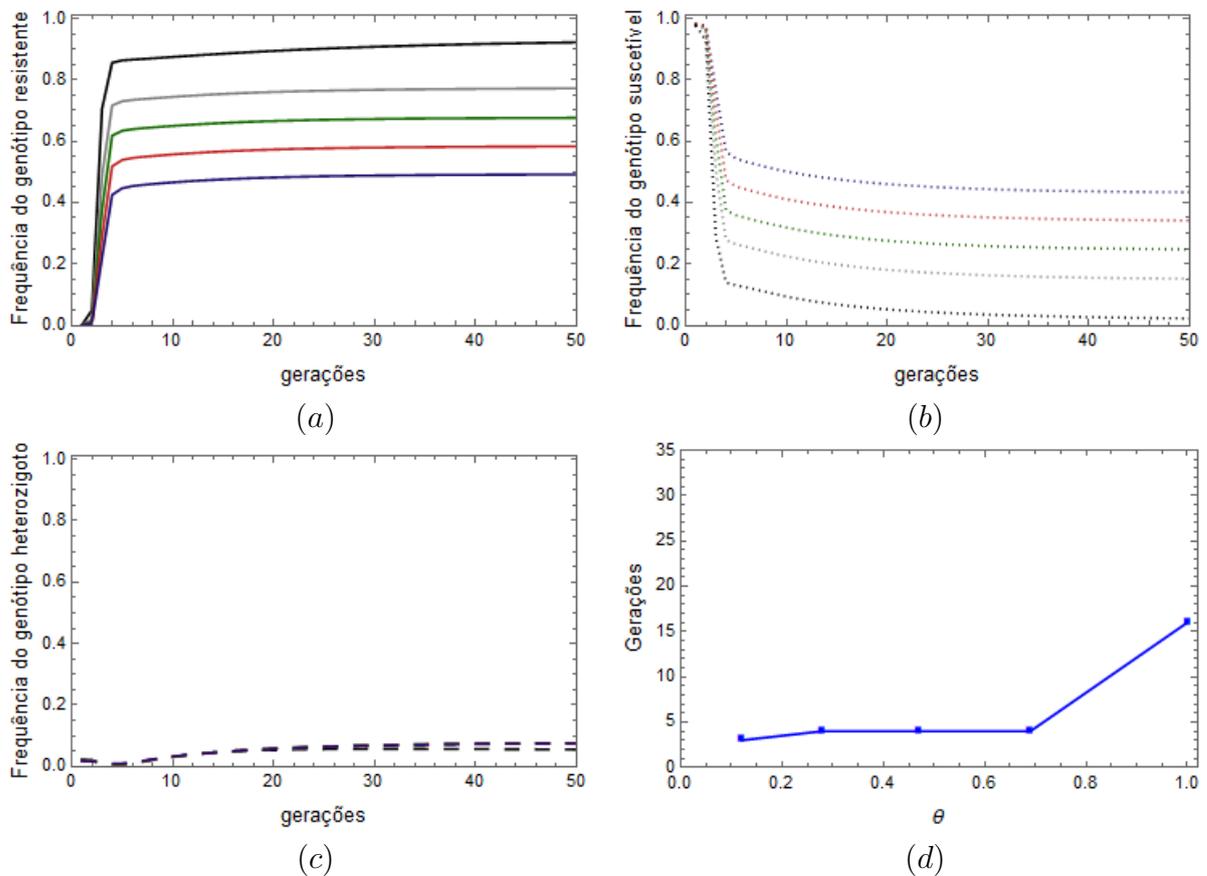
Fonte: Elaborado pelo autor.

5.2.2.4 Efeitos da área de refúgio - refúgio disposto aleatoriamente na área cultivada

Na Figura 48 observamos que as frequências dos genótipos apresentam um comportamento muito semelhante ao relatado para a configuração de faixas. Neste caso, porém, para $\theta = 0,47$, notamos que ocorre a coexistência dos três genótipos, no tempo considerado. À medida que área de refúgio aumenta, a frequência do genótipo resistente cresce mais lentamente até que não persiste na população.

A Figura 49 mostra a distribuição espacial dos indivíduos resistentes, suscetíveis e heterozigotos, para a configuração de refúgio aleatória. Notamos pelas Figuras 49 (a - c) que os indivíduos resistentes estão distribuídos em quase todo o domínio, com poucos sítios apresentando altas densidades. Os indivíduos suscetíveis estão distribuídos, nas pri-

Figura 44 – (a), (b) e (c) Frequência dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto em função do tempo, respectivamente, para refúgio disposto em um bloco adjacente à cultura. A cor preta representa $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), cinza representa $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), verde representa $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), vermelho representa $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e azul representa $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$). (d) Tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$ e $K = 10$.



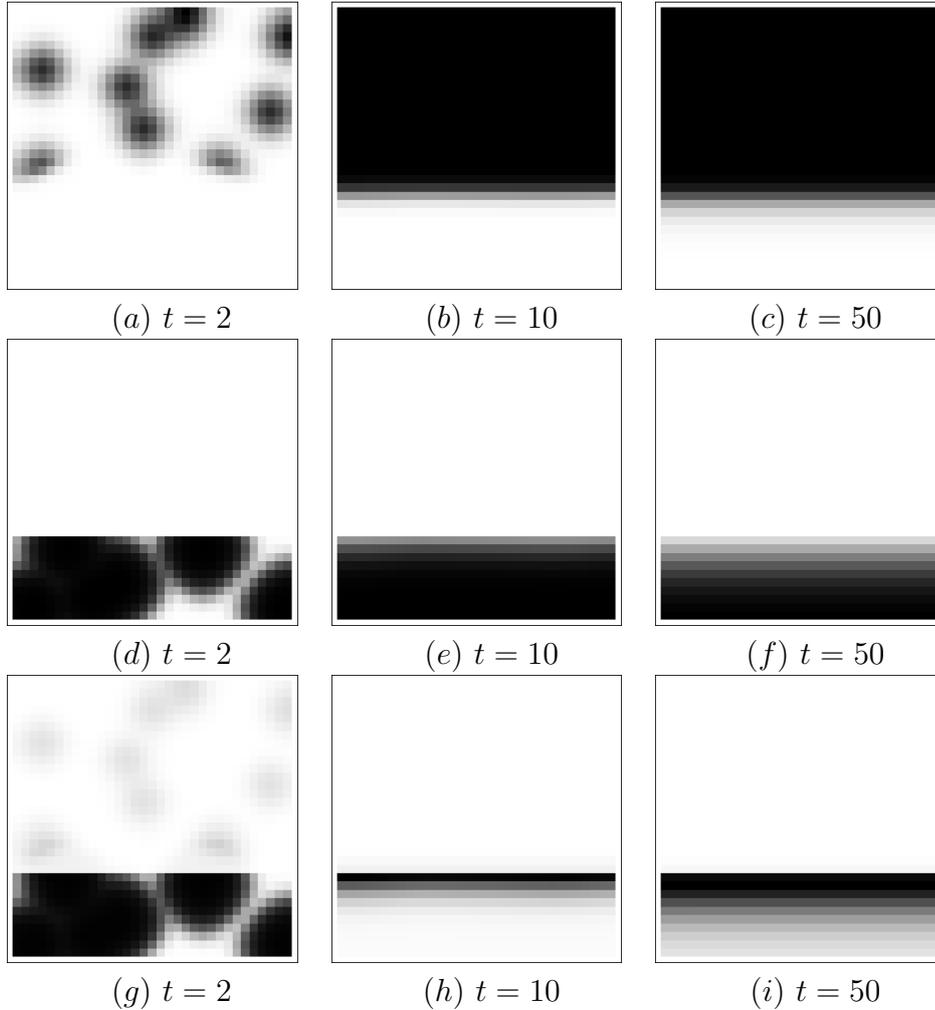
Fonte: Elaborado pelo autor.

meiras gerações, por todo o domínio. Entretanto, no decorrer das gerações este genótipo acaba sendo extinto da população (Figuras 49 (d - f)). Um processo semelhante pode ser observado para o genótipo heterozigoto (Figuras 49 (g - i)).

Quando comparamos os resultados para as diferentes configurações de refúgio, Figura 50 (a), notamos que as melhores configurações de refúgio, no sentido de retardar a evolução da resistência, são as configurações de faixas intercaladas e aleatória. Nas configurações onde o refúgio está estruturado em torno da área cultivada e em um bloco, a porcentagem da área de refúgio não promove grandes diferenças no tempo de perda da tecnologia; houve apenas uma pequena diferença quando $\theta = 1$.

Na Figura 50 (b) consideramos um conjunto de parâmetros do *Caso II* do Capítulo

Figura 45 – Distribuição espacial dos indivíduos na área cultivada para diferentes etapas de tempo, considerando o refúgio estruturado em um bloco adjacente a cultura transgênica. Em (a) - (c) indivíduos resistentes, (d) - (f) indivíduos suscetíveis e (g) - (h) indivíduos heterozigotos. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$, $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$) e $K = 10$.



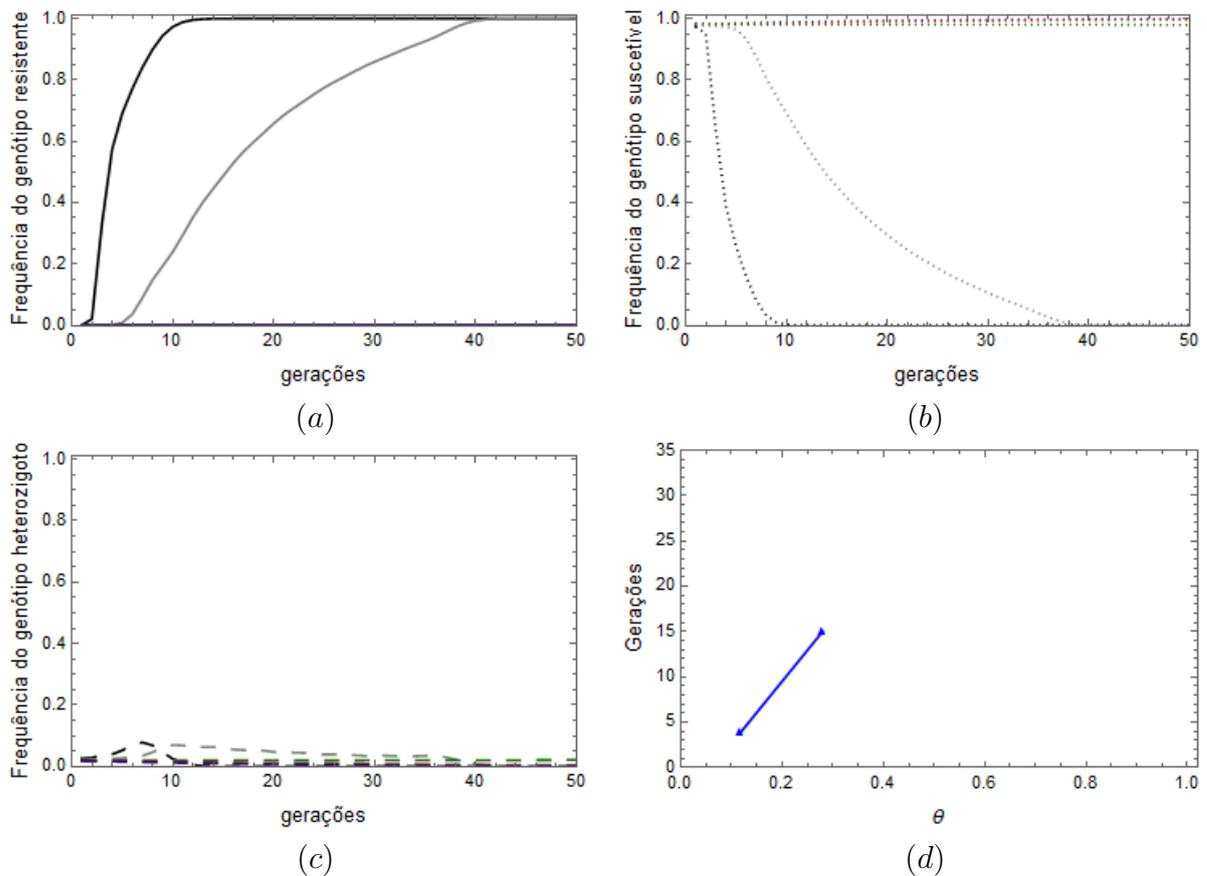
Fonte: Elaborado pelo autor.

4: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,3$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,8$ e $r_2 = 0,3$. Para a Figura 50 (c) o conjunto de parâmetros é referente ao *Caso III* do Capítulo 4: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,5$, $r_2 = 0,8$.

As configurações que mais reduziram a frequência assintótica do alelo que concede a resistência (Figura 50 (b)), são os refúgios dispostos em faixas e distribuído aleatoriamente.

Pela Figura 50 (c) observamos que, em $\theta = 0,69$ e $\theta = 1$, o alelo que confere a resistência não atinge a frequência de $\frac{1}{2}$ para nenhuma configuração de refúgio. Para valores de θ menores, os melhores resultados são observados para as configurações de faixas e aleatória.

Figura 46 – (a), (b) e (c) Frequência dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto em função do tempo, respectivamente, para refúgio disposto em faixas intercaladas na cultura. A cor preta representa $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), cinza representa $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), verde representa $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), vermelho representa $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e azul representa $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$). (d) Tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$ e $K = 10$.

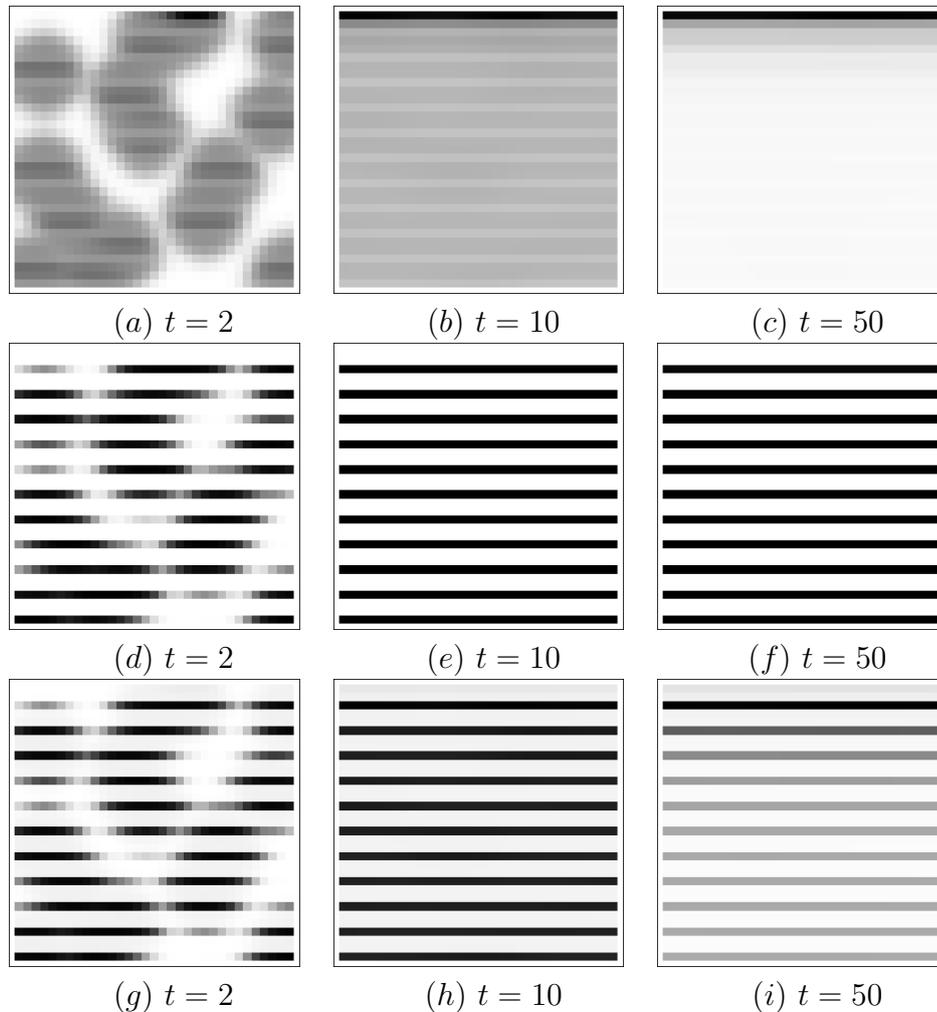


Fonte: Elaborado pelo autor.

Passamos agora a uma comparação dos resultados obtidos nas subseções 5.1.1, 5.2.1 e 5.2.2 no que se refere ao tempo necessário para que a frequência do alelo que concede a resistência atinja a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ para os diferentes tamanhos e configurações de refúgio. Nas subseções 5.2.1 e 5.2.2, consideramos que os indivíduos possuem uma movimentação de maior alcance do que no modelo da subseção 5.1.1, na qual o movimento é local. A partir desta comparação, analisamos os efeitos que a movimentações tem sobre a evolução da frequência do alelo que confere a resistência de diferentes espécies. A Figura 51 ilustra esta comparação.

Podemos notar, através dos resultados, que quando os insetos resistentes apresentam valor adaptativo alto tanto no transgênico como no refúgio, a adoção de refúgio é

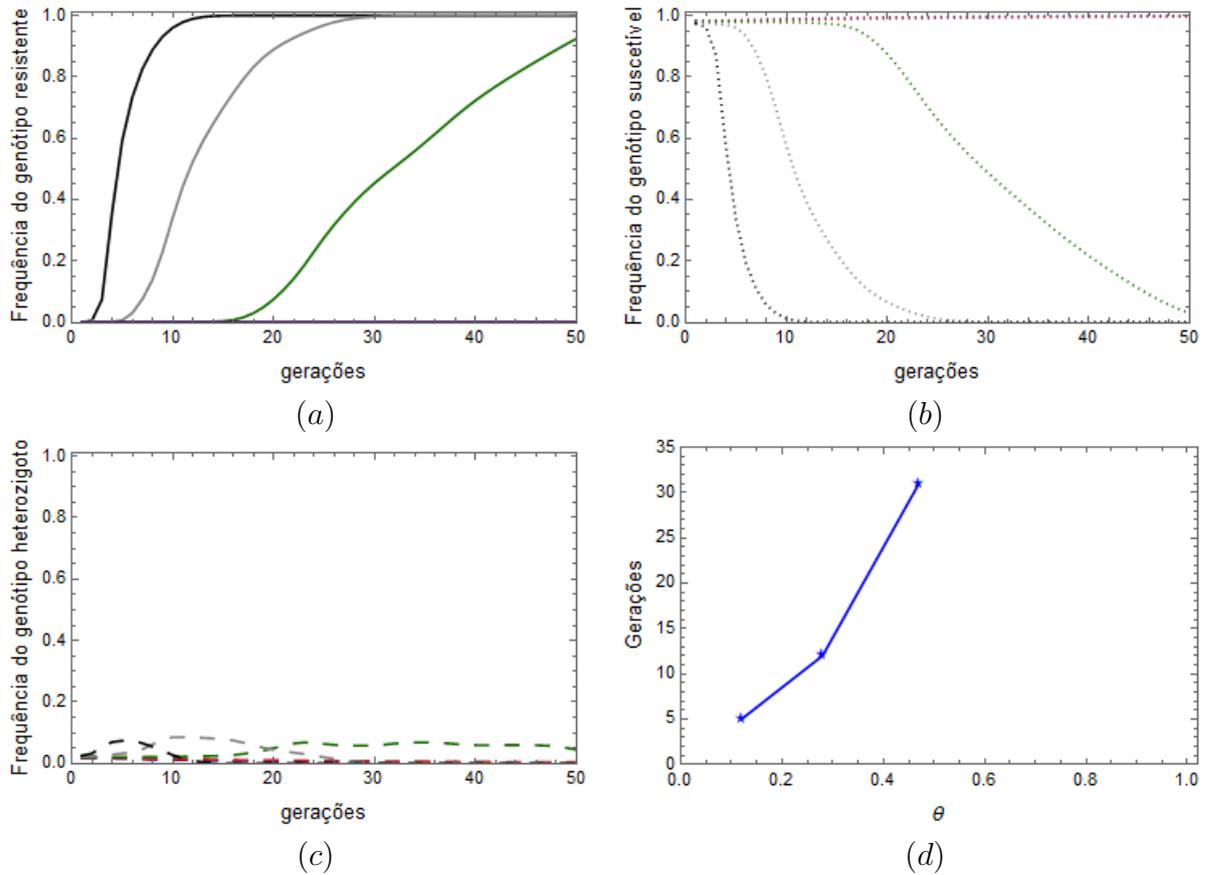
Figura 47 – Distribuição espacial dos indivíduos na área cultivada para diferentes etapas de tempo, considerando o refúgio disposto em faixas intercaladas com a cultura transgênica. Em (a) - (c) indivíduos resistentes, (d) - (f) indivíduos suscetíveis e (g) - (h) indivíduos heterozigotos. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$, $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$) e $K = 10$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

uma estratégia mais efetiva para retardar a evolução da resistência para espécies cuja movimentação é de longo alcance. Com refúgio em torno da área cultivada (Figura 51 (a)) e refúgio em bloco (Figura 51 (b)), a frequência do alelo que concede a resistência rapidamente alcança o valor de perda da tecnologia transgênica, independente da escala de movimentação dos insetos. Lembramos que, na prática, os agricultores disponibilizam uma proporção relativamente baixa para área de refúgio. O refúgio em faixas intercaladas e disposto aleatoriamente (Figura 51 (c) e (d), respectivamente) são os mais eficientes em retardar a evolução da resistência para espécies que se movimentam grandes distâncias. Se a movimentação é alta ($K = 5$ ou $K = 10$) e as aptidões são adequadas, as configurações de listras e aleatórias são capazes de levar à extinção os indivíduos resistentes, desde

Figura 48 – (a), (b) e (c) Frequência dos genótipos resistente, suscetível e heterozigoto em função do tempo, respectivamente, para refúgio disposto aleatoriamente na área cultivada. A cor preta representa $N_2 = 11\%$ ($\theta = 0,12$), cinza representa $N_2 = 22\%$ ($\theta = 0,28$), verde representa $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$), vermelho representa $N_2 = 41\%$ ($\theta = 0,69$) e azul representa $N_2 = 50\%$ ($\theta = 1$). (d) Tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ . Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$ e $K = 10$.

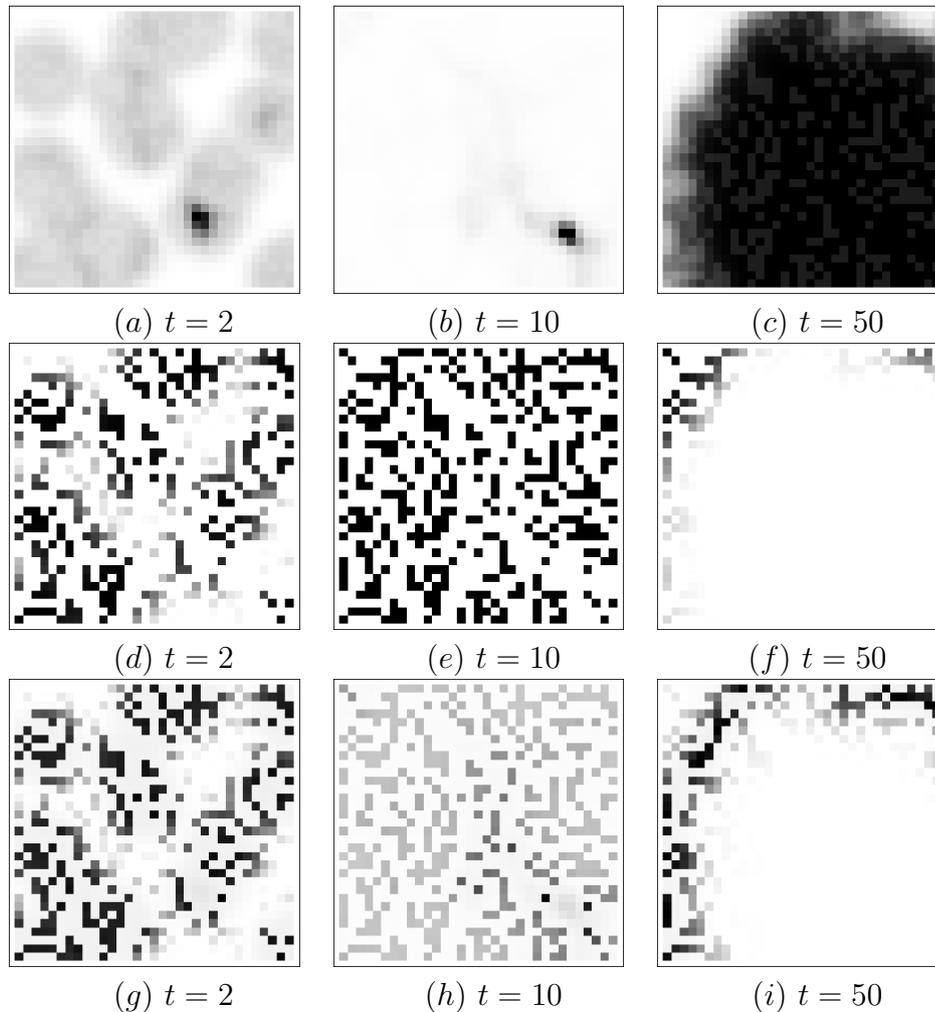


Fonte: Elaborado pelo autor.

que a área de refúgio seja grande o suficiente.

A Figura 52 ilustra uma comparação do tempo de perda da tecnologia transgênica quando o valor adaptativo dos indivíduos resistentes é baixo no refúgio, para diferentes estruturas de refúgio e escalas de movimentação dos insetos. Notamos pouca diferença, no efeito de retardar a evolução da resistência para diferentes movimentações, nas configurações de bloco e quando o refúgio está disposto em trono da área cultivada (Figura 52 (a) e (b)). Por outro lado, quando o refúgio aparece distribuído em faixas intercaladas (Figura 52 (c)), percebemos que a frequência do alelo que concede a resistência cresce mais lentamente em espécies que se movimentam em uma escala maior. Na Figura 52 (d), refúgio aleatório, os melhores resultados também são obtidos quando os indivíduos

Figura 49 – Distribuição espacial dos indivíduos na área cultivada para diferentes etapas de tempo, considerando o refúgio disposto aleatoriamente entre a cultura transgênica. Em (a) - (c) indivíduos resistentes, (d) - (f) indivíduos suscetíveis e (g) - (h) indivíduos heterozigotos. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$, $c = 400$, $N_2 = 32\%$ ($\theta = 0,47$) e $K = 10$.

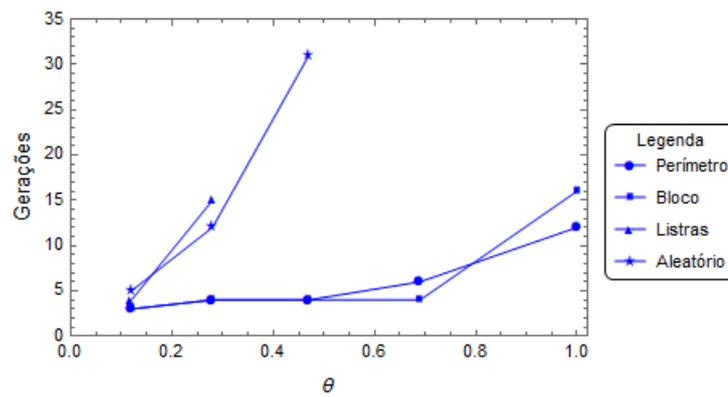


Fonte: Elaborado pelo autor.

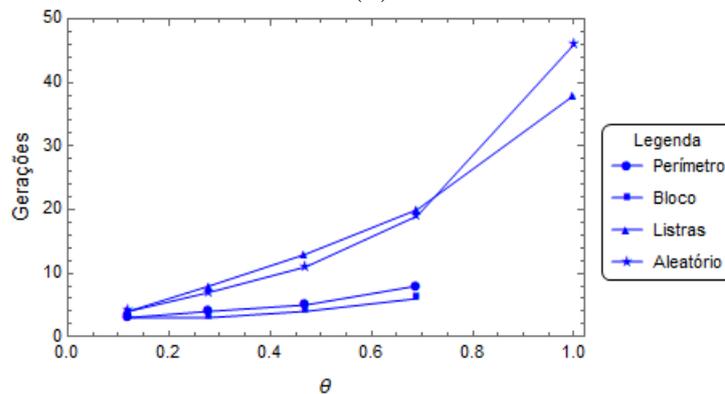
apresentam uma maior movimentação (dez etapas).

Uma comparação do tempo de evolução da resistência para resistência incompleta (isto é, quando o inseto apresenta baixo valor adaptativo no transgênico) está ilustrada na Figura 53. Também aqui, para todas as configurações de refúgio testadas, os resultados mais satisfatórios foram alcançados para espécies que apresentam uma maior movimentação, sendo que o refúgio em faixas ou aleatoriamente distribuídos são os que mais retardam a evolução da resistência.

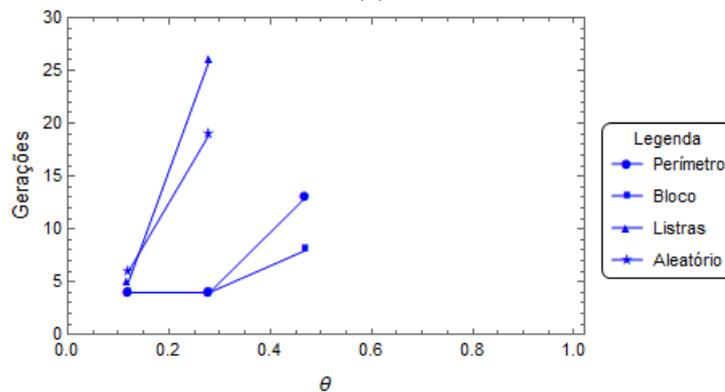
Figura 50 – Tempo necessário para a frequência do alelo que confere a resistência atingir a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ , para as diferentes configurações de refúgio. Parâmetros:(a) $s_1 = 0, s_2 = 1, h_1 = 0,05, h_2 = 0,9, r_1 = 0,9, r_2 = 0,8, \mu = 0,3, b = 0,5$; (b) $s_1 = 0, s_2 = 1, h_1 = 0,3, h_2 = 0,9, r_1 = 0,8, r_2 = 0,3$ e (c) $s_1 = 0, s_2 = 1, h_1 = 0,05, h_2 = 0,9, r_1 = 0,5, r_2 = 0,8$. Demais parâmetros $b = 0,5, c = 400$ e $\mu = 0,3$ e $K = 10$.



(a)



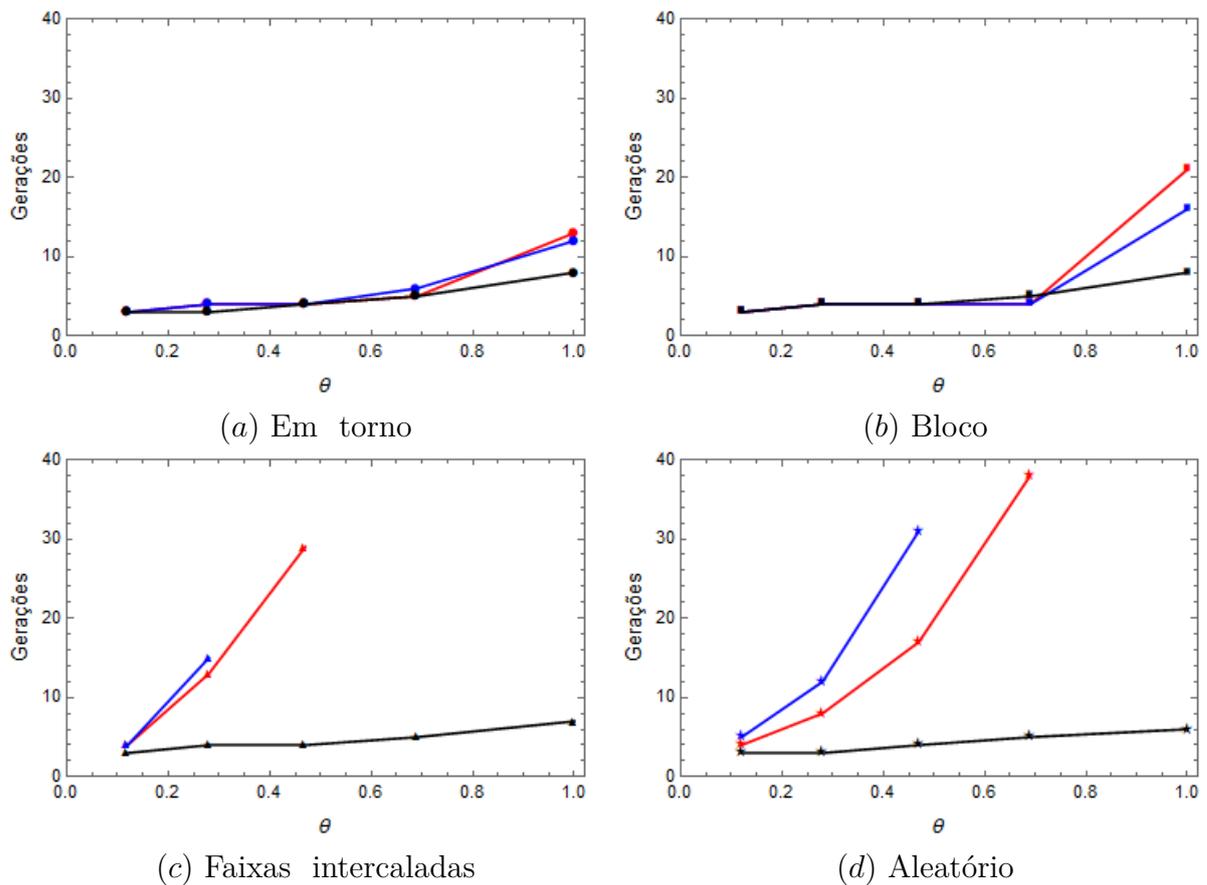
(b)



(c)

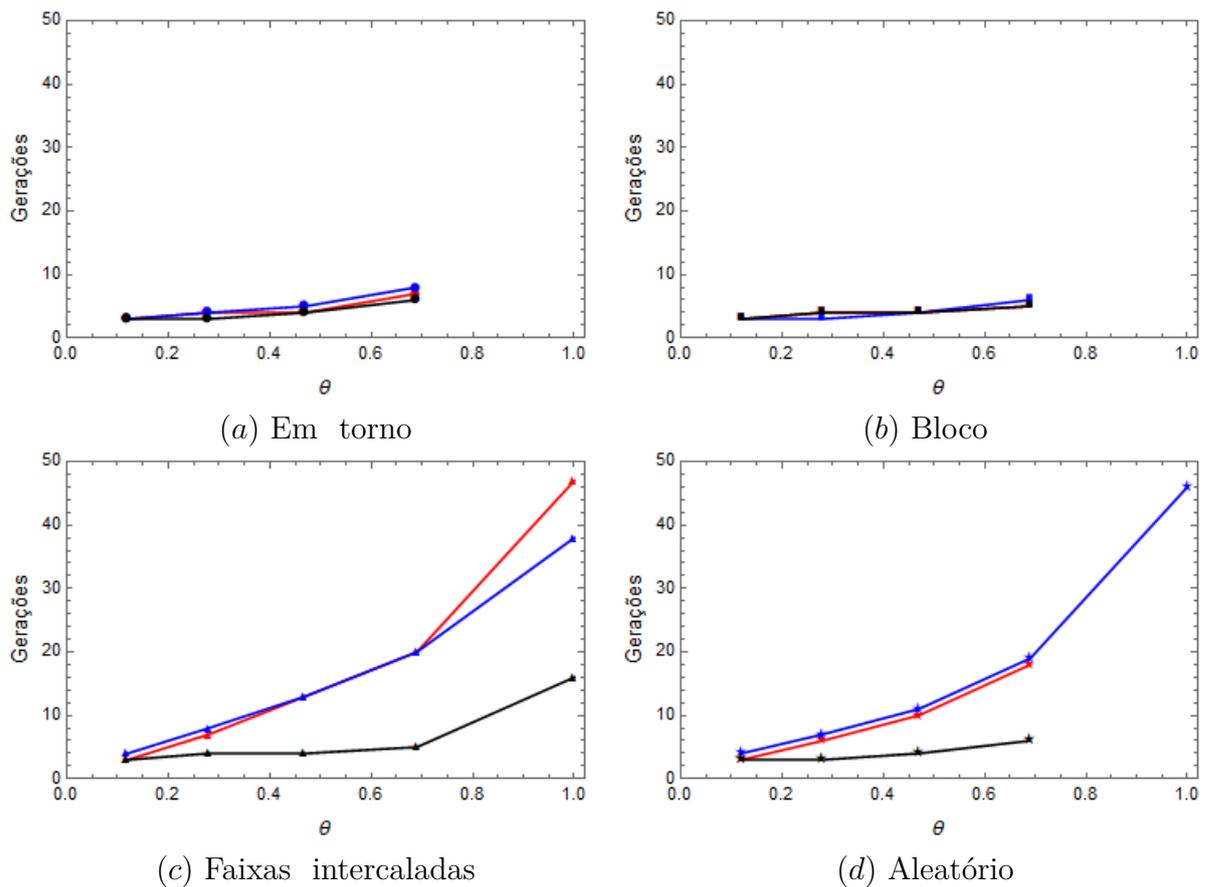
Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 51 – Tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ , para as configurações de refúgio: (a) disposto em torno da área cultivada, (b) em um bloco adjacente, (c) em faixas intercaladas e (d) aleatoriamente. As curvas em preto representam os resultados para movimentação de curto alcance enquanto as curvas em vermelho ($K = 5$) e azul ($K = 10$) representam os resultados para movimentação de longo alcance. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,9$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$ e $c = 400$.



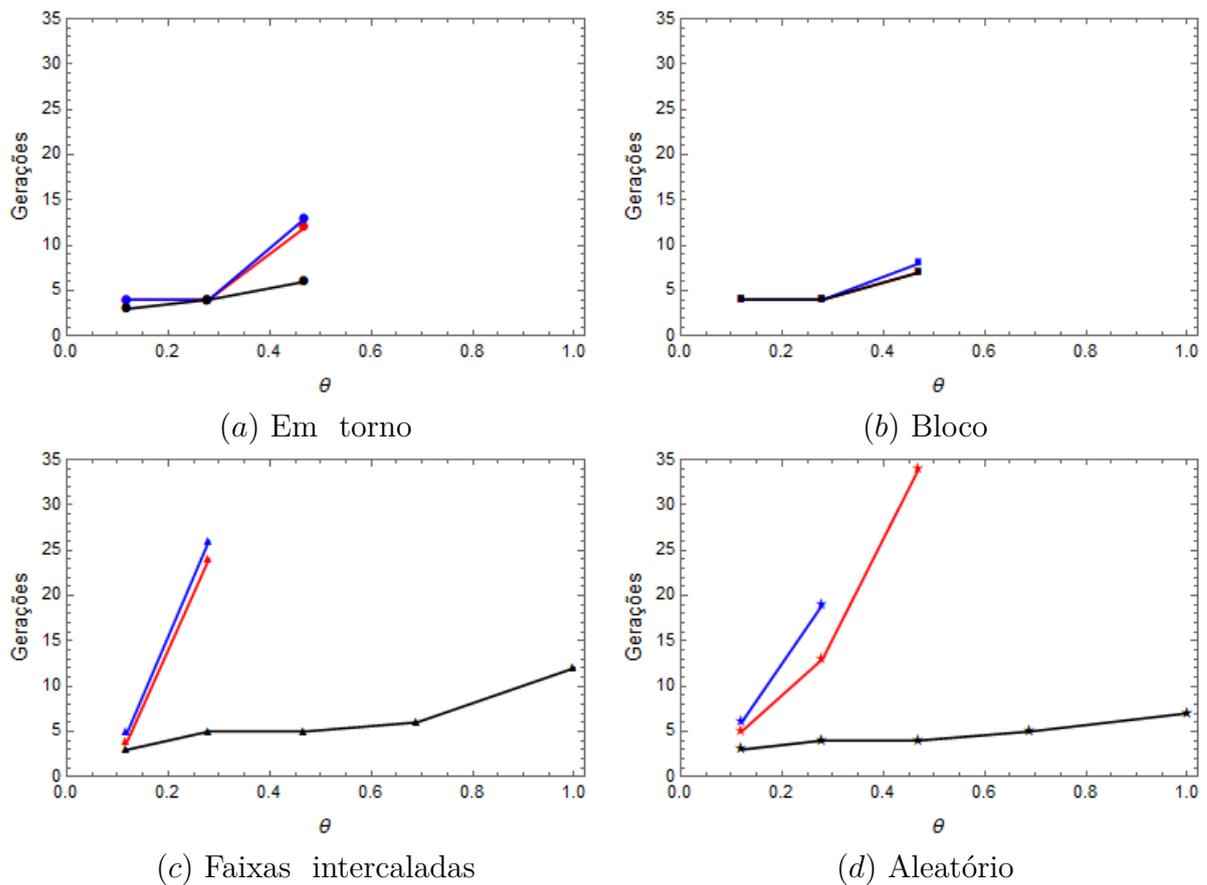
Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 52 – Tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ , para as configurações de refúgio disposto: (a) em torno da área cultivada, (b) em um bloco adjacente, (c) em faixas intercaladas e (d) aleatoriamente. As curvas em preto representam os resultados para movimentação de curto alcance ($K = 1$) enquanto as curvas em vermelho ($K = 5$) e azul ($K=10$) representam os resultados para movimentação de longo alcance. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0, 3$, $h_2 = 0, 9$, $r_1 = 0, 8$, $r_2 = 0, 3$, $\mu = 0, 3$, $b = 0, 5$ e $c = 400$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 53 – Tempo necessário para que a frequência do alelo que confere a resistência alcance a frequência absoluta de $\frac{1}{2}$ em função de θ , para as configurações de refúgio disposto: (a) em torno da área cultivada, (b) em um bloco adjacente, (c) em faixas intercaladas e (d) aleatoriamente. As curvas em preto representam os resultados para movimentação de curto alcance ($K = 1$) enquanto as curvas em vermelho ($K = 5$) e azul ($K = 10$) representam os resultados para movimentação de longo alcance. Parâmetros: $s_1 = 0$, $s_2 = 1$, $h_1 = 0,05$, $h_2 = 0,9$, $r_1 = 0,5$, $r_2 = 0,8$, $\mu = 0,3$, $b = 0,5$ e $\gamma = 400$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

6 Conclusão

Neste trabalho foram desenvolvidos modelos discretos para descrever a evolução da adaptação dos insetos-praga às proteínas tóxicas presentes nas culturas transgênicas. Partimos do estudo de um modelo sem estrutura espacial (Capítulo 4). O espaço foi, então, incluído em dois modelos espacialmente distribuídos, no Capítulo 5. Um modelo para movimentação local dos insetos e outro, para movimentação não-local.

Os principais aspectos analisados foram: os efeitos da área e da estrutura de refúgio no sentido de retardar ou impedir a evolução da resistência à cultura transgênica por parte da população de insetos-praga. Isto é, analisamos, através das simulações do modelo espacialmente estruturado, qual a disposição espacial da área de refúgio que leva ao retardamento na evolução da resistência na população de insetos. Com este objetivo, consideramos um modelo discreto para descrever a dinâmica da população. Observamos, nos casos analisados, que a área de refúgio, em determinadas situações, diminui a frequência do alelo que confere a resistência e por este motivo pode ser considerado, em determinadas circunstâncias, um método bastante eficaz no controle da evolução da resistência às culturas transgênicas na população de insetos-praga.

Através dos resultados obtidos foi observado que o refúgio é uma boa estratégia que pode retardar e, em alguns casos, impedir a evolução da resistência a transgênicos. O tamanho e a estrutura do refúgio, o *fitness* dos genótipos em cada área e o comportamento de movimentação dos insetos têm grande influência na predominância de um ou outro alelo. Quanto maior a área de refúgio, maior será a frequência do alelo suscetível a longo prazo.

Inserimos a área de refúgio com quatro configurações diferentes: em torno da cultura, em bloco adjacente, em faixas intercaladas e aleatoriamente na área cultivada. A escala de movimentação dos insetos pode interferir na coexistência dos alelos. Observamos que a movimentação local ($K = 1$) promoveu a coexistência dos alelos para os refúgios no entorno e em bloco, em qualquer proporção. Nestes casos, os suscetíveis ficam confinados ao refúgio. A movimentação de longo alcance ($K = 5$ ou $K = 10$) promoveu a coexistência e, em alguns casos, a eliminação do alelo que confere a resistência, para os refúgios em faixas e aleatório. Estes resultados demonstram que o tamanho do refúgio, sua configuração espacial e a movimentação dos indivíduos influenciam na densidade do genótipo resistente e portanto, na propagação do alelo que confere resistência aos indivíduos.

Concluimos, através dos resultados obtidos, que a inserção da área de refúgio na área cultivada é uma boa estratégia para retardar a evolução da adaptação de insetos-praga às toxinas inseticidas presentes nas culturas transgênicas. Notamos, que a eficiência desta estratégia depende da distribuição espacial do refúgio, do tamanho do refúgio e do *fitness* que os indivíduos apresentam na área transgênica e de refúgio.

Para trabalhos futuros podemos incluir alguns fatores ao modelo como: o movimento das larvas, padrões climáticos que podem afetar a evolução da resistência nos insetos, como por exemplo a temperatura; considerar a presença de um parasitoide e analisar os efeitos da interação entre os insetos-praga e o parasitoide sobre a densidade das populações ou ainda, além de utilizar somente a estratégia de refúgio, considerar também a aplicação de algum pesticida que reduza a densidade populacional das pragas-alvo. Além disso, pretendemos aplicar os modelos propostos a dados de campo.

Referências

- ALLEN, L. J. S. **An introduction to mathematical biology**. New Jersey: Pearson Education, 2007.
- ANDRADE, C. L. **Multiplas escalas em interações presa-predador**. Santa Maria, 2010.
- COMINS, H. N.; HASSELL, M. P.; MAY, R. M. **The Spatial Dynamics of Host-Parasitoid Systems**. *Journal of Animal Ecology*, v61, p.735-748, 1992.
- CRUZ, J. C. MAGALHAES, P. C.; PEREIRA FILHO, I. A.; MOREIRA, J. A. A. **Milho: o produtor pergunta, a Embrapa responde**, 2011.
- EDELSTEIN-KESHET, L. **Models in Biology**. New York: Rondon House, 1988.
- ESKOLA, H. T. M.; GERITZ, GERITZ, S. A. H. **On the Mechanistic Derivation of Various Discrete-Time Population Models**. *Bulletin of Mathematical Biology*, v. 69, n. 1, p.329-346, 2006.
- FRANCISCHINI F. J. B.; CORDEIRO E. M. G.; DECAMPOS J. B.; ALVES-PEREIRA A.; VIANA J. P. G.; et al. **Diatraea saccharalis history of colonization in the Americas. The case for human-mediated dispersal**. *PLOS ONE* 14(7): e0220031, 2019.
- GARCIA, A. G.; FERREIRA, C. P.; CÔNSOLI, F. L.; GODOY, W. A. C. **Predicting evolution of insect resistance to transgenic crops in within-field refuge configurations, based on larval movement**. *Ecological Complexity*, v. 28, p. 94-103, 2016.
- H. N. COMINS. **The development of insecticide resistance in the presence of migration**. *J. Theor. Biol.* 64, 177, 1977.
- HASTINGS, A. **Population biology: concepts and models**. New York: Springer, 1997.
- ISAAA. **Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops in 2019: Biotech Crops Drive Socio-Economic Development and Sustainable Environment in the New Frontier**. ISAAA Brief No. 55, 2019. Disponível em: <http://africenter.isaaa.org/wp-content/uploads/2020/12/Brief-55-Executive-Summary.pdf>.

- JOHNSON, S. J. **Migration and the life history strategy of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* in the Western Hemisphere.** International Journal of Tropical Insect Science, v. 8, n. 4, p. 543-549, 1987.
- JOHNSON, W. L.; W. H. CROSS; J. E. LEGGET; W. L. MCGOVERN; H. C. MITCHELL; E. B. MITCHELL. **Dispersal of marked boll weevil: 1970-1973 studies.** Ann. Entomol. Soc. Am. 68: 1018-1022, 1975.
- KOT, M. **Elements of Mathematical Ecology.** Cambridge: Cambridge University Press, Cambridge, 2001.
- KUMAR, K. et al. **Genetically modified crops: current status and future prospects.** Planta, 2020.
- LIMA, E. L. **Análise real. 6. ed.** Rio de Janeiro: IMPA/CNPq, 2002.
- MAIA, A. H. N. **Modelagem da evolução da resistência de pragas a toxinas Bt expressas em culturas transgênicas:quantificação de risco utilizando análise de incertezas,** 2003.
- MONNERAT, R. G.; BATISTA, A. C.; DE MEDEIROS, P. T. **Screening of Brazilian *Bacillus thuringiensis* isolates active against *Spodoptera frugiperda*, *Plutella xylostella* and *Anticarsia gemmatalis*.** Biological Control, v.41, p. 291-295, 2007.
- RAMALHO, M. A. P. et al. **Genética na agropecuária.** Lavras, Editora UFLA, 566p, 2012.
- ROUSH, R. and TABASHNIK, B. E. **Pesticide resistance in arthropods.** Springer Science & Business Media, 2012.
- RUMEL D. R.; WHITE J. R.; WADE L. J. **Late season immigration of boll weevils into an isolated cotton plot.** J. Econ. Entomol. 68:616-618, 1975.
- SOARES, S. **Pragas do milho: da identificação ao tratamento.** Produz, Belo Horizonte, n.51, p.59-63, 2010.
- SOUZA, I. R.; DE TONI, D. C.; CORDEIRO, J. **Genética Evolutiva.** Florianópolis, 2011.
- SOLÉ, R.; BASCOMPTE; J. **Self-Organization in Complex Ecosystems.** Princeton University Press. New Jersey, 1994.
- SPURGEON D. W.; RAULSTON J. R.; ZAMORA O. Z.; LOERA J. **Spatial and temporal patterns of boll weevil trap captures in northeastern Mexico.** In: Proceedings of the Beltwide Cotton Conference, National Cotton Council, Memphis, TN, vol 2, pp 984-986, 1997.

STROGATZ, S. H. **Nonlinear dynamics and chaos**. Addison-Wesley Publishing Company, 2015.

TATUM J. **Maths and moths..** II in the Sky, September: 5-9, 2003.

TYUTYNOV, Y. V.; ZHADANOVSKAYA, E. A.; ARDITI, R.; MEDVINSKY, A. B. **A spatial model of the development of pest resistance to a transgenic insecticidal crop: European corn borer on Bt maize**. *Biophysics* 52, 52-67, 2007.

UDRY, C. V.; DUARTE, W. (Org.). **Uma história brasileira do milho: o valor dos recursos genéticos**. Brasília, DF: Paralelo 15, 2000.

VARGAS, L.; PEIXOTO, C. M.; ROMAN, E. S. **Manejo de plantas daninhas na cultura do milho**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2006. 20 p. html. (Embrapa Trigo. Documentos Online, 61). Disponível em: <http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/pdo61.htm>.

VILARINHO E. C.; FERNANDES O. A.; HUNT T. E.; CAIXETA D. F. **Movement of Spodoptera frugiperda adults (Lepidoptera: Noctuidae) in maize in Brazil**. *Fla Entomol* 94:480–488, 2011.

VRIES, G. D. et al. **A course in mathematical biology: quantitative modeling with mathematical and computational methods**. [S.l.]: SIAM, 2006.

ZANCANARO, P. O.; BUCHWEITZ, E.D.; BOICA JÚNIOR, A.L.; MORO, J.R. **Avaliação de tecnologias de refúgio no cultivo de milho Bt**. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 47: 886 - 891, 2012.