

EXPANDINDO O DOMÍNIO DE APLICAÇÃO DA MODELAGEM ECOLÓGICA: MODELOS COMPUTACIONAIS BASEADOS EM INDIVÍDUOS E ORIENTADOS A PADRÕES

*Arthur W. da Silva Lima*¹

¹FIOCRUZ/Instituto Oswaldo Cruz, Laboratório de Fisiologia e Controle de Artrópodes Vetores. Av. Brasil, nº: 4365, Rio de Janeiro, RJ. Brasil. CEP: 21045-900.

E-mail: arthurwlima@gmail.com

RESUMO

Ao longo do último século, o desenvolvimento de modelos se mostrou uma importante ferramenta para a pesquisa e o ensino de ecologia. Entretanto, o tipo de problema biológico passível de ser modelado depende da estrutura do modelo adotado. Nesse trabalho modelos baseados em indivíduos e orientados a padrões são apresentados como uma estratégia alternativa para a modelagem ecológica. Essa estratégia computacional permite representar explicitamente a variabilidade entre indivíduos de uma população, além de aproveitar informações obtidas em diferentes níveis hierárquicos do sistema de estudo. Assim, é possível modelar questões antes desconsideradas devido às premissas de homogeneidade ou à falta de estimativas confiáveis para a parametrização do modelo. A partir de três exemplos é demonstrado como essa estratégia se insere na pesquisa ecológica atual, expandindo o universo de problemas ecológicos a serem modelados e reaproximando a pesquisa teórica e empírica.

Palavras-chave: Modelagem orientada a padrões; modelos baseados em indivíduos; modelagem ecológica; níveis hierárquicos de organização.

ABSTRACT

EXTENDING THE DOMAIN OF APPLICATION OF ECOLOGICAL MODELLING: INDIVIDUALLY BASED COMPUTATIONAL AND PATTERN-ORIENTED MODELS. Throughout the last century modelling has shown to be an import tool for ecological training and research. Nevertheless, the class of ecological question prone to be modeled is restricted by the model's structure. In this work, individually based and pattern-oriented models are presented as an alternative strategy for ecological modelling. This computational strategy enables the model to explicitly represent variability among individuals in a population and incorporate information obtained at different hierarchical levels of the study system. In this way, it is possible to model problems otherwise curbed by homogeneities assumptions or by the lack of empirical data. Three examples are used to demonstrate how this strategy is related to modern ecological research and how it can expand the domain of application for ecological modelling.

Keywords: Pattern-oriented modelling; individual-based modelling; ecological modelling; hierarchical levels.

RESUMEN

EXPANCIÓN DEL DOMINIO DE APLICACIÓN DE MODELADO ECOLÓGICO: MODELOS DE COMPUTACIÓN BASADOS EN LOS INDIVIDUOS Y ORIENTADOS A LOS PATRONES. Durante el último siglo, el modelado ha demostrado ser una herramienta importante para la investigación y la enseñanza de la ecología. Sin embargo, el tipo de problemas biológicos propensos a ser modelados está restringido por la estructura del modelo adoptado. En este trabajo, los modelos basados en los individuos y orientados a los patrones se presentan como una estrategia alternativa para la construcción de modelos ecológicos. Esta estrategia de computación permite representar explícitamente la variabilidad entre los individuos de una población e incorporar la información obtenida en los diferentes niveles jerárquicos del sistema de estudio. De

este modo, es posible modelar problemas antes desconsiderados debido a las suposiciones de homogeneidad o por falta de información empírica. Se utilizan tres ejemplos para demostrar cómo esta estrategia se relaciona con la investigación ecológica moderna y cómo puede expandir el dominio de aplicación para el modelado ecológico.

Palabras clave: Modelado orientado a patrones; modelado basado en los individuos; modelado ecológico; niveles jerárquicos.

INTRODUÇÃO

Partindo do conceito de que modelos são representações da realidade criadas pelo pesquisador, o processo de modelagem pode ser dividido em quatro etapas: revisão do conhecimento sobre o problema biológico e estabelecimento das premissas que delimitam o problema (1), desenvolvimento do modelo (2), análise das predições do modelo (3) e, se necessário, modificações nas premissas do problema e na estrutura do modelo (4), possibilitando novas análises (Grimm 1994). Dessa forma, o processo de modelagem ajuda a verificar as hipóteses biológicas e indicar lacunas no conhecimento, guiando novas linhas de pesquisa. O que não fica claro nesse argumento, frequentemente usado para justificar a modelagem, é que o problema biológico passível de ser tratado é limitado pela estrutura escolhida para o modelo (Jackson *et al.* 2000).

Os primeiros modelos matemáticos aplicados à ecologia se baseavam na ‘lei da ação das massas’ para representar sistemas biológicos por meio de equações diferenciais (Lotka 1920, Kermack & McKendrick 1927, Gause 1932). Nessa estratégia tradicional, assume-se que variações entre os indivíduos devem se anular e o sistema ecológico é dividido em compartimentos, de acordo com os estados possíveis do sistema. A dinâmica é representada por taxas médias de transição entre os compartimentos do sistema, por exemplo, a transferência de energia de presas para predadores, e o consequente aumento da densidade de predadores (Lotka 1920). Outra limitação é a falta de estrutura espacial, ou seja, interações entre quaisquer dois indivíduos do sistema tem a mesma chance de ocorrer. Apesar das limitações impostas por esses fortes pressupostos, modelos de equações diferenciais são aproximações satisfatórias da realidade em casos em que há um grande número de indivíduos na população e baixa heterogeneidade espacial (Jackson *et al.* 2000).

Uma opção para permitir mais diferenças entre os indivíduos da população é aumentar o número de compartimentos do sistema. A população pode ser dividida em faixas etárias, como nas matrizes de Leslie (Caswell 2001), ou de acordo com a localização no espaço, como nos modelos de metapopulações (Gotelli 1991). Porém, à medida que se aumenta a quantidade de compartimentos, menor é o número de indivíduos por compartimento e a aproximação do indivíduo médio pode não ser mais satisfatória (Sumpter 2010, p.206). Nesse contexto, com o desenvolvimento de computadores pessoais e de novas linguagens de programação, se popularizaram modelos baseados em indivíduos, capazes de representar explicitamente as variações entre indivíduos de uma população (Huston *et al.* 1988, Breckling *et al.* 2006).

MODELOS BASEADOS EM INDIVÍDUOS

Em Modelos Baseados em Indivíduos, MBI (*Individual Based Models*), cada elemento do sistema ecológico é representado independentemente e os processos modelados são implementados como um conjunto de regras a serem realizadas (Grimm 1999). Por isso, MBIs são também chamados modelos algorítmicos (Grimm *et al.* 2005, Breckling *et al.* 2006). Isso permite que cada elemento modelado possua características únicas, fazendo com que o desfecho da interação entre indivíduos dependa dos atributos de cada um, além de características do meio. Essa facilidade em lidar com heterogeneidades ambientais e entre os indivíduos de uma população é uma das principais motivações para o desenvolvimento de MBIs (Giacomini 2007). Os ‘indivíduos’ modelados em um MBI podem ser quaisquer elementos que componham um nível hierárquico maior, como células de um tecido, indivíduos de uma população, populações locais de uma metapopulação e espécies de uma comunidade, por exemplo (Wiegand *et al.*

2003). A flexibilidade dessa estratégia explica porque esses modelos foram adotados em diferentes áreas da ecologia espacial e da paisagem, como a persistência de metapopulações (Travis & Dytham 1998), estrutura de comunidades (Jeltsch *et al.* 1999, Giacomini *et al.* 2009) e, em especial, em modelos dispersão e forrageamento animal (Dunning *et al.* 1995, Zollner & Lima 1999, DeAngelis & Mooij 2005).

Em comparação com modelos de equações diferenciais, MBIs apresentam um maior realismo biológico, mas uma limitação que vem desse realismo é o aumento da complexidade, que impede uma solução analítica do modelo. Entretanto, modelos complexos de equações diferenciais também não apresentam soluções analíticas, sendo necessário resolvê-los por simulação (Peck 2004, Giacomini 2007). Assim, essa limitação não é inerente a MBIs, mas surge, provavelmente, das ferramentas desenvolvidas para a análise de equações diferenciais, que não são suficientes para analisar a complexidade de sistemas ecológicos reais (Peck 2004).

Entretanto, a flexibilidade de MBIs trouxe também um efeito colateral. A popularização da estratégia fez com que, para um único processo biológico, diversos submodelos alternativos fossem propostos, dependendo do conhecimento que se tem da espécie de estudo e das necessidades do modelador. O caso mais claro desse fenômeno é o estudo do movimento animal, onde o deslocamento do indivíduo pode ser representado por regras de diferentes níveis de complexidade, desde o passeio aleatório completo a movimentos com tendência de direção e movimentos influenciados pelo meio (Zollner & Lima 1999, Kramer-Schadt *et al.* 2007). Modelos complexos tendem a ser mais realistas, mas, normalmente, dependem de parâmetros novos, que podem ser difíceis de serem estimados, inserindo erros nos resultados do modelo. Por exemplo, se o deslocamento do indivíduo depende da qualidade do meio, então é necessário saber como se dá a percepção do meio pelo indivíduo, uma informação desconhecida para a maior parte dos grupos animais (Dunning *et al.* 1995, Lima & Zollner 1996). Reconhecendo esse problema Turchin (1991) propõe um minimalismo comportamental, em que o passeio aleatório completo deve ser adotado, na ausência de evidências concretas que deem suporte para modelos alternativos. Mas, como veremos nos

exemplos a seguir, esse minimalismo não é capaz de explicar padrões populacionais complexos.

LIMITAÇÕES E INCERTEZAS

De um modo geral, três fatores diferentes podem introduzir incertezas nos resultados de um modelo: (1) variações naturais nos atributos dos indivíduos, (2) incerteza quanto às estimativas desses parâmetros e (3) incertezas quanto à estrutura do modelo (Beven 2002). Enquanto que variações naturais são, até certo ponto, desejáveis, as demais fontes de erro devem ser minimizadas. Devido a grande quantidade de processos modelados, essas fontes de erro se tornam mais evidentes quando trabalhamos com MBIs, apesar de serem comuns a todas as estratégias de modelagem.

A grande dependência de parâmetros de entrada em MBIs, faz com que seja difícil encontrar estimativas confiáveis na literatura (Peck 2004, Sumpter 2011). Não havendo outras alternativas, esses parâmetros são escolhidos em faixas de valores biologicamente relevantes, porém arbitrárias, introduzindo erros que podem se propagar aos resultados do modelo (Wiegand *et al.* 2003). Além da propagação de erros, a dificuldade de parametrização e o grande número de processos modelados dificulta a avaliação de etapas intermediárias do modelo, impedindo a verificação de sua estrutura (Beven 2002). Verificar a estrutura do modelo é necessário para evitar casos em que os resultados do modelo são realistas, apesar de o processo biológico estar representado de maneira incorreta (Grimm & Railsback 2009). Quando um mesmo resultado pode ser explicado por diferentes processos, um modelo estruturalmente errado ou incompleto pode ser validado inicialmente, mas levaria a erros em simulações futuras, em situações diferentes (Beven 2002).

A combinação de incertezas relacionadas à parametrização e à estrutura do modelo levam a impressão de que qualquer resultado poderia ser alcançado, dado a combinação correta de parâmetros de entrada (Grimm *et al.* 2005), gerando desconfiança sobre os resultados e um afastamento de pesquisadores empíricos. Essa desconfiança, além das baixas reprodutibilidade e comparabilidade de MBIs (Peck 2004), explica porque apesar de um grande

investimento inicial no desenvolvimento de desses modelos, pouco se acrescentou a teoria ecológica propriamente dita (Grimm 1999, Grimm *et al.* 1999)

Uma forma de minimizar esse problema está na utilização de propriedades emergentes dos sistemas ecológicos. Ao modelarmos os processos no nível dos indivíduos, propriedades das populações e comunidades as quais esses indivíduos pertencem devem emergir a partir desses processos (Giacomini 2007, Wiegand *et al.* 2003). Assim, ao construir MBIs podemos também monitorar características do conjunto, verificando como variações nas características ou no comportamento dos indivíduos refletem no padrão coletivo. Nesse sentido a modelagem orientada à padrões é uma ferramenta flexível que nos permite refinar não só os parâmetros de entrada, mas também a própria estrutura do modelo.

MODELAGEM ORIENTADA A PADRÕES

A principal motivação para a modelagem orientada a padrões, MOP (*Pattern-Oriented Modeling*), é utilizar informações observadas em um nível de organização mais agregado para discriminar entre diferentes hipóteses e modos de interação entre os agentes do modelo, em um nível hierárquico abaixo

(Wiegand *et al.* 2003). Deve-se notar que, ao se fundamentar em padrões observáveis empiricamente, sacrifica-se a generalidade do modelo, em prol de uma maior aplicabilidade (Grimm 1994).

O ciclo de construção de um MOP possui algumas diferenças em relação ao ciclo original (Figura 1). Na revisão bibliográfica (1), deve-se levar em conta não só os objetivos do modelo e a qualidade de informação disponível sobre o problema, mas também os padrões que se possa extrair do modelo e verificar empiricamente. Apesar de o desenvolvimento e parametrização do modelo (2) ser semelhante ao processo original, a comparação com padrões empíricos (3) permite refinar a estrutura do modelo e as combinações de parâmetros possíveis, de modo a reproduzir simultaneamente os padrões observados. Caso não se consiga reproduzir os padrões observados, deve-se retornar ao início do ciclo, propondo novas alterações ao modelo até que se chegue a um modelo satisfatório. Por fim, o pesquisador pode comparar as previsões do modelo com observações empíricas e, se necessário, propor novas alterações no modelo (4). A introdução de uma etapa de validação do modelo anterior à análise dos resultados permite ajustar tanto o espaço paramétrico de entrada quanto a própria estrutura do modelo, verificando as hipóteses conceitualizadas e evitando assim a propagação de erros (Wiegand *et al.* 2003).

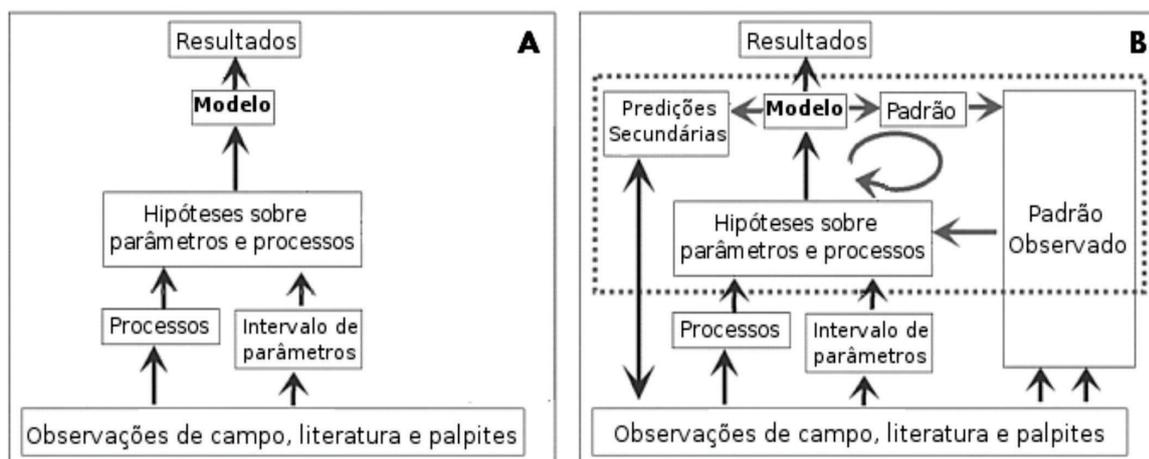


Figura 1. Fluxograma de construção de um modelo comum (A). Observações de campo, literatura e palpites arbitrários são utilizados para guiar a construção e alimentar o modelo. Devido à incertezas nos processos modelados e parâmetros de entrada, os erros são propagados até os resultados. Resultados corretos podem ser ajustados teleologicamente a partir de processos modelados de maneira incorreta. Desenvolvimento de um modelo orientado à padrões, MOP (B). Observações de campo, literatura e palpites arbitrários guiam a construção do modelo, porém padrões empíricos e previsões secundárias são usados para rever as hipóteses sobre os processos modelados e refinar os parâmetros de entrada, evitando a propagação de erros aos resultados. Figura adaptada de Wiegand *et al.* (2003).

Figure 1. Development of a common model (A). Field estimates, literature and arbitrary decisions are used to guide the development and to parameterize the model. Uncertainties on the processes modeled and on the input estimates are propagated to the model's results. Also, correct results might be teleologically adjusted from incorrect processes. Development of a pattern-oriented model (B). Field estimates, literature and arbitrary decisions are used to guide the development of the model, but empirical patterns and secondary predictions are used to check to hypothesis on the processes modeled and the input parameters, avoiding error propagation to the results. Figure adapted from Wiegand *et al.* (2003).

Essa é uma estratégia de modelagem inversa, ou seja, os parâmetros ou processos desconhecidos são escolhidos de forma a ajustar os padrões observados em campo. Apesar de aparentemente teleológico, esse ajuste não é feito para alcançar os resultados do modelo, mas sim para alcançar padrões secundários que pode-se extrair dos modelos (Wiegand *et al.* 2003). Quanto mais padrões independentes estiverem disponíveis, mais informação poderemos agregar ao processo estudado e maior será a confiança que teremos sobre o modelo. A robustez da estratégia consiste no fato de ajustarmos o modelo a diversos padrões secundários, não diretamente relacionados aos seus resultados (Grimm *et al.* 2005).

O uso de MOP associado a MBIs é especialmente informativo em situações em que variáveis da biologia dos indivíduos são desconhecidas, porém pode-se observar um padrão populacional bem definido (Kramer-Schadt *et al.* 2007). Voltando ao exemplo do forrageamento, apesar de a percepção dos indivíduos ser desconhecida, a distribuição espacial da população é um padrão relativamente fácil de ser observado. Assim, pode-se testar diferentes hipóteses sobre a percepção dos indivíduos, criando submodelos alternativos e verificando quais são capazes de gerar o padrão observado em campo (Kramer-Schadt *et al.* 2004, Silva-Lima 2009). Ao agregar a informação contida em diferentes níveis de organização podemos restringir o espaço paramétrico das soluções do modelo. Com isso, podemos descartar tanto os modelos demasiadamente simples, quanto modelos desnecessariamente complexos, alcançando o nível de ‘complexidade ideal para o problema’ (Grimm *et al.* 2005).

ESCOLHA DO PADRÃO

Sendo uma etapa crucial em MOP, deve-se ter cuidado ao escolher os padrões a serem utilizados. Um padrão pode ser entendido como qualquer estrutura não aleatória observável, ou seja, qualquer estrutura nos dados que possa conter informação sobre mecanismos ou processos biológicos (Grimm 1994). Os padrões escolhidos funcionam como um filtro para o modelo, descartando combinações de parâmetros e processos inapropriados do modelo. Assim, padrões diferentes irão conter quantidades de informação diferentes a respeito de um determinado

processo biológico e a escolha de um padrão pouco informativo acrescentará pouca precisão ao modelo (Wiegand *et al.* 2003). Outro problema ocorre com o uso de padrões redundantes, que contém informação sobre os mesmos processos geradores. Além de um segundo padrão semelhante ao primeiro não acrescentar precisão ao modelo, essa redundância também pode levar a resultados enviesados, excessivamente ajustados a uma situação particular (Latombe *et al.* 2011).

Também é importante determinar como será feita a comparação dos padrões empíricos com os padrões simulados. Não existe uma regra pré-definida para essa comparação, mas tipicamente se busca simulações que gerem resultados dentro de um intervalo de confiança, ou da faixa de variação, do padrão empírico (Wiegand *et al.* 2003, Kramer-Schadt *et al.* 2007, Silva-Lima 2009). Assim, quanto mais precisamente for medido o padrão empírico, maiores serão as restrições aplicadas pelo filtro da MOP e maior será refinamento final do modelo (Kramer-Schadt *et al.* 2007).

EXEMPLOS

Embora os três exemplos listados abaixo se utilizem de padrões populacionais espaciais para refinar o conjunto de parâmetros de entrada do modelo e ajudar a distinguir entre submodelos de deslocamento individuais alternativos, a aplicação de MOP não se restringe a padrões espaciais. Sua aplicação depende apenas de que haja um ou mais padrões emergentes a partir dos mecanismos modelados (Latombe *et al.* 2011). Outros exemplos fazem uso de diferentes padrões populacionais, como séries temporais (Wiegand *et al.* 1998), classes de tamanho de indivíduos de uma população (Holker & Breckling 2001), e do número de parasitas por hospedeiro (Tyre *et al.* 2006).

PLANOS DE MANEJO DE ESPÉCIES

A aplicação de modelos teóricos em biologia da conservação é bastante criticada, seja pela grande imprecisão em estimativas de campo (incertezas quanto os parâmetros) ou pela falta de conhecimento sobre os processos biológicos da espécie de interesse (Doaks & Mills 1994). No caso de espécies raras

ou ameaçadas essa limitação é ainda mais crucial, pois pode ser impossível obter informações precisas no nível dos indivíduos. Entretanto, padrões populacionais podem ser mais facilmente observados e o uso de MOP pode servir de apoio ao plano de manejo da espécie (Kramer-Schadt *et al.* 2007).

O lince (*Lynx lynx*) era uma espécie amplamente distribuída na Eurásia que, devido à sobrecaça e fragmentação de habitats, foi eliminado da Europa ocidental (Kramer-Schadt *et al.* 2004). Numa região com alta densidade humana, a principal dificuldade para a reintrodução local da espécie é encontrar áreas preservadas suficientemente grandes para manter a população desses felinos (aprox. 1000km², Kramer-Schadt *et al.* 2004). A fragmentação dos habitats pode levar a uma grande movimentação entre manchas de habitats, deixando a população mais vulnerável, devido ao alto risco de morte nos deslocamentos pela matriz, em especial em locais com uma malha rodoviária bem desenvolvida como a Europa central (Kramer-Schadt *et al.* 2004).

Um modelo MBI espacialmente explícito foi desenvolvido para avaliar a viabilidade da reintrodução de lince na Alemanha. Entretanto, como o modo de deslocamento dos animais é desconhecido quatro submodelos alternativos foram simulados, um passeio completamente aleatório, PA (*Random Walk*), um passeio aleatório correlacionado, PAC (*Correlated Random Walk*), quando o passo atual tende a preservar a direção do passo anterior, um passeio dependente do habitat, PDH (*Habitat Dependent Walk*), quando o tamanho do passo e a probabilidade de se deslocar depende do ambiente, e um passeio correlacionado dependente do habitat, PDHC (*Correlated Habitat Dependent Walk*). Esses processos dependem de quantidades diferentes de parâmetros que, embora bem definidos, são difíceis de serem estimados, como a probabilidade de permanência do lince em um determinado habitat, a direção do deslocamento e quantos percursos o indivíduo percorre por dia (Kramer-Schadt *et al.* 2004).

A partir de dados de telemetria obtidos com lince numa paisagem semelhante na Suíça, os resultados observados foram comparados simultaneamente a quatro diferentes padrões populacionais, como a distância máxima percorrida por dia, o tempo de permanência em habitats de dispersão, a ausência de indivíduos em meio a habitats desfavoráveis (cidades)

e a distribuição tamanhos de percursos realizados por indivíduo. Com respeito ao comportamento dos indivíduos, observou-se que apenas os modelos de deslocamento dependentes do ambiente são capazes de explicar o padrão de distribuição da espécie (PDH – 11% das parametrizações foram aceitas, PDHC – 18%, Kramer-Schadt *et al.* 2007).

Após o refinamento do modelo, os resultados indicam que populações de lince na maior parte dos fragmentos florestais da paisagem alemã poderiam ser interconectadas, não fosse a alta mortalidade esperada em rodovias. Assim, apesar de o deslocamento dos indivíduos ser suficiente para transpor a matriz, o risco que isso impõe poderia inviabilizar a recolonização da espécie na área. Além da recomposição de habitats, planos de manejo devem então investir em corredores de passagem para a espécie, de modo a diminuir os riscos de morte em rodovias.

VIGILÂNCIA ENTOMOLÓGICA

Programas de vigilância entomológica são desenvolvidos para monitorar populações de mosquitos transmissores de doenças, indicando locais ou épocas do ano em que ocorrem as maiores densidades populacionais e, conseqüentemente, há um maior risco de ocorrer uma epidemia (Scott & Morrison 2003). Armadilhas de oviposição são ferramentas bastante sensíveis e baratas para o monitoramento de populações de *Aedes aegypti*, vetor do vírus da dengue e da febre amarela (Benchimol 2001) e uma estimativa da densidade da população local pode ser feita com base na contagem de ovos ou adultos capturados (Focks 2003). A maior crítica ao uso dessas armadilhas é que fatores ambientais, como a disponibilidade de criadouros naturais, podem influenciar seus resultados. Assim, uma população de determinado tamanho tenderia a gerar estimativas populacionais menores em condições onde há uma grande oferta de locais para oviposição (Focks 2003). Como existe uma possível correlação positiva entre a oferta de criadouros no ambiente e a densidade da população local, esse problema não pode ser tratado apenas com observações de campo comparativas.

Nessa espécie apenas as fêmeas se alimentam de sangue e a fecundação das fêmeas normalmente se dá logo após a eclosão das pupas, por isso é comum que os métodos de coleta e trabalhos de modelagem se

restringam à esta parcela da população (Focks 2003, Otero *et al.* 2008). O resultado do monitoramento com armadilhas de oviposição dependerá basicamente de dois processos biológicos: a oviposição e o deslocamento de fêmeas adultas, sendo esse último motivo de bastante discussão na literatura. Há uma grande plasticidade no deslocamento das fêmeas, podendo ir de alguns poucos metros a mais de um quilômetro dependendo do ambiente onde o mosquito se encontra e de seu estado fisiológico. Alguns autores sugerem que o deslocamento de *A. aegypti* seja guiado pela oviposição (Edman *et al.* 1998, Reiter 2007). Apesar da dificuldade de estabelecer o modo de deslocamento dos indivíduos, as populações locais estão geralmente agrupadas no espaço (Mogi *et al.* 1990, Getis *et al.* 2003).

Nesse contexto foi desenvolvido um MBI para avaliar a influência de fatores ambientais no processo de amostragem por armadilhas de oviposição (Silva-Lima 2009). Apenas fêmeas fecundadas foram modeladas e, em cada passo da simulação, fêmeas em fase de oviposição poderiam escolher entre armadilhas e criadouros naturais, num ambiente espacialmente

explícito. Dois modelos de deslocamento foram avaliados, um passeio aleatório completo (PA) e um passeio dependente do habitat (PDH), em que o indivíduo ajusta o tamanho de seu passo de acordo com a quantidade de sítios de oviposição na sua vizinhança. Os modelos foram testados em ambientes em que os criadouros naturais poderiam estar dispostos aleatoriamente ou agrupadamente no espaço. Foram avaliadas cinco densidades populacionais em cenários ambientais com diferentes concentrações de criadouros, num desenho fatorial com 2100 combinações de parâmetros no total. Com o desenho fatorial condições de grandes populações com baixa oferta de criadouros foram testadas, permitindo a identificação de um possível viés ambiental nos resultados do monitoramento (Silva-Lima 2009).

Os resultados obtidos nas simulações foram comparados a dados de campo para dois padrões populacionais, observados em três localidades da cidade do Rio de Janeiro (Silva-Lima 2009): a média de capturas de mosquitos em armadilhas e à relação entre a média e a variância de censos populacionais

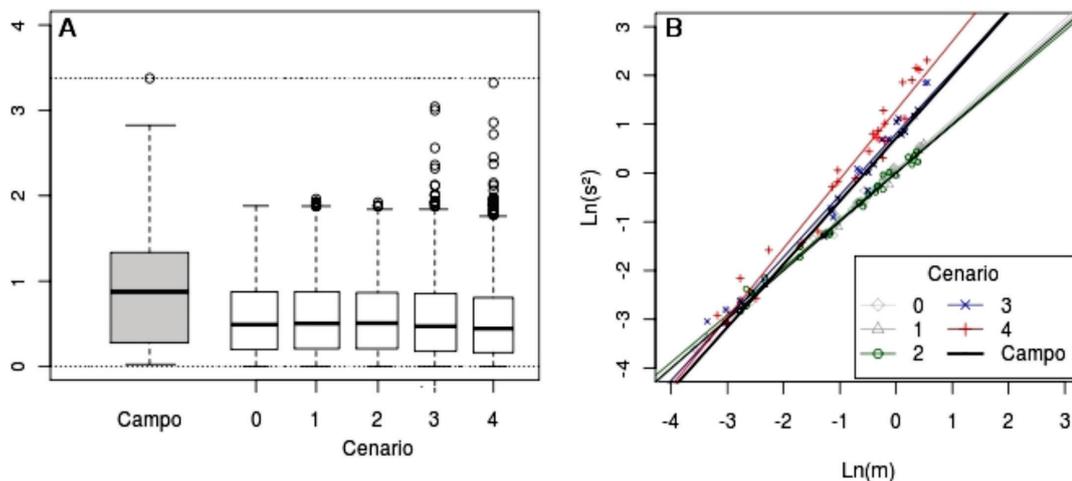


Figura 2. Comparação entre os resultados simulados e resultados obtidos em três localidades da cidade do Rio de Janeiro. Simulações realizadas com 5000 criadouros e 144 armadilhas. Cenários são combinações entre a forma de deslocamento e a distribuição de criadouros no ambiente: 0 – passeio aleatório completo (PA) e criadouros aleatórios (CA); 1 – PA e criadouros agrupados (CAg); 2 – passeio dependente do habitat (PDH) e CA; 3 – PDH e CAg; 4 – PDH e CAg, com um agrupamento ainda maior. Diagramas de caixa das médias de mosquitos capturados por armadilhas (A). Todos os cenários apresentam médias compatíveis com as observadas em campo. Regressões de Taylor (B). Apenas os cenários 3 e 4 possuem inclinações da regressão de Taylor maiores que 1, indicando agrupamento de populações, compatível com o observado em campo. Cenários 0, 1 e 2 apresentam inclinações iguais a 1 (sobrepostas na figura), indicando populações aleatoriamente distribuídas no espaço.

Figure 2. Comparisons of the simulation results with data from three neighborhoods in Rio de Janeiro. Simulations were realized with 5000 reservoirs and 144 traps. Scenarios ('Cenários') are combinations of the mosquito's dispersal rule and the spatial distribution of reservoirs: 0 – complete random walk (PA) and randomly distributed reservoirs (CA); 1 – PA and clustered reservoirs (CAg); 2 – Habitat dependent random walk (PDH) and CA; 3 – PDH and CAg; 4 – PDH and CAg, with an even more clustered distribution of reservoirs. Box-plots of the mean number of mosquitoes captured in each trap (A). All the scenarios are compatible with empirical results. Taylor Power Laws (B). Only scenarios 3 and 4 showed slopes higher than 1, indicating clustered distributions, as observed empirically. Slopes of the regressions on scenarios 0, 1 and 2 were equal 1 (superimposed in the figure), indicating randomly distributed populations.

que pela lei de potência de Taylor indica tendência ao agrupamento de populações da espécie (Taylor *et al.* 1980). Apesar de todos os cenários avaliados gerarem médias de capturas compatíveis com as observadas em campo, apenas cenários que combinam o deslocamento dependente do habitat dos mosquitos e criadouros dispostos agrupadamente no espaço podem reproduzir a tendência de espacial da espécie (Figura 2). Nesse sentido, a distribuição espacial da população emerge da interação entre o comportamento dos indivíduos e do ambiente. Apesar de ainda ser necessário incluir estocasticidade ambiental ao modelo, os resultados apresentados são mais evidências a favor da hipótese de que o deslocamento de fêmeas adultas de *A. aegypti* é guiado pela oviposição.

FORMAÇÃO DE CARDUMES

Um dos primeiros casos em que se demonstrou a formação de um padrão coletivo a partir de elementos autônomos foi a formação de aglomerações animais, como cardumes de peixes ou bandos de aves (Reynolds 1987, Reuter & Breckling 1994, Lett & Mirabet 2008, Sumpter 2011). Em especial em cardumes, dois padrões populacionais distintos podem ser observados empiricamente: a média das distâncias até o vizinho mais próximo, DVP (*Nearest Neighbour Distance*), uma medida da coesão do cardume, e a polarização (p), uma medida da coordenação do movimento dos indivíduos que pode variar entre 0° , quando todos os indivíduos nadam na mesma direção, e 90° , que indica direções de movimento aleatórias. Na literatura DVP é normalmente menor que o comprimento do corpo do peixe, enquanto que p varia entre 10° e 20° (Grimm *et al.* 2005).

Partindo do pressuposto de que cada indivíduo tem uma percepção da sua vizinhança, alguns modelos de comportamento individual foram propostos para explicar o padrão coletivo. Uma propriedade comum dos modelos propostos é que cada indivíduo pode ajustar o seu movimento de acordo com a distância, direção e velocidade de deslocamento dos vizinhos (Lett & Mirabet 2008). A partir de simulações, demonstrou-se que ambos os padrões coletivos observados (polarização e DVP) podem ser obtidos, desde que a resposta de um indivíduo seja um balanço entre o movimento dos seus vizinhos dentro da zona de percepção (Reuter & Breckling 1994).

Mas será que o mesmo resultado poderia ser obtido com um modelo mais simples, onde cada indivíduo ajustaria seu movimento apenas de acordo com o vizinho mais próximo? Nesse caso, apesar de a DVP estar dentro da faixa de variação encontrada na literatura, a polarização observada foi maior que 50° , ou seja, o cardume mantinha-se coeso, porém com uma direção de nado muito menos ordenada que o observado empiricamente (Grimm *et al.* 2005). Assim, desprezando os dados da polaridade do cardume, concluiríamos erroneamente que o modelo de comportamento individual mínimo para a formação de cardumes depende de monitorar apenas o vizinho mais próximo.

DISCUSSÃO

EXPANDINDO O DOMÍNIO DE APLICAÇÃO DA MODELAGEM ECOLÓGICA

O uso de sistemas dinâmicos de equações diferenciais se estabeleceu como um marco inicial para modelagem ecológica. Essa ferramenta herdada da física clássica permitiu avanços na teoria ecológica, com a solidificação de conceitos diversos como o princípio da exclusão competitiva (Gause 1932), a dinâmica de transmissão de doenças (Kermack & McKendrick 1927) e estabilidade de comunidades (May 2001). Entretanto, essa ferramenta é limitada pela própria estrutura das equações diferenciais que se baseia em um alto grau de abstração para representar a natureza com base em propriedades populacionais. Resultados mais específicos como a determinação do padrão espacial da população a partir do comportamento dos indivíduos da população, descrito no texto, são impossíveis de serem obtidos com essa abordagem. Assim, a combinação de MBI e MOP forma uma abordagem computacional que expande o domínio de aplicação da modelagem ecológica, permitindo tratar formalmente questões antes desconsideradas na teoria ecológica, seja devido às limitações impostas pelas premissas de homogeneidades, ou pelas dificuldades de parametrização encontradas na maior parte dos sistemas ecológicos.

É importante notar que essas duas estratégias de modelagem não são antagônicas, uma vez que, ao construirmos um MBI respeitando as premissas

de homogeneidades devemos obter resultados semelhantes aos obtidos a partir do modelo de equações diferenciais correspondente. Assim, o pesquisador pode partir de um MBI simples e aumentar sua complexidade gradativamente, comparando os resultados obtidos com os resultados do modelo de equações diferenciais e verificando o quanto se ganha (ou perde) com cada detalhe da implementação do MBI. Dessa forma, modelos de equações diferenciais podem ser usados para ajudar na compreensão de um MBI, além de simplificar o modelo e facilitar a comunicação de seus resultados (Grimm & Railsback 2005, pp. 373-374).

Na prática essas estratégias são complementares, pois diferenças estruturais tornam cada uma mais apropriada a uma determinada classe de problema. Como vimos anteriormente, em populações pequenas a estocasticidade demográfica se torna importante, sendo mais apropriado utilizar MBIs. Porém, em populações grandes essa estocasticidade é minimizada e o uso de MBI pode ser muito intensivo computacionalmente, tornando o problema mais adequado a soluções de equações diferenciais (Vincenot *et al.* 2011). Por serem discretos no espaço, MBIs são apropriados para representar indivíduos, porém gradientes ambientais ou fluxos de nutrientes são variáveis contínuas, sendo melhor representadas por equações diferenciais (Vincenot *et al.* 2011). Devido a essas diferenças estruturais, a construção de modelos híbridos, com características de sistemas dinâmicos e outras características baseadas em indivíduos, vem sendo reconhecida nos últimos anos (Fahse *et al.* 1998, Vincenot *et al.* 2011).

MODELAGEM GUIADA PELO CONTEXTO ECOLÓGICO

Modelos são tradicionalmente classificados como estratégicos, quando são desenvolvidos para capturar a essência de um determinado sistema de estudo, ou táticos, desenvolvidos para responder perguntas específicas ou fazer previsões mais precisas (Grimm & Railsback 2005, pp. 366-367). Como a ecologia é uma disciplina em muitos aspectos histórica, em que fatores locais têm uma grande importância, modelos estratégicos gerais são especialmente difíceis de serem testados (Grimm 1994). Essa baixa aplicabilidade aliada à popularização da modelagem fez com que

se desenvolvessem alguns modelos cujas soluções eram estética e matematicamente interessantes, mas sem uma interpretação biológica clara, o que gerou um distanciamento entre a pesquisa empírica e o desenvolvimento de modelos (Grimm 1994, Wilson 2009). Apesar de dificultar a generalização dos resultados observados, o uso de padrões observáveis para guiar o desenvolvimento do modelo garante sua aplicabilidade, reaproximando a modelagem da pesquisa empírica (Grimm 1994).

O uso de MOP reflete também uma mudança na inferência estatística aplicada à ecologia. Ao longo do último século, o método dedutivo se tornou a principal base para o conhecimento empírico nas ciências (Hobbs & Hilborn 2006). Esse método parte da observação de um padrão ou fenômeno da natureza (1) a partir do qual se estabelecem hipóteses sobre mecanismos explicativos (2), que podem ser testadas experimentalmente (3). Esses resultados são confrontados com a observação original, levando a confirmação ou modificação das hipóteses definidas anteriormente (4). Pela exclusão sequencial de hipóteses falsas seria possível acumular o conhecimento acerca do problema de estudo (Hobbs & Hilborn 2006). Como se pode perceber, esse ciclo de investigação, baseado no teste de hipóteses, é semelhante ao ciclo de desenvolvimento de um modelo comum (Grimm 1994).

Entretanto, a eficiência desse ciclo tem sido contestada ultimamente, a partir do reconhecimento de que, em ecologia, diversos processos podem gerar o mesmo resultado observado. Se as hipóteses testadas não são mutuamente excludentes, um teste de hipóteses pode rejeitar uma hipótese nula, mesmo que a hipótese alternativa não seja completamente, ou a única, verdadeira (Hobbs & Hilborn 2006). Percebe-se então uma mudança na inferência estatística aplicada à ecologia, com uma popularização de métodos baseados na seleção de modelos de acordo com o seu potencial explicativo para cada problema (Johnson & Omland 2004, Hobbs & Hilborn 2006). Em modelagem, o uso de MOP pode ser visto como um análogo à inferência baseada na escolha de modelos: uma ferramenta para comparar simultaneamente diversas hipóteses e verificar qual é a mais informativa para um problema (Wiegand *et al.* 2003). Como a validação de um modelo não implica necessariamente na exclusão de modelos alternativos,

uma comparação simultânea com diferentes padrões pode ajudar na escolha do modelo mais apropriado em uma determinada situação.

UNIFICANDO A PESQUISA ECOLÓGICA

A inclusão modelos computacionais na rotina de pesquisa em ecologia pode ser favorecida pelo fato desses serem modelos de simulação, que devem ser analisados com as mesmas ferramentas que o trabalho empírico, sejam de desenho experimental ou de análise de dados (Peck 2004). Esses modelos podem ser vistos como microcosmos virtuais, ou seja, ambientes onde o pesquisador possui total controle sobre o ambiente e é possível estudar aspectos dos sistemas ecológicos que não poderiam ser tratados empiricamente (Grimm *et al.* 1999, Peck 2004). Dessa forma, modelos de simulação podem facilitar a comunicação entre pesquisadores empíricos e desenvolvedores de modelos, sejam MBIs ou modelos de equações diferenciais. A desconfiança gerada pelas dificuldades de parametrização do modelo pode ser parcialmente sanada pela modelagem orientada a padrões, como visto acima.

Após serem superados problemas operacionais, como o aprendizado de uma linguagem de programação, modelos de simulação podem ser facilmente adotados na rotina de pesquisa em ecologia. A orientação a padrões garante que o modelo desenvolvido terá uma alta aplicabilidade, reaproximando a teoria e a prática ecológica. Mais que isso, por se fundamentar na organização hierárquica da natureza, pode-se finalmente concretizar previsão de Huston *et al.* (1988) e formar um caminho para a unificação da teoria ecológica, reaproximando disciplinas tradicionalmente separadas, como a etologia, fisiologia e ecologia de populações e comunidades.

AGRADECIMENTOS: À Profª. Drª. Cláudia Codeço pela orientação e incentivo no projeto de dissertação de Mestrado ao longo dos últimos anos. Esse trabalho contou com o apoio financeiro da CAPES/MEC. Agradeço também as contribuições de um revisor anônimo.

REFERÊNCIAS

BENCHIMOL, J.L. 2001. *Febre Amarela: a doença e a vacina, uma história inacabada*. Editora Fiocruz, Rio de Janeiro, RJ. 470p.

BEVEN, K. 2002. Towards a coherent philosophy for modelling the environment. *Proceedings of the Royal Society of London Series A*, 458: 2465-2484, <http://dx.doi.org/10.1098/rspa.2002.0986>

BRECKLING, B.; MIDDELHOFF, U & REUTER, H. 2006. Individual-based models as tools for ecological theory and application: Understanding the emergence of organisational properties in ecological systems. *Ecological Modelling*, 194: 102-113, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.10.005>

CASWELL, H. 2001. *Matrix Population Models: construction, analysis, and interpretation*. Mass: Sinauer. Sunderland, Massachusetts, EUA. 722p.

DEANGELIS, D.L. & MOOIJ, W.M. 2005. individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36:147-168, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152644>

DOAKS, D. & MILLS, L.S. 1994. A Useful role for theory in conservation. *Ecology*, 75: 615-626, <http://dx.doi.org/10.2307/1941720>

DUNNING, J.; STEWART, D.J.; DANIELSON, B.J.; NOON, B.R.; ROOT, T.L.; LAMBERSON, R.H. & STEVENS, E.E. 1995. Spatially Explicit Population Models: Current Forms and Future Uses *Ecological Applications*, 5: 3-11.

EDMAN, J.D.; SCOTT, T.; COSTERO, A.; MORRISON, A.; HARRINGTON, L. & CLARK, G. 1998. *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) Movement Influenced by Availability of Oviposition Sites. *Journal of Medical Entomology*, 35: 578-583.

FAHSE, L.; WISSEL, C. & GRIMM, V. 1998. Reconciling Classical and Individual Based Approaches in Theoretical Population Ecology: A Protocol for Extracting Population Parameters from Individual Based Models. *The American Naturalist*, 152: 838-852

FOCKS, D.A. 2003. A review of entomological sampling methods and indicators for dengue vectors. pp. 431-446. In *Special Programme for Research and Training in Tropical Diseases (OMS/TDR)*. Genebra, Suíça.

GAUSE, G.F. 1932. Experimental studies on the struggle for existence: 1. Mixed population of two species of yeast. *Journal of Experimental Biology*, 9: 389-402.

GETIS, A.; MORRISON, A.; GRAY, K. & SCOTT, T. 2003. Characteristics of the spatial pattern of the dengue vector, *Aedes*

- aegypti*, in Iquitos, Peru. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 69: 494-505.
- GIACOMINI, H. 2007. Sete motivações teóricas para o uso da modelagem baseada no indivíduo em ecologia. *Acta Amazonica*, 37: 431-446, <http://dx.doi.org/10.1590/S0044-59672007000300015>
- GIACOMINI, H.; DE MARCO, P. & PETRERE, M. 2009. Exploring community assembly through an individual-based model for trophic interactions. *Ecological Modelling*, 220: 23-39, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.09.005>
- GOTELLI, N.J. 1991. Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *The American Naturalist*, 138: 768-776.
- GRIMM, V. 1994. Mathematical models and understanding in ecology. *Ecological Modelling*, 75-76: 641-651, [http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800\(94\)90056-6](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800(94)90056-6)
- GRIMM, V. 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling*, 115: 129-148, [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00188-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00188-4)
- GRIMM, V.; WYSZOMIRSKI, T.; AIKMAN, D. & UCHMANSKI, J. 1999. Individual-based modelling and ecological theory: synthesis of a workshop. *Ecological Modelling*, 115: 275-282, [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00186-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00186-0)
- GRIMM, V.; REVILLA, E.; BERGER, U.; JELTSCH, F.; MOOIJ, W.; RAILSBACK, S.F.; THULKE, H.; WEINER, J.; WIEGAND, T. & DEANGELIS, D.L. 2005. Pattern-Oriented Modeling of Agent-Based Complex Systems: Lessons from Ecology. *Science*, 310: 987-991, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1116681>
- GRIMM, V. & RAILSBACK, S.F. 2005. *Individual-based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, EUA. 480p.
- GRIMM, V. & RAILSBACK, S.F. 2009. Model the Real, Artificial, or Stylized Iguana? Artificial Life and Adaptive Behavior Can Be Linked Through Pattern-Oriented Modeling. *Adaptive Behavior*, 17: 309-312, <http://dx.doi.org/10.1177/1059712309340849>
- HOBBS, N.T. & HILBORN, R. 2006. Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: a guide to self teaching. *Ecological Applications*, 16: 5-19, <http://dx.doi.org/10.1890/04-0645>
- HOLKER, F. & BRECKLING, B. 2001. An Individual-based Approach to Depict the Influence of the Feeding Strategy on the Population Structure of Roach (*Rutilus rutilus* L.). *Limnologia*, 31: 69-78, [http://dx.doi.org/10.1016/S0075-9511\(01\)80051-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0075-9511(01)80051-7)
- HUSTON, M.; DEANGELIS, D. & POST, W. 1988. New Computer Models Unify Ecological Theory. *BioScience*, 38: 682-691.
- JACKSON, L.J.; TREBITZ, A.S. & COTTINGHAM, K.L. 2000. An Introduction to the Practice of Ecological Modeling. *BioScience*, 50: 694-706, [http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0694:AITTPO\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0694:AITTPO]2.0.CO;2)
- JELTSCH, F., MOLONEY, K. A. & MILTON, S. J. 1999. Detecting process from snap-shot pattern: lessons from tree spacing in the southern Kalahari. *Oikos*, 85: 451-467.
- JOHNSON, J. B. & OMLAND, K. S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 101-108, <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>
- KERMACK, W.O & MCKENDRICK, A.G. 1927. A Contribution to the Mathematical Theory of Epidemics. *Proceedings of the Royal Society of London A*, 115: 700-721.
- KRAMER-SCHADT, S.; REVILLA, E.; WIEGAND, T. & BREITENMOSER, U. 2004. Fragmented landscapes, road mortality and patch connectivity: modelling influences on the dispersal of Eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology*, 41: 711-723, <http://dx.doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00933.x>
- KRAMER-SCHADT, S.; REVILLA, E.; WIEGAND, T. & GRIMM, V. 2007. Patterns for parameters in simulation models. *Ecological Modelling*, 204: 553-556, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.01.018>
- LATOMBE, G.; PARROTT, L. & FORTIN, D. 2011. Levels of emergence in individual based models: Coping with scarcity of data and pattern redundancy. *Ecological Modelling*, 222: 1557-1568, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.020>
- LETT, C. & MIRABET, V. 2008. Modelling the dynamics of animal groups in motion. *South African Journal of Science*, 104: 192-198.
- LIMAS.L. & ZOLLNER, P.A. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 131-135, [http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81094-9](http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(96)81094-9)
- LOTKA, L. 1920. Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems. *Proceedings National Academy of Sciences*, 6: 410-415, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.6.7.410>
- MAY, R.M. 2001. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, NJ, EUA. 292p.
- MOGI, M.; CHOOCOTE, W.; KHAMBOONRUANG, C. & SUWANPANIT, P. 1990. Applicability of Presence-Absence and sequential sampling for ovitrap surveillance of *Aedes* (Diptera):

- Culicidae) in Chiang Mai, Northern Thailand. *Journal of Medical Entomology*, 27: 509-514.
- OTERO, M.; SCHWEIGMANN, N. & SOLARI, H. G. 2008. A Stochastic Spatial Dynamical Model for *Aedes aegypti*. *Bulletin of Mathematical Biology*, 70: 1297-1325, <http://dx.doi.org/10.1007/s11538-008-9300-y>
- PECK, S.L. 2004. Simulation as experiment: a philosophical reassessment for biological modeling. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 530-533, <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2004.07.019>
- REITER, P. 2007. Oviposition, Dispersal, and Survival in *Aedes aegypti*: Implications for the Efficacy of Control Strategies. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 7: 261-274, <http://dx.doi.org/10.1089/vbz.2006.0630>
- REUTER, H. & BRECKLING, B. 1994. Selforganization of fish schools: an object-oriented model. *Ecological Modelling*, 75-76: 147-159, [http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800\(94\)90014-0](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800(94)90014-0)
- REYNOLDS, C.W. 1987. Flocks, herds and schools: a distributed behavioral model. In *Proceedings of the SIGGRAPH'87 Conference. Anaheim, California, EUA*. <<http://www.cs.toronto.edu/~dt/siggraph97-course/cwr87/>> (Acesso em 24/10/2011).
- SCOTT, T.W. & MORRISON, A.C. 2003. *Aedes aegypti* density and the risk of dengue-virus transmission. pp 187-206. In: W. Takken & T.W. Scott (eds.). *Ecological aspects for application of genetically modified mosquitoes*.
- SILVA-LIMA, A.W. 2009. Avaliação de indicadores populacionais de *Aedes aegypti* obtidos através de armadilhas de oviposição: Considerações com base em um modelo computacional. *Dissertação de Mestrado*, Laboratório Nacional de Computação Científica, Petrópolis, RJ, Brasil. 136p.
- SUMPTER, D.J. 2010. *Collective Animal Behavior*. Princeton University Press, Princeton, NJ, EUA. 302p.
- TAYLOR, L.; WOIWOOD, I. & PERRY, J. 1980. Variance and the large-scale spatial stability of aphids, moths and birds. *Journal of Animal Ecology*, 49: 831-854.
- TRAVIS, J.M. & DYTHAM, C. 1998. The evolution of dispersal in a metapopulation: a spatially explicit, individual-based model. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265: 17-23, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.1998.0258>
- TURCHIN, P. 1991. Translating Foraging Movements in Heterogeneous Environments into the Spatial Distribution of Foragers. *Ecology*, 72: 1253-1266.
- TYRE, A.J.; TENHUMBERG, B. & BULL C.M. 2006. Identifying landscape scale patterns from individual scale processes. *Ecological Modelling*, 199: 442-450, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.12.001>
- VINCENOT, C.E.; GIANNINO, F.; RIETKERK, M.; MORIYA, K. & MAZZOLENI, S. 2011. Theoretical considerations on the combined use of System Dynamics and individual-based modeling in ecology. *Ecological Modelling*, 222: 210-218, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.09.029>
- WIEGAND, T.; NAVES, J.; STEPHAN, T; & FERNANDEZ, A. 1998. Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantabrica, Spain. *Ecological Monographs*, 68: 539-571.
- WIEGAND, T.; JELTSCH, F.; HANSKI, I. & GRIMM, V. 2003. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos*, 100: 209-222, <http://dx.doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12027.x>
- WILSON, D.P. 2009. Mathematics is applied by everyone except applied mathematicians. *Applied Mathematics Letters*, 22: 636-637, <http://dx.doi.org/10.1016/j.aml.2008.06.038>
- ZOLLNER, P.A., & LIMA, S.L. 1999. Search strategies for landscape-level inter-patch movements. *Ecology*, 80: 1019-1030, [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1019:SSFLI\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1019:SSFLI]2.0.CO;2)

Submetido em 01/08/2011

Aceito em 09/10/2011.