

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

EFEITOS DE RUÍDOS SOBRE A
FORMAÇÃO DE PADRÕES EM UM
SISTEMA PRESA-PREDADOR DISCRETO

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Joice Chaves Marques

Santa Maria, RS, Brasil

2015

EFEITOS DE RUÍDOS SOBRE A FORMAÇÃO DE PADRÕES EM UM SISTEMA PRESA-PREDADOR DISCRETO

Joice Chaves Marques

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

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Diomar Cristina Mistro
Coorientador: Horst Malchow

Santa Maria, RS, Brasil

2015

Universidade Federal de Santa Maria
Centro de Ciências Naturais e Exatas
Programa de Pós-Graduação em Matemática

A comissão examinadora, abaixo assinada, aprova a Dissertação
de Mestrado

**EFEITOS DE RUÍDOS SOBRE A FORMAÇÃO DE PADRÕES
EM UM SISTEMA PRESA-PREDADOR DISCRETO**

elaborada por
Joice Chaves Marques

como requisito parcial para obtenção do grau de
Mestre em Matemática

COMISSÃO EXAMINADORA:

Diomar Cristina Mistro, Prof.^a Dr.^a
(Orientadora)

Lorena Vicini, Prof.^a Dr.^a
(UFFS)

Maria Cristina Varriale, Prof.^a Dr.^a
(UFRGS)

Santa Maria, 13 de agosto de 2015

Agradecimentos

A Deus.

A minha família, minha base.

A minha orientadora Diomar Cristina Mistro pelos seus ensinamentos e sua compreensão.

Ao professor Horst Malchow pelas sugestões que vieram a enriquecer o trabalho.

Aos amigos, distantes e próximos, que acompanharam toda minha trajetória no curso e nunca me deixaram desistir.

Ao meu namorado que sempre me incentivou mostrando-se compreensivo em todos os momentos de dificuldade.

Aos colegas de mestrado pelo companheirismo.

Aos professores e funcionários do Programa de Pós-Graduação em Matemática (PPG-MAT).

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul (FAPERGS) por propiciar uma visita acadêmica a Universitat of Osnabrück através do projeto “Inserção Internacional da Biomatemática do PPGMAT-UFSM”.

A todos aqueles que sempre confiaram em mim. Com vocês, queridos, divido a alegria desta experiência.

Nada foi fácil, nem tampouco tranquilo.

“A sola do pé conhece toda a sujeira da estrada.”

(provérbio africano).

RESUMO

Dissertação de Mestrado
Programa de Pós-Graduação em Matemática
Universidade Federal de Santa Maria

EFEITOS DE RUÍDOS SOBRE A FORMAÇÃO DE PADRÕES EM UM SISTEMA PRESA-PREDADOR DISCRETO

AUTORA: JOICE CHAVES MARQUES

ORIENTADORA: DIOMAR CRISTINA MISTRO

Santa Maria, 13 de agosto de 2015

A formação de padrões de Turing em dinâmica de populações se caracteriza pela desestabilização do estado de equilíbrio homogêneo causada pela movimentação por difusão dos indivíduos, o que leva a uma distribuição espacial heterogênea das espécies. As condições sobre os parâmetros para que ocorra formação de padrões são apresentadas tanto para modelos contínuos como para modelos discretos do tipo Redes de Mapas Acoplados.

As condições de instabilidade difusiva para modelos discretos são aplicadas a um sistema presa-predador espacialmente estruturado em Redes de Mapas Acoplados (RMA) em que as presas são afetadas por um Efeito Allee. Os diferentes padrões espaciais resultantes deste modelo são ilustrados através de simulações numéricas.

Como o crescimento populacional pode estar sujeito a variações estocásticas, introduzimos um ruído demográfico branco, dependente da densidade, na população presas e analisamos, através de simulações numéricas, seus efeitos sobre a formação de padrões espaço-temporais das espécies.

Encontramos diferentes resultados dependendo dos parâmetros da dinâmica e de movimentação. De maneira geral, observamos que os padrões obtidos para parâmetros na região em que o equilíbrio de coexistência é instável são mantidos para amplitudes suficientemente pequenas do ruído.

Palavras-chave: Formação de padrões, Ruído, RMA e Dinâmica Populacional.

ABSTRACT

Masters dissertation

Graduate Program in Mathematics

Federal University of Santa Maria

EFFECTS OF NOISE ON FORMATION PATTERNS IN A DISCRETE PREY-PREDATOR SYSTEM

AUTHOR: JOICE CHAVES MARQUES

ADVISOR: DIOMAR CRISTINA MISTRO

Santa Maria, August 13, 2015

The Turing pattern formation in population dynamics is characterized by the destabilization of the homogeneous equilibrium distribution by the diffusive movement of the individuals, which leads to a heterogeneous distribution of the species in the space. The conditions on the model parameters for the pattern formation are presented for continuous as well as for Coupled Map Lattice discrete models.

The conditions for diffusive instability for discrete models are applied to a spatially structured predator-prey model. In this model the prey population presents an Allee effect. The patterns resulting from this dynamics are illustrated through numerical simulations.

Since the population growth can be affected by stochastic fluctuations, we introduced a density dependent demographic white noise in the prey population and analyzed its effects on the spatio-temporal distribution of the populations.

We found different results depending on the movement and dynamical parameters. In general, we observed that the patterns obtained in the parameters region where the coexistence equilibrium is unstable are kept for amplitude sufficiently small.

Keywords: Formation of Patterns, Noise, Coupled Map Lattice and population dynamics

Sumário

INTRODUÇÃO	6
1 Rede de mapas acoplados	8
2 Formação de Padrões em Dinâmica de Populações	11
2.1 Condições de Instabilidade Difusiva em Modelos Contínuos	11
2.2 Condições de Instabilidade Difusiva em Redes de Mapas Acoplados	14
2.3 Formação de padrões em um modelo presa-predador discreto	20
2.3.1 Soluções de equilíbrio	22
2.3.2 Estabilidade	22
2.4 Simulações	25
3 Efeitos de Ruídos sobre a Formação de Padrões em Sistemas Presa-Predador	33
3.1 Modelo com ruído	36
3.1.1 Risco de extinção da dinâmica local	37
3.1.2 Modelo presa-predador espacialmente estruturado com ruído	38
3.1.3 Simulações	39
4 Conclusões	86
A Apêndices	91
A.1 Variáveis aleatórias e Probabilidade	91
A.2 Função distribuição cumulativa	92
A.3 Função densidade de probabilidade	92
A.3.1 Momentos	93
A.4 Distribuição Normal	94
A.5 Distribuição exponencial	94
A.6 Distribuição Uniforme	94
A.7 Cálculo do fator $\exp[\frac{\zeta^2 \sigma^2}{2}]$	96

INTRODUÇÃO

O matemático inglês Alan Turing, em seu trabalho de 1952, sugeriu que, sob certas condições, dois químicos que reagem e difundem podem produzir padrões espaciais heterogêneos da concentração dos químicos. Suas ideias levaram a um enorme número de trabalhos ilustrando a, então chamada, instabilidade difusiva de Turing em diversos tipos de sistemas, Malchow et al. (2008), Okubo and Levin, (2001); Murray, (2002).

Em 1972, Segel e Jackson aplicaram as ideias de Turing à dinâmica de populações e apresentaram condições sob as quais um sistema presa-predador pode apresentar distribuições espaciais heterogêneas das espécies. De fato, muitos ecologistas teóricos têm enfatizado que para compreender a estabilidade e diversidade dos ecossistemas é fundamental conhecer os processos de auto-organização através dos quais, as espécies assumem uma distribuição espacial heterogênea. Mesmo em ambientes onde as condições são homogêneas é possível ocorrer alternância de áreas com alta densidade populacional e áreas onde a espécie é praticamente ausente.

No entanto, a dinâmica das populações está sujeita a perturbações estocásticas demográficas e/ou ambientais. Um surto de doença em um determinado período causando a mortalidade de muitos indivíduos da espécie, fatores climáticos extremos, decréscimo na taxa de natalidade, dentre outros são exemplos de tais mudanças. De acordo com Mendéz et al. (2014), a combinação de aspectos determinísticos e estocásticos pode ser usada para compreender o equilíbrio entre ordem e desordem tipicamente observadas na natureza.

Muitos autores têm se dedicado a estudar os efeitos de ruídos sobre a dinâmica populacional. Os resultados variam de acordo com o modelo e com o tipo de ruído. O tipo de função de crescimento (Ricker, Beverton-Holt, etc) bem como o parâmetro afetado pelo ruído (taxa de crescimento ou capacidade de suporte) podem produzir resultados diferentes. Além disso, ruídos correlacionados ou não correlacionados (cor do ruído) também podem influenciar os resultados (Ripa and Lundberg, 1996; Morales, 1999). Ripa e Lundberg (1996) mostraram que a autocorrelação do ruído modifica as estimativas de risco de extinção de uma população que cresce de acordo com o modelo de Ricker. Se o ruído for positivamente correlacionado, o risco de extinção decresce com aumentos do fator de correlação. Melbourne e Hastings (2008), por outro lado, defendem que o risco de extinção depende da combinação de fatores que contribuem para a estocasticidade. Destacam, a importância dos fatores demográficos (ver capítulo 3) para o risco de extinção de populações naturais.

Nesse trabalho vamos propor um modelo presa-predador discreto espacialmente es-

triturado para analisar os efeitos de ruído demográfico branco dependente da densidade sobre a formação de padrões heterogêneos das populações. O modelo será descrito via Rede de Mapas Acoplados (RMA) e considera Efeito Allee para as presas e predador especialista.

O trabalho está organizado da seguinte forma. No capítulo I apresentamos uma breve descrição de RMA. O capítulo II é dedicado à descrição do mecanismo de instabilidade de Turing tanto em modelos contínuos de Equações Diferenciais Parciais como em modelos discretos do tipo RMA. O modelo presa-predador proposto por Rodrigues et al. (2012) é também apresentado neste capítulo e a formação de padrões é analisada e ilustrada com simulações. No capítulo III introduzimos ruído demográfico dependente da densidade ao modelo presa-predador estudado e analisamos seus efeitos sobre a formação de padrões espaciais através de simulações numéricas. Reservamos o capítulo IV para a discussão dos resultados e conclusões finais.

Capítulo 1

Rede de mapas acoplados

O reconhecimento da variável espacial como “ingrediente” essencial na descrição da dinâmica de populações tem sido enfatizado nas últimas décadas. Hassell et al. (1991) e Comins et al. (1992) ao incluírem espaço no modelo discreto parasitoide hospedeiro de Nicholson Bailey, cujo equilíbrio de coexistência é instável para todos os valores dos parâmetros, observaram, não só a persistência das espécies, mas também a formação de padrões dependentes dos coeficientes de difusão de cada espécie.

Como alternativa aos modelos de reação-difusão que consideram tempo e espaço contínuos, Redes de Mapas Acoplados (RMA), que são definidas como sistemas dinâmicos com tempo e espaço discretos e densidade contínua, tem sido utilizadas para modelar sistemas em que as populações exibem crescimento em etapas bem definidas de tempo. O físico japonês Kunihiro Kaneko foi o primeiro a introduzir RMA através de um de seus estudos que objetivava investigar o caos espaço temporal. Apareceram pela primeira vez em problemas de Ecologia com os trabalhos de Hassel e colaboradores (1991) e atualmente têm sido utilizadas em diferentes contextos (White and White, 2005; Mistro et al., 2009; Rodrigues et al., 2011, 2012; de-Camino-Beck and Lewis, 2009).

Em um modelo bidimensional do tipo RMA, o habitat é subdividido em regiões chamadas sítios organizadas em uma grade ou rede. A cada ponto da rede, representado por coordenadas inteiras e localizado no centro do sítio, é associado a densidade média da população no sítio. O sistema apresenta duas fases distintas: dispersão e reação.

Na fase de dispersão uma fração de indivíduos permanece no sítio em que se encontra e o restante se desloca para os sítios vizinhos de acordo com alguma regra determinada de modo a representar o comportamento dos indivíduos. A movimentação pode ser representada pela seguinte equação:

$$N'_{x,y} = N_{x,y}^t - \sum_{(r,s) \in V_{x,y}} S_{r,s} + \sum_{(r,s) \in V_{x,y}} E_{r,s} , \quad (1.1)$$

onde $N_{x,y}^t$ e $N'_{x,y}$ são as densidades populacionais da espécie N na geração t , antes e depois da dispersão, respectivamente. $S_{r,s}$ representa a densidade de indivíduos que sai de (x, y) para o sítio (r, s) e $E_{r,s}$, a densidade de indivíduos que migra para (x, y) vindos dos sítios de

$V_{x,y}$, a vizinhança do sítio (x, y) considerada.

Podemos considerar diferentes maneiras de conectar um sítio e seus vizinhos. A vizinhança de Neumann (figura 1.1) estabelece conexão entre o sítio central e os quatro vizinhos mais próximos enquanto a vizinhança de Moore conecta cada sítio aos oito vizinhos mais próximos. Se a espécie em estudo apresentar dispersão de longo alcance, vizinhanças maiores devem ser consideradas. No caso limite, a vizinhança pode ser constituída de todos os sítios da rede.

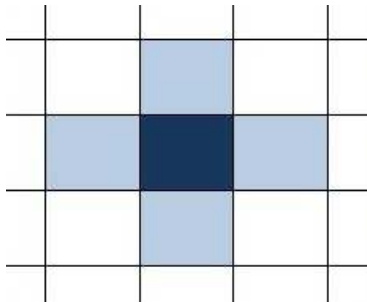


Figura 1.1: A vizinhança de Von Neumann: sítio central (x, y) e seus 4 vizinhos.

De acordo com Rodrigues et al. (2013) diferentes tipos de comportamento de dispersão podem ser descritos por RMA, como por exemplo, difusão, convecção e taxia. Em sua versão mais simples, a movimentação por difusão clássica considera que uma fração constante λ de indivíduos deixa seu sítio em cada geração e se distribui equitativamente entre os quatro (ou oito) vizinhos. Dessa forma a equação (1.1) fica:

$$N'_{x,y} = (1 - \lambda)N_{x,y,t} + \frac{\lambda}{4} \sum_{(r,s) \in V_{x,y}} N_{r,s,t}^t, \quad (1.2)$$

uma vez que saem $\frac{\lambda}{4}N_{x,y}^t$, para cada sítio de $V_{x,y} = \{(x+1, y), (x-1, y), (x, y+1), (x, y-1)\}$.

Devemos considerar regras de movimentação especiais para os indivíduos que estão localizados nas bordas da rede ou habitat. Estas regras, chamadas condições de fronteira ou de contorno, devem ser escolhidas de acordo com o problema em questão. Os três tipos de condições de fronteira comumente utilizados em dinâmica de populações são:

- Reflexiva: os indivíduos que chegam à borda não atravessam a fronteira e permanecem no domínio, quer seja por uma barreira ou pela percepção de que o habitat exterior é inóspito.
- Absorvente: nesse caso os indivíduos podem atravessar a borda e, desse modo não são mais contabilizados.
- Periódica ou cíclica: a fronteira norte (leste) é ligada à fronteira sul (oeste) de modo que os indivíduos não saem do domínio.

No estágio de reação ocorrem, em cada sítio, as interações intra e inter específicas como crescimento, competição ou predação. A densidade da população no sítio (x, y) na

geração $t + 1$ é dada por:

$$N_{x,y,t+1} = F(N'_{x,y}), \quad (1.3)$$

onde F é uma função que captura a dinâmica populacional.

As equações (1.1) e (1.3), juntamente com as regras especiais para os sítios da fronteira, são aplicadas simultaneamente a todos os sítios do domínio, a partir de uma distribuição inicial das populações.

Capítulo 2

Formação de Padrões em Dinâmica de Populações

A difusão é frequentemente associada a um processo homogeneizador que elimina gradientes e leva a distribuições espacialmente uniformes. Por este motivo, a proposição feita por Alan Turing, matemático inglês, em seu artigo “The chemical basis of morphogenesis” (1952) causou grande impacto na comunidade científica. Turing sugeriu que, sob certas condições, a difusão pode produzir gradientes e desta forma, levar à criação de “padrões” heterogêneos.

Neste capítulo, vamos inicialmente apresentar o mecanismo de formação de padrões de Turing, também chamado instabilidade difusiva, para um modelo de Equações Diferenciais Parciais. Em seguida apresentaremos as condições sobre os parâmetros para que em um modelo discreto, do tipo RMA, ocorra formação de padrões. Finalmente, aplicaremos estes critérios a um modelo presa-predador com Efeito Allee para as presas.

2.1 Condições de Instabilidade Difusiva em Modelos Contínuos

Inicialmente proposto para substâncias químicas, o mecanismo de Turing mostra como duas ou mais substâncias que se difundem e reagem entre si podem gerar padrões heterogêneos estáveis. Os elementos chave necessários para formação de padrões são:

- Dois ou mais químicos que interagem;
- Diferentes taxas de difusão das substâncias.

Com o propósito de obter condições para a formação de padrões heterogêneos, Turing considerou um sistema de Equações Diferenciais Parciais (EDP) de reação-difusão e supôs que:

- * Na ausência da difusão, o sistema exibe um estado estacionário uniforme estável;

* Na presença da difusão, o estado estacionário uniforme é instável a perturbações e o sistema evolui, via instabilidade difusiva, a padrões heterogêneos.

Em analogia a substâncias químicas que reagem, Segel e Jackson (1972) foram os primeiros a demonstrar que os padrões podem ocorrer via instabilidade difusiva em Ecologia, para espécies que interagem em certos sistemas presa-predador. Consideremos, por exemplo, o sistema abaixo que descreve a interação entre duas espécies:

$$\begin{cases} \frac{\partial C_1}{\partial t} = D_1 \nabla^2 C_1 + F_1(C_1, C_2), \\ \frac{\partial C_2}{\partial t} = D_2 \nabla^2 C_2 + F_2(C_1, C_2), \end{cases} \quad (2.1)$$

onde $\nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}$, D_1 e D_2 são os coeficientes de difusão e F_1 e F_2 descrevem as interações entre as espécies. Assume-se a existência de um estado homogêneo estacionário (C_1^*, C_2^*) , isto é, constante no espaço e no tempo, de modo que

$$F_i(C_1^*, C_2^*) = 0, i = 1, 2.$$

Para examinar a estabilidade do estado homogêneo estacionário a pequenas perturbações, escrevemos

$$C_i(x, y, t) = C_i^* + c_i(x, y, t),$$

onde $c_i(x, y, t)$ são perturbações suficientemente pequenas. Substituindo no sistema (2.1) e linearizando, obtém-se

$$\begin{cases} \frac{\partial c_1}{\partial t} = a_{11}c_1 + a_{12}c_2 + D_1 \nabla^2 c_1, \\ \frac{\partial c_2}{\partial t} = a_{21}c_1 + a_{22}c_2 + D_2 \nabla^2 c_2, \end{cases} \quad (2.2)$$

onde $a_{ij} = \frac{\partial F_i}{\partial C_j}(C_1^*, C_2^*)$. A equação linear fornecerá a tendência evolutiva da perturbação $c_i(x, y, t)$ enquanto $C_i(x, y, t) = C_i^* + c_i(x, y, t)$ estiver suficientemente próxima de C_i^* .

Através do comportamento das soluções do sistema linearizado, que iremos considerar da forma

$$c_i(x, y, t) = \alpha_i \cos(k_1 x + k_2 y) \exp[\lambda t], \quad (2.3)$$

onde α_i , k_i e λ são constantes, é possível decidir quando o estado homogêneo perde a estabilidade.

Substituindo (2.3) no sistema (2.2) e dividindo as equações resultantes por $e^{\lambda t} \cos(k_1 x + k_2 y)$ obtemos o seguinte sistema de equações algébricas

$$\begin{cases} (a_{11} - D_1 k^2 - \lambda)\alpha_1 + a_{12}\alpha_2 = 0, \\ a_{21}\alpha_1 + (a_{22} - D_2 k^2 - \lambda)\alpha_2 = 0, \end{cases} \quad (2.4)$$

onde $k^2 = k_1^2 + k_2^2$.

Para que existam perturbações não nulas, o determinante dos coeficientes deve ser

igual a zero

$$\begin{vmatrix} a_{11} - D_1 k^2 - \lambda & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - D_2 k^2 - \lambda \end{vmatrix} = 0 \quad (2.5)$$

ou seja

$$\lambda = \frac{1}{2}(\hat{a}_{11} + \hat{a}_{22}) \pm \frac{1}{2}[(\hat{a}_{11} + \hat{a}_{22})^2 - 4(\hat{a}_{11}\hat{a}_{22} - a_{12}a_{21})]^{\frac{1}{2}},$$

onde $\hat{a}_{ii} = a_{ii} - D_i k^2$.

A estabilidade é garantida se $Re(\lambda) < 0$ e o decaimento das perturbações com o tempo ocorre se, e somente se,

$$a_{11} + a_{22} - (D_1 + D_2)k^2 < 0, \quad (2.6)$$

$$(a_{11} - D_1 k^2)(a_{22} - D_2 k^2) - a_{12}a_{21} > 0. \quad (2.7)$$

A condição $k = 0$ corresponde a desprezar a difusão e, por hipótese, o estado homogêneo estacionário é estável na ausência da difusão. Isto requer

$$a_{11} + a_{22} < 0, \quad (2.8)$$

$$a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0. \quad (2.9)$$

Analisemos agora as condições (2.6) e (2.7).

A condição (2.6) sempre é verdadeira, pois $a_{11} + a_{22} < 0$.

A reversão da desigualdade (2.7), que é equivalente a

$$H(k^2) = D_1 D_2 k^4 - (D_1 a_{22} + D_2 a_{11})k^2 + a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} < 0,$$

significa que o estado homogêneo será instável e o sistema migrará para outro estado.

Observamos que $H(k^2)$ é uma função quadrática de k^2 , cujo gráfico é uma parábola com valor mínimo em

$$k_{min}^2 = \frac{(D_1 a_{22} + D_2 a_{11})}{2D_1 D_2} > 0,$$

dado por

$$H(k_{min}^2) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} - \frac{(D_1 a_{22} + D_2 a_{11})^2}{4D_1 D_2}.$$

Mas

$$H(k_{min}^2) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} - \frac{(D_1 a_{22} + D_2 a_{11})^2}{4D_1 D_2} < 0$$

é equivalente a

$$(D_1 a_{22} + D_2 a_{11})^2 - 4D_1 D_2 (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) > 0.$$

Portanto, as condições necessárias e suficientes para a Instabilidade Difusiva ou instabilidade de Turing são:

1. $a_{11} + a_{22} < 0$,
2. $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0$,
3. $(D_1a_{22} + D_2a_{11})^2 - 4D_1D_2(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) > 0$.

Fazendo a interpretação das condições de instabilidade temos:

- A.** De $a_{11} + a_{22} < 0$ concluímos que pelo menos $a_{11} < 0$ ou $a_{22} < 0$. Digamos $a_{22} = \frac{\partial F_2}{\partial C_2} < 0$. Nesse caso a espécie 2 inibe sua própria taxa de formação, C_2 é um inibidor.
- B.** De $D_1a_{22} + D_2a_{11} > 0$ concluímos $a_{11} = \frac{\partial F_1}{\partial C_1} > 0$. Portanto a espécie 1 promove ou ativa sua própria formação, portanto C_1 é um ativador.
- C.** (A) e (B) implicam que $a_{11}a_{22} < 0$.
- D.** Como $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0$ e $a_{11}a_{22} < 0$ temos $a_{12}a_{21} < 0$. Portanto, há somente duas opções para o sistema linearizado.

a) **Ativador- inibidor**

$$\begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix}.$$

b) **Realimentação Positiva**

$$\begin{pmatrix} + & + \\ - & - \end{pmatrix}.$$

- E.** De $D_1a_{22} + D_2a_{11} > 0$, escrevemos $a_{22} + \frac{D_2}{D_1}a_{11} > 0$. Isto implica $D_1 \neq D_2$. Os coeficientes de difusão das espécies 1 e 2 devem ser diferentes. Além disso, temos $\frac{D_2}{-a_{22}} > \frac{D_1}{a_{11}}$ ou $\frac{D_2}{D_1} > \frac{|a_{22}|}{a_{11}}$ pois $|a_{11}| < |a_{22}|$. A difusibilidade da espécie 2 deve ser maior que a difusibilidade da espécie 1. (Segel and Jackson, 1972)

2.2 Condições de Instabilidade Difusiva em Redes de Mapas Acoplados

Vamos apresentar as condições para formação de padrões em um sistema presa-predador discreto espacialmente distribuído obtidas em Rodrigues et al. (2011). As mesmas condições foram encontradas por White and White (2005) relacionando RMA a equações integrais. Consideramos uma rede retangular bidimensional e a cada sítio associamos uma densidade de presas e outra de predadores.

As equações para a fase de dispersão são dadas por:

$$N'_{x,y,t} = (1 - \mu_N)N_{x,y,t} + \sum_{(\hat{x},\hat{y}) \in V_{x,y}} \frac{\mu_N}{4} N_{\hat{x},\hat{y},t}, \quad (2.10)$$

$$P'_{x,y,t} = (1 - \mu_P)P_{x,y,t} + \sum_{(\hat{x},\hat{y}) \in V_{x,y}} \frac{\mu_P}{4} P_{\hat{x},\hat{y},t}, \quad (2.11)$$

onde $N_{x,y,t}$ e $P_{x,y,t}$ são as densidades de presas e predadores, respectivamente, no sítio (x, y) no início da geração t , $N'_{x,y,t}$ e $P'_{x,y,t}$ as densidades depois da dispersão. Os coeficientes de dispersão μ_N e μ_P correspondentes à fração da população de presas e predadores, respectivamente, que migra para os quatro sítios vizinhos, isto é, $V_{x,y} = \{(x-1, y), (x+1, y), (x, y-1), (x, y+1)\}$.

A fase de reação é descrita por:

$$N_{x,y,t+1} = f(N'_{x,y,t}, P'_{x,y,t}) , \quad (2.12)$$

$$P_{x,y,t+1} = g(N'_{x,y,t}, P'_{x,y,t}) , \quad (2.13)$$

onde f e g descrevem as características específicas da dinâmica das populações.

Da mesma forma que no caso contínuo, vamos supor que o estado espacialmente homogêneo, $N_{x,y,t} = N^*$ e $P_{x,y,t} = P^*$, é estável na ausência da difusão. Isto é, (N^*, P^*) é um equilíbrio estável da dinâmica local.

O seguinte teorema apresenta as condições para que o equilíbrio de um sistema de equações a diferenças seja localmente estável:

Teorema 1 (Estabilidade) *Sejam $f(x, y)$ e $g(x, y)$ funções com derivadas parciais de primeira ordem contínuas em x e y em algum conjunto aberto de \mathbb{R}^2 que contém o ponto (\bar{x}, \bar{y}) . Assim, o ponto de equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) do sistema não linear*

$$x_{t+1} = f(x_t, y_t), \quad y_{t+1} = g(x_t, y_t) ,$$

é localmente assintoticamente estável se os autovalores da matriz Jacobiana J satisfazem $|\lambda_i| < 1$. Isto é, se, e somente se,

$$|Tr(J)| < 1 + \det(J) < 2. \quad (2.14)$$

O equilíbrio é instável se algum $|\lambda_i| > 1$, isto é, se qualquer uma das desigualdades for satisfeita,

$$Tr(J) > 1 + \det(J), \quad Tr(J) < -1 - \det(J) \quad \text{ou} \quad \det(J) > 1 . \quad (2.15)$$

A demonstração pode ser encontrada nos textos clássicos de Biomatemática, em particular, em Edelstein-Keshet (1988) e Allen (2007).

Procederemos, agora, de modo a obter os principais resultados que serão utilizados na próxima seção para determinar os parâmetros para os quais o sistema presa-predador apresenta formação de padrões.

Consideramos pequenas perturbações do estado do equilíbrio do sistema (2.10)-(2.13)

$$N_{x,y,t} = N^* + \varepsilon_{x,y,t}, \quad P_{x,y,t} = P^* + \delta_{x,y,t}, \quad (2.16)$$

onde $\varepsilon_{x,y,t}$ e $\delta_{x,y,t}$ são pequenas perturbações diferentes em cada sítio.

Substituindo (2.16) em (2.10)-(2.11) obtemos:

$$N'_{x,y,t} = N^* + \varepsilon'_{x,y,t} = N^* + (1 - \mu_N)\varepsilon_{x,y,t} + \frac{\mu_N}{4}(\varepsilon_{x-1,y,t} + \varepsilon_{x+1,y,t} + \varepsilon_{x,y-1,t} + \varepsilon_{x,y+1,t}) , \quad (2.17)$$

$$P'_{x,y,t} = P^* + \delta'_{x,y,t} = P^* + (1 - \mu_P)\delta_{x,y,t} + \frac{\mu_P}{4}(\delta_{x-1,y,t} + \delta_{x+1,y,t} + \delta_{x,y-1,t} + \delta_{x,y+1,t}) , \quad (2.18)$$

e para a fase de reação (2.12)-(2.13)

$$N_{x,y,t+1} = N^* + \varepsilon_{x,y,t+1} = f(N^* + \varepsilon'_{x,y,t+1}, P^* + \delta'_{x,y,t+1}) , \quad (2.19)$$

$$P_{x,y,t+1} = P^* + \delta_{x,y,t+1} = g(N^* + \varepsilon'_{x,y,t+1}, P^* + \delta'_{x,y,t+1}) . \quad (2.20)$$

Expandindo f e g em Série de Taylor em torno de (N^*, P^*) e retendo somente os termos lineares com respeito a δ e ε obtemos

$$\begin{aligned} \varepsilon_{x,y,t+1} = & a_{11} \left((1 - \mu_N)\varepsilon_{x,y,t} + \frac{\mu_N}{4}(\varepsilon_{x-1,y,t} + \varepsilon_{x+1,y,t} + \varepsilon_{x,y-1,t} + \varepsilon_{x,y+1,t}) \right) + \\ & + a_{12} \left((1 - \mu_P)\delta_{x,y,t} + \frac{\mu_P}{4}(\delta_{x-1,y,t} + \delta_{x+1,y,t} + \delta_{x,y-1,t} + \delta_{x,y+1,t}) \right) , \end{aligned} \quad (2.21)$$

$$\begin{aligned} \delta_{x,y,t+1} = & a_{21} \left((1 - \mu_N)\varepsilon_{x,y,t} + \frac{\mu_N}{4}(\varepsilon_{x-1,y,t} + \varepsilon_{x+1,y,t} + \varepsilon_{x,y-1,t} + \varepsilon_{x,y+1,t}) \right) + \\ & + a_{22} \left((1 - \mu_P)\delta_{x,y,t} + \frac{\mu_P}{4}(\delta_{x-1,y,t} + \delta_{x+1,y,t} + \delta_{x,y-1,t} + \delta_{x,y+1,t}) \right) , \end{aligned} \quad (2.22)$$

onde a_{ij} são elementos da matriz Jacobiana calculada em (N^*, P^*) .

Vamos considerar uma solução do sistema de equações a diferença da forma:

$$\begin{bmatrix} \varepsilon_{x,y,t} \\ \delta_{x,y,t} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \end{bmatrix} \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 y, \quad (2.23)$$

onde λ , α_1 , α_2 , q_1 e q_2 devem ser determinados.

Substituindo (2.23) em (2.21) e (2.22)

$$\begin{aligned} \alpha_1 \lambda^{t+1} \cos q_1 x \cos q_2 y = & a_{11} \left((1 - \mu_N) \cdot \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 y + \frac{\mu_N}{4} \cdot (\alpha_1 \lambda^t \cos q_1 (x-1) \cos q_2 y \right. \\ & + \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 (x+1) \cos q_2 y + \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 (y-1) + \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 (y+1)) \\ & + a_{12} \left((1 - \mu_P) \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 y + \frac{\mu_P}{4} \cdot (\alpha_2 \lambda^t \cos q_1 (x-1) \cos q_2 y + \right. \\ & \left. \left. \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 (x+1) \cos q_2 y + \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 (y-1) + \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 (y+1)) \right) , \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \alpha_2 \lambda^{t+1} \cos q_1 x \cos q_2 y = & a_{21} \left((1 - \mu_N) \cdot \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 y + \frac{\mu_N}{4} \cdot \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 (x-1) \cos q_2 y \right. \\ & + \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 (x+1) \cos q_2 y + \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 (y-1) + \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 (y+1)) \\ & + a_{22} \left((1 - \mu_P) \cdot \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 y + \frac{\mu_P}{4} \cdot (\alpha_2 \lambda^t \cos q_1 (x-1) \cos q_2 y + \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 (x+1) \right. \\ & \left. \left. \cos q_2 y + \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 (y-1) + \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 (y+1)) \right) . \end{aligned}$$

Usando as relações trigonométricas, $\cos(a + b) = \cos a \cos b - \sin a \sin b$ e $\cos(a - b) = \cos a \cos b + \sin a \sin b$ temos:

$$\begin{aligned} \alpha_1 \lambda^{t+1} \cos q_1 x \cos q_2 y &= a_{11} \left((1 - \mu_N) \cdot \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 y + \frac{\mu_N}{4} \cdot (\alpha_1 \lambda^t (\cos q_1 x \cos q_1 + \right. \\ &\sin q_1 x \sin q_1) \cos q_2 y + \alpha_1 \lambda^t (\cos q_1 x \cos q_1 - \sin q_1 x \sin q_1) \cos q_2 y + \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 x \\ &(\cos q_2 y \cos q_2 + \sin q_2 y \sin q_2) + \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 x (\cos q_2 y \cos q_2 - \sin q_2 y \sin q_2) \left. \right) + \\ &+ a_{12} \left((1 - \mu_P) \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 y + \frac{\mu_P}{4} \cdot (\alpha_2 \lambda^t (\cos q_1 x \cos q_1 + \sin q_1 x \sin q_1) \cos q_2 y + \right. \\ &\alpha_2 \lambda^t (\cos q_1 x \cos q_1 - \sin q_1 x \sin q_1) \cos q_2 y + \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 x (\cos q_2 y \cos q_2 + \sin q_2 y \sin q_2) + \\ &\left. \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 x (\cos q_2 y \cos q_2 - \sin q_2 y \sin q_2) \right) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \alpha_2 \lambda^{t+1} \cos q_1 x \cos q_2 y &= a_{21} \left((1 - \mu_N) \cdot \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 y + \frac{\mu_N}{4} \cdot (\alpha_1 \lambda^t (\cos q_1 x \cos q_1 + \right. \\ &\sin q_1 x \sin q_1) \cos q_2 y + \alpha_1 \lambda^t (\cos q_1 x \cos q_1 - \sin q_1 x \sin q_1) \cos q_2 y + \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 x \\ &(\cos q_2 y \cos q_2 + \sin q_2 y \sin q_2) + \alpha_1 \lambda^t \cos q_1 x (\cos q_2 y \cos q_2 - \sin q_2 y \sin q_2) \left. \right) + \\ &+ a_{22} \left((1 - \mu_P) \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 x \cos q_2 y + \frac{\mu_P}{4} \cdot (\alpha_2 \lambda^t (\cos q_1 x \cos q_1 + \sin q_1 x \sin q_1) \cos q_2 y + \right. \\ &\alpha_2 \lambda^t (\cos q_1 x \cos q_1 - \sin q_1 x \sin q_1) \cos q_2 y + \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 x (\cos q_2 y \cos q_2 + \sin q_2 y \sin q_2) + \\ &\left. \alpha_2 \lambda^t \cos q_1 x (\cos q_2 y \cos q_2 - \sin q_2 y \sin q_2) \right) \end{aligned}$$

Após algumas simplificações:

$$\begin{cases} \alpha_1 \lambda &= a_{11} \left[1 - \mu_N + \mu_N \left(\cos \frac{q_1+q_2}{2} \cos \frac{q_1-q_2}{2} \right) \right] \alpha_1 + a_{12} \left[1 - \mu_P + \mu_P \left(\cos \frac{q_1+q_2}{2} \cos \frac{q_1-q_2}{2} \right) \right] \alpha_2 \\ \alpha_2 \lambda &= a_{21} \left[1 - \mu_N + \mu_N \left(\cos \frac{q_1+q_2}{2} \cos \frac{q_1-q_2}{2} \right) \right] \alpha_1 + a_{22} \left[1 - \mu_P + \mu_P \left(\cos \frac{q_1+q_2}{2} \cos \frac{q_1-q_2}{2} \right) \right] \alpha_2 \end{cases}$$

Fazendo $z_1 = \frac{q_1+q_2}{2}$ e $z_2 = \frac{q_1-q_2}{2}$, e escrevendo o sistema acima em forma matricial obtemos:

$$\begin{bmatrix} \alpha_1 \lambda \\ \alpha_2 \lambda \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{11} [1 - \mu_N (1 - \cos z_1 \cos z_2)] & a_{12} [1 - \mu_P (1 - \cos z_1 \cos z_2)] \\ a_{21} [1 - \mu_N (1 - \cos z_1 \cos z_2)] & a_{22} [1 - \mu_P (1 - \cos z_1 \cos z_2)] \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \end{bmatrix},$$

com $\alpha_1 \neq 0$ e $\alpha_2 \neq 0$.

$$\begin{bmatrix} a_{11} [1 - \mu_N (1 - \cos z_1 \cos z_2)] - \lambda & a_{12} [1 - \mu_P (1 - \cos z_1 \cos z_2)] \\ a_{21} [1 - \mu_N (1 - \cos z_1 \cos z_2)] & a_{22} [1 - \mu_P (1 - \cos z_1 \cos z_2)] - \lambda \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}. \quad (2.24)$$

Impondo que o estado de equilíbrio seja estável na ausência da difusão, isto é, que os autovalores da matriz jacobiana tenham módulo menor que um, obtemos as seguintes condições de estabilidade do estado estacionário homogêneo

$$|TrJ| < 1 + \det J, \quad (2.25)$$

$$\det J < 1, \quad (2.26)$$

onde $J = (a_{ij})$ é a Jacobiana calculada no equilíbrio (N^*, P^*) .

Se os indivíduos se movimentam por difusão, isto é, $\mu_N \neq 0$ e $\mu_P \neq 0$, então o estado de equilíbrio homogêneo será estável se os autovalores da primeira matriz em (2.24) tiverem módulo menor do que um. Isto é, se

$$|k_N a_{11} + k_P a_{22}| < 1 + k_N k_P \det J, \quad (2.27)$$

onde $k_N \equiv k_N(z_1, z_2) = 1 - (1 - \cos z_1 \cos z_2)\mu_N$ e $k_P \equiv k_P(z_1, z_2) = 1 - (1 - \cos z_1 \cos z_2)\mu_P$ são chamadas funções características.

Esta desigualdade pode ser dividida em duas:

$$1 + k_N k_P \det J > k_N a_{11} + k_P a_{22} \quad \text{e} \quad -1 - k_N k_P \det J < k_N a_{11} + k_P a_{22}. \quad (2.28)$$

A quebra de estabilidade do estado homogêneo faz com que o sistema assumira um padrão heterogêneo. Dependendo da forma como a estabilidade é violada podemos ter bifurcação “mais um” se o maior autovalor for maior que 1 ou bifurcação “menos um” se o menor autovalor for menor que -1.

A bifurcação “mais um” ocorre quando mantemos as desigualdades (2.25) e (2.26) e invertemos a primeira desigualdade em (2.28). Isto é,

$$1 - (k_N a_{11} + k_P a_{22}) + k_N k_P \det J < 0. \quad (2.29)$$

Analogamente, a bifurcação “menos um” ocorre quando mantemos as desigualdades (2.25) e (2.26) e invertemos a segunda desigualdade em (2.28). Isto é,

$$1 + (k_N a_{11} + k_P a_{22}) + k_N k_P \det J < 0. \quad (2.30)$$

Substituindo $k_N \equiv k_N(z_1, z_2) = 1 - (\cos z_1 \cos z_2)\mu_N$ e $k_P \equiv k_P(z_1, z_2) = 1 - (\cos z_1 \cos z_2)\mu_P$ em (2.29) obtemos a seguinte desigualdade quadrática

$$Q(z_1, z_2) = A(\cos z_1 \cos z_2)^2 + B(\cos z_1 \cos z_2) + C < 0 \quad (2.31)$$

onde

$$A = \mu_N \mu_P \det J,$$

$$B = (1 - \mu_N)\mu_P \det J + (1 - \mu_P)\mu_N \det J - \mu_N a_{11} - \mu_P a_{22},$$

$$C = 1 - (1 - \mu_N)a_{11} - (1 - \mu_P)a_{22} + (1 - \mu_N)(1 - \mu_P) \det J.$$

O ponto (z_1^*, z_2^*) onde $Q(z_1, z_2)$ toca o plano (z_1, z_2) deve satisfazer as seguintes condições:

$$Q(z_1^*, z_2^*) = 0, \quad (2.32)$$

$$\frac{\partial Q}{\partial z_1}(z_1^*, z_2^*) = 0, \quad (2.33)$$

$$\frac{\partial Q}{\partial z_2}(z_1^*, z_2^*) = 0. \quad (2.34)$$

A solução de (2.32) é dada por:

$$\cos z_1 \cos z_2 = \frac{-B \pm \sqrt{B^2 - 4AC}}{2A}. \quad (2.35)$$

Resolvendo a equação (2.33) obtemos:

$$2A(\cos z_1 \cos z_2) \cdot (-\sin z_1 \cos z_2) - B \sin z_1 \cos z_2 = 0$$

que ocorre se, e somente se,

$$\sin z_1 = 0 \text{ ou } \cos z_2 = 0 \text{ ou } \cos z_1 \cos z_2 = \frac{-B}{2A}. \quad (2.36)$$

Por sua vez (2.34) é válida se

$$2A(\cos z_1 \cos z_2) \cdot (\cos z_1 - \sin z_2) - B \cos z_1 \sin z_2 = 0.$$

Isto é, se:

$$\sin z_2 = 0 \text{ ou } \cos z_1 = 0 \text{ ou } \cos z_1 \cos z_2 = \frac{-B}{2A}. \quad (2.37)$$

Com base nessas soluções chegamos aos seguintes critérios de instabilidade difusiva em Rede de Mapas Acoplados bidimensional.

1. Se $|\frac{-B}{2A}| < 1$, então $\cos z_1 \cos z_2 = \frac{-B}{2A}$ e (2.33) e (2.34) são satisfeitas. Logo, existe algum (z_1^*, z_2^*) de modo que (2.32) é satisfeita se

$$B^2 - 4AC = 0. \quad (2.38)$$

2. Se $|\frac{-B}{2A}| > 1$, então $\cos z_1 \cos z_2 = \frac{-B}{2A}$ não é possível e a fronteira do domínio de Turing é dado por $(\sin z_1 = 0 \text{ ou } \cos z_2 = 0)$ e $(\sin z_2 = 0 \text{ ou } \cos z_1 = 0)$. Se $\sin z_1 = 0$ e $\sin z_2 = 0$ temos $(\cos z_1 = 1 \text{ ou } \cos z_2 = -1)$ ou $(\cos z_1 = -1 \text{ ou } \cos z_2 = 1)$. Como $z_1 \neq z_2$ só pode ocorrer:

$$\underbrace{\cos z_1 = 1 \text{ e } \cos z_2 = -1}_{(1)} \text{ ou } \underbrace{\cos z_1 = -1 \text{ e } \cos z_2 = 1}_{(2)}.$$

Em qualquer dos casos (1) ou (2) a igualdade (2.32) torna-se

$$Q(z_1^*, z_2^*) = A(-1)^2 + B(-1) + C = 0$$

de onde obtemos:

$$A - B + C = 0. \quad (2.39)$$

Se $(\sin z_1 = 0 \text{ e } \cos z_1 = 0)$ ou $(\cos z_2 = 0 \text{ e } \sin z_2 = 0)$ ou $(\cos z_2 = 0 \text{ e } \cos z_1 = 0)$

a igualdade (2.32) torna-se $Q(z_1^*, z_2^*) = A(0)^2 + B(0) + C = 0$ de onde obtemos:

$$C = 0. \quad (2.40)$$

Para a bifurcação “menos-um” os resultados são similares. As condições de bifurcação menos um correspondentes a (2.31) também podem ser escritas como uma desigualdade quadrática em relação às variáveis $\cos z_1$ e $\cos z_2$:

$$Q(z_1, z_2) = A(\cos z_1 \cos z_2)^2 + \overline{B}(\cos z_1 \cos z_2) + \overline{C} < 0, \quad (2.41)$$

onde

$$A = \mu_N \mu_P \det J,$$

$$\overline{B} = (1 - \mu_N) \mu_P \det J + (1 - \mu_P) \mu_N \det J + \mu_N a_{11} + \mu_P a_{22},$$

$$\overline{C} = 1 + (1 - \mu_N) a_{11} + (1 - \mu_P) a_{22} + (1 - \mu_N)(1 - \mu_P) \det J.$$

Usando os mesmos critérios (2.38), (2.39) e (2.40) porém com as mudanças de B para \overline{B} e C para \overline{C} a única condição possível é $|\frac{-\overline{B}}{2A}| > 1$ portanto (2.38) não tem efeito nos parâmetros do domínio de bifurcação menos um.

Observamos que as condições (2.38)-(2.40) estabelecem uma relação entre os parâmetros de reação e os de movimentação para que ocorra formação de padrões. Assim, uma vez escolhidos os parâmetros de reação, utilizamos (2.38)-(2.40) para determinar os parâmetros de movimentação para os quais ocorrerá formação de padrões.

2.3 Formação de padrões em um modelo presa-predador discreto

Nesta seção vamos analisar a formação de padrões espaciais em um sistema presa-predador espacialmente distribuído, descrito via Redes de Mapas Acoplados. O modelo que vamos apresentar foi proposto e analisado por Mistro et al. (2011). Supomos que a população de presas apresenta Efeito Allee forte e os predadores são especialistas.

Inicialmente consideramos as propriedades da dinâmica local do modelo presa predador para o qual as equações (2.12)-(2.13) são reduzidas a

$$N_{t+1} = f(N_t, P_t) , \quad (2.42)$$

$$P_{t+1} = g(N_t, P_t) . \quad (2.43)$$

Assumimos que os efeitos da densidade de presas e predadores no crescimento das presas podem ser separados, ou seja, a função f poder ser escrita da seguinte maneira:

$$f(N, P) = f_1(N) \cdot f_2(P) , \quad (2.44)$$

onde a função f_1 descreve a dinâmica inerente às presas e a função f_2 considera especificamente o impacto do predador. As funções f_1 , f_2 e g precisam ser escolhidas de forma a refletir as propriedades típicas de interações inter e intra-específicas que ocorrem no sistema. Para a função que descreve o crescimento da população de presas escolhemos a parametrização

$$f_1(N) = \frac{\alpha(N_t)^2}{1 + \beta^2(N_t)^2} , \quad (2.45)$$

onde α é a taxa de crescimento intrínseca de presas e $\frac{1}{\beta}$ é a densidade de presas na qual essa taxa de crescimento per capita atinge o máximo. $f_2(P)$ descreve a fração de presas que escapa da predação. Esta função decresce monotonicamente de 1, em $P = 0$ a 0 em $P \rightarrow \infty$. Escolhemos então $f_2(P) = \exp[-rP]$, onde r representa a eficiência do predador em capturar presas.

Para a dinâmica de predadores, restringimos ao caso em que o predador é especialista, ou seja, não sobrevive na ausência das presas. Supomos que o número de predadores cresce linearmente com o número de presas. Assim, o sistema presa-predador que vamos considerar é

$$\begin{cases} N_{t+1} &= \frac{\alpha(N_t)^2}{1+\beta^2(N_t)^2} \exp[-\gamma P_t] \\ P_{t+1} &= \delta N_t P_t, \end{cases} \quad (2.46)$$

onde δ é o fator de conversão de presas em predadores.

A compreensão dos parâmetros envolvidos no modelo matemático é imprescindível para a análise do problema, porém, muitas vezes, o grande número de parâmetros inviabiliza os cálculos aumentando a complexidade da análise. Dessa forma percebe-se então a importância da adimensionalização que, além de reduzir o número de parâmetros, mostra a dependência do sistema de agrupamentos de parâmetros, (Lin e Segel, 1994).

Além disso, cabe salientar que não existe uma única maneira de adimensionalizar um sistema. Um mesmo problema pode ser adimensionalizado de diferentes formas de acordo com a mudança de variáveis escolhida.

Procederemos agora de forma a adimensionalizar o modelo (2.46).

Consideramos a mudança de variáveis:

$$\tilde{N}_t = \delta N_t \text{ e } \tilde{P}_t = \gamma P_t , \quad (2.47)$$

que, substituída no sistema (2.46), fornece

$$\begin{cases} N_{t+1} &= \frac{r(N_t)^2}{1+b(N_t)^2} \exp[-P_t] \\ P_{t+1} &= N_t P_t . \end{cases} \quad (2.48)$$

Para simplificar a notação omitimos os tís. Os novos parâmetros r e b são agrupamentos adimensionais dos parâmetros originais:

$$r = \frac{\alpha}{\delta} \text{ e } b = \frac{\beta^2}{\delta^2} . \quad (2.49)$$

Por conveniência faremos referência a r e b como parâmetros de reação já que as equações do sistema (2.48) correspondem à fase de reação da dinâmica.

2.3.1 Soluções de equilíbrio

Os pontos de equilíbrio do sistema (2.48) são obtidos tomando:

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t = N^* \\ P_{t+1} = P_t = P^* . \end{cases}$$

Da segunda equação de (2.48) $N^* = 1$ ou $P^* = 0$.

Com $P^* = 0$ na primeira equação do sistema (2.48) temos:

$$N_{1,2}^* = \frac{r \pm \sqrt{r^2 - 4b}}{2b} .$$

Para a existência de N_1^* e N_2^* reais e distintos devemos ter $r > 2\sqrt{b}$. Para $r = 2\sqrt{b}$ temos $N_1^* = N_2^*$.

Substituindo $N^* = 1$ na primeira equação do sistema (2.48) obtemos $P^* = \ln\left(\frac{r}{1+b}\right)$, o qual é possível (biologicamente viável) para

$$b + 1 < r . \quad (2.50)$$

Assim, o sistema adimensionalizado admite os seguintes pontos de equilíbrio:

- Extinção de ambas espécies: $(0, 0)$.
- Extinção dos predadores: $(N_1^*, 0) = \left(\frac{r - \sqrt{r^2 - 4b}}{2b}, 0\right)$ e $(N_2^*, 0) = \left(\frac{r + \sqrt{r^2 - 4b}}{2b}, 0\right)$.
- Coexistência: $(N^*, P^*) = \left(1, \ln\left[\frac{r}{b+1}\right]\right)$.

2.3.2 Estabilidade

Aplicaremos o Teorema 1 para determinar os parâmetros para os quais cada um dos equilíbrios é estável.

A matriz jacobiana do sistema (2.48) é

$$J_{(N,P)} = \begin{pmatrix} \left(\frac{2rN}{1+bN^2} - \frac{2brN^3}{(1+bN^2)^2} \right) \exp(-P) & -\left(\frac{rN^2}{1+bN^2} \right) \exp(-P) \\ P & N \end{pmatrix}.$$

Substituindo equilíbrio de extinção na jacobiana obtemos:

$$J_{(0,0)} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

De acordo com o Teorema 1 observamos que $(0, 0)$ é sempre estável.

A matriz jacobiana calculada nos pontos $(N_i^*, 0)$ para $i = 1, 2$ é

$$J_{(N_i^*, 0)} = \begin{pmatrix} \frac{2rN_i^*}{(1+b(N_i^*)^2)^2} & -\frac{r(N_i^*)^2}{(1+b(N_i^*)^2)} \\ 0 & N_i^* \end{pmatrix}.$$

Através das condições do Teorema 1, obtemos as desigualdades

$$\left| \frac{2rN_i^*}{(1+b(N_i^*)^2)^2} + N_i^* \right| < 1 + \left(\frac{2r(N_i^*)^2}{(1+b(N_i^*)^2)^2} \right)$$

e

$$\left(\frac{2r(N_i^*)^2}{(1+b(N_i^*)^2)^2} \right) < 1.$$

Das quais temos:

$(N_1^*, 0)$ é sempre instável enquanto $(N_2^*, 0)$ é estável para $2 < r < b + 1$.

Calculada no equilíbrio de coexistência $(N^*, P^*) = (1, \ln[\frac{r}{1+b}])$ a jacobiana é dada por:

$$J_{(N^*, P^*)} = \begin{pmatrix} \frac{2}{1+b} & -1 \\ \ln[\frac{r}{1+b}] & 1 \end{pmatrix}.$$

Aplicando as condições do Teorema 1, obtemos as desigualdades

$$\left| \frac{2}{1+b} + 1 \right| < 1 + \left(\frac{2}{1+b} + \ln \left[\frac{r}{1+b} \right] \right)$$

e

$$\left(\frac{2}{1+b} + \ln \left[\frac{r}{1+b} \right] \right) < 1.$$

De onde obtemos:

$$r < r_{cr} = (b+1) \exp \left(\frac{b-1}{b+1} \right). \quad (2.51)$$

Na figura 2.1 podemos ver a estrutura do plano de parâmetros b e r . O equilíbrio de coexistência existe nas regiões *I*, *II* e *III* e é estável para os parâmetros do domínio *I*. A curva azul na figura 2.1 corresponde a $r = r_{cr}$, conforme a desigualdade (2.51). (N^*, P^*) perde a estabilidade e surgem ciclos-limite. Sobre esta curva, o determinante da matriz Jacobiana para o equilíbrio de coexistência é igual a um. Dentro do domínio *II*, a dinâmica é oscilatória de acordo com um ciclo limite. Para parâmetros do domínio *III*, os ciclos

limite desaparecem e o único atrator nessa região é o equilíbrio de extinção. A linha verde corresponde à curva $r = b + 1$. Portanto para os domínios IV , V e VI o equilíbrio de coexistência não existe. Em particular, no domínio V , somente há o equilíbrio $(0, 0)$ e no domínio IV e VI também há os equilíbrios $(N_1^*, 0)$ e $(N_2^*, 0)$. O ponto de equilíbrio $(N_1^*, 0)$ nunca é estável enquanto $(N_2^*, 0)$ é estável para parâmetros dentro da região VI . Portanto, nas regiões I e VI o sistema exibe biestabilidade, ou seja, há dois pontos de equilíbrio estáveis. Finalmente dentro da região IV somente o equilíbrio de extinção é estável.

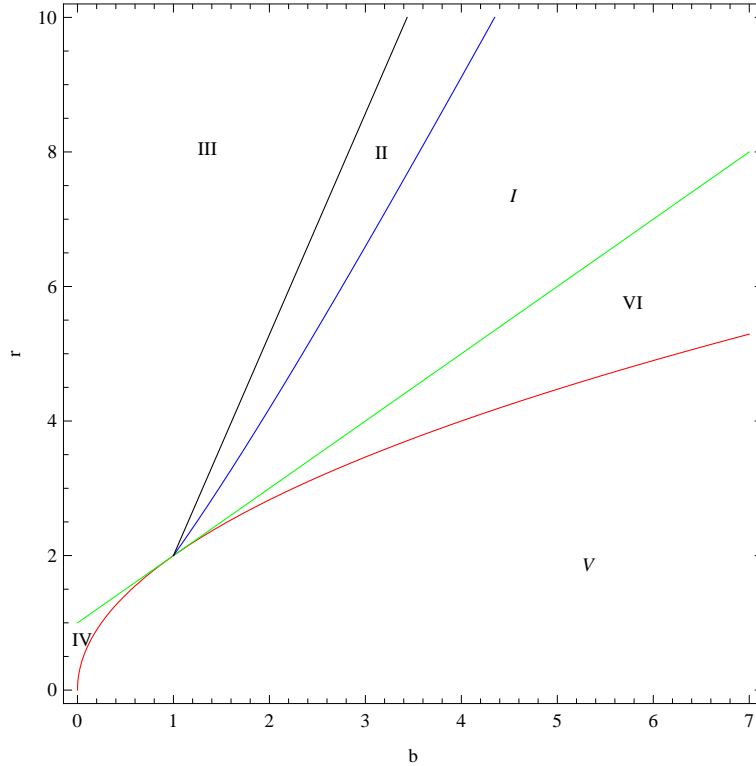


Figura 2.1: Regiões de estabilidade para os diferentes pontos de equilíbrio do sistema (2.48).

Uma vez determinados os parâmetros de reação para os quais a dinâmica local é estável, vamos considerar o modelo de RMA dado pelas equações de movimentação

$$N'_{x,y,t} = (1 - \mu_N)N_{x,y,t} + \sum_{(\hat{x},\hat{y}) \in V_{x,y}} \frac{\mu_N}{4} N_{\hat{x},\hat{y},t}, \quad (2.52)$$

$$P'_{x,y,t} = (1 - \mu_P)P_{x,y,t} + \sum_{(\hat{x},\hat{y}) \in V_{x,y}} \frac{\mu_P}{4} P_{\hat{x},\hat{y},t}, \quad (2.53)$$

onde $N_{x,y,t}$ e $P_{x,y,t}$ são as densidades de presas e predadores, respectivamente, no sítio (x, y) no início da geração t , $N'_{x,y,t}$ e $P'_{x,y,t}$ as densidades depois da dispersão. Os coeficientes de dispersão μ_N e μ_P correspondentes à fração da população de presas e predadores, respectivamente, que migra para os quatro sítios vizinhos, isto é, $V_{x,y} = \{(x-1, y), (x+1, y), (x, y-1), (x, y+1)\}$.

As equações da fase de reação que completam o modelo são dadas por

$$\begin{cases} N_{x,y,t+1} &= \frac{r(N_{x,y,t})^2}{1+b(N_{x,y,t})^2} \exp[-P_{x,y,t}] \\ P_{x,y,t+1} &= N_{x,y,t} \cdot P_{x,y,t} \end{cases} \quad (2.54)$$

2.4 Simulações

Vamos analisar a formação de padrões no modelo (2.52)-(2.54) escolhendo parâmetros de reação nas regiões *I*, *II* e *III* da figura 2.1, determinando os parâmetros de movimentação através das condições (2.38)-(2.40) para a bifurcação mais um. Com os parâmetros escolhidos, aplicaremos as equações (2.52)-(2.54) em um domínio 50×50 , utilizando fronteiras reflexivas e vizinhança de Neumann. A distribuição inicial de presas e predadores será uma perturbação aleatória de até 10% do valor do equilíbrio de cada população, em cada sítio. Isto é,

$$\begin{aligned} N_{x,y,0} &= N^* + 0,1\varepsilon_{x,y}N^*, \\ P_{x,y,0} &= P^* + 0,1\delta_{x,y}P^*, \end{aligned}$$

onde $\varepsilon_{x,y}$ e $\delta_{x,y}$ são números (pseudo) aleatórios uniformemente distribuídos em $[-1,1]$.

Os resultados serão mostrados nessa seção através de dois tipos de gráficos:

- (a) Densidade em 2D onde as diferentes cores correspondem a densidades populacionais distintas (conforme escala);
- (b) Série temporal da densidade populacional total.

O primeiro ilustra as propriedades do padrão espacial e o segundo, a existência e regularidade de oscilações populacionais.

Consideramos inicialmente os parâmetros de reação $r = 8$ e $b = 6$ localizados no domínio *I* (fig. 2.1). Para o caso em que ocorre bifurcação mais um. Escolhendo por exemplo $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$, o sistema converge para uma distribuição estacionária mostrada nas figuras 2.2(d) e 2.2(e). O padrão em forma similar a um tabuleiro de xadrez formado depois da bifurcação menos um, obtida com $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$, figuras 2.2(a) e 2.2(b), oscilações locais em cada sítio de acordo com ciclo de período 2. Em ambos os casos a densidade populacional total converge, no decorrer do tempo, para um valor constante (fig. 2.2(c) e 2.2(f), respectivamente).

Se os coeficientes de dispersão μ_N e μ_P forem escolhidos fora do domínio de Turing, para os mesmos parâmetros de reação e as mesmas condições iniciais, o sistema evolui para uma distribuição espacial homogênea e nenhum padrão emerge.

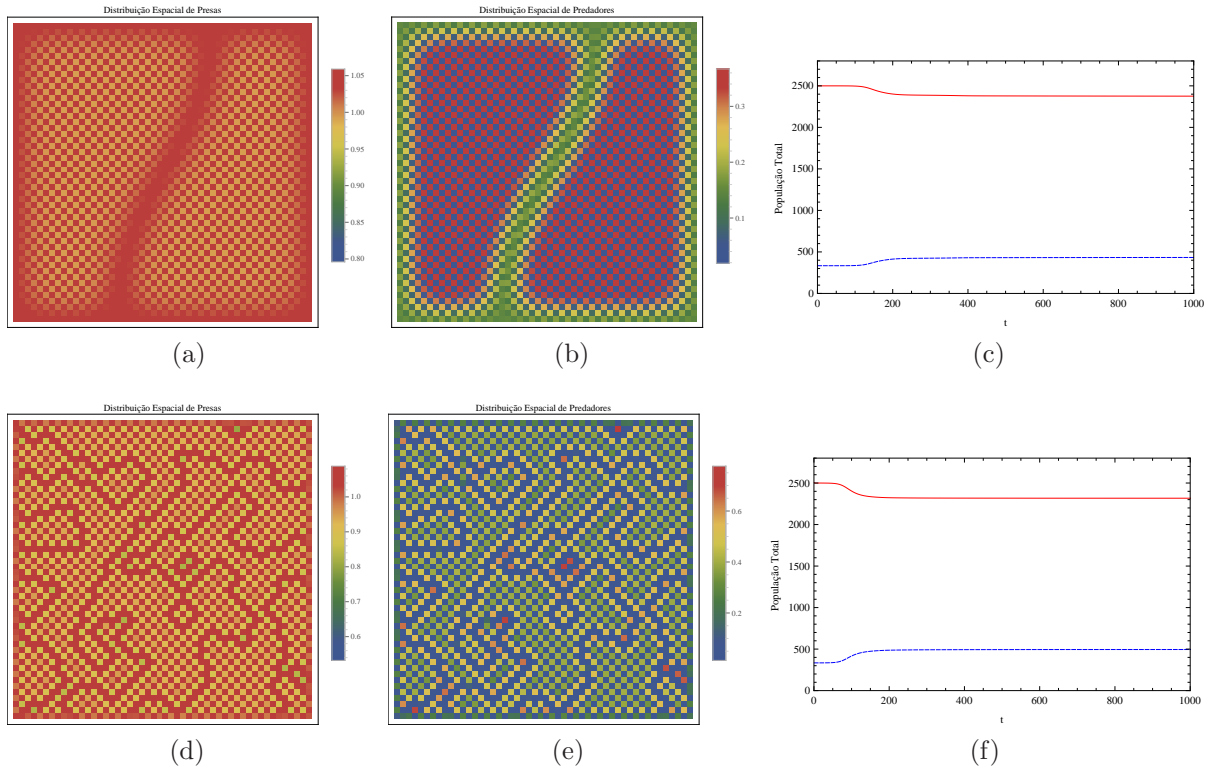


Figura 2.2: (a) Distribuição espacial de presas. (b) de predadores, para $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ em $t = 1000$. (c) A correspondente população total de presas (vermelho) e de predadores (azul). (d) Distribuição espacial de presas e (e) de predadores para $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ em $t = 1000$. (f) A correspondente população total de presas (vermelho) e de predadores (azul).

Os padrões formados têm relação direta com os valores dos parâmetros de reação. Para parâmetros onde o equilíbrio de coexistência é estável, ou seja, dentro do domínio I (fig. 2.1), os padrões que surgem como um resultado da instabilidade difusiva são semelhantes àqueles mostrados na figura 2.2.

A dinâmica espaço-temporal do sistema muda significativamente quando os parâmetros ainda estão dentro do domínio I mas próximo à fronteira entre o domínio I e o domínio II (ver curva azul na fig. 2.1). Na figura 2.3 podemos ver os resultados obtidos para $r = 4,15$ e $b = 2,05$ (que ainda está em I mas muito próximo a II) e os coeficientes de dispersão no domínio de Turing. Claramente os padrões da distribuição populacional são muito diferentes daqueles observados para parâmetros $r = 8$ e $b = 6$ (comparar figuras 2.2 e 2.3). Na figura 2.3(c) e (f), podemos ver que a densidade populacional total exibe oscilações irregulares. Os padrões espaciais são dinâmicos e não se aproximam de uma distribuição estacionária ao longo do tempo, nem mesmo no caso da bifurcação mais um, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$, do que foi observado nos resultados mostrados na figura 2.2.

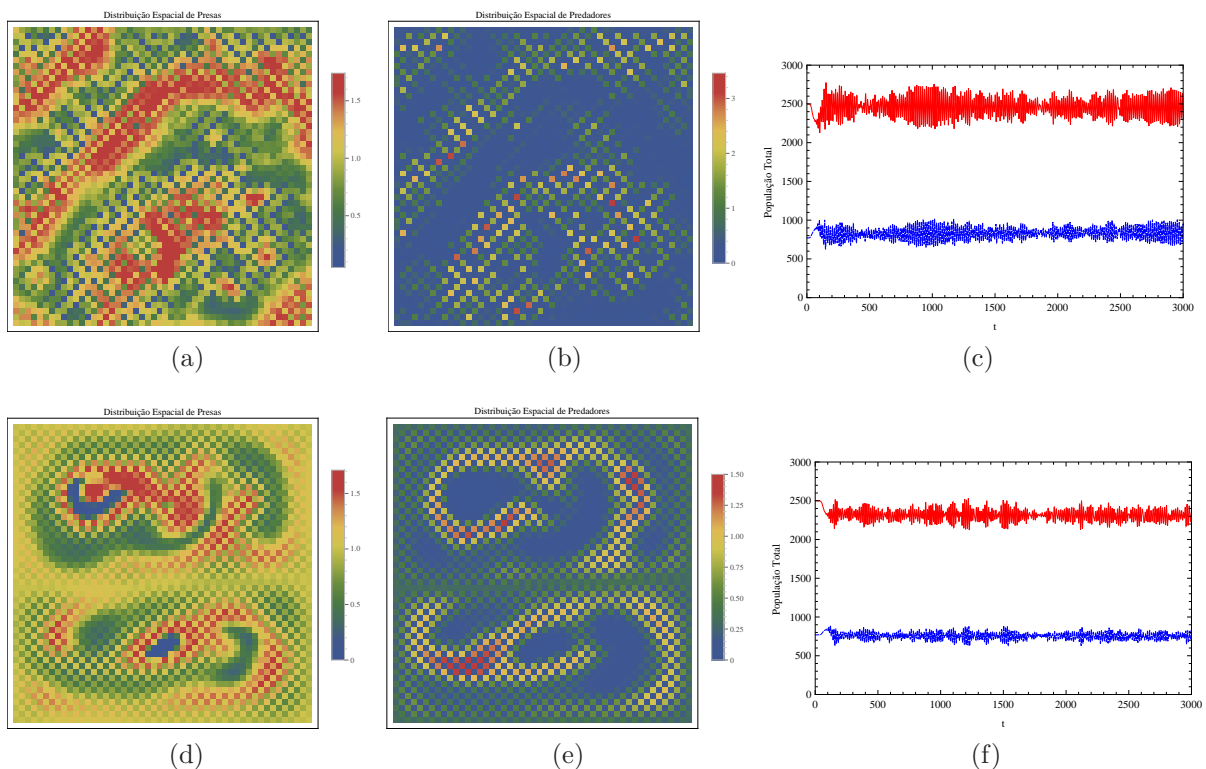


Figura 2.3: (a) Distribuição espacial de presas. (b) de predadores, para $r = 4,15$, $b = 2,05$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ em $t = 3000$. (c) A correspondente população total de presas (vermelho) e de predadores (azul). (d) Distribuição espacial de presas e (e) de predadores para $r = 4,15$, $b = 2,05$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ em $t = 3000$. (f) A correspondente população total de presas (vermelho) e de predadores (azul).

Analisemos agora a dinâmica local oscilatória do domínio II . A figura 2.4 mostra os resultados obtidos para $r = 4$ e $b = 1,85$. Semelhante ao que acontece nos casos anteriores, o surgimento de padrões depende dos valores dos coeficientes de dispersão. As figuras 2.4

(a)-(b) mostram as simulações obtidas usando $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$. Ou seja, no caso da bifurcação mais um, o sistema evolui para um padrão caótico. A distribuição populacional total oscila irregularmente o que indica uma dinâmica caótica (fig. 2.4 (c)). Para coeficientes de dispersão correspondentes à bifurcação menos um, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$, fig. 2.4(d)-(f), também observamos padrões espaço-temporais dinâmicos.

Vale enfatizar que para parâmetros do domínio *II*, surgem padrões heterogêneos fora do domínio de Turing. A terceira linha da figura 2.4 mostra a distribuição populacional espacial obtida para $\mu_N = 0,3$ e $\mu_P = 0,5$. A população total exibe oscilações regulares com amplitude variável (figura 2.4 (i)).

O passo seguinte é considerar a mudança da dinâmica do sistema tomando parâmetros de reação na região *III*. O ciclo limite desaparece quando atravessamos a curva preta na figura 2.1, e para parâmetros do domínio *III*, o único atrator é o equilíbrio de extinção. A persistência das populações não é possível na dinâmica local. Com a inclusão do espaço, essa situação muda e a persistência das espécies é observada. Tais resultados podem ser vistos nas figuras 2.5 e 2.6, obtidas para $r = 4$ e $b = 1,2$. Observamos que para μ_N e μ_P tanto dentro como fora do domínio de Turing, surgem padrões espaciais heterogêneos.

Dependendo dos valores de μ_N e μ_P os padrões podem apresentar propriedades distintas. A figura 2.5 mostra os padrões obtidos para $\mu_N = 0,01$ e $\mu_P = 0,98$ (Figs. 2.5(a) e (b)) e para $\mu_N = 0,95$ e $\mu_P = 0,2$ (Figs. 2.5(d) e (e)). Em ambos os casos, apesar da diferença de comportamento, a distribuição espacial da população é não estacionária. Em (a) e (b) o padrão espacial é bastante irregular e a população total apresenta oscilações de pequena amplitude. No segundo caso podemos perceber formas de espirais onde as manchas de alta densidade se movimentam de maneira irregular pelo domínio e a população total exibe oscilações regulares (fig. 2.5(f)).

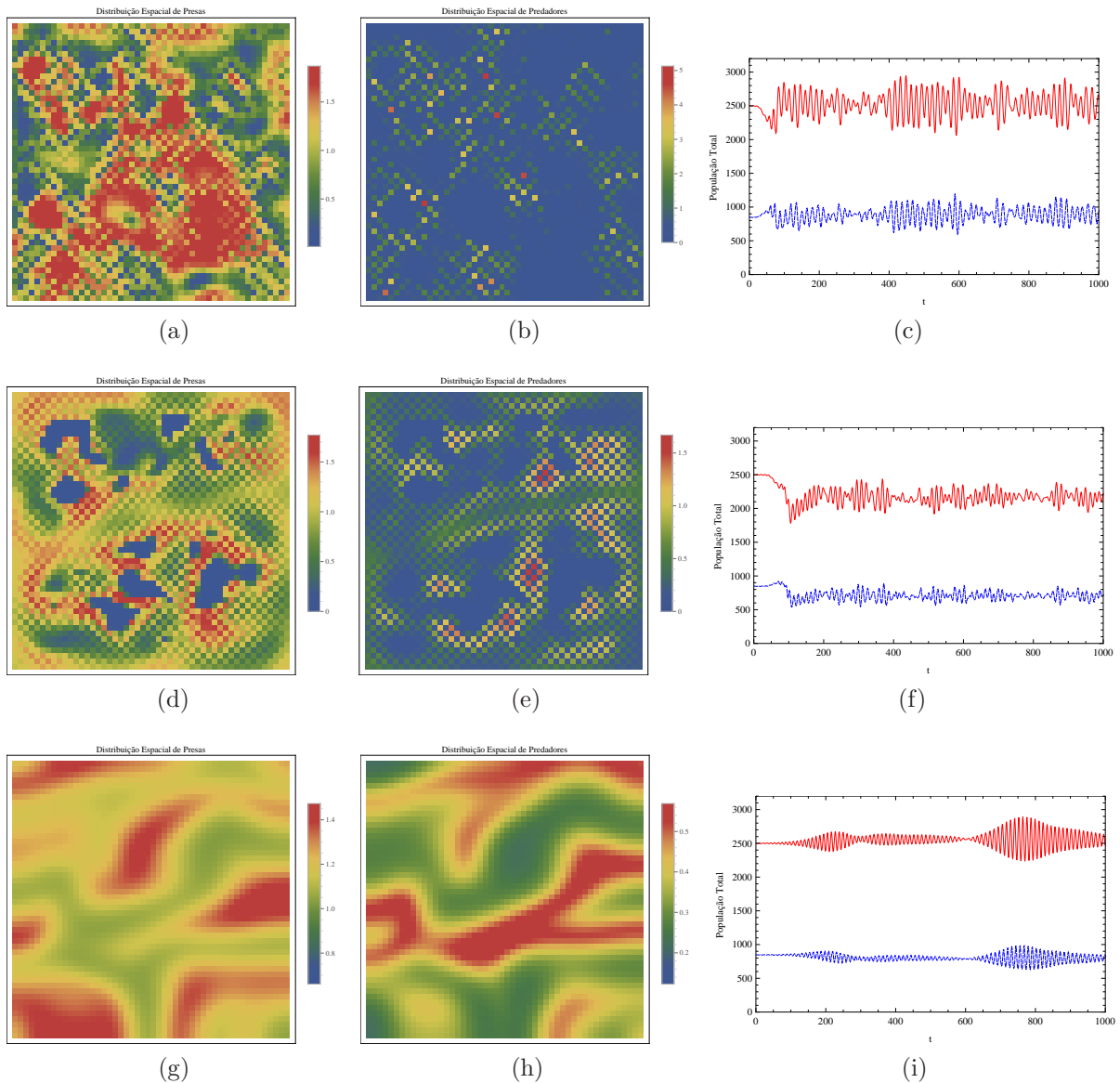


Figura 2.4: (a) Distribuição espacial de presas. (b) de predadores, para $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ em $t = 1000$. (c) A correspondente população total de presas (vermelho) e de predadores (azul). (d) Distribuição espacial de presas e (e) de predadores para $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ em $t = 1000$. (f) A correspondente população total de presas (vermelho) e de predadores (azul). (g) Distribuição espacial de presas. (h) de predadores, para $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,3$ e $\mu_P = 0,5$ em $t = 1000$. (i) A correspondente população total de presas (vermelho) e de predadores (azul).

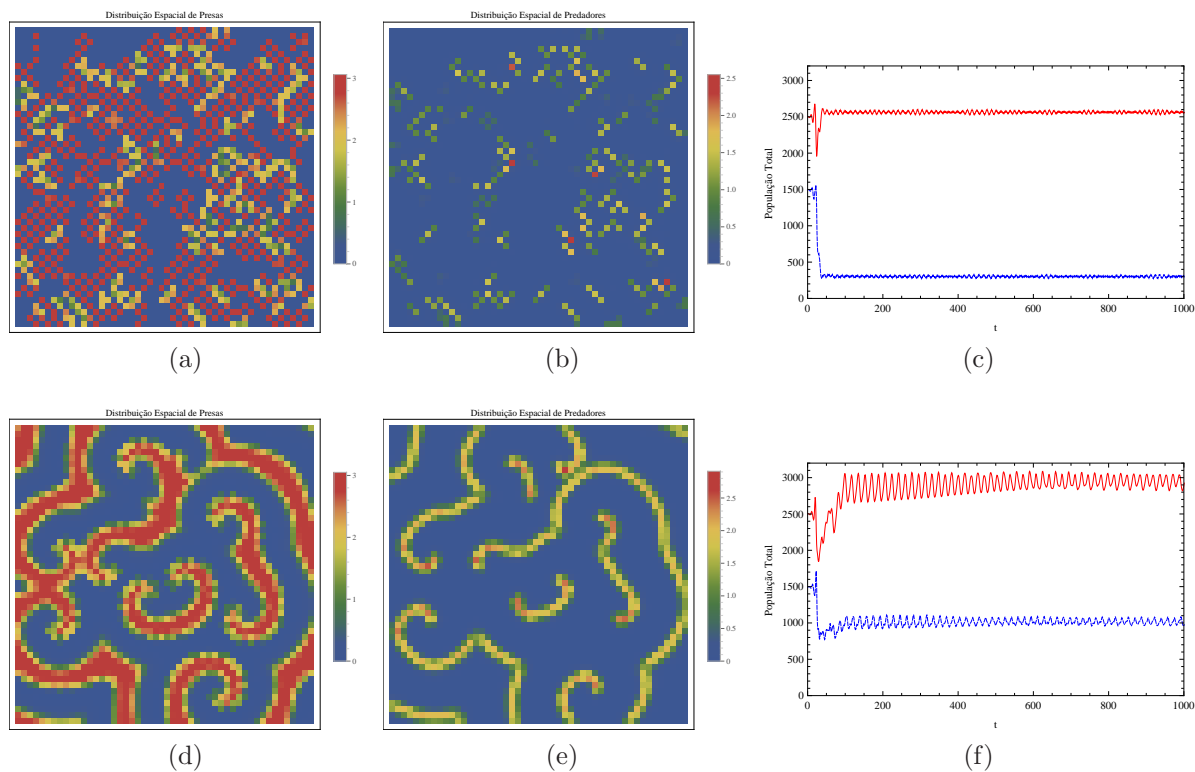


Figura 2.5: (a) Distribuição espacial de presas. (b) de predadores, para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,01$ e $\mu_P = 0,98$ em $t = 1000$. (c) A correspondente população total de presas (vermelho) e de predadores (azul). (d) Distribuição espacial de presas e (e) de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,95$ e $\mu_P = 0,2$ em $t = 1000$. (f) A correspondente população total de presas (vermelho) e de predadores (azul).

A figura 2.6 mostra os padrões obtidos para $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ ((a) e (b)) e $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ ((d) e (e)). Nos dois casos, as manchas de alta densidade movimentam-se irregularmente pelo domínio e a densidade populacional total exibe oscilações irregulares, aparentemente caóticas (fig. 2.6(c) e (f)).

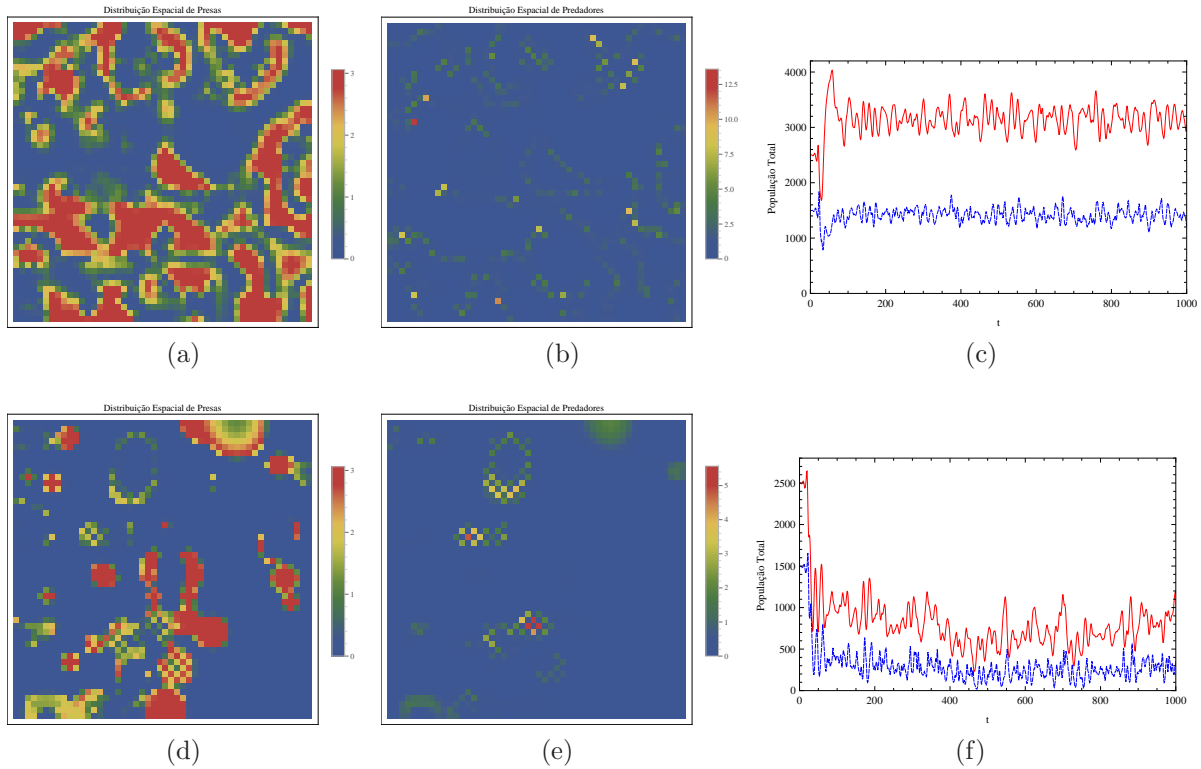


Figura 2.6: (a) Distribuição espacial de presas. (b) de predadores, para $r = 4$, $b = 1,2$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ em $t = 1000$. (c) A correspondente população total de presas (vermelho) e de predadores (azul). (d) Distribuição espacial de presas e (e) de predadores para $r = 4$, $b = 1,2$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ em $t = 1000$. (f) A correspondente população total de presas (vermelho) e de predadores (azul).

As figuras 2.7a e 2.7b obtidas para $\mu_N = 0,3$ e $\mu_P = 0,5$ mostram manchas em forma de cobras e a densidade populacional total exibe oscilações irregulares para ambas espécies (fig. 2.7(c)).

Um padrão diferente é obtido para $\mu_N = 0,05$ e $\mu_P = 0,6$ (fig. 2.7(d) e (e)). A população total também exibe oscilações irregulares porém de pequenas amplitudes (fig 2.7(f)).

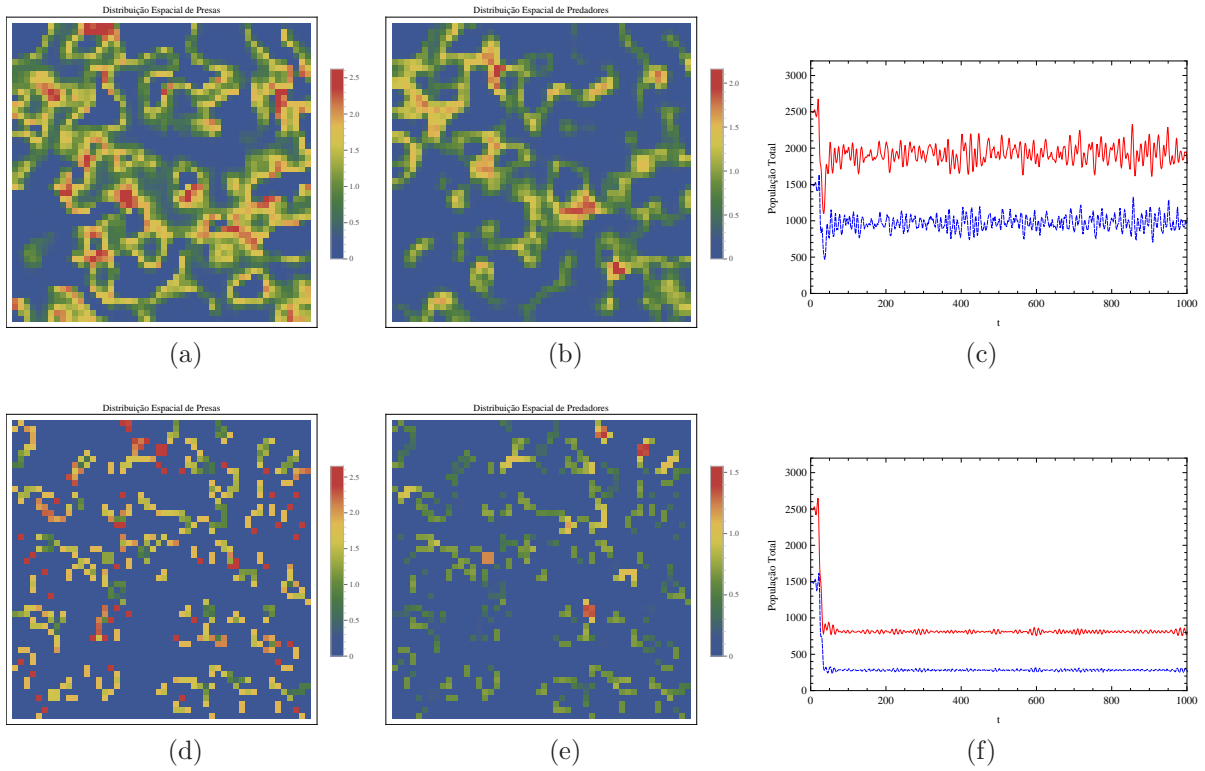


Figura 2.7: (a) Distribuição espacial de presas. (b) de predadores, para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0, 3$ e $\mu_P = 0, 5$ em $t = 1000$. (c) A correspondente população total de presas (vermelho) e de predadores (azul). (d) Distribuição espacial de presas e (e) de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0, 05$ e $\mu_P = 0, 6$ em $t = 1000$. (f) A correspondente população total de presas (vermelho) e de predadores (azul).

Capítulo 3

Efeitos de Ruídos sobre a Formação de Padrões em Sistemas Presa-Predador

Equações a diferenças do tipo $N_{t+1} = f(N_t)$ e equações diferenciais $\frac{dN}{dt} = f(N)$ pertencem a uma classe de modelos chamados **determinísticos**. Isto significa que se o estado do sistema for conhecido para um certo tempo t , então é possível determinar todos os estados futuros resolvendo-se a equação correspondente. No entanto, em algumas situações, efeitos **estocásticos** são importantes e podem ser relevantes para a persistência das espécies.

O acaso pode surgir de variações do ambiente como tempestades, inundações, secas, etc. Mesmo em condições ambientais “estáveis”, o crescimento de uma população biológica está sujeito a variações aleatórias, resultantes de fatores inerentes à população como variações na taxa de crescimento, mortalidade, entre outras. Estas variações fazem com que as séries temporais de densidades populacionais pareçam “desordenadas”.

Melbourne e Hastings (2008) afirmam que os primeiros modelos estocásticos mostraram que populações podiam se tornar extintas mesmo se os modelos determinísticos concluíssem que iriam persistir indefinidamente. Isto significa que as variações estocásticas podem ser relevantes em algumas situações.

Consideremos, por exemplo, a equação a diferenças

$$x_{t+1} = x_t \exp \left[r \left(1 - \frac{x_t}{K} \right) \right], \quad (3.1)$$

que descreve o crescimento, dependente da densidade, de uma população biológica com taxa de crescimento intrínseco r e capacidade de suporte K . A curva vermelha na figura 3.1 ilustra a solução da equação (3.1) para $r = 1,2$ e $K = 10$. Se agora considerarmos que as condições ambientais influenciam a capacidade de suporte de uma maneira que não pode ser prevista, podemos descrever estas flutuações em K através de uma perturbação estocástica e considerar

$$K_t = K_0 + \Phi_t, \quad (3.2)$$

onde K_0 é a capacidade de suporte média e Φ_t , que carrega a imprevisibilidade ao modelo, é chamado ruído de acordo com Ripa e Lundberg (1996). O novo modelo

$$x_{t+1} = x_t \exp \left[r \left(1 - \frac{x_t}{K_{t+1}} \right) \right] \quad (3.3)$$

é um exemplo de uma classe de modelos que combinam aspectos determinísticos e estocásticos do fenômeno e podem contribuir para a compreensão das complexas estruturas dos sistemas naturais que surgem do equilíbrio entre ordem e desordem (Méndez et al., 2014).

De acordo com Méndez e colaboradores (2014) o ruído pode ser interpretado como um conjunto de variáveis aleatórias colocado em algum tipo de ordem específica. Vamos chamar de “ruído” as variações aleatórias que podem provir de diferentes mecanismos e afetar vários aspectos da dinâmica populacional. Assim, para caracterizar o ruído é necessário estabelecer a função densidade de probabilidade (f.d.p.) (Ver Apêndice A.3) que fornece as informações estocásticas que caracterizam a variável aleatória em questão.

Para o modelo (3.3) podemos, por exemplo, considerar Φ_t como

$$\Phi_t = \beta \varepsilon_t, \quad (3.4)$$

onde ε_t é uma variável aleatória distribuída de acordo com a distribuição normal com média 0 e variância 1 (Apêndice A.4) e β é um parâmetro que determina a intensidade ou amplitude do ruído. Para um mesmo valor inicial x_0 dado, o modelo irá fornecer diferentes sequências de valores da densidade para realizações distintas do modelo. A figura 3.1 ilustra os resultados obtidos em cinco aplicações da equação (3.3) com $r = 1, 2$, $k_0 = 10$, $\beta = 0, 2$ e $x_0 = 0, 2$.

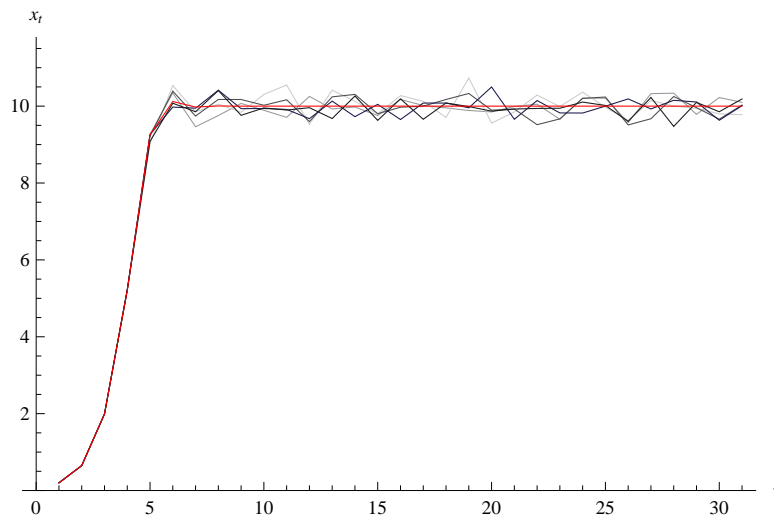


Figura 3.1: Gráfico obtido das simulações do modelo (3.3) com $r = 1, 2$, $k_0 = 10$, $\beta = 0, 2$ e $x_0 = 0, 2$. A curva em vermelho representa o modelo determinístico e as demais curvas as cinco diferentes aplicações.

A estocasticidade e, portanto, o ruído, pode ser classificada de acordo com o processo

biológico que está sujeito às flutuações e da correlação que apresenta com relação ao tempo.

De acordo com Melbourne e Hastings (2008), estocasticidade pode ser dividida em duas grandes categorias:

- a) Estocasticidade demográfica;
- b) Estocasticidade ambiental.

Estocasticidade demográfica está relacionada à probabilidade natural de nascimentos e mortes dos indivíduos. Tal aleatoriedade se deve ao fato de que nem sempre é possível prever esses acontecimentos. O número de descendentes, por exemplo, pode ser distinto mesmo para indivíduos idênticos em sua probabilidade de reprodução.

Determinação estocástica do sexo e heterogeneidade demográfica também são consideradas, atualmente, fontes de estocasticidade e podem ser vistas como componentes da estocasticidade demográfica.

Em uma população qualquer, o sexo de um indivíduo é determinado aleatoriamente fazendo com que a proporção entre o número de fêmeas e machos dessa espécie seja uma variação estocástica. Esses números contribuem para a regulação da população pois se o número de machos for muito pequeno pode reduzir o sucesso de acasalamento.

A heterogeneidade demográfica refere-se à variação na taxa de natalidade ou mortalidade entre indivíduos numa população podendo ocorrer entre indivíduos de diferentes tamanhos. Contrasta com a definição de estocasticidade demográfica que considera para cada indivíduo um valor fixo para taxa de nascimento ou morte.

A estocasticidade demográfica, razão sexual estocástica e heterogeneidade demográfica contribuem para variação demográfica total.

Variações em fatores externos ao ambiente como temperatura, nível de precipitação, entre outros são fontes de estocasticidade ambiental e podem afetar as taxas de natalidade e mortalidade de uma população. O risco de extinção, nesse caso, pode ser maior uma vez que a população inteira é afetada simultaneamente.

Os ruídos podem ainda ser classificados quanto à auto correlação, o que se estabeleceu como sendo a cor do ruído (Ripa e Lundberg, 1996). Quando os valores do ruído não apresentam nenhuma relação com resultados anteriores, ou seja, são independentes, classificamos como “ruído branco”. O ruído branco exemplifica muitos modelos encontrados em Física e Eletrônica. Em dinâmica de populações está mais relacionado à estocasticidade demográfica uma vez que as flutuações sofridas pelos indivíduos não têm correlação.

Se os valores sucessivos do ruído estão auto correlacionados positivamente chamamos “ruído vermelho”. Nesse caso temos uma série temporal dominada por variações de baixa frequência. A cor vermelha é atribuída a esse tipo ruído em analogia à luz vermelha visível que apresenta o mesmo tipo de série temporal.

Séries temporais dominadas por variações de alta frequência apresentam autocorrelação negativa e, nesse caso, denominamos “ruído azul.”

Se, por exemplo, na expressão (3.4) para o ruído considerarmos

$$\Phi_{t+1} = \alpha\Phi_t + \beta\varepsilon_{t+1}, \quad (3.5)$$

o parâmetro α determina a força da autocorrelação do ruído. Se $\alpha = 0$ não há correlação e o ruído é branco. Para $0 < \alpha < 1$ o ruído está positivamente autocorrelacionado e o ruído é vermelho. Para $-1 < \alpha < 0$ o ruído está negativamente autocorrelacionado e o ruído é azul. O intervalo $-1 < \alpha < 1$ contempla o intervalo com todas as possibilidades de autocorrelação de ruídos.

Vários autores (Halley (1996), Pimm (1991) e Powel & Steele (1995)) apud KAITALA et al., 1997, p. 943) têm defendido que o ruído ambiental não deve ser ruído branco e sim ruído “colorido” uma vez que as flutuações ambientais são correlacionadas em alguma escala de tempo.

Brännström e Sumpter (2006) propõem que o modelo estocástico análogo ao modelo discreto de crescimento de uma população

$$n_{t+1} = n_t g(n_t)$$

seja da forma

$$n_{t+1} = n_t g(n_t) \exp \left[\zeta \varepsilon_t - \frac{\zeta^2 \sigma^2}{2} \right] \quad (3.6)$$

onde ε_t é uma variável aleatória distribuída de acordo com a normal com média 0 e variância σ e ζ é a intensidade do ruído. Dizemos, neste caso, tratar-se de um ruído multiplicativo log-normalmente distribuído uma vez que o logaritmo da expressão

$$\exp \left[\zeta \varepsilon_t - \frac{\zeta^2 \sigma^2}{2} \right] \quad (3.7)$$

é distribuído de acordo com a normal.

O fator $\exp[-\frac{\zeta^2 \sigma^2}{2}]$ garante que a média da exponencial do ruído seja 1 (Ver apêndice A.7).

3.1 Modelo com ruído

Nesta seção vamos estudar os efeitos de um ruído demográfico, dependente da densidade, sobre a formação de padrões em um modelo presa-predador. Vamos considerar o modelo presa-predador com Efeito Allee para as presas, apresentado no capítulo 3, e modelar flutuações estocásticas introduzindo um ruído branco multiplicativo na taxa de crescimento da população de presas.

Propomos a seguinte dinâmica local

$$\begin{cases} N_{t+1} &= \exp[\exp[-\gamma N_t] \xi_{t+1} - 0,5 \exp[-2\gamma N_t]] \frac{r(N_t)^2}{1+b(N_t)^2} \exp[-P_t] \\ P_{t+1} &= N_t P_t, \end{cases} \quad (3.8)$$

onde o ruído

$$\eta_t = \exp[\exp[-\gamma N_t] \xi_t - 0,5 \exp[-2\gamma N_t]] \quad (3.9)$$

é lognormalmente distribuído, isto é, ξ_t é uma variável aleatória distribuída de acordo com a distribuição normal com média 0 e variância 1. O fator $\exp[-0,5 \exp[-2\gamma N_t]]$ garante que η_t tenha média 1 (Ver Apêndice A.7) uma vez que a amplitude do ruído é dada por $\exp[-\gamma N_t]$, onde γ é o fator de decaimento. Observamos que a amplitude decresce com a densidade da população. De fato, as espécies sujeitas ao Efeito Allee devem ser mais suscetíveis a flutuações estocásticas em baixas densidades do que em densidades altas, quando a amplitude do ruído é, então, pequena.

3.1.1 Risco de extinção da dinâmica local

Inicialmente vamos analisar o risco de extinção das populações quando o ruído branco dependente da densidade (3.9) é considerado na dinâmica local. Para isso, fixamos γ e realizamos 1000 simulações, cada uma com uma sequência de ruídos determinada por uma raiz α (estabelecida através do comando `SeedRandom[α]`). Este comando gera a mesma sequência de números pseudo-aleatórios. Desse modo, podemos repetir todos os experimentos e analisar os efeitos da intensidade do ruído (γ) para as mesmas sequências de ruídos. Quantificamos, então, o número de simulações em que a população foi à extinção, η_e , para $t \leq 500$, e assim determinamos o risco de extinção dado por

$$r_e = \frac{\eta_e}{1000}. \quad (3.10)$$

Consideramos diferentes valores dos parâmetros de reação r e b de acordo com as regiões de estabilidade do equilíbrio de coexistência (Ver figura 2.1): região *I* onde o equilíbrio de coexistência é estável; na região *II*, onde o equilíbrio de coexistência é instável com o surgimento de ciclos limite e região *III* em que apenas o equilíbrio de extinção é estável.

Na região *I*, escolhemos dois conjuntos de parâmetros: o primeiro, $r = 8$ e $b = 6$, para os quais a convergência para o equilíbrio é rápida e o segundo, $r = 4,15$ e $b = 2,05$, em que a convergência é mais lenta e oscilatória uma vez que estes parâmetros estão próximos dos valores que produzem ciclos-limite. Na região de ciclos-limite, consideramos $r = 4$ e $b = 1,85$ e finalmente, para parâmetros na região *III*, fixamos $r = 4$ e $b = 1,2$. Os resultados estão ilustrados na Fig. 3.2.

Com exceção de parâmetros na região *III*, em que a probabilidade de extinção é 1 independente do valor de γ , observamos que o risco de extinção decai à medida que γ

aumenta. Isto é, para amplitude alta do ruído (γ suficientemente pequeno, dependendo de r e b) o risco de extinção é 1. À medida que a amplitude do ruído se torna menor (maiores valores de γ), o risco de extinção diminui até tornar-se nulo. Variando os parâmetros da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência, para a região de ciclos, observamos uma translação à direita da curva do risco de extinção. Isto é, quanto mais próximos os parâmetros estiverem da região *III*, menor deve ser a amplitude do ruído para que haja diminuição do risco de extinção. Portanto, podemos dizer que populações de presas e predadores que se encontram em regime oscilatório, apresentam maior risco de extinção decorrente de flutuações demográficas (para uma mesma amplitude do ruído) do que aquelas que se encontram em regime de equilíbrio estável.

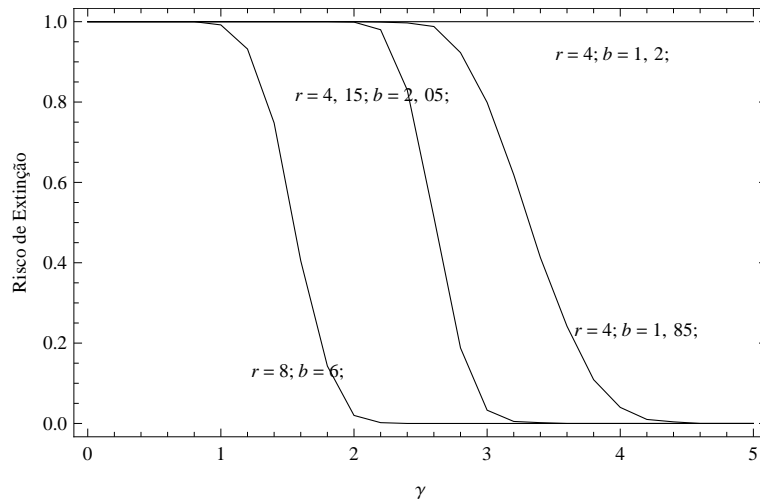


Figura 3.2: Probabilidade de extinção para diferentes valores dos parâmetros de reação, indicados na figura.

3.1.2 Modelo presa-predador espacialmente estruturado com ruído

Vamos considerar uma população de presas e predadores que interagem de acordo com a dinâmica com ruído (3.8) e estão espacialmente distribuídas de modo que o modelo de RMA que estudaremos é dado pelas equações de movimentação

$$\begin{cases} N'_{x,y,t} &= (1 - \mu_N)N_{x,y,t} + \sum_{(\hat{x},\hat{y}) \in V_{x,y}} \frac{\mu_N}{4} N_{\hat{x},\hat{y},t} \\ P'_{x,y,t} &= (1 - \mu_P)P_{x,y,t} + \sum_{(\hat{x},\hat{y}) \in V_{x,y}} \frac{\mu_P}{4} P_{\hat{x},\hat{y},t} \end{cases}, \quad (3.11)$$

com as equações da etapa de reação dadas por

$$\begin{cases} N_{x,y,t+1} &= \exp[\exp[-\gamma N_{x,y,t}] \xi_{x,y,t+1} - \exp[-2\gamma N_{x,y,t}] \frac{r N_{x,y,t}^2}{1 + b N_{x,y,t}^2}] \exp[-P_{x,y,t}] \\ P_{x,y,t+1} &= N_{x,y,t} P_{x,y,t} \end{cases}. \quad (3.12)$$

3.1.3 Simulações

Nesta seção vamos desenvolver simulações do modelo (3.11)-(3.12) para estudar os efeitos do ruído demográfico (3.9) sobre a formação de padrões no modelo presa-predador com Efeito Allee para as presas.

As simulações foram feitas com o software Mathematica. Conforme feito no modelo sem ruído, consideramos a vizinhança de Neumann e fronteiras reflexivas. Os parâmetros de reação foram escolhidos nas regiões *I*, *II* e *III* (figura 2.1) e os coeficientes de dispersão, dentro e fora da região Turing.

Para cada conjunto de valores r , b , μ_N e μ_P , simulamos o modelo (3.11)-(3.12) para três valores de γ correspondentes a um risco de extinção baixo ($r_e = 0,01$), médio ($r_e = 0,3$) e alto ($r_e = 0,95$), estimados a partir da Figura (3.1).

A distribuição inicial de presas e predadores consiste de uma perturbação aleatória em torno do valor do equilíbrio, em cada sítio do domínio, de 10% do seu valor. Isto é,

$$N_{x,y,0} = (1 + 0,1\varepsilon_{x,y})N^*,$$

$$P_{x,y,0} = (1 + 0,1\delta_{x,y})P^*,$$

onde $\varepsilon_{x,y}$ e $\delta_{x,y}$ são números pseudo-aleatórios gerados pelo Mathematica. Uma raiz é usada para cada um deles de modo que as simulações possam ser repetidas.

Uma vez escolhidos os valores r , b , μ_N , μ_P e γ , implementamos o modelo (3.11)-(3.12) para dez sequências diferentes de ruído. Em cada uma delas efetuamos $t = 1000$ iterações, sendo que, em cada iteração t o programa gerou um número aleatório normal $\xi_{x,y,t}$ para cada sítio (x, y) do domínio. Todas estas sequências foram geradas usando-se o comando *SeedRandom* de modo a serem repetidas para os outros valores de γ . Desse modo, podemos observar os efeitos da amplitude de uma mesma sequência de ruído. Da mesma forma, foram usadas as mesmas sequências de ruído para os outros conjuntos de parâmetros r , b , μ_N , μ_P e γ .

Para cada conjunto de parâmetros r , b , μ_N , μ_P e γ , calculamos a média da população total em cada tempo, das dez simulações diferentes realizadas.

Apresentaremos os resultados em dois tipos de gráficos:

- (a) Densidade no reticulado onde as diferentes cores correspondem a densidades populacionais distintas (conforme escala);
- (b) Séries temporais da densidade populacional total que serão apresentadas em diferentes cores:

- Cores cinza, preta e vermelha. As curvas cinzas (ao todo dez) representam séries temporais da população total resultantes de diferentes sequências de perturbações. A cor preta representa a média dos valores das curvas cinzas e a cor vermelha, a dinâmica sem ruído, isto é, determinística.
- Cores rosa, verde e azul representam médias de dez realizações porém cada cor repre-

sentando um valor diferente de γ .

Inicialmente analisamos a região I escolhendo $r = 8$ e $b = 6$. Para os coeficientes de dispersão $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ (bifurcação mais um), a distribuição espacial de presas correspondente à dinâmica determinística apresenta um padrão heterogêneo estável.

Por outro lado, não há formação de padrões com este conjunto de parâmetros, independente do valor de γ (ver fig. 3.3). A distribuição espacial de predadores resultante da dinâmica estocástica com $\gamma = 3$ apresenta um padrão muito similar àquele mostrado pela dinâmica determinística (comparar 1ª e 2ª colunas figura 3.4).

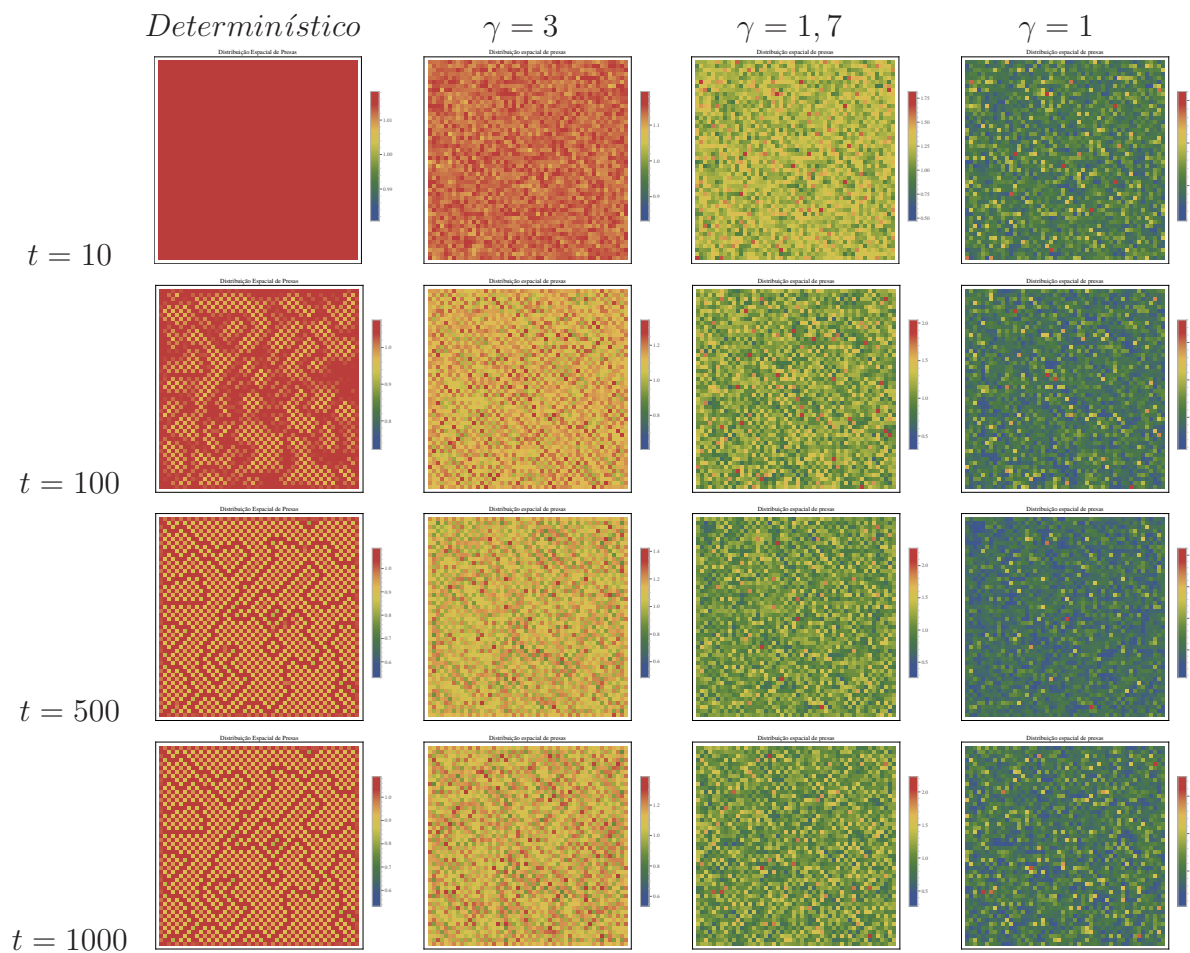


Figura 3.3: Distribuição espacial de presas para $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ e diferentes valores de γ

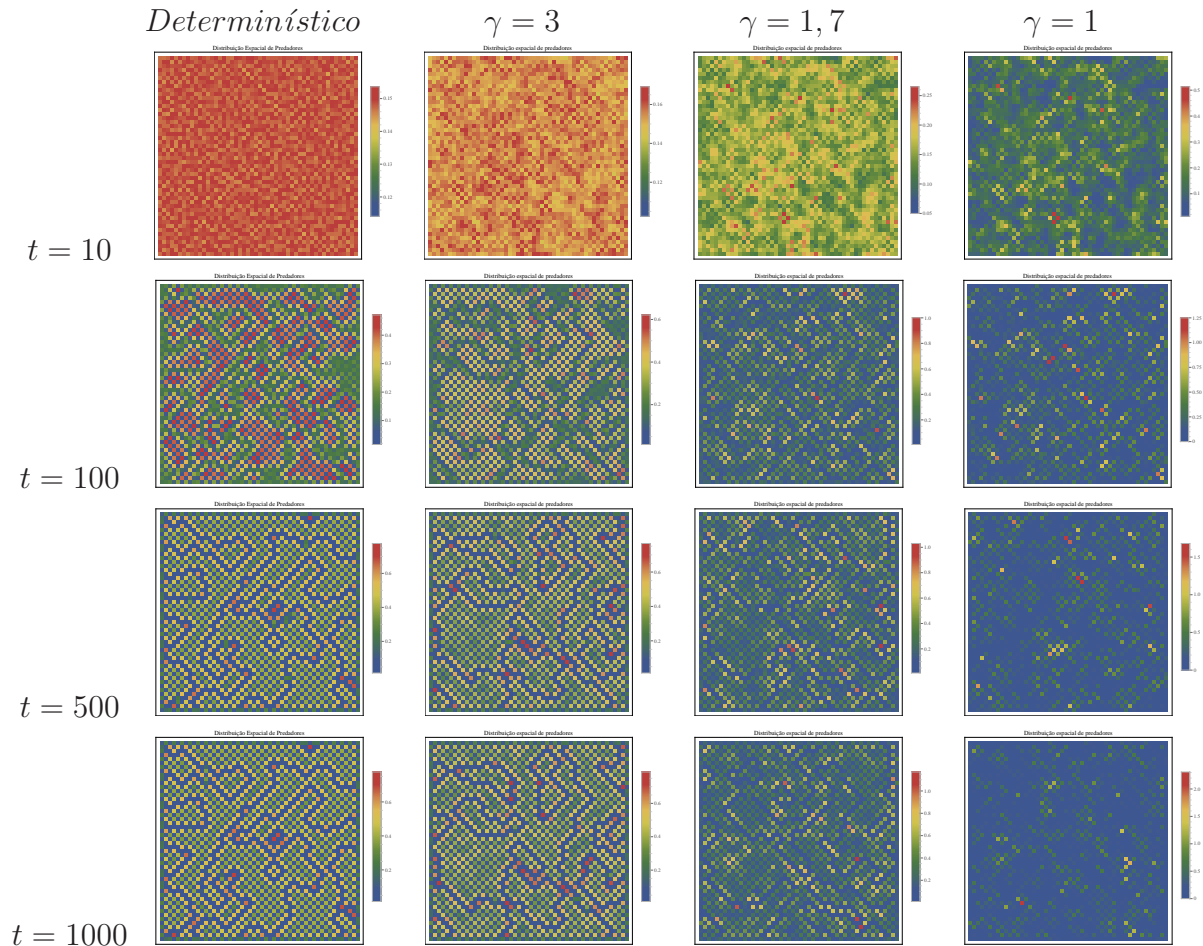


Figura 3.4: Distribuição espacial de predadores para $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ e diferentes valores de γ

Quanto à população total, notamos que para $\gamma = 1,7$ e $\gamma = 1$ a densidade de presas referente ao modelo estocástico é maior em comparação à dinâmica determinística. O contrário ocorre com a população total de predadores uma vez que apresenta valores menores do que aqueles obtidos com a dinâmica sem ruído (ver figura 3.5, 2ª e 3ª colunas (painéis inferiores)). Quanto menor o valor de γ , isto é, quanto maior é a amplitude do ruído, maior é o impacto sobre as populações totais. Em $\gamma = 1$, por exemplo, a população total de predadores atinge valores bem menores do que aqueles apresentados no modelo determinístico enquanto para $\gamma = 3$, na mesma população, a série temporal correspondente à dinâmica com ruído está muito próxima da dinâmica determinística.

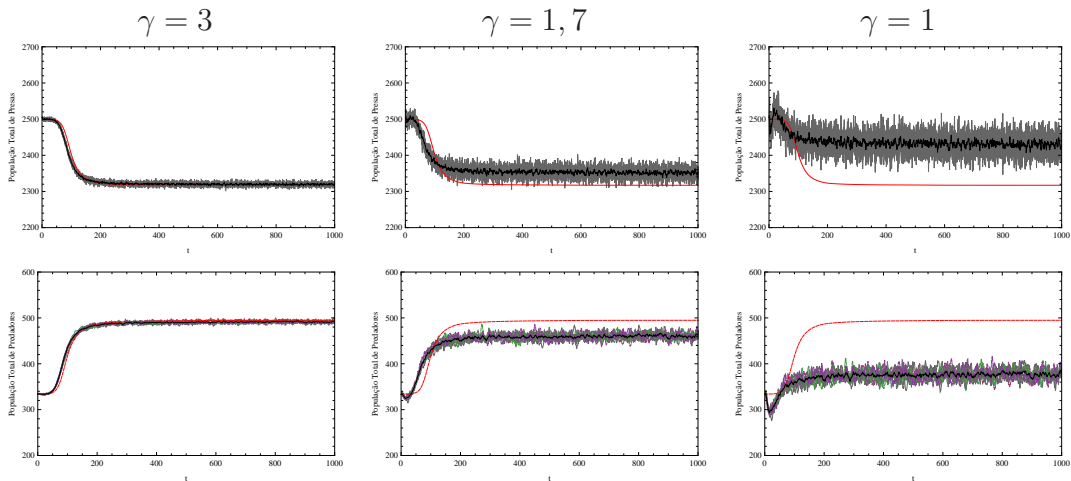


Figura 3.5: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

Através da figura 3.6 é possível perceber que quanto maior o valor de γ maior a proximidade entre a dinâmica determinística e estocástica.

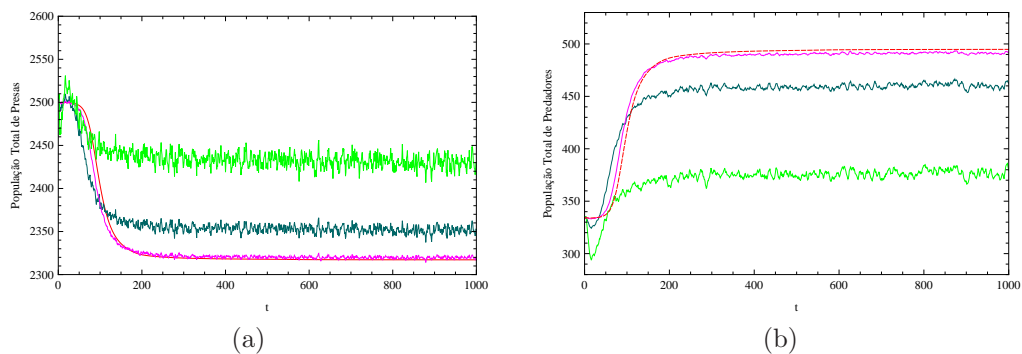


Figura 3.6: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,87$, $\mu_P = 0,01$ e três valores de γ : $\gamma = 3$ (cor rosa), $\gamma = 1,7$ (cor azul) e $\gamma = 1$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

Consideramos, agora, a região de bifurcação menos um ainda em $r = 8$ e $b = 6$. A distribuição espacial das presas para $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ comportamento semelhante aquele apresentado em $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$. Isto é, o ruído, mesmo de pequena amplitude, evita a formação de padrões estáveis, como pode ser observado na figura 3.7. Para a distribuição espacial de predadores observa-se em $\gamma = 3$ o surgimento de um padrão semelhante ao determinístico.

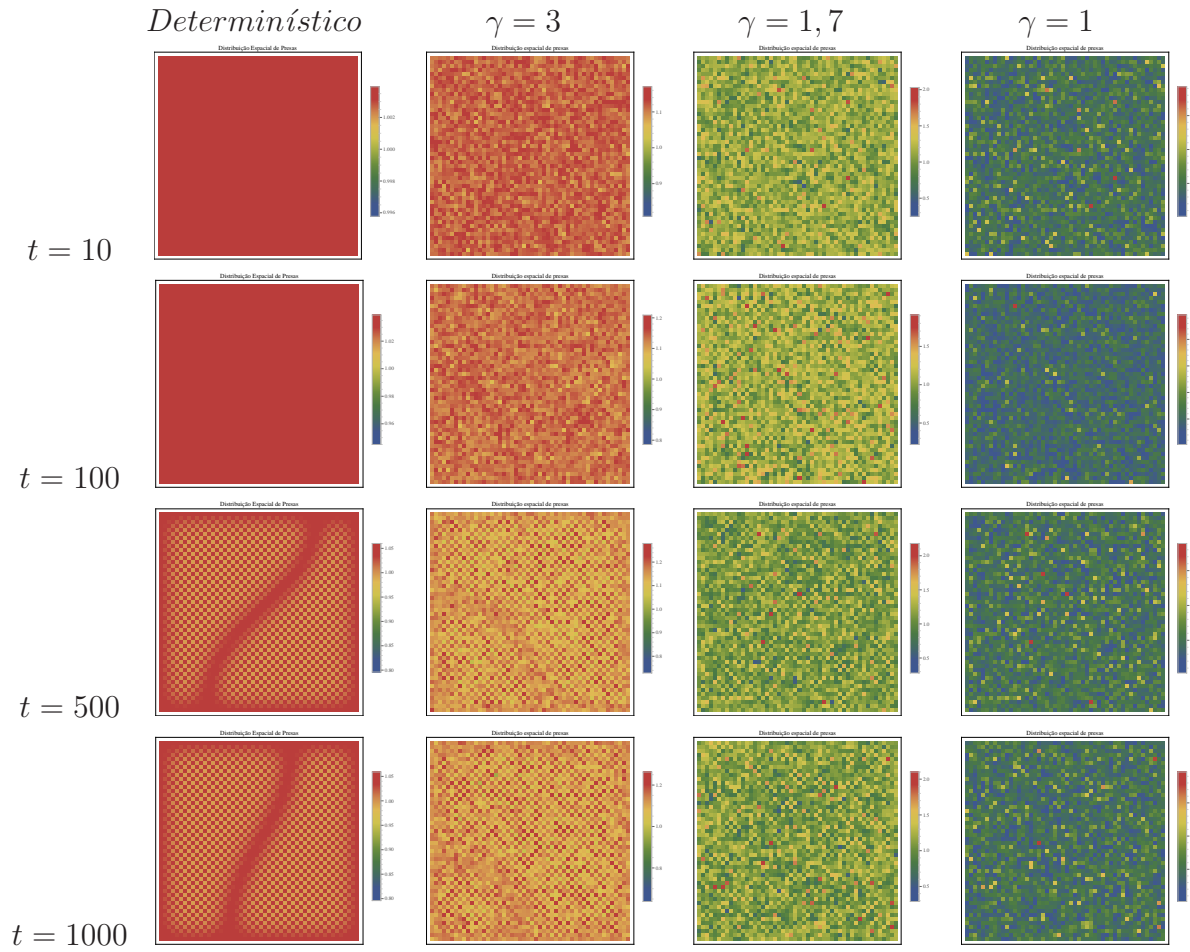


Figura 3.7: Distribuição espacial de presas para $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ e diferentes valores de γ

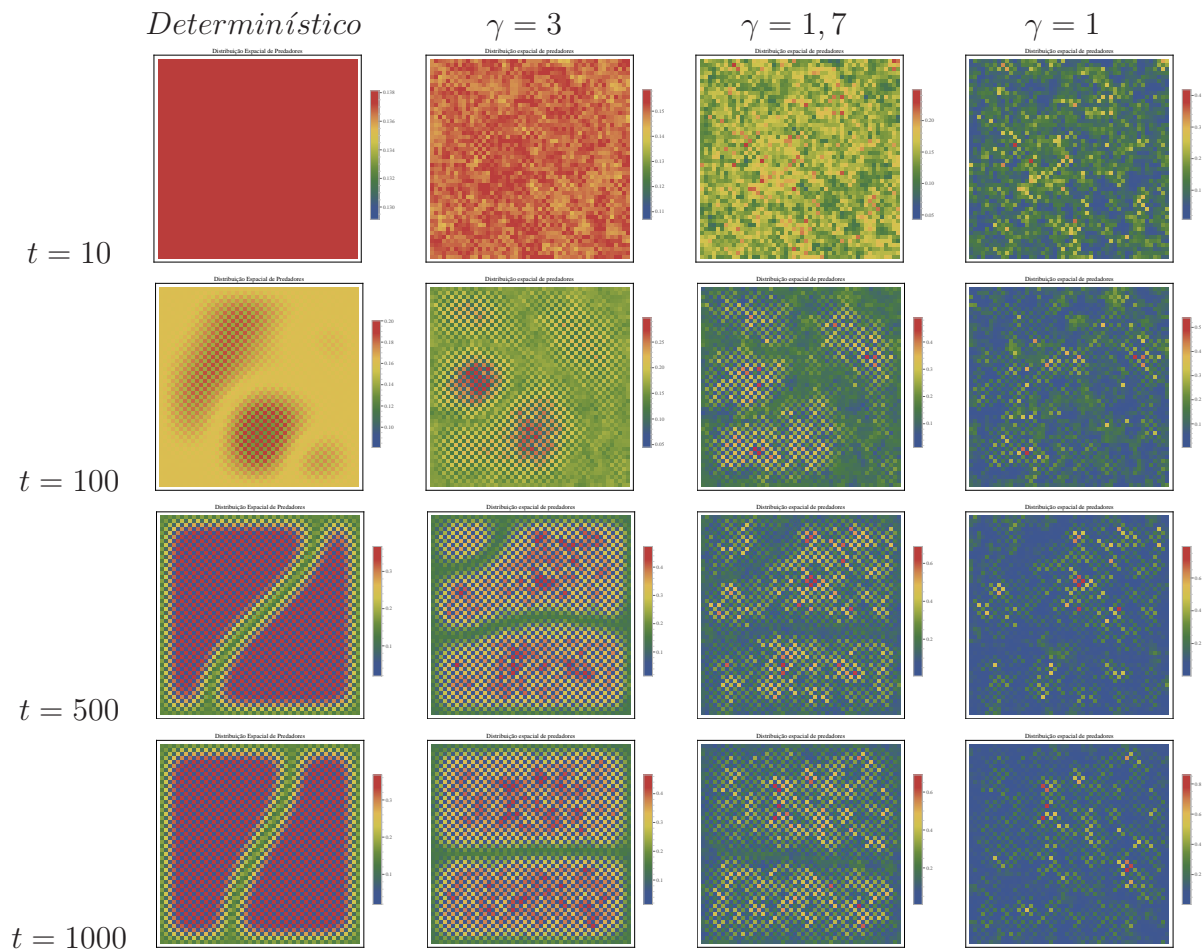


Figura 3.8: Distribuição espacial de predadores para $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ e diferentes valores de γ

As populações totais se comportam de forma similar à região de bifurcação mais 1, ou seja, a densidade total de presas apresenta valores acima daqueles obtidos para o modelo determinístico enquanto a população de predadores mostra valores abaixo do determinístico. (Ver figura 3.9).

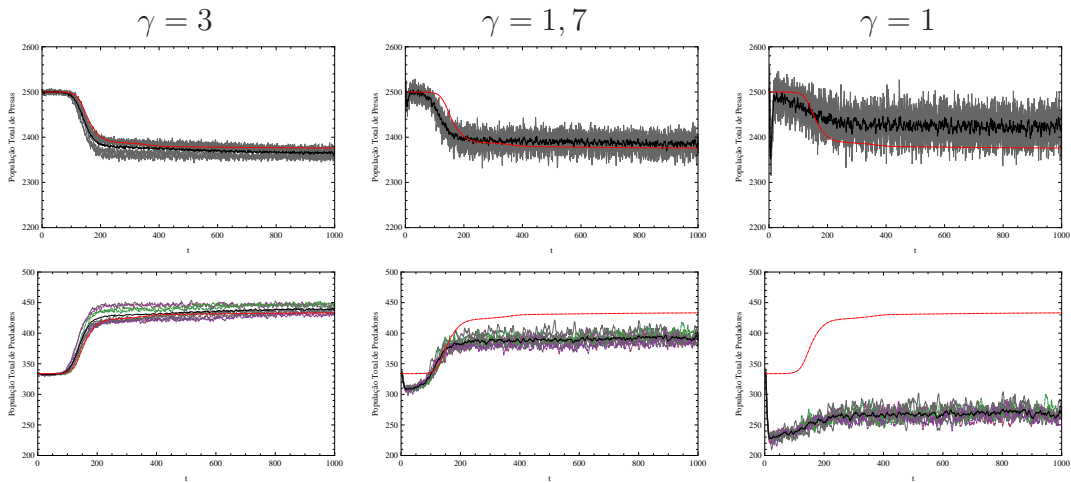


Figura 3.9: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

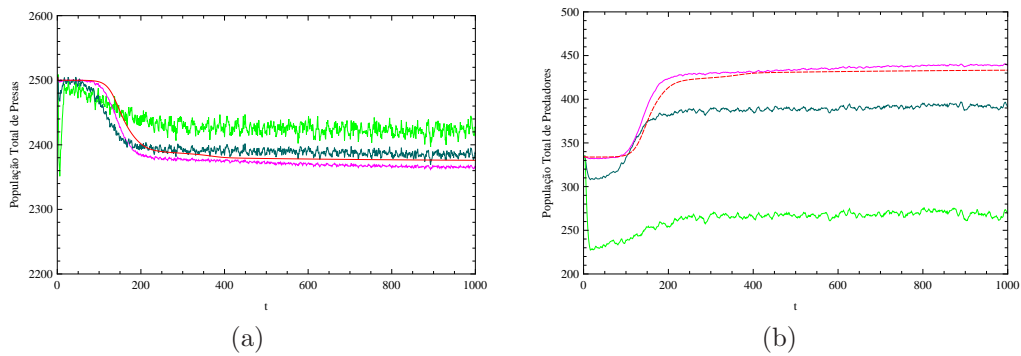


Figura 3.10: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,18$, $\mu_P = 0,99$ e três valores de γ : $\gamma = 3$ (cor rosa), $\gamma = 1,7$ (cor azul) e $\gamma = 1$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

Para os coeficientes de movimentação fora da região de Turing (de formação de padrões), $\mu_N = 0,3$ e $\mu_P = 0,5$, ainda em $r = 8$ e $b = 6$, observamos padrões espaço temporais (aparentemente) caóticos como ilustrado nas figuras 3.11 e 3.12. As distribuições espaciais obtidas com o modelo determinístico apresentaram-se de forma homogênea e, por este motivo, não foram apresentadas.

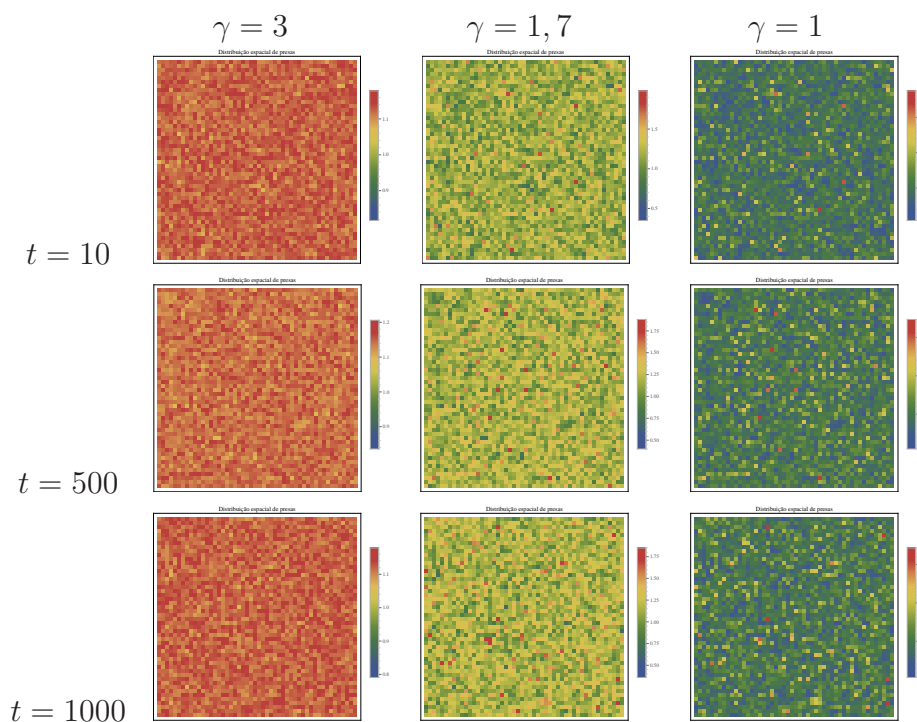


Figura 3.11: Distribuição espacial de presas para $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,3$ e $\mu_P = 0,5$ e diferentes valores de γ

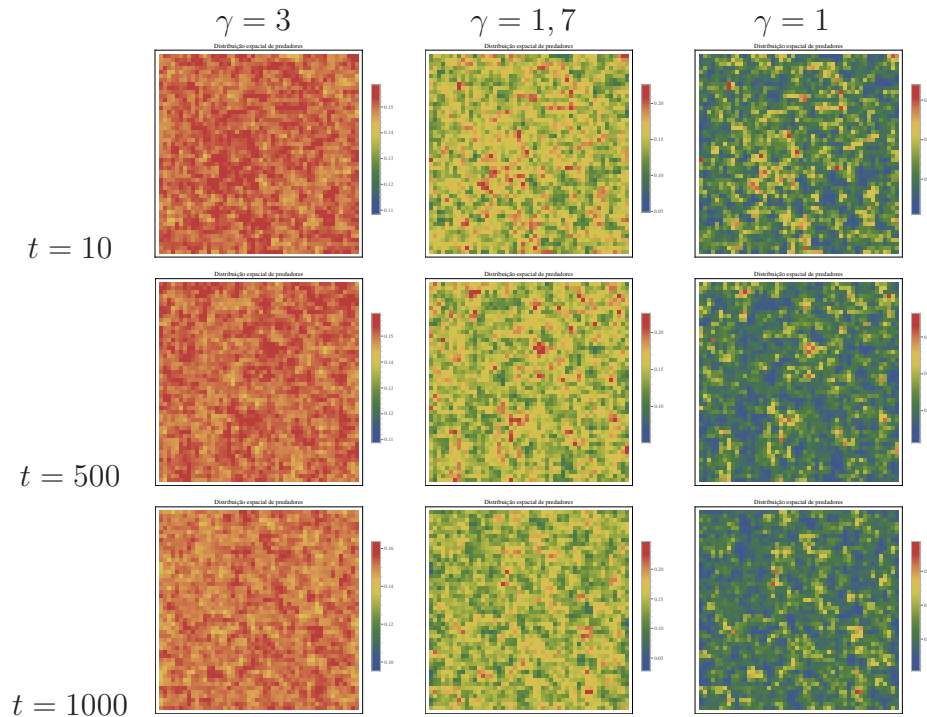


Figura 3.12: Distribuição espacial de predadores para $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,3$ e $\mu_P = 0,5$ e diferentes valores de γ

As curvas referentes à dinâmica determinística e estocástica da população total de presas apresentam valores muito próximos (Ver fig. 3.14a). Porém a população total de predadores mostrou uma diferença significativa, para valores baixos de γ , entre a dinâmica com ausência de ruído e as respectivas curvas estocásticas (Fig. 3.13 e 3.14b).

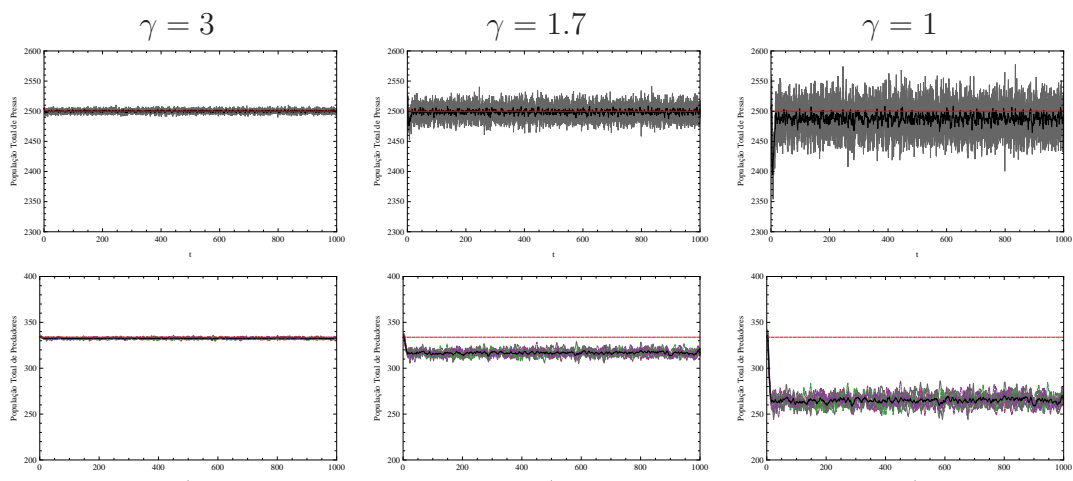


Figura 3.13: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,3$ e $\mu_P = 0,5$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes seqüências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

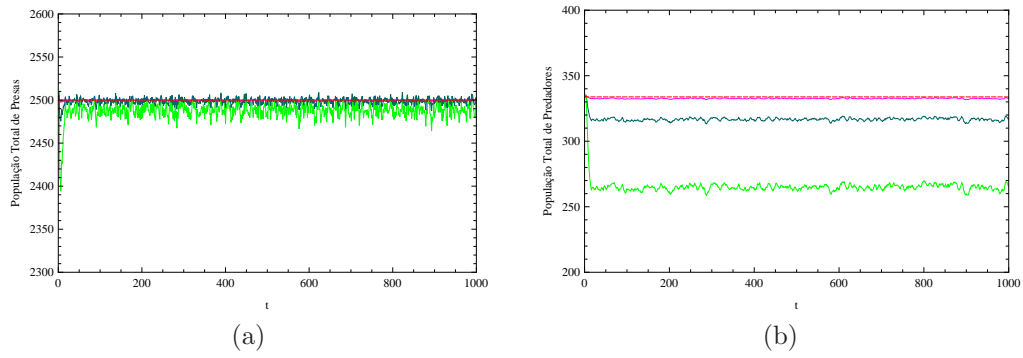


Figura 3.14: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 8$, $b = 6$, $\mu_N = 0,3$, $\mu_P = 0,5$ e três valores de γ : $\gamma = 3$ (cor rosa), $\gamma = 1,7$ (cor azul) e $\gamma = 1$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

Na região I próximo à região II , $r = 4,15$ e $b = 2,05$, utilizamos a amplitude do ruído $\gamma = 5$ (correspondente a um risco de extinção local $r_e \cong 0,01$), $\gamma = 2,4$ (correspondente a $r_e \cong 0,3$) e $\gamma = 1$ (correspondente a $r_e \cong 0,95$). Para os parâmetros de movimentação na região de bifurcação mais um, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$, observamos uma mudança no padrão espacial à medida que γ diminui (Figs. 3.15 e 3.16).

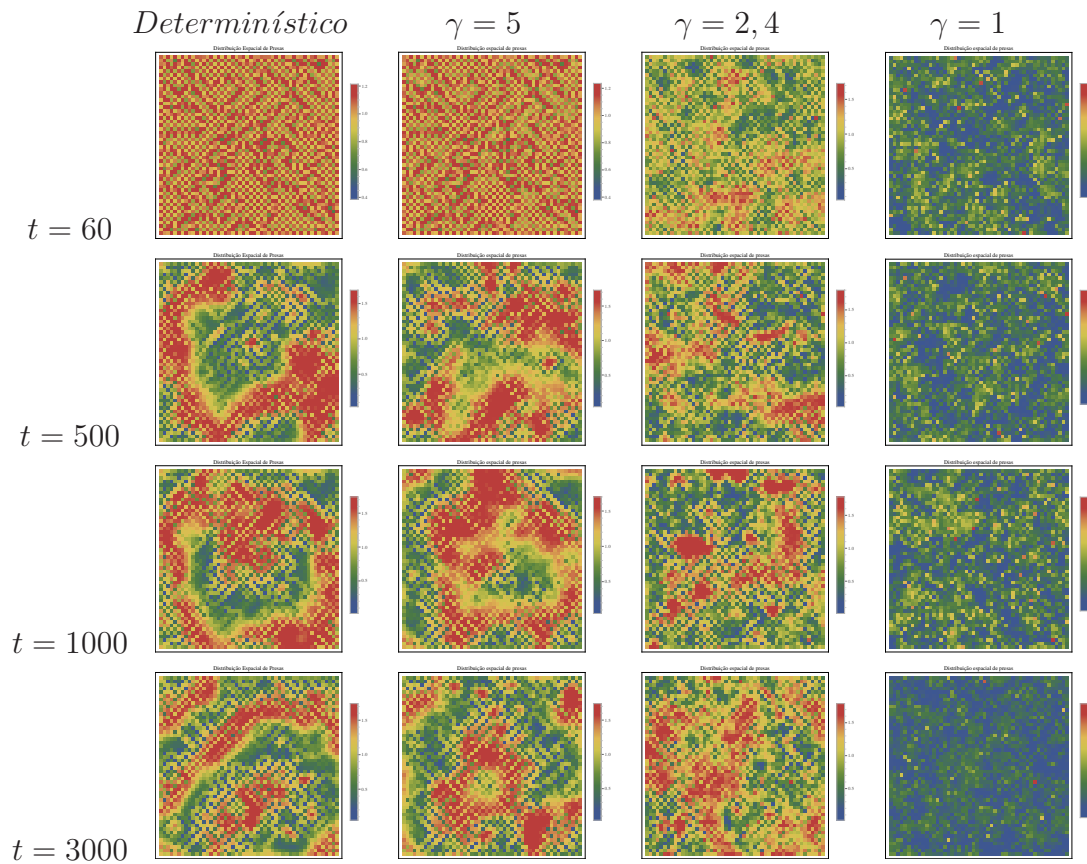


Figura 3.15: Distribuição espacial de presas para $r = 4,15$, $b = 2,05$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ e diferentes valores de γ

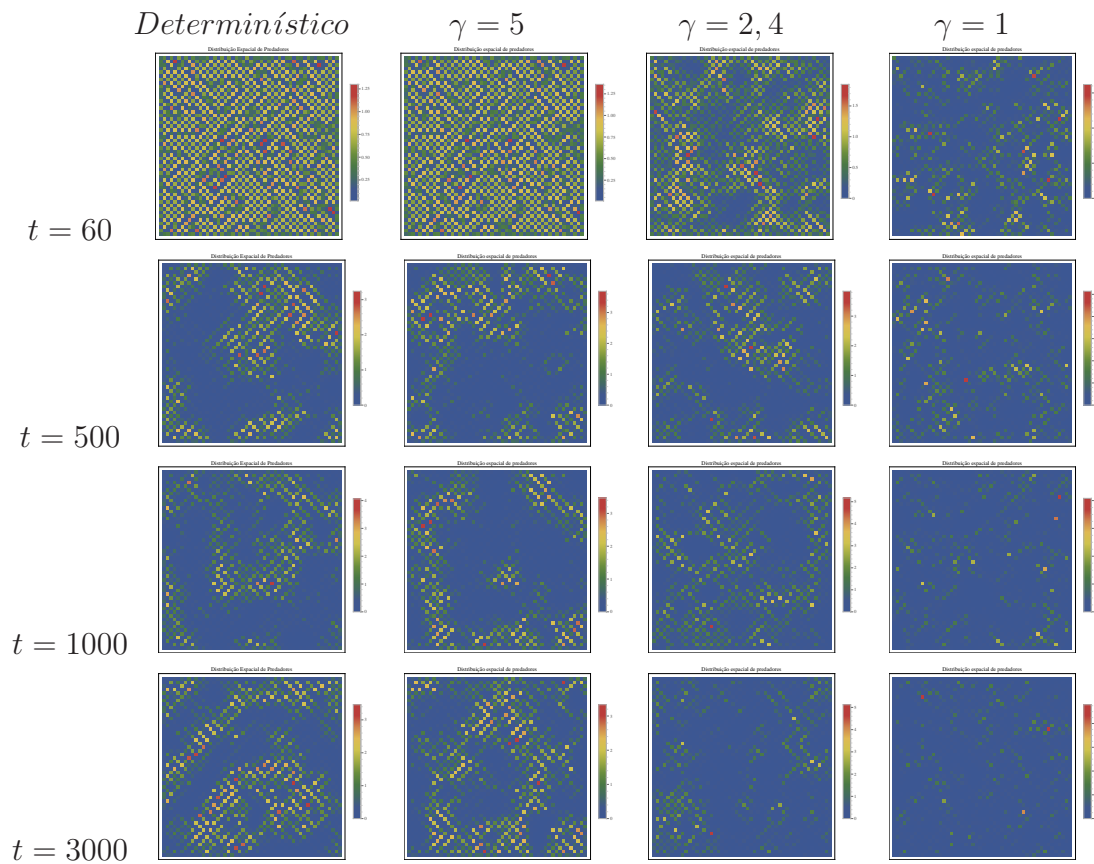


Figura 3.16: Distribuição espacial de predadores para $r = 4,15$, $b = 2,05$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ e diferentes valores de γ

As populações totais oscilam com amplitudes maiores do que as do correspondente determinístico, como mostra a figura (3.17). Observamos que ruído de intensidade $\gamma = 2,4$ provoca maiores amplitudes de oscilações nas densidades totais de ambas populações. Em $\gamma = 5$ e $\gamma = 2,4$ mesmo as curvas cinzas mostrando maiores oscilações em relação à dinâmica determinística, a média apresenta picos menores do que este (Figura 3.18).

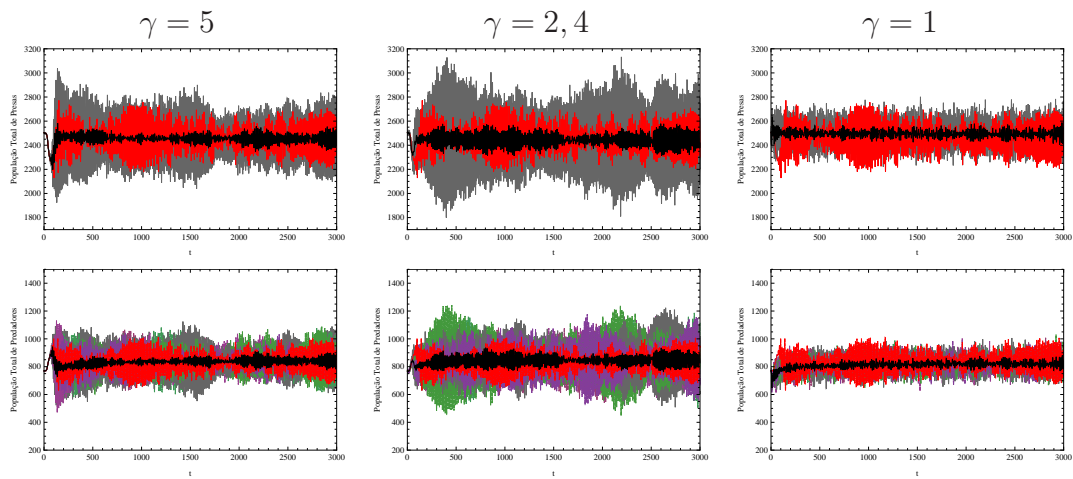


Figura 3.17: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 4,15$, $b = 2,05$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

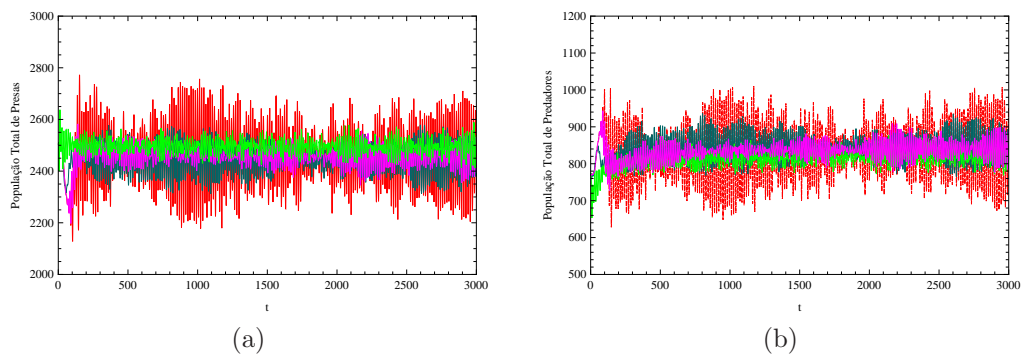


Figura 3.18: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 4,15$, $b = 2,05$, $\mu_N = 0,87$, $\mu_P = 0,01$ e três valores de γ : $\gamma = 5$ (cor rosa), $\gamma = 2,4$ (cor azul) e $\gamma = 1$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

Na região de bifurcação menos um ($\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$), para os mesmos parâmetros de reação $r = 4,15$ e $b = 2,05$, percebemos uma similaridade com os padrões obtidos do modelo determinístico (figuras 3.19 e 3.20) para valores altos de γ .

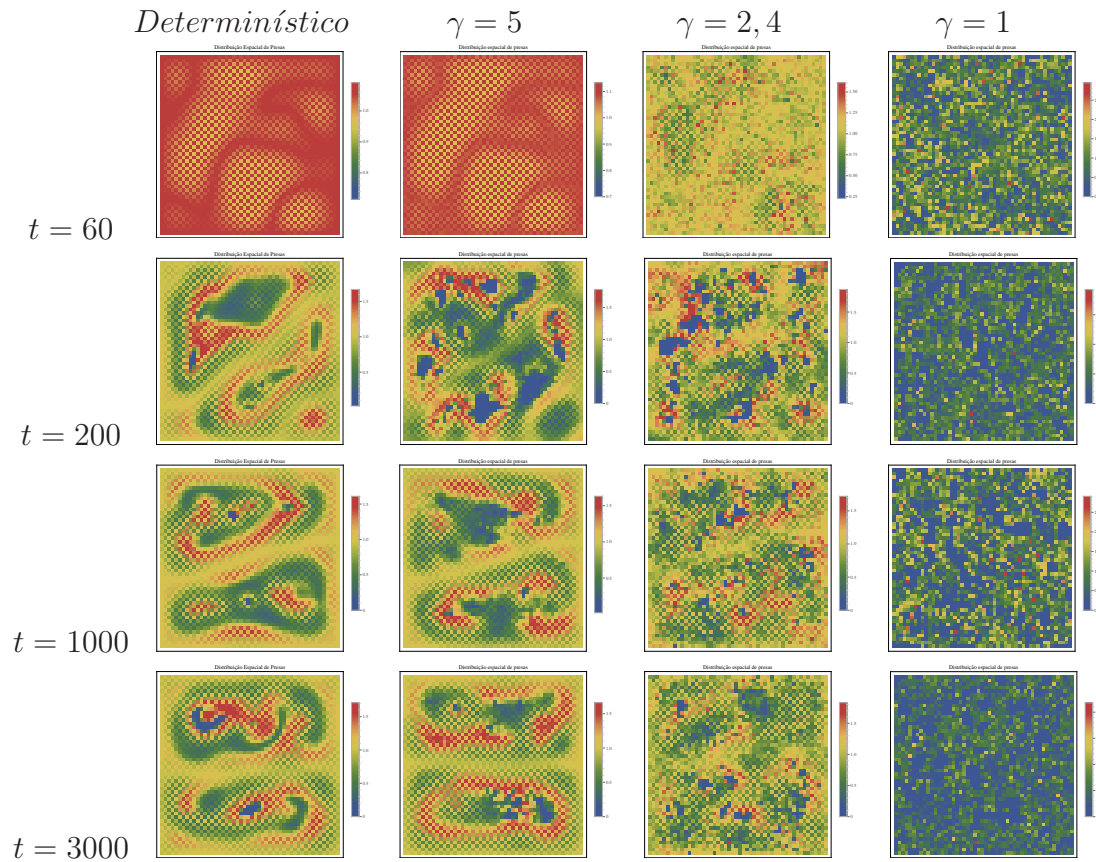


Figura 3.19: Distribuição espacial de presas para $r = 4,15$, $b = 2,05$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ e diferentes valores de γ

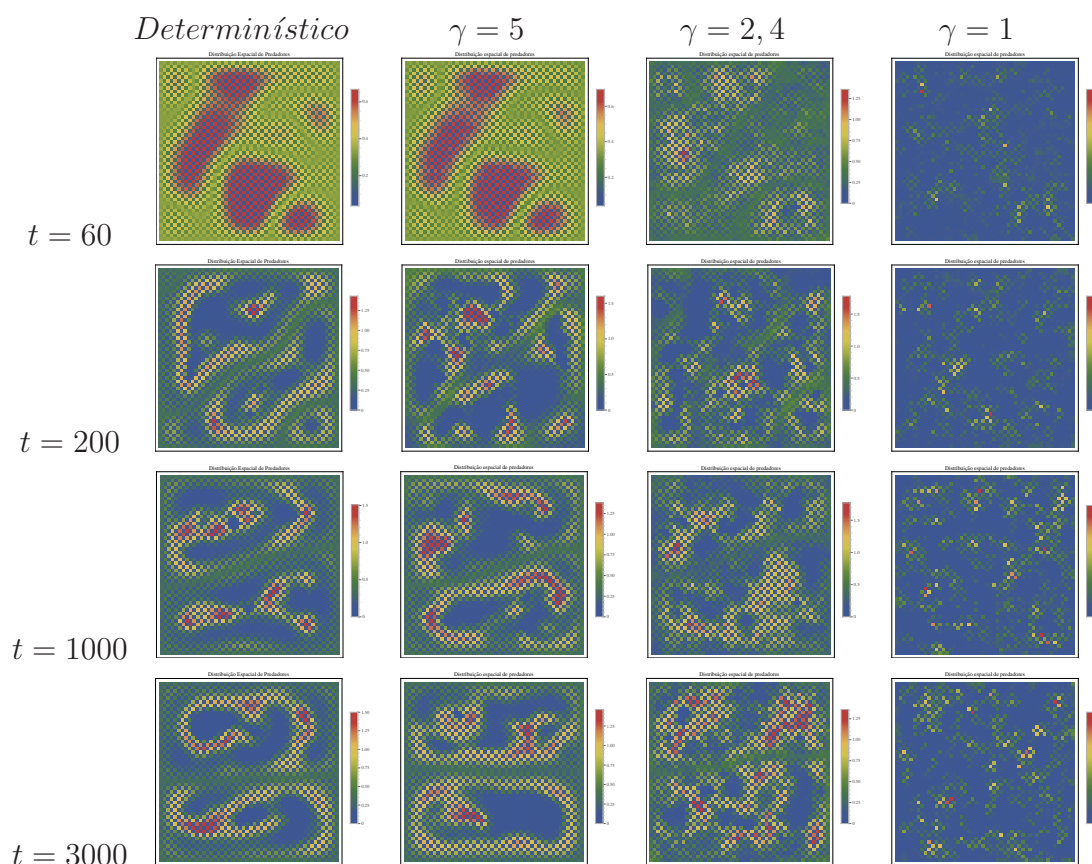


Figura 3.20: Distribuição espacial de predadores para $r = 4,15$, $b = 2,05$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ e diferentes valores de γ

As populações totais de presas e predadores oscilam ao redor dos valores obtidos com o modelo determinístico para $\gamma = 5$ e $\gamma = 2,4$. Para $\gamma = 1$, isto é, para grande amplitude do ruído, ambas populações totais assumem valores mais baixos do que aqueles obtidos sem ruído (Ver fig. 3.21).

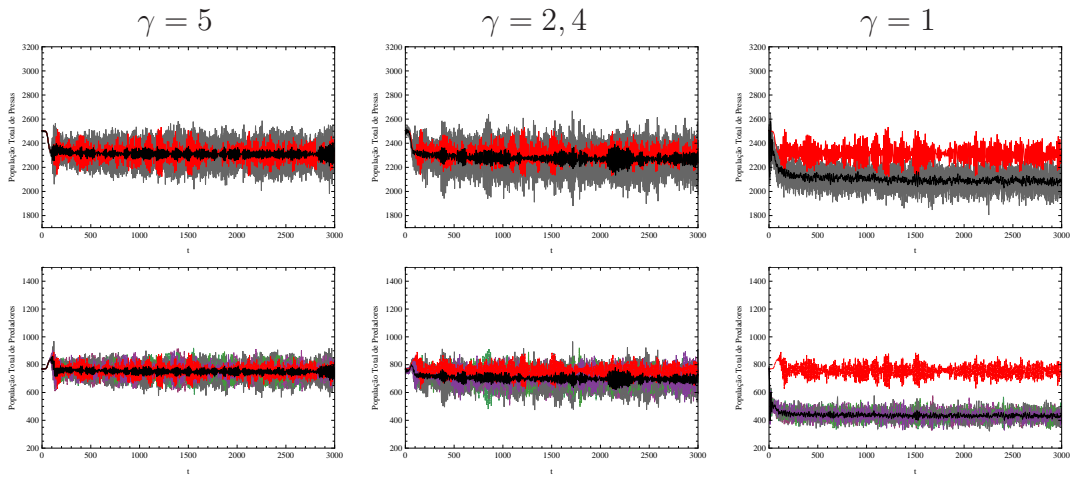


Figura 3.21: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 4,15$, $b = 2,05$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

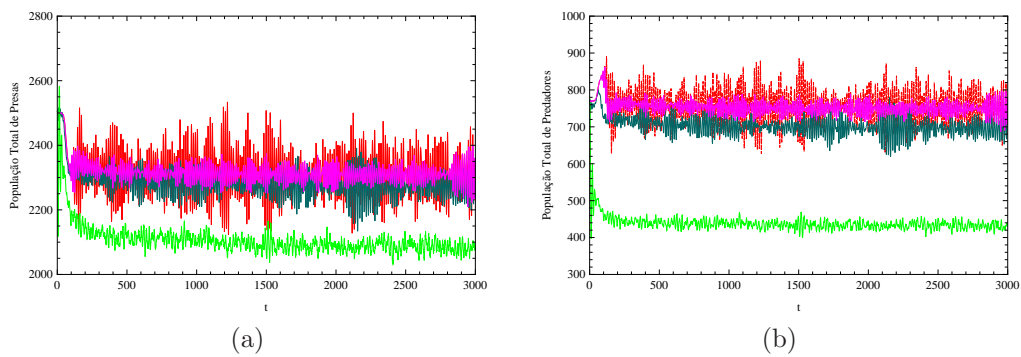


Figura 3.22: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 4,15$, $b = 2,05$, $\mu_N = 0,18$, $\mu_P = 0,99$ e três valores de γ : $\gamma = 5$ (cor rosa), $\gamma = 2,4$ (cor azul) e $\gamma = 1$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

Fora da região de Turing, com coeficientes de dispersão $\mu_H = 0,2$ e $\mu_P = 0,5$, não há formação de padrões estáveis. Observamos um comportamento caótico para valores menores de γ , ou seja, ruídos de maior intensidade. Em $\gamma = 5$ ocorre o mesmo que no caso determinístico em que a distribuição espacial se dá de forma homogênea.

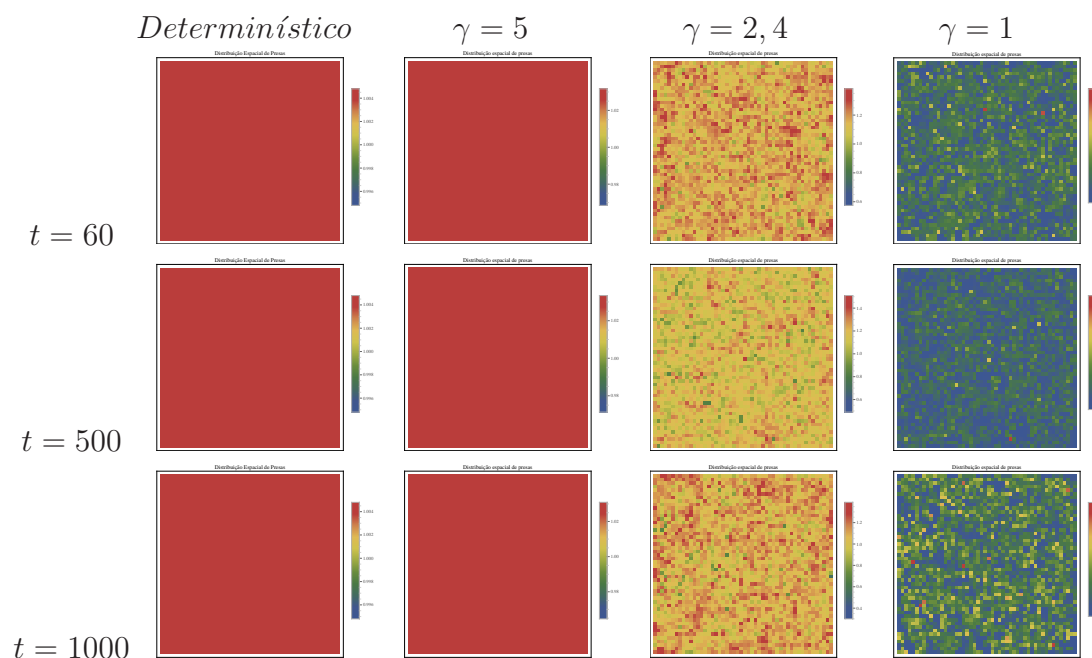


Figura 3.23: Distribuição espacial de presas para $r = 4,15$, $b = 2,05$, $\mu_N = 0,2$ e $\mu_P = 0,5$ e diferentes valores de γ

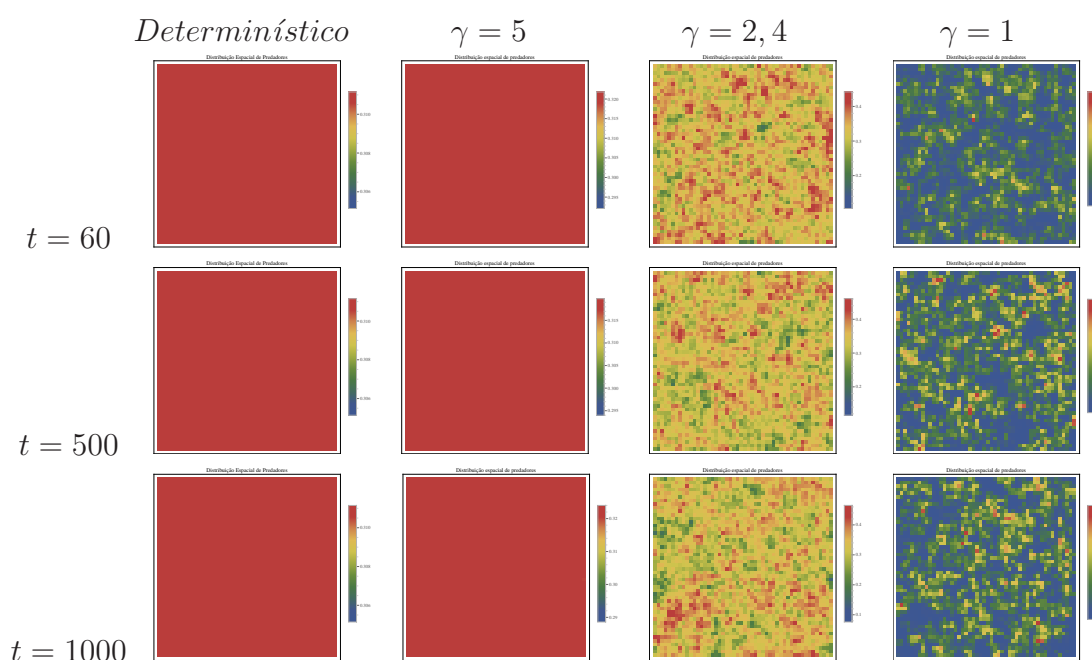


Figura 3.24: Distribuição espacial de predadores para $r = 4,15$, $b = 2,05$, $\mu_N = 0,2$ e $\mu_P = 0,5$ e diferentes valores de γ

A densidade total de ambas populações assume valores abaixo dos valores determinísticos para $\gamma = 1$. Em $\gamma = 2, 4$ os valores da dinâmica estocástica aproximam-se daqueles encontrados na dinâmica determinística. Já para $\gamma = 5$ as populações totais resultantes dos modelos determinístico e estocástico são muito próximas (Figuras 3.25 e 3.26).

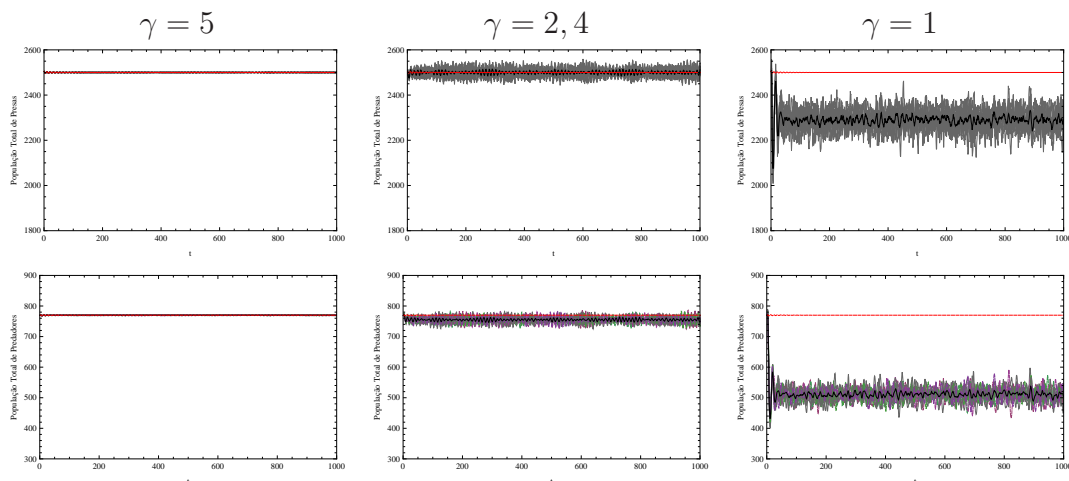


Figura 3.25: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 4, 15$, $b = 2, 05$, $\mu_N = 0, 2$ e $\mu_P = 0, 5$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

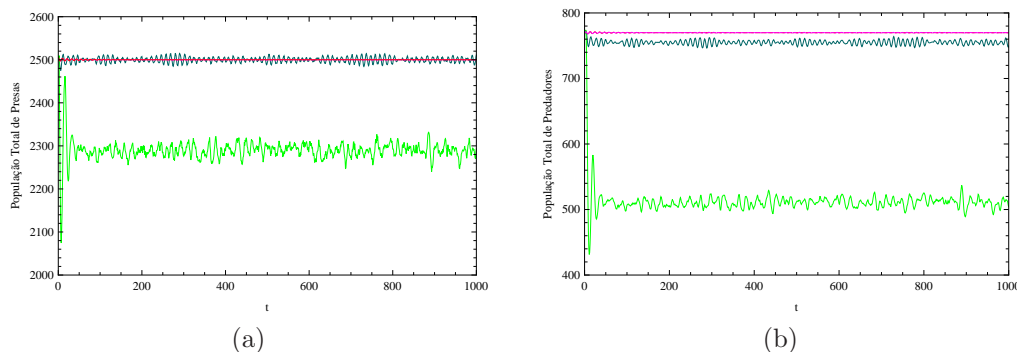


Figura 3.26: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 4, 15$, $b = 2, 05$, $\mu_N = 0, 2$, $\mu_P = 0, 5$ e três valores de γ : $\gamma = 5$ (cor rosa), $\gamma = 2, 4$ (cor azul) e $\gamma = 1$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

Na região II, $r = 4$ e $b = 1, 85$, a distribuição espacial tanto de presas quanto de predadores independente do valor de γ não formou padrões estáveis, mas é interessante observar que as distribuições espaciais são todas muito similares (há presença de manchas irregulares) mesmo com a inclusão do ruído (Figuras 3.27 e 3.28).

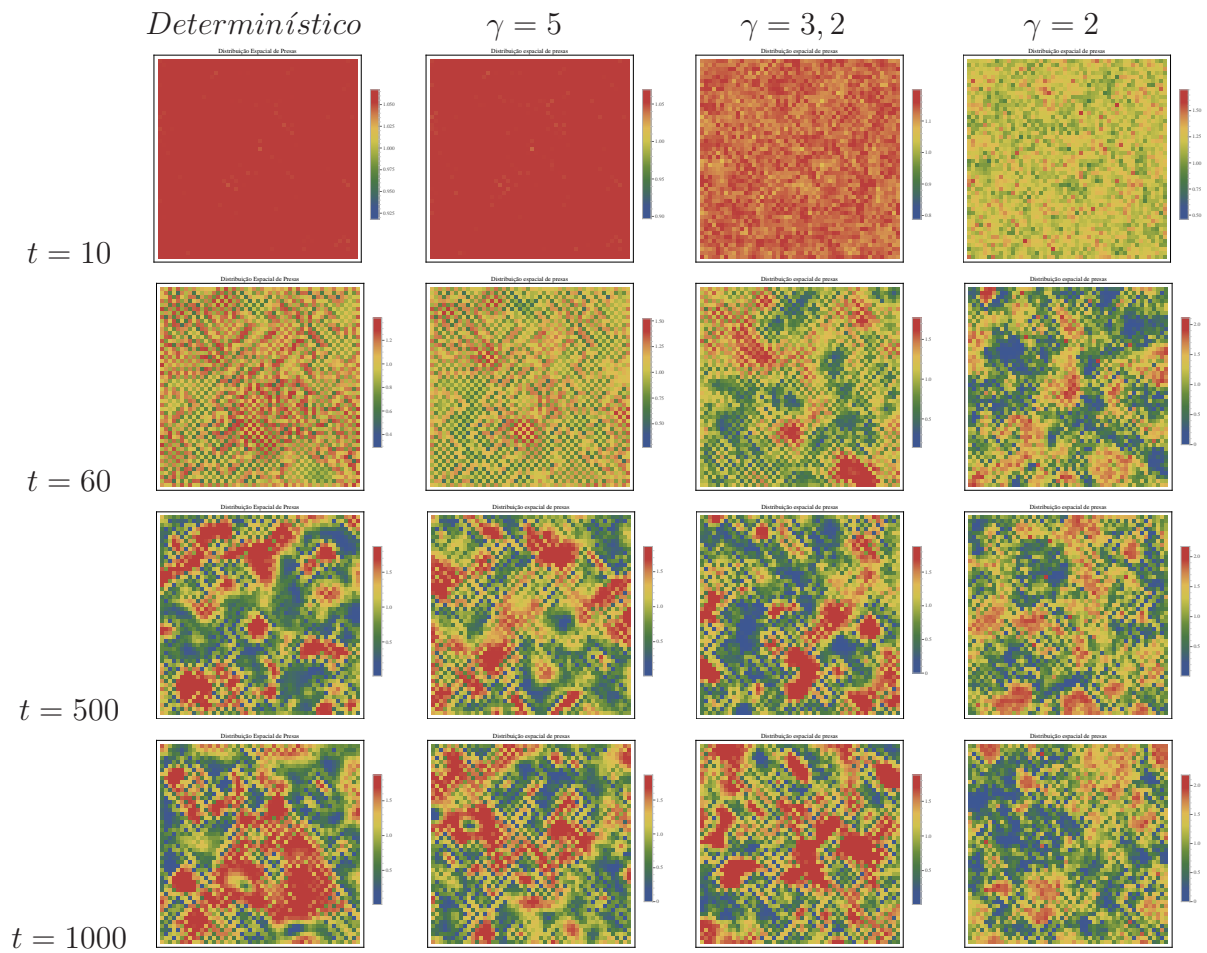


Figura 3.27: Distribuição espacial de presas para $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ e diferentes valores de γ

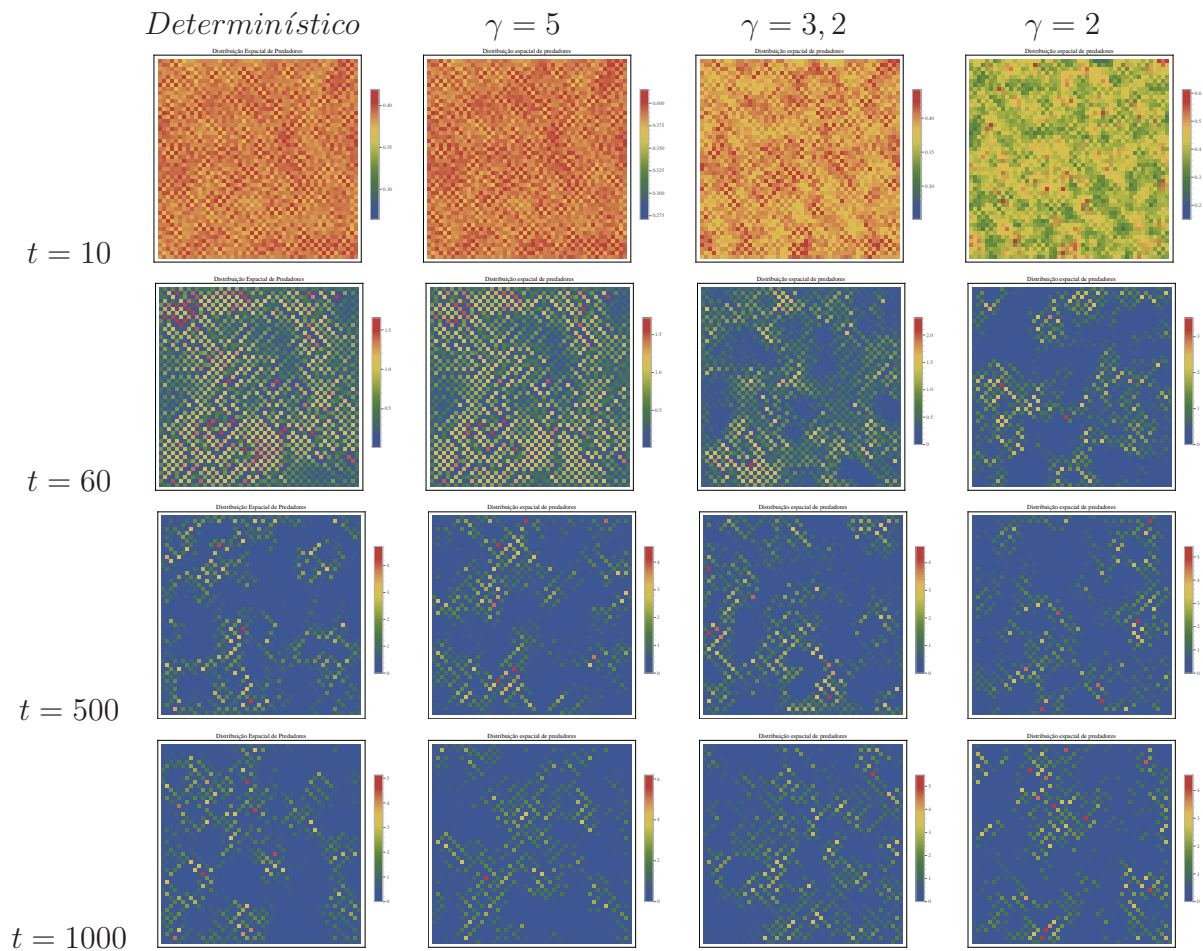


Figura 3.28: Distribuição espacial de predadores para $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ e diferentes valores de γ

A densidade total determinística de ambas populações diferencia-se da dinâmica estocástica pela amplitude das oscilações. Esse comportamento acontece nas duas regiões de Turing, bifurcação mais um e menos um (Ver figuras 3.29 - 3.30).

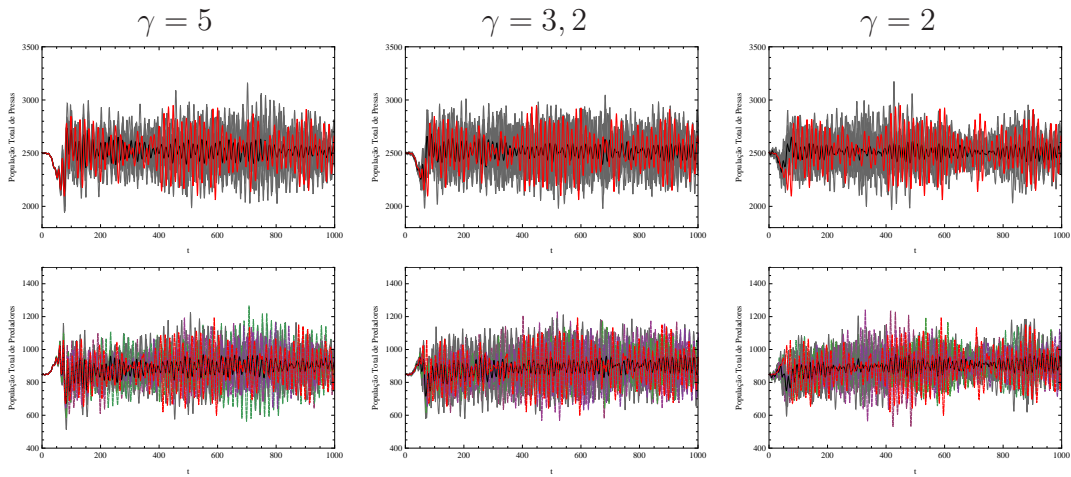


Figura 3.29: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

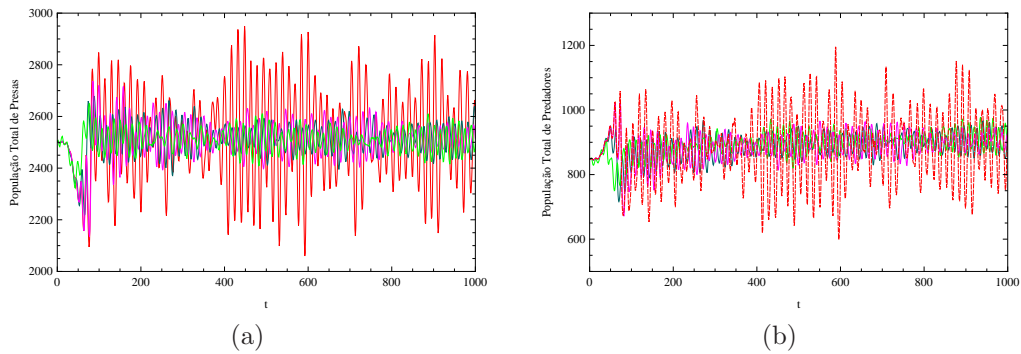


Figura 3.30: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,87$, $\mu_P = 0,01$ e três valores de γ : $\gamma = 5$ (cor rosa), $\gamma = 3,2$ (cor azul) e $\gamma = 2$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

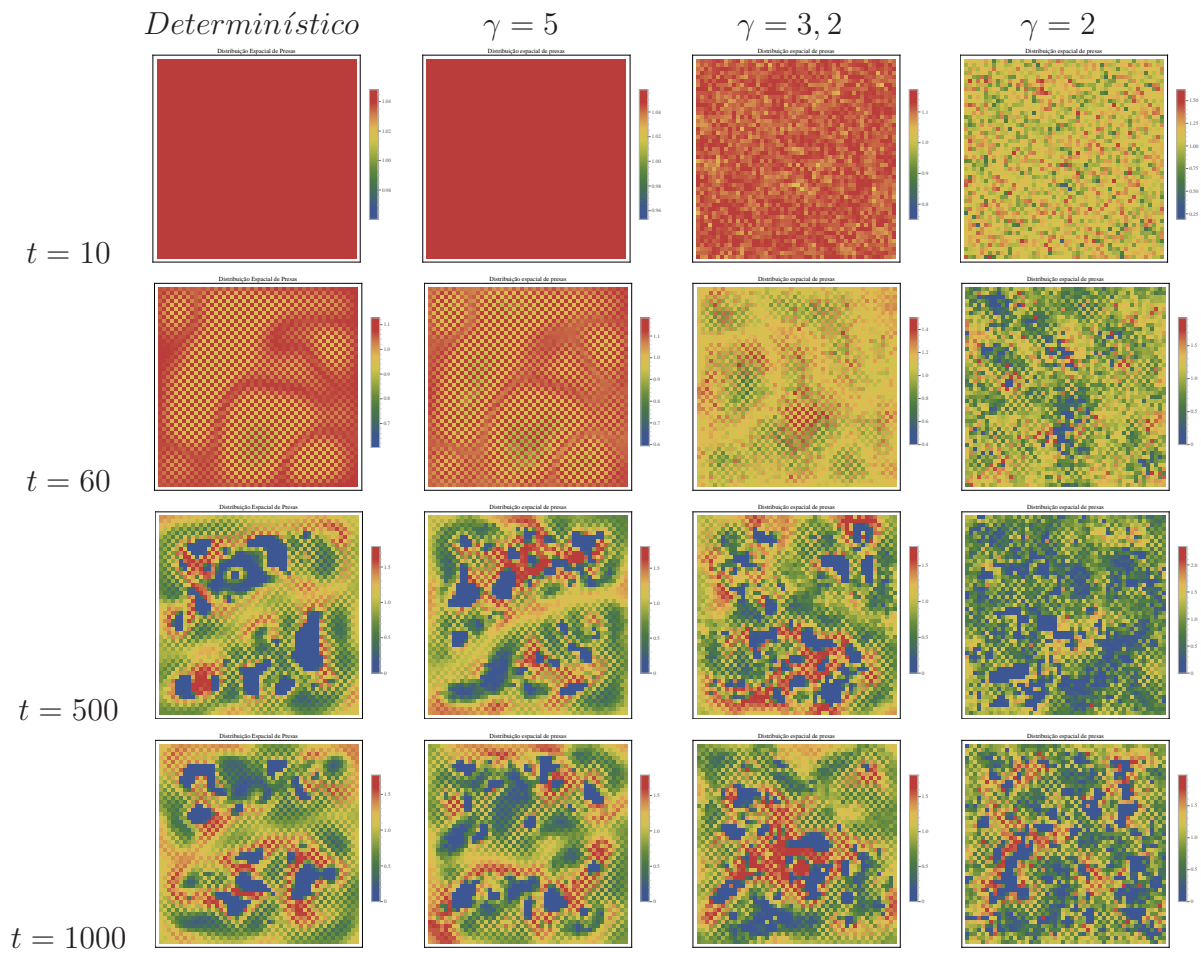


Figura 3.31: Distribuição espacial de presas para $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ e diferentes valores de γ

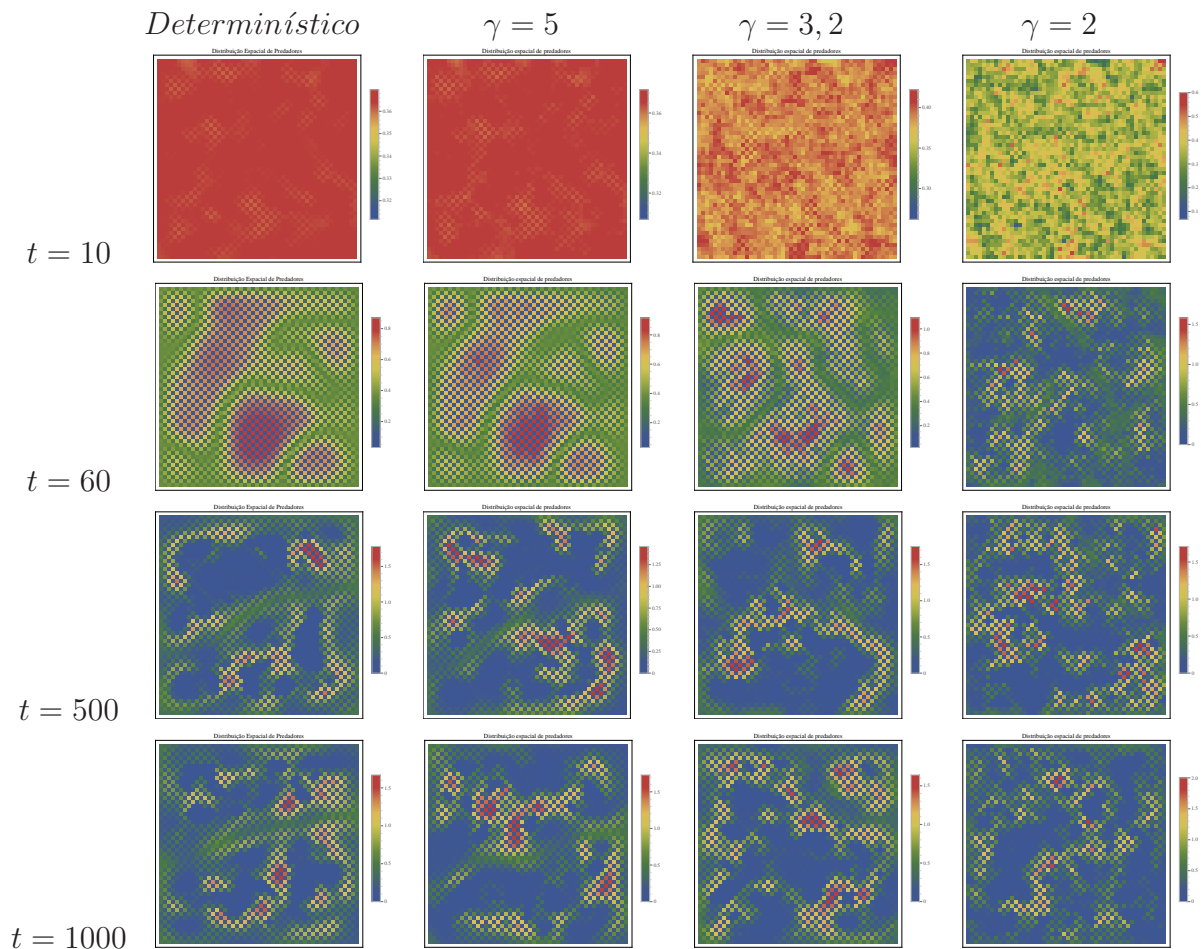


Figura 3.32: Distribuição espacial de predadores para $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ e diferentes valores de γ

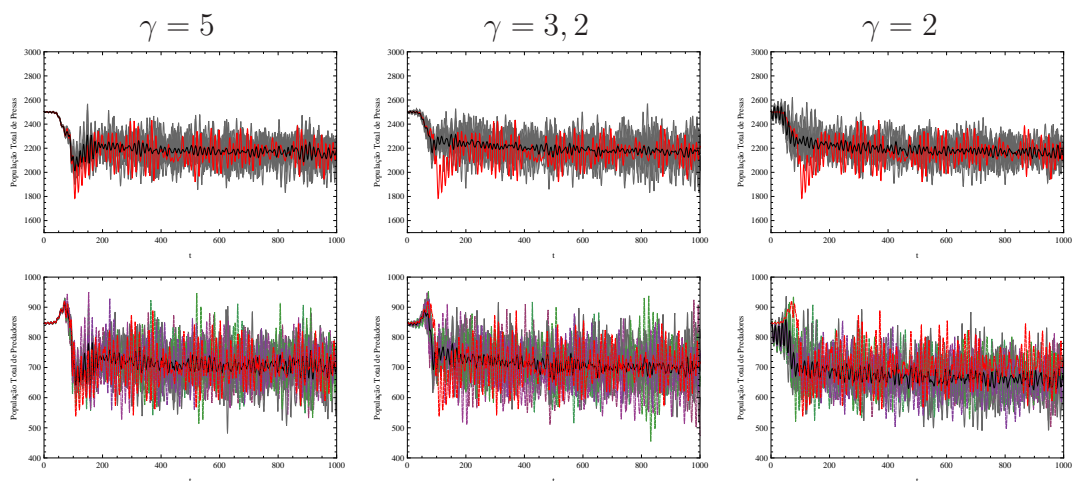


Figura 3.33: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

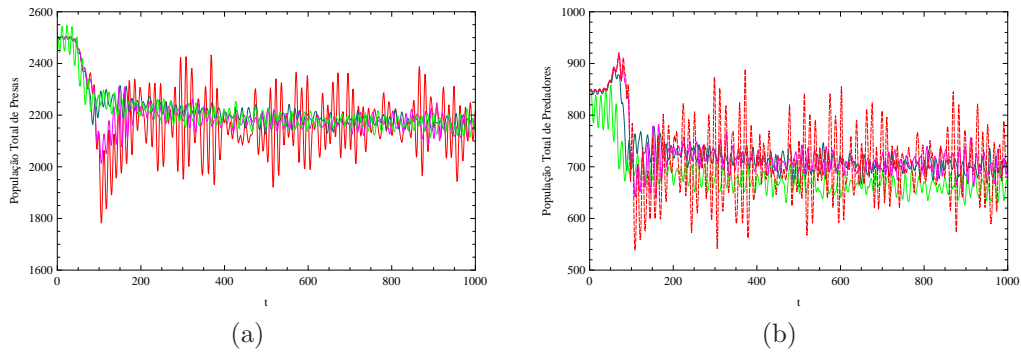


Figura 3.34: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,18$, $\mu_P = 0,99$ e três valores de γ : $\gamma = 5$ (cor rosa), $\gamma = 3,2$ (cor azul) e $\gamma = 2$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

Para coeficientes de movimentação $\mu_N = 0,3$ e $\mu_P = 0,5$ é possível perceber a formação de padrões heterogêneos dinâmicos, em ambas as populações. À medida que γ diminui, a partir de $\gamma = 5$, as manchas observadas no modelo determinístico tornam-se cada vez mais “borradas” até perder a forma original em $\gamma = 2$ (Figuras 3.35 e 3.36).

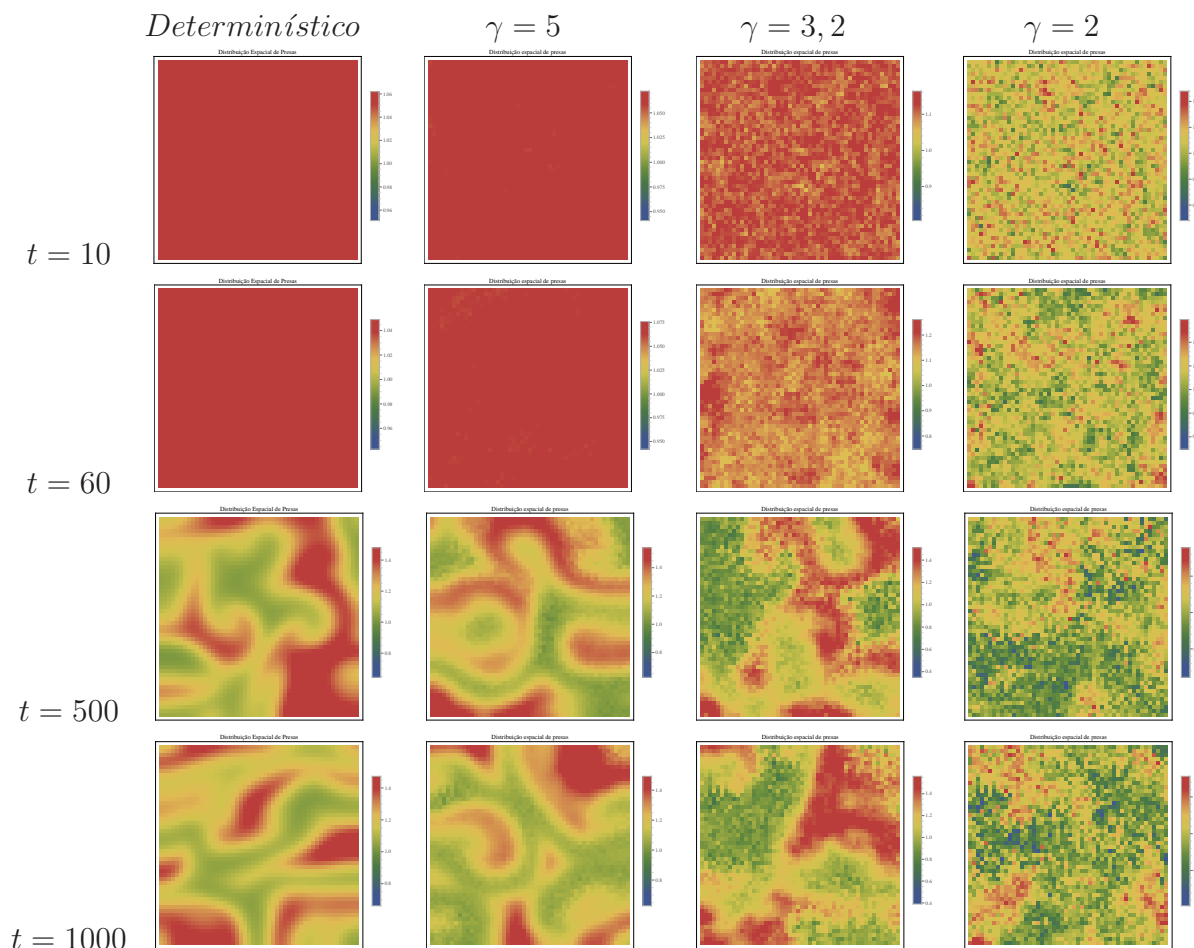


Figura 3.35: Distribuição espacial de presas para $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,3$ e $\mu_P = 0,5$ e diferentes valores de γ

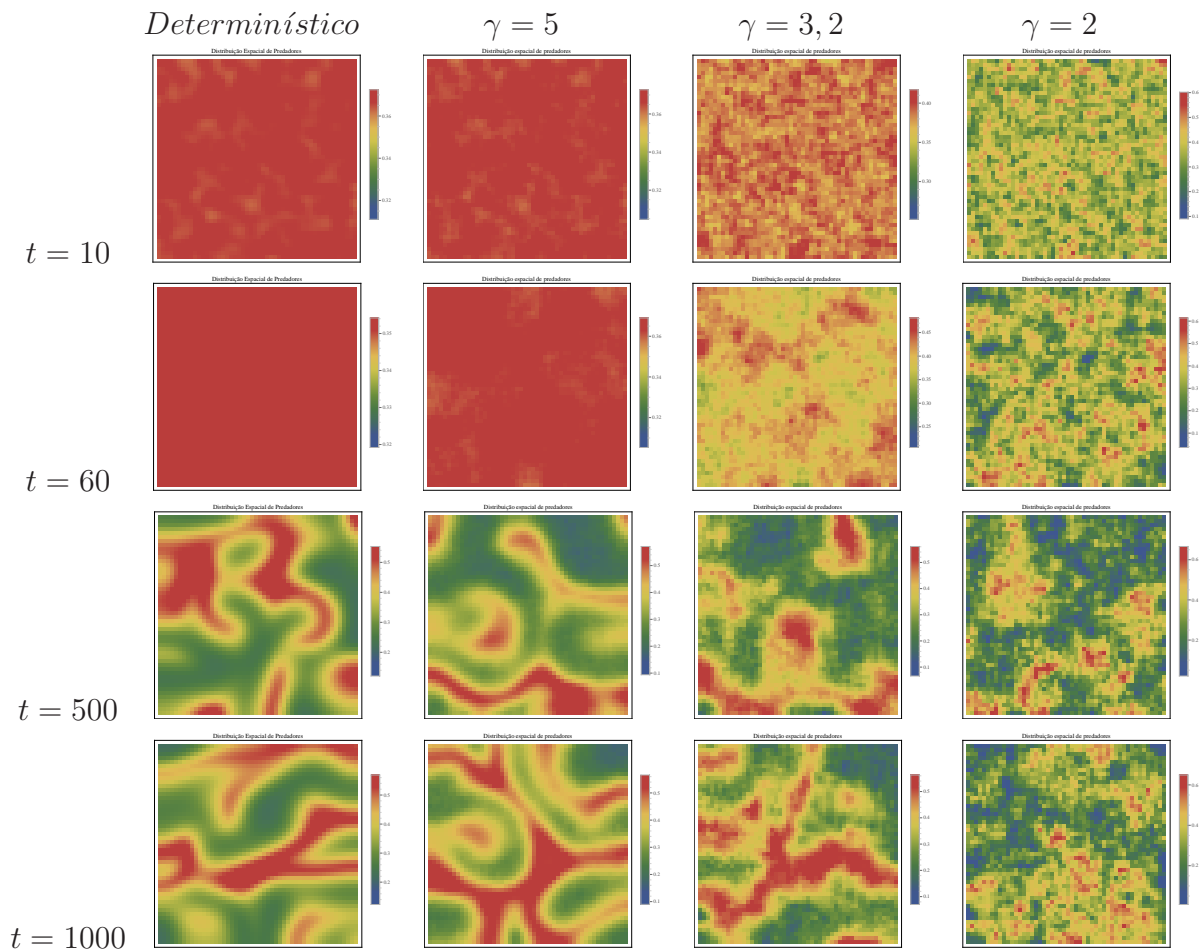


Figura 3.36: Distribuição espacial de predadores para $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,3$ e $\mu_P = 0,5$ e diferentes valores de γ

A população total exibe oscilações de diferentes amplitudes na presença do ruído sendo estas visivelmente maiores comparadas com a densidade total resultante do modelo determinístico (figura 3.37).

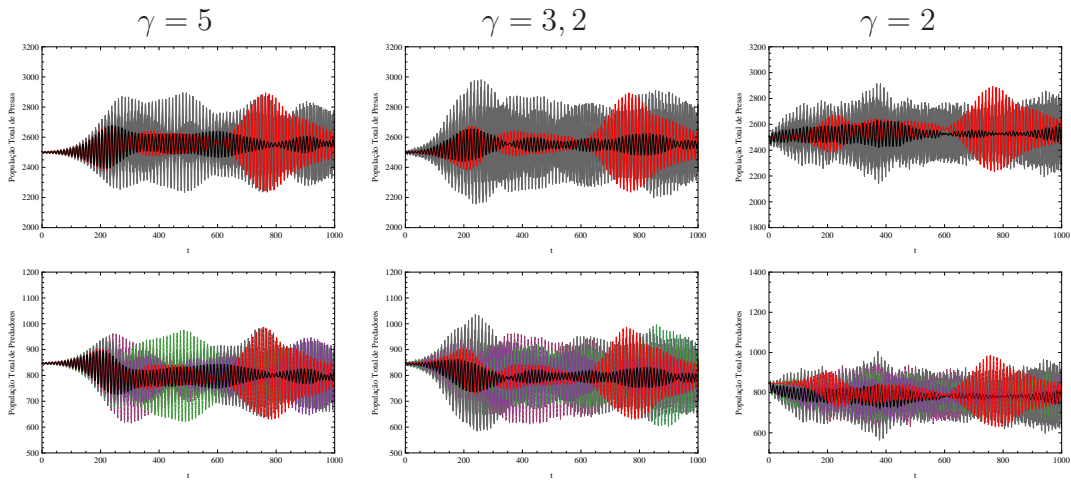


Figura 3.37: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,3$ e $\mu_P = 0,5$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

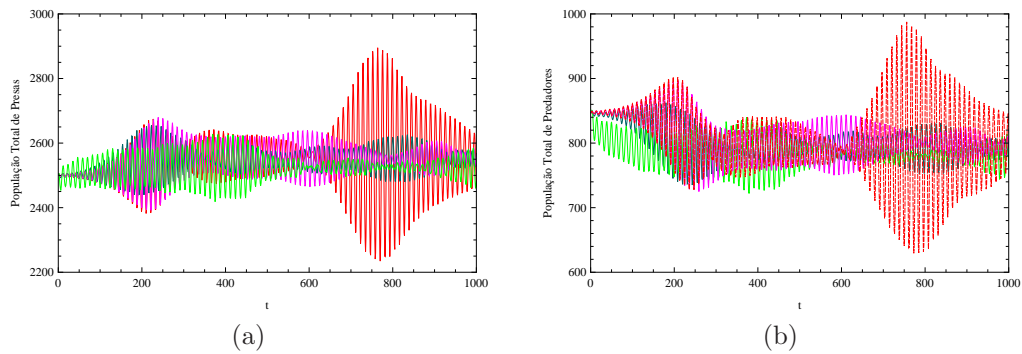


Figura 3.38: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 4$, $b = 1,85$, $\mu_N = 0,3$, $\mu_P = 0,5$ e três valores de γ : $\gamma = 5$ (cor rosa), $\gamma = 3,2$ (cor azul) e $\gamma = 2$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

Apresentamos agora os resultados das simulações numéricas para parâmetros de reação na região de extinção local (região *III* da Fig. 2.1). Consideramos $r = 4$ e $b = 1, 2$ e tomamos $\gamma = 5$, $\gamma = 3$ e $\gamma = 1$ para a amplitude do ruído.

Usando coeficientes de dispersão $\mu_H = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ observamos um padrão heterogêneo dinâmico com $\gamma = 5$ e $\gamma = 3$, das populações de presas, muito similar ao padrão resultante do modelo determinístico (Ver fig. 3.39).

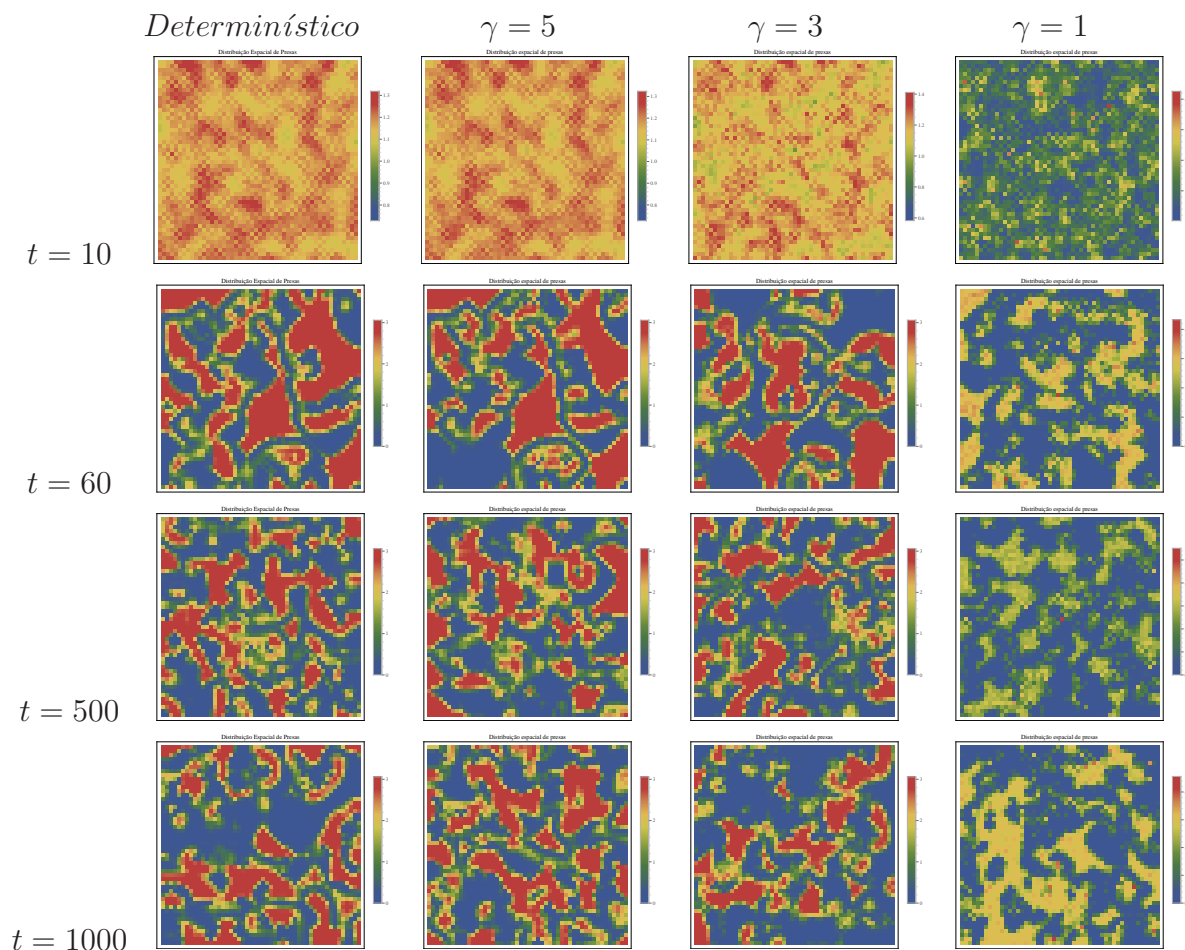


Figura 3.39: Distribuição espacial de presas para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ e diferentes valores de γ

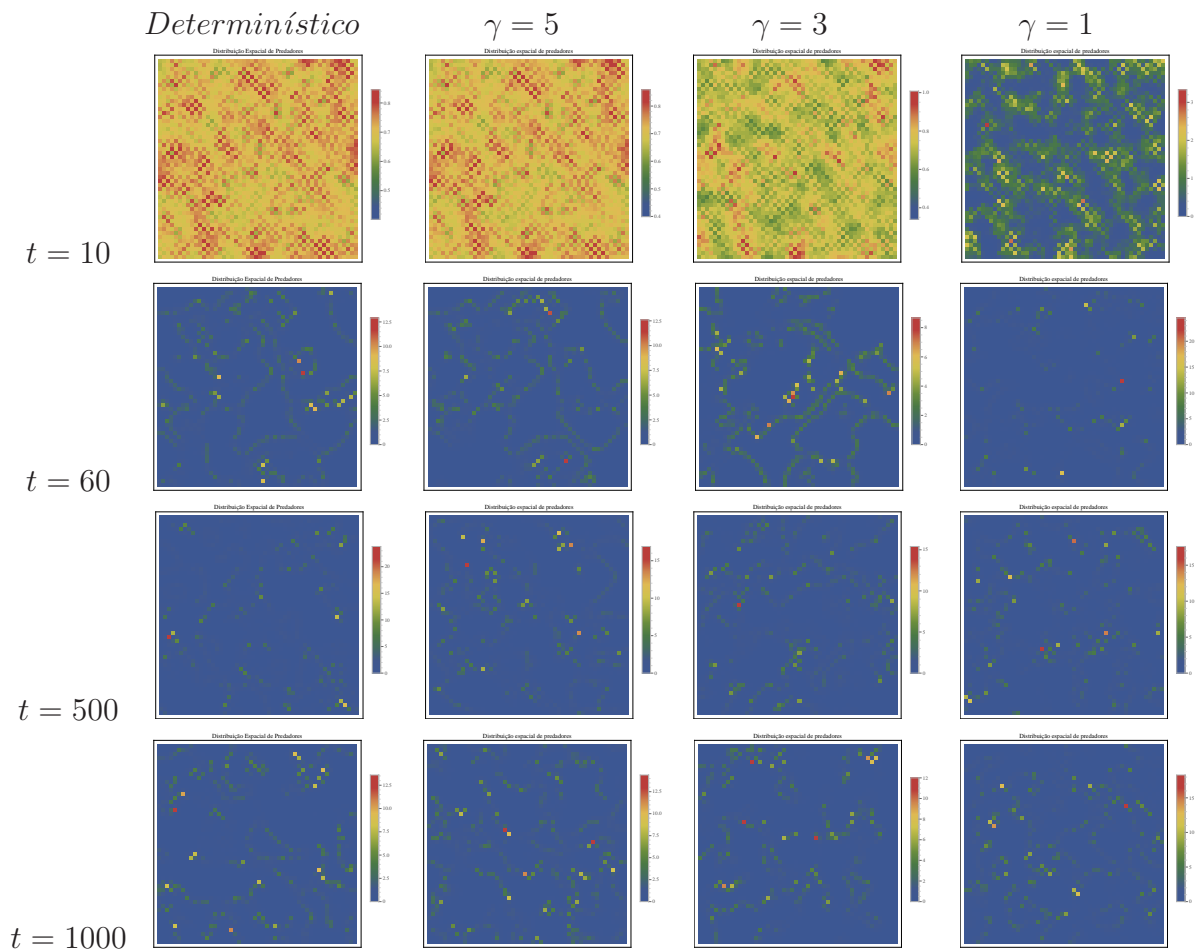


Figura 3.40: Distribuição espacial de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ e diferentes valores de γ

Na população total, para qualquer valor de γ , as séries temporais da população de presas e predadores não apresentam diferença significativa em comparação com a dinâmica determinística (Figura 3.41). Na figura 3.42 podemos observar que a população determinística atinge picos maiores enquanto a densidade estocástica oscila entre valores menores.

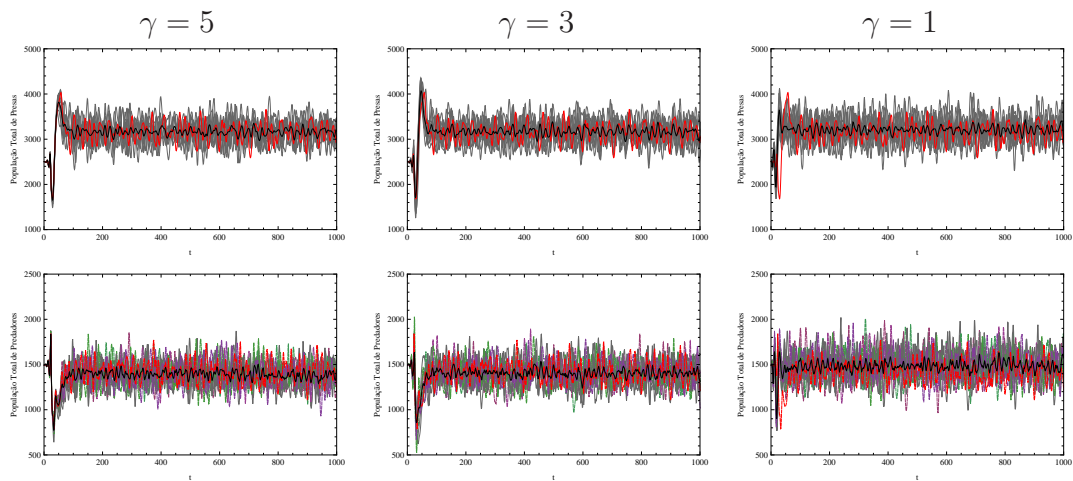


Figura 3.41: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,87$ e $\mu_P = 0,01$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

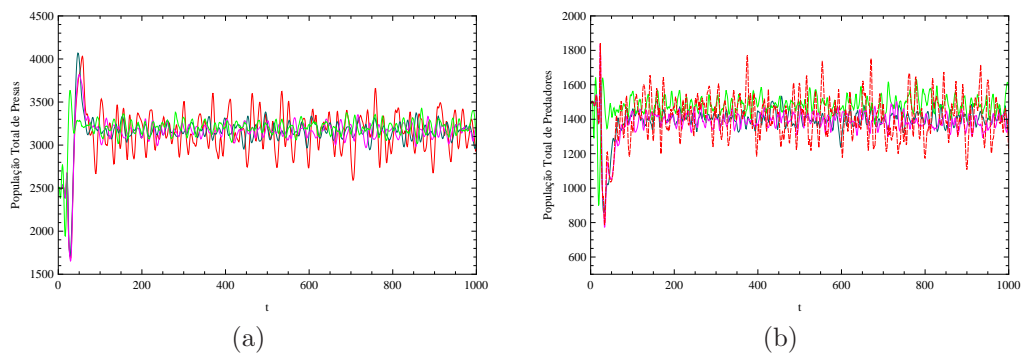


Figura 3.42: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,87$, $\mu_P = 0,01$ e três valores de γ : $\gamma = 5$ (cor rosa), $\gamma = 3$ (cor azul) e $\gamma = 1$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

Para o conjunto de parâmetros $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_H = 0.18$ e $\mu_P = 0.99$, as distribuições espaciais referentes à dinâmica estocástica e determinística (Figs. 3.43 e 3.44) são bastante similares.

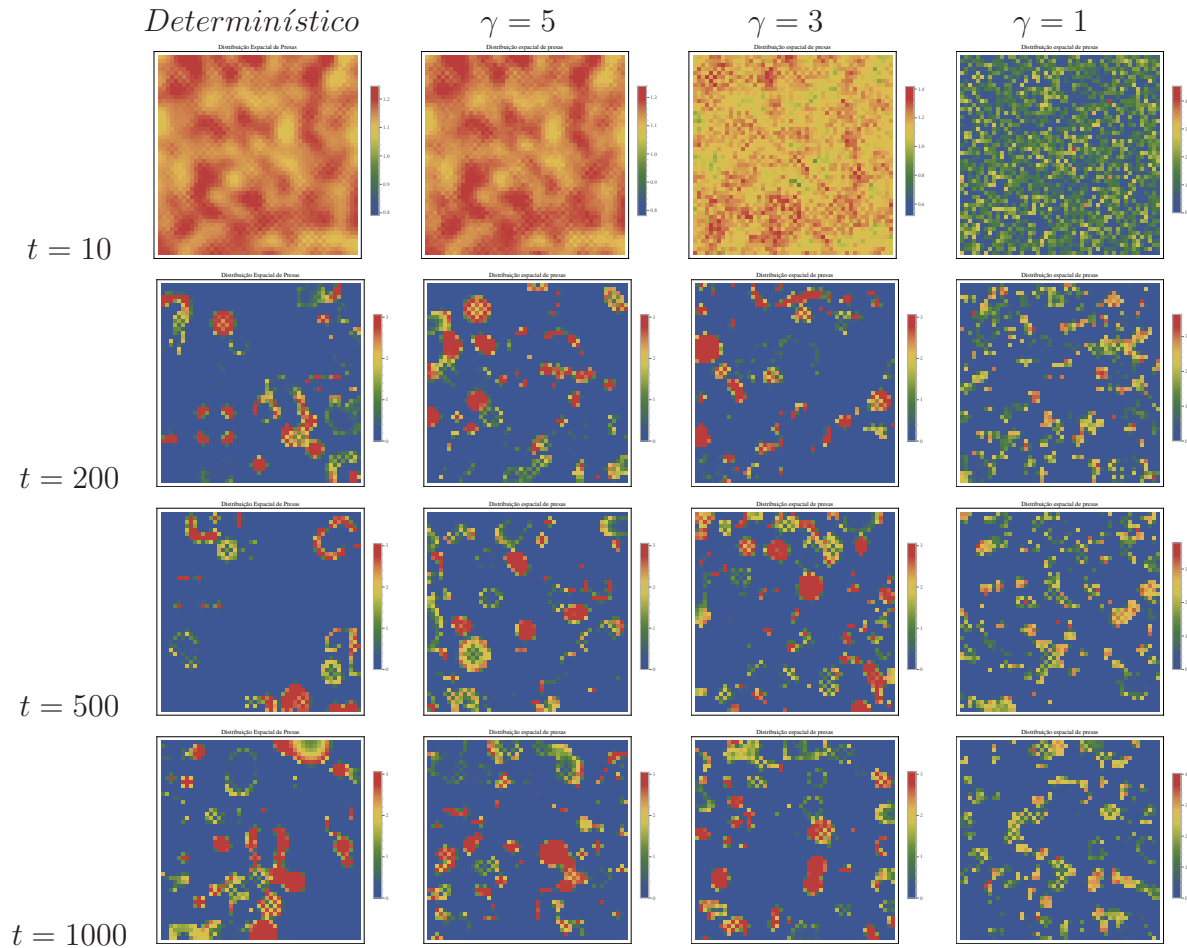


Figura 3.43: Distribuição espacial de presas para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ e diferentes valores de γ

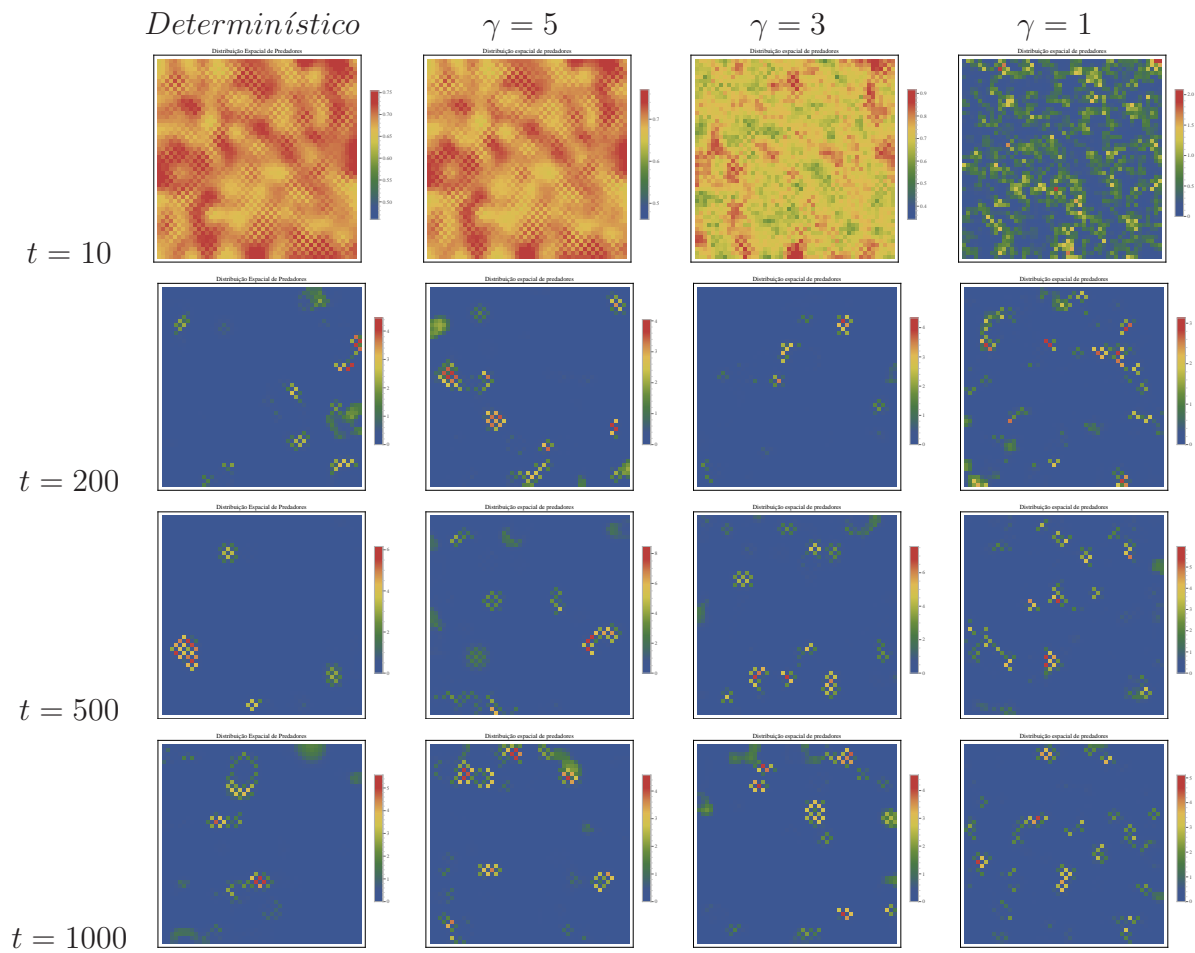


Figura 3.44: Distribuição espacial de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,18$ e $\mu_P = 0,99$ e diferentes valores de γ

Para essa região notamos que o ruído promove um aumento na densidade de presas e predadores sendo maior na população de presas (Ver figuras 3.45 e 3.46).

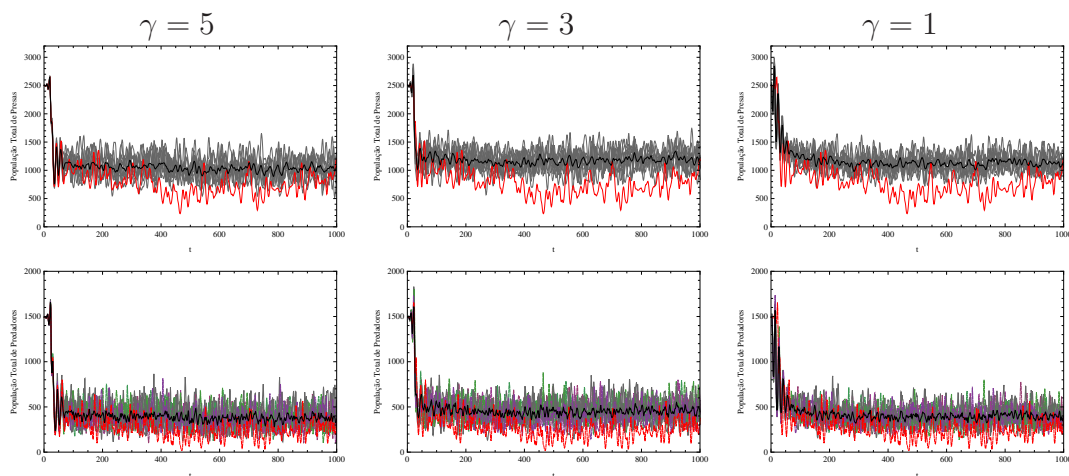


Figura 3.45: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0, 18$ e $\mu_P = 0, 99$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

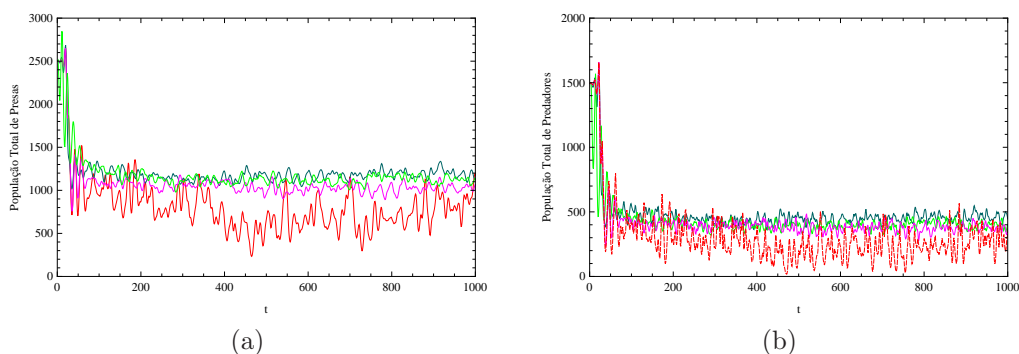


Figura 3.46: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0, 18$, $\mu_P = 0, 99$ e três valores de γ : $\gamma = 5$ (cor rosa), $\gamma = 3$ (cor azul) e $\gamma = 1$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

Fora da região de Turing obtivemos diferentes cenários. Para os coeficientes de dispersão $\mu_N = 0,6$ e $\mu_P = 0,7$, (figuras 3.47 e 3.48) os padrões heterogêneos dinâmicos presentes na distribuição espacial resultante do modelo sem ruído não sofrem mudanças significativas havendo apenas uma modificação das manchas.

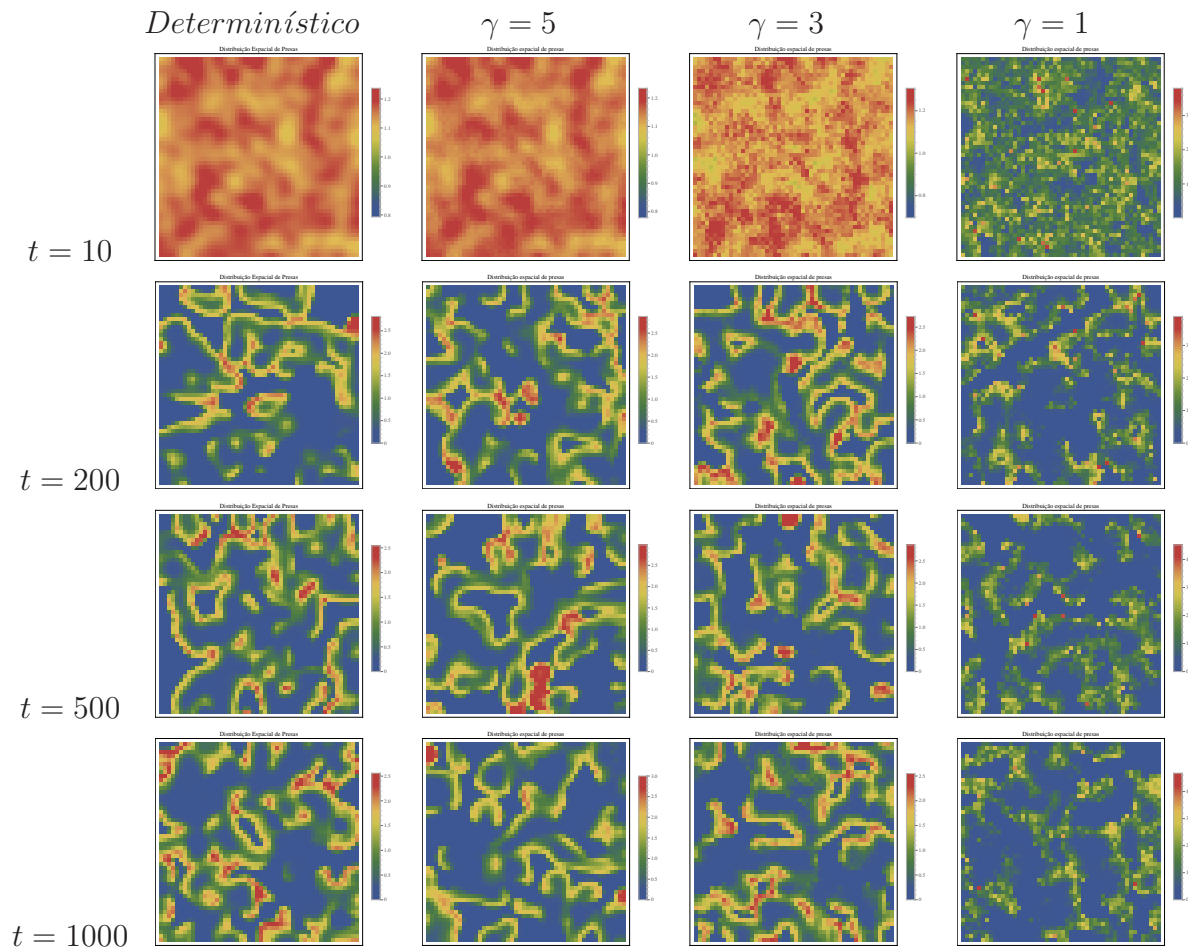


Figura 3.47: Distribuição espacial de presas para $r = 4$, $b = 1,2$, $\mu_N = 0,6$ e $\mu_P = 0,7$ e diferentes valores de γ

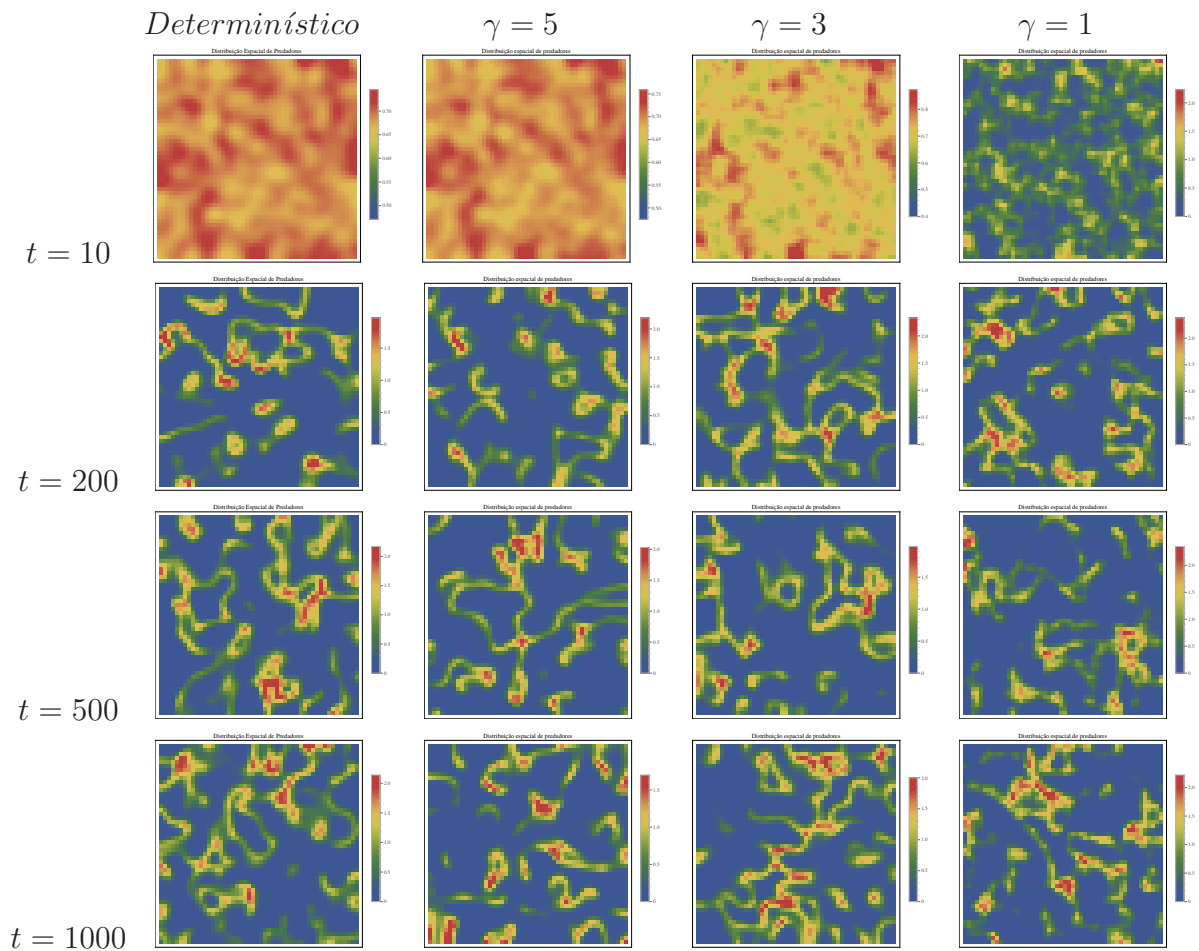


Figura 3.48: Distribuição espacial de predadores para $r = 4$, $b = 1,2$, $\mu_N = 0,6$ e $\mu_P = 0,7$ e diferentes valores de γ

A densidade total de presas e predadores referente à dinâmica estocástica é muito similar à determinística, porém com amplitudes ligeiramente maiores, figuras 3.49 e 3.50.

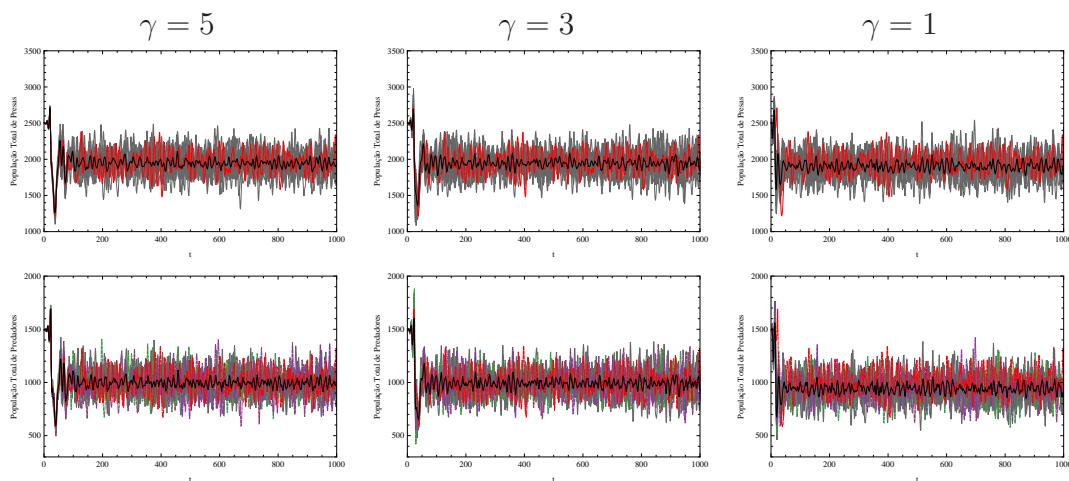


Figura 3.49: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 4$, $b = 1,2$, $\mu_N = 0,6$ e $\mu_P = 0,7$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

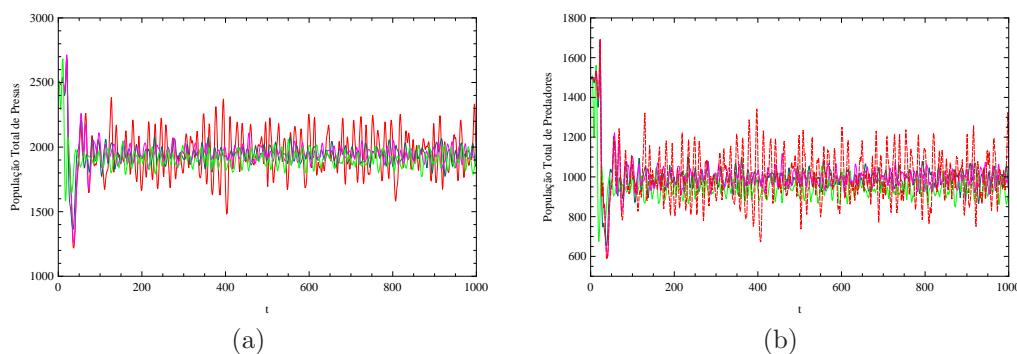


Figura 3.50: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 4$, $b = 1,2$, $\mu_N = 0,6$, $\mu_P = 0,7$ e três valores de γ : $\gamma = 5$ (cor rosa), $\gamma = 3$ (cor azul) e $\gamma = 1$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

Para o conjunto de parâmetros $r = 4$, $b = 1,2$, $\mu_N = 0,05$, $\mu_P = 0,6$ a distribuição espacial de presas e predadores em $\gamma = 5$ assemelha-se à distribuição determinística. Em $\gamma = 3$ ocorre uma aglomeração e um maior número de indivíduos tanto para presas quanto para predadores (figuras 3.51 e 3.52). Por outro lado em $\gamma = 1$ podemos perceber (em ambas as espécies) uma modificação no padrão espacial (figuras 3.51 e 3.52).

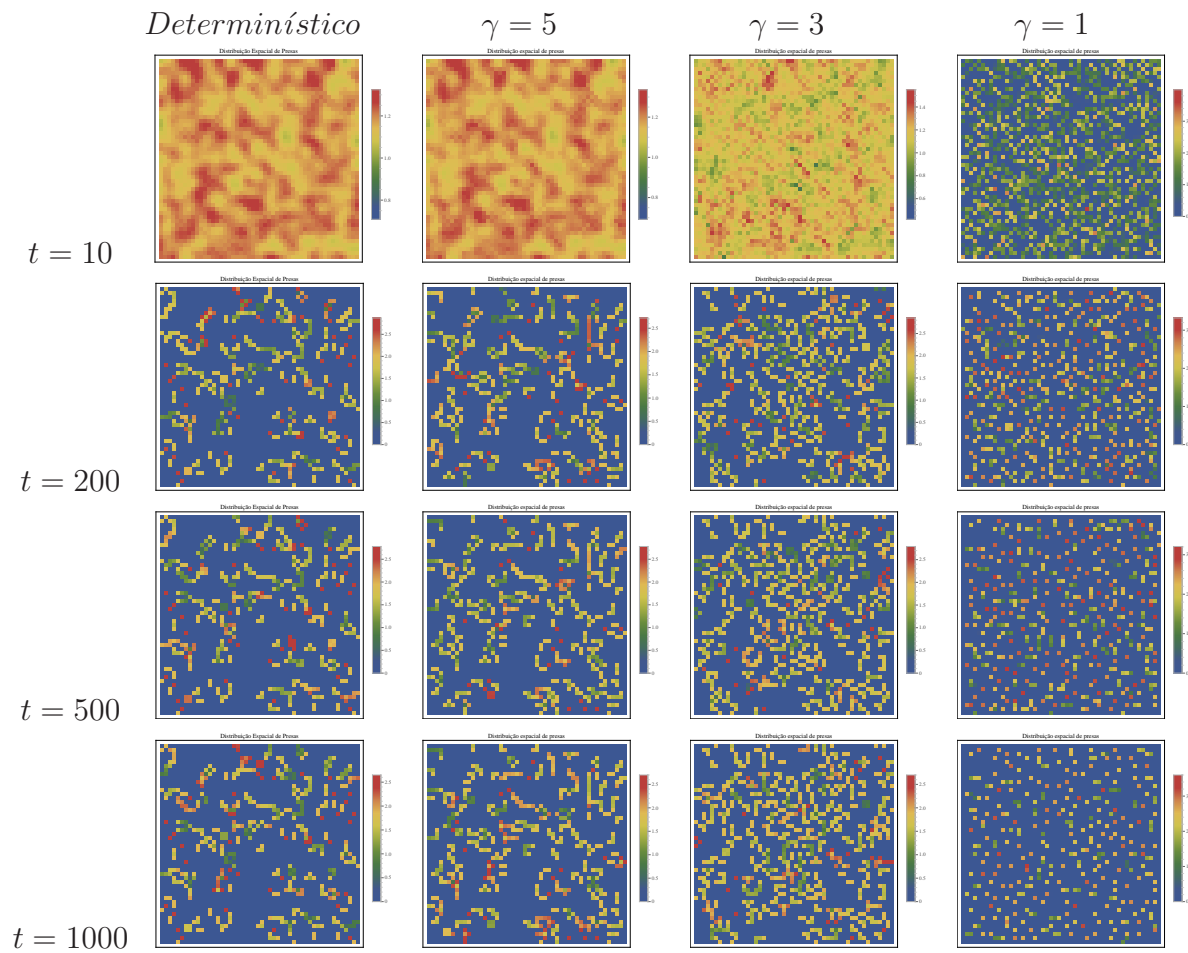


Figura 3.51: Distribuição espacial de presas para $r = 4$, $b = 1,2$, $\mu_N = 0,05$ e $\mu_P = 0,6$ e diferentes valores de γ

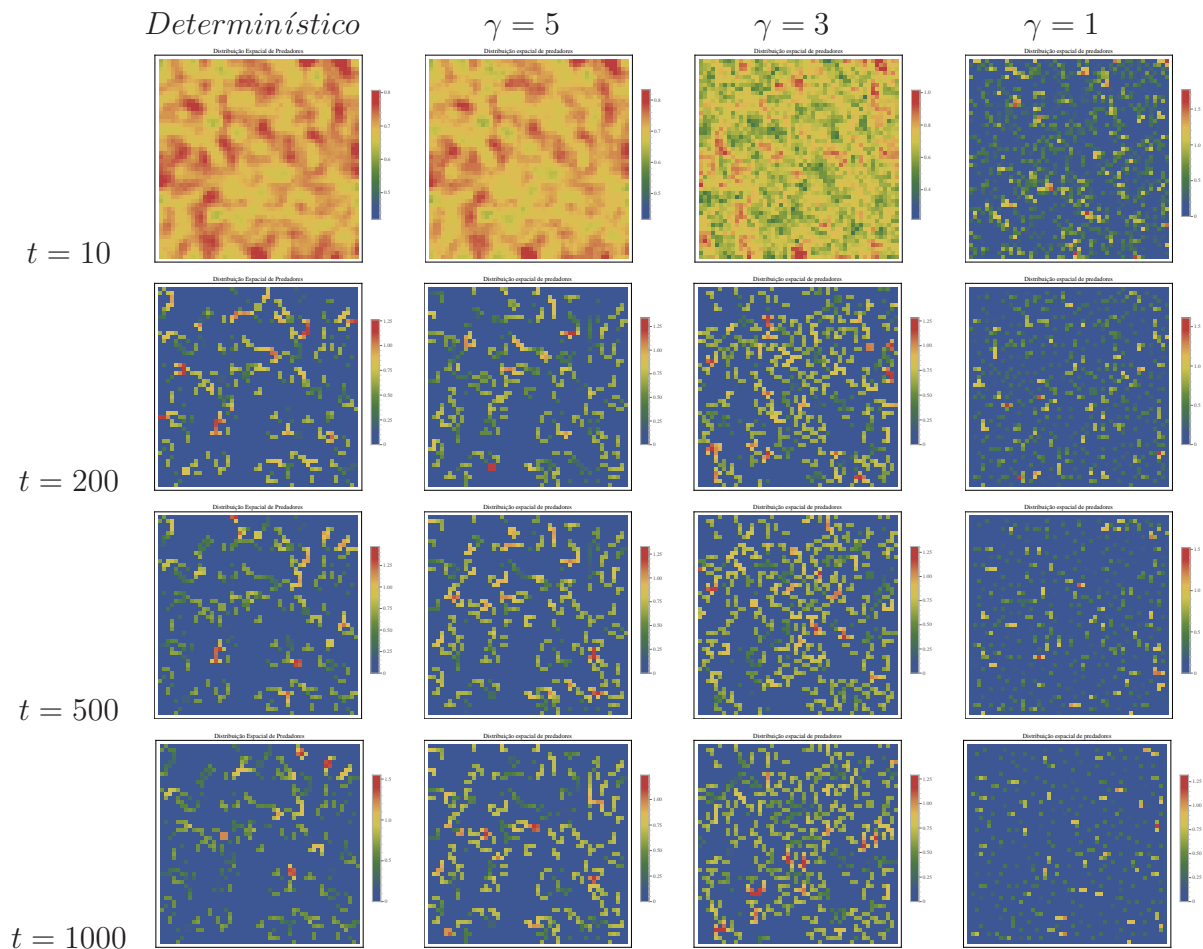


Figura 3.52: Distribuição espacial de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,05$ e $\mu_P = 0,6$ e diferentes valores de γ

Os gráficos correspondentes às populações totais de presas e predadores, para $\gamma = 1$ apresentam decrescimento com extinção, no caso dos predadores, para tempos longos. Para outros valores de γ as densidades totais assumem valores maiores do que aqueles obtidos com a dinâmica determinística (Figura 3.54).

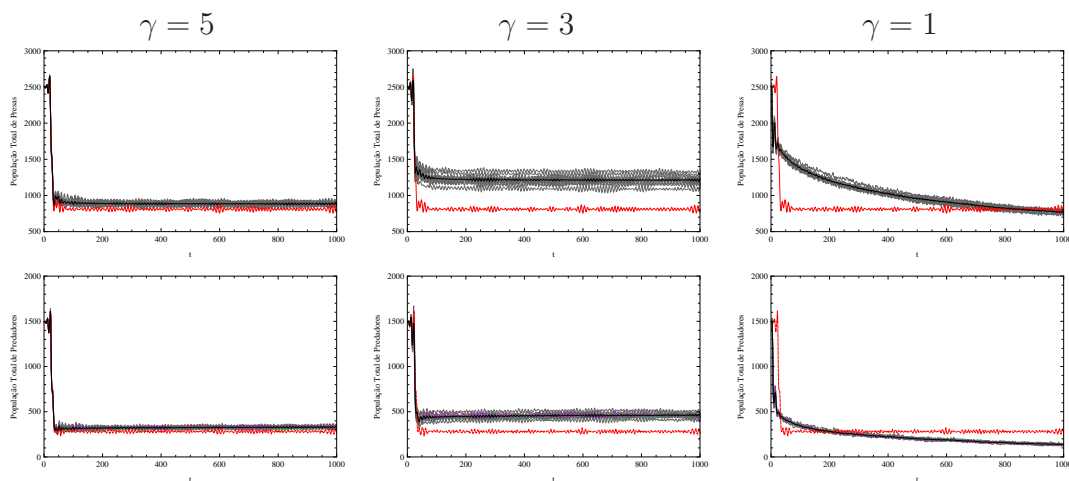


Figura 3.53: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,05$ e $\mu_P = 0,6$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

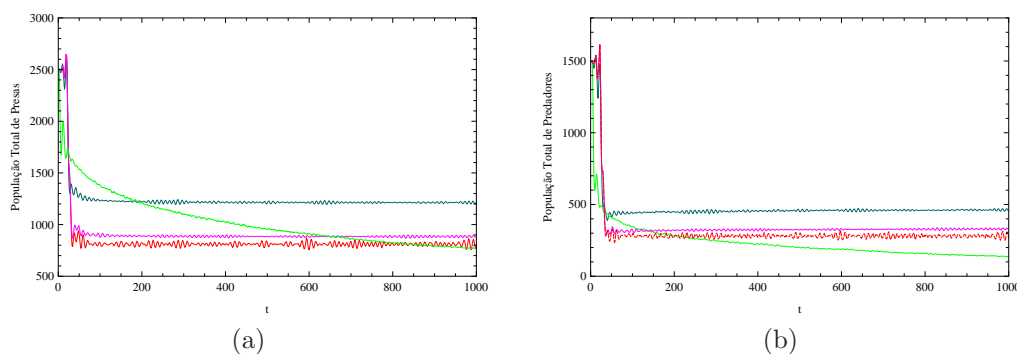


Figura 3.54: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,05$, $\mu_P = 0,6$ e três valores de γ : $\gamma = 5$ (cor rosa), $\gamma = 3$ (cor azul) e $\gamma = 1$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

Para o conjunto de parâmetros $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,95$ e $\mu_P = 0,2$, os padrões heterogêneos dinâmicos em forma de espirais se preservam mesmo para ruídos de maior intensidade ($\gamma = 1$), como pode ser observado nas figuras 3.55 e 3.56.

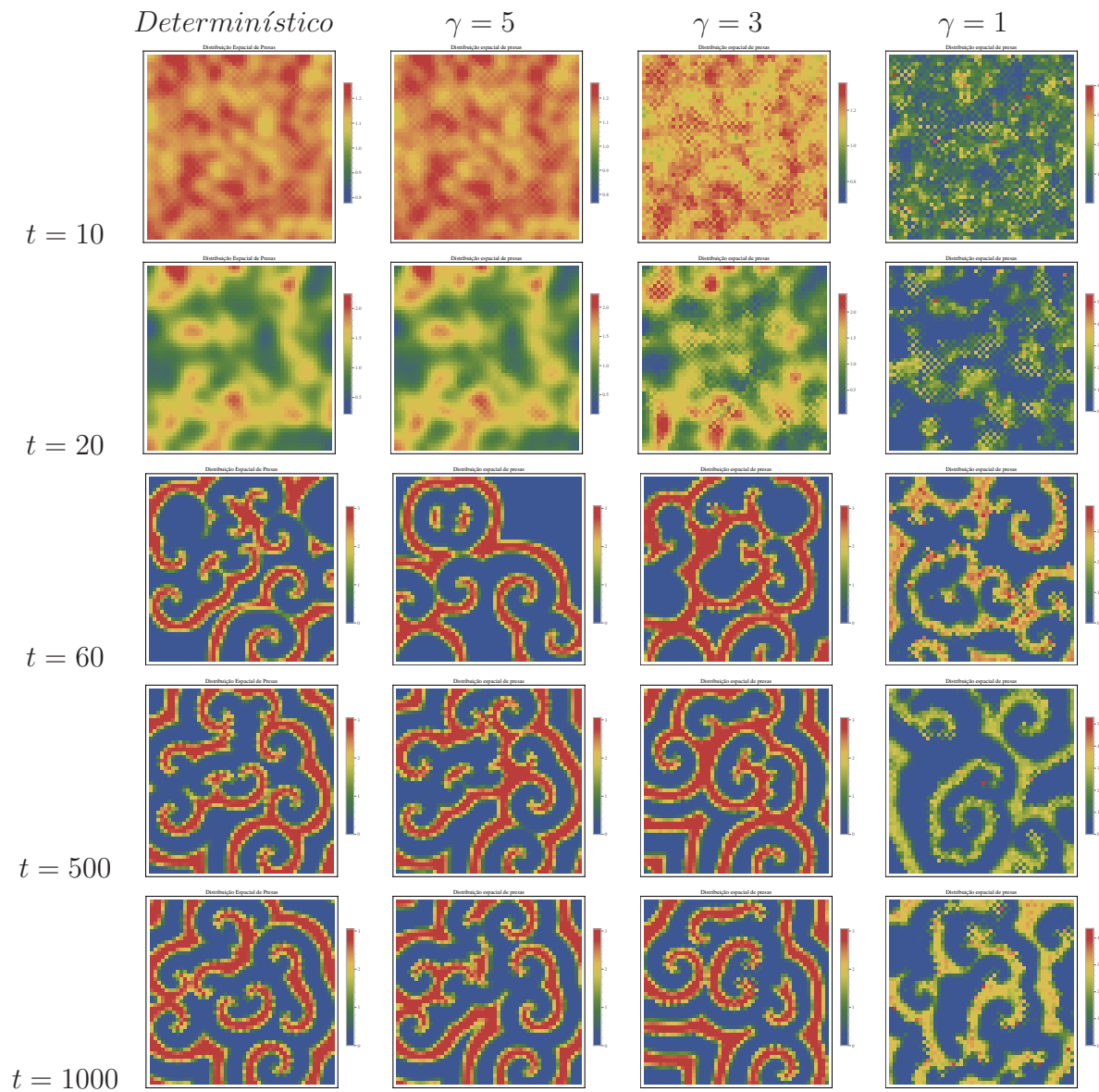


Figura 3.55: Distribuição espacial de presas para $r = 4$, $b = 1,2$, $\mu_N = 0,95$ e $\mu_P = 0,2$ e diferentes valores de γ

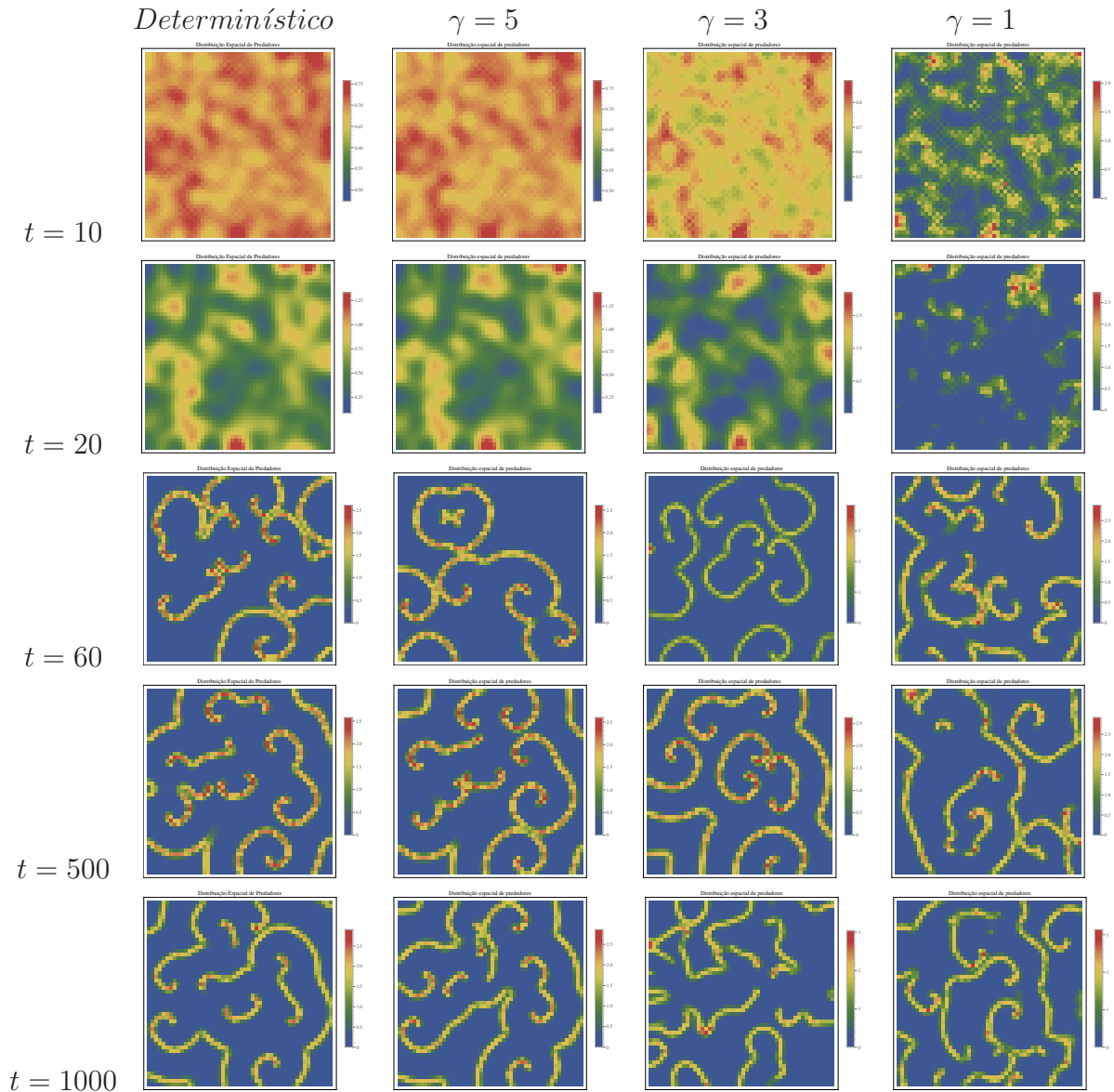


Figura 3.56: Distribuição espacial de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,95$ e $\mu_P = 0,2$ e diferentes valores de γ

Observamos que a população total determinística apresenta ciclos limite mesmo comportamento da densidade total correspondente à dinâmica estocástica em $\gamma = 5$ (Figura 3.57, 1ªcoluna). Para os outros valores de γ ocorrem oscilações de amplitudes maiores do que a do modelo determinístico.

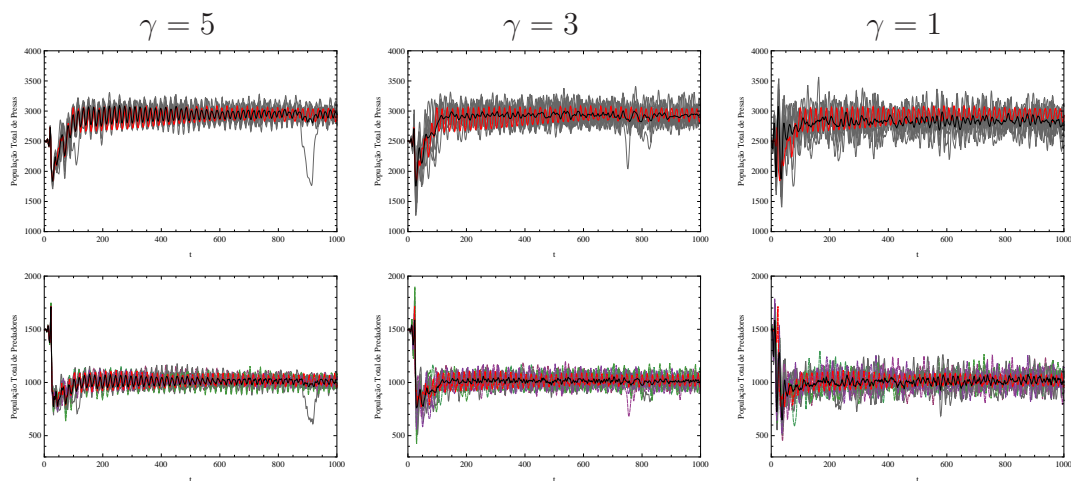


Figura 3.57: População total de presas nos painéis a esquerda e de predadores nos painéis a direita, para parâmetros $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0, 95$ e $\mu_P = 0, 2$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes seqüências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

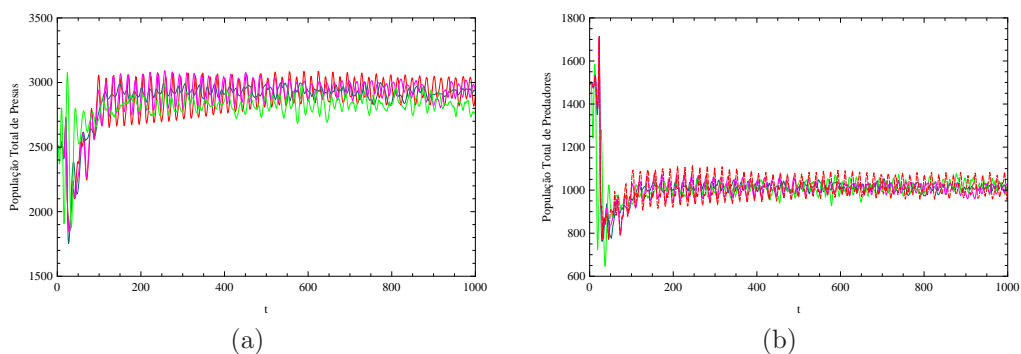


Figura 3.58: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0, 95$, $\mu_P = 0, 2$ e três valores de γ : $\gamma = 5$ (cor rosa), $\gamma = 3$ (cor azul) e $\gamma = 1$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

A distribuição espacial de ambas as populações para $\mu_N = 0,01$ e $\mu_P = 0,98$ apresenta mudanças para valores pequenos de γ onde é possível perceber um espalhamento dos indivíduos no domínio (Figuras 3.59 e 3.60).

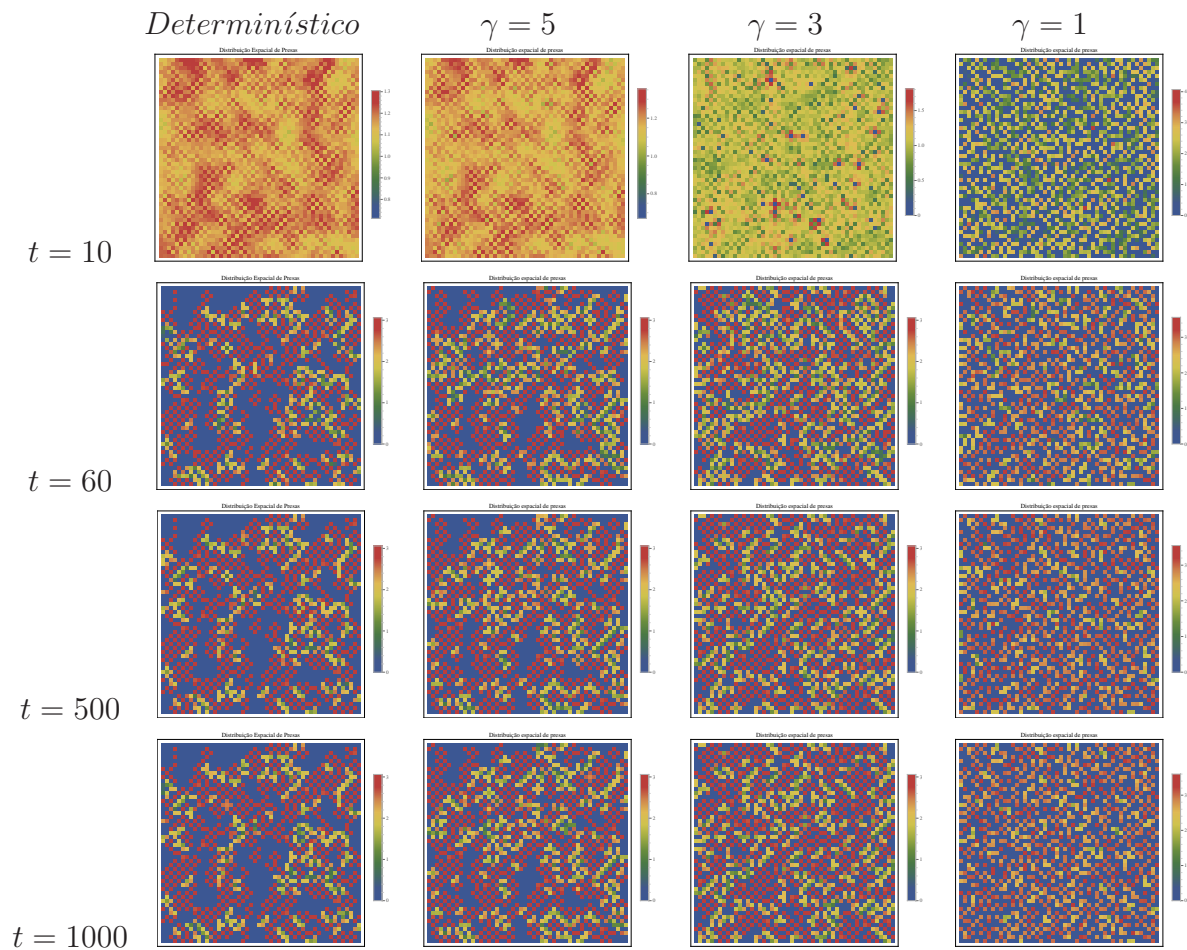


Figura 3.59: Distribuição espacial de presas para $r = 4$, $b = 1,2$, $\mu_N = 0,01$ e $\mu_P = 0,98$ e diferentes valores de γ

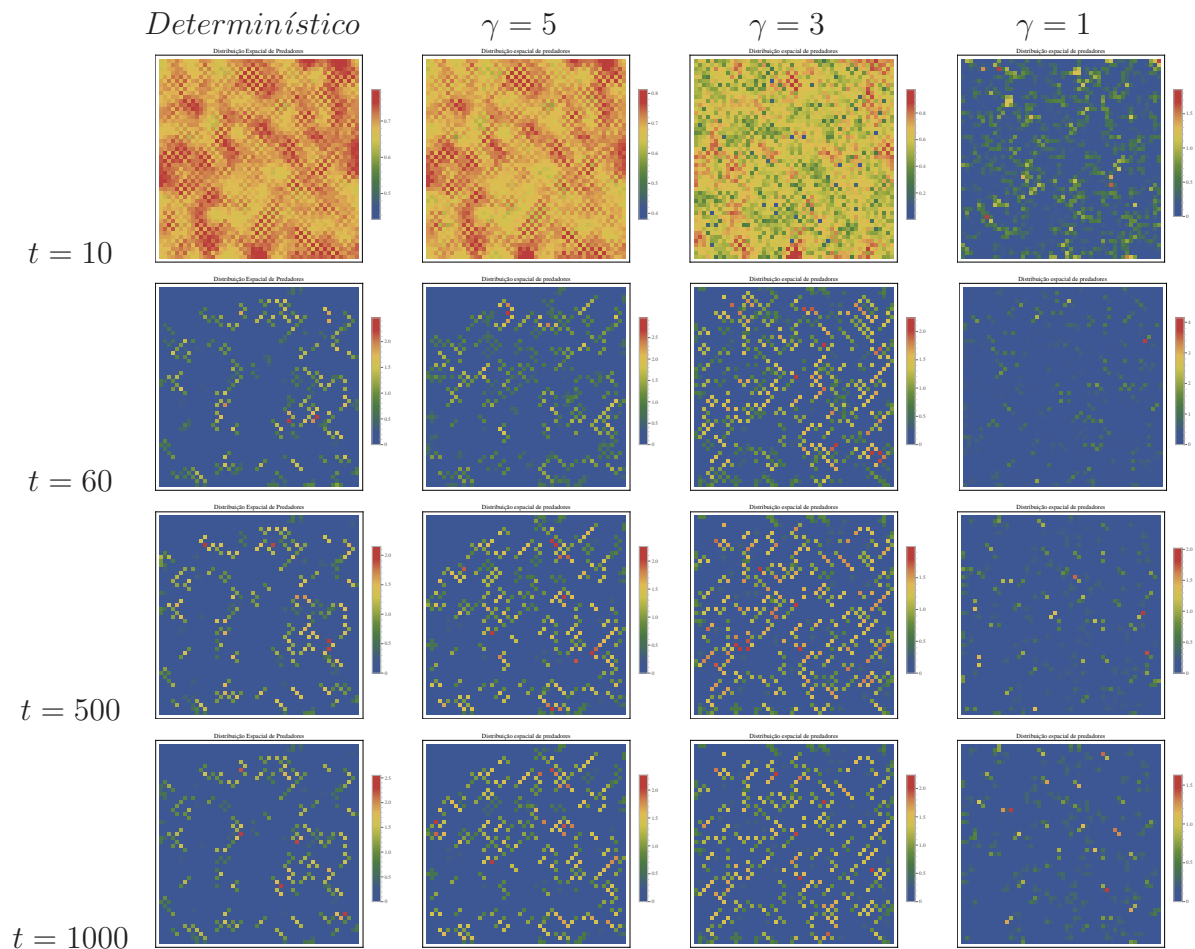


Figura 3.60: Distribuição espacial de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,01$ e $\mu_P = 0,98$ e diferentes valores de γ

Em $\gamma = 3$ a densidade total de presas e predadores é assume valores maiores do que a população total resultante do modelo determinístico. Para $\gamma = 1$ é interessante observar que a população total de predadores diminui tornando-se quase extinta enquanto para esse mesmo valor de γ a densidade total de presas se mantém próxima da dinâmica determinística (Figuras 3.61 e 3.62).

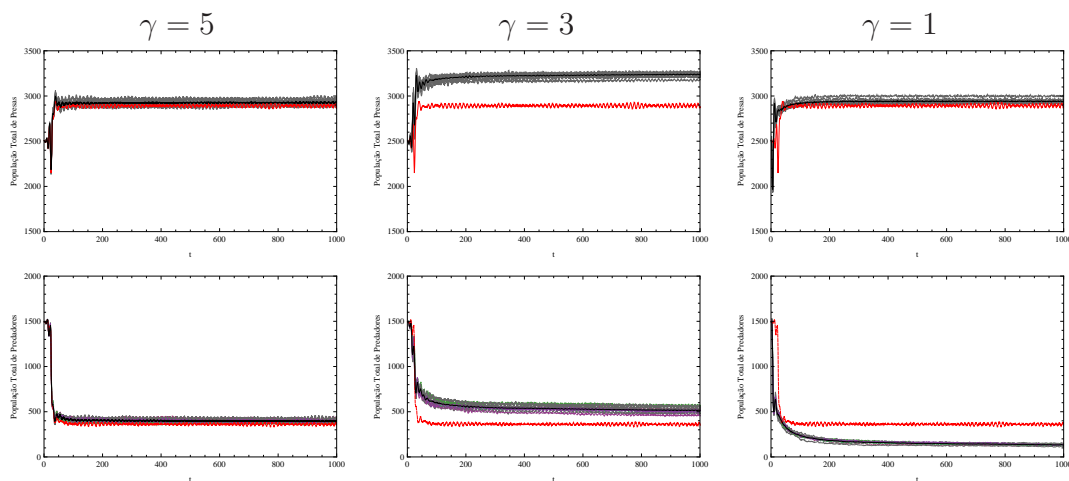


Figura 3.61: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,01$ e $\mu_P = 0,98$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

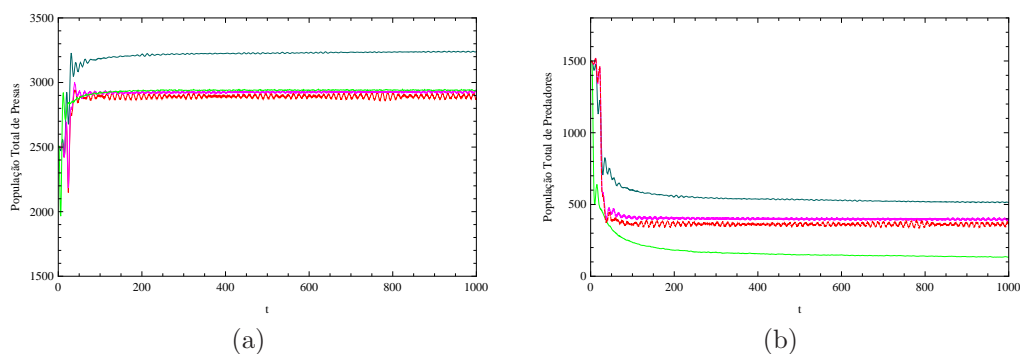


Figura 3.62: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0,01$, $\mu_P = 0,98$ e três valores de γ : $\gamma = 5$ (cor rosa), $\gamma = 3$ (cor azul) e $\gamma = 1$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

A distribuição espacial de presas e predadores da dinâmica com ruído para os parâmetros $r = 4$, $b = 1.2$, $\mu_N = 0.3$ e $\mu_P = 0.5$ apresenta poucas alterações (Figuras 3.63 e 3.64).

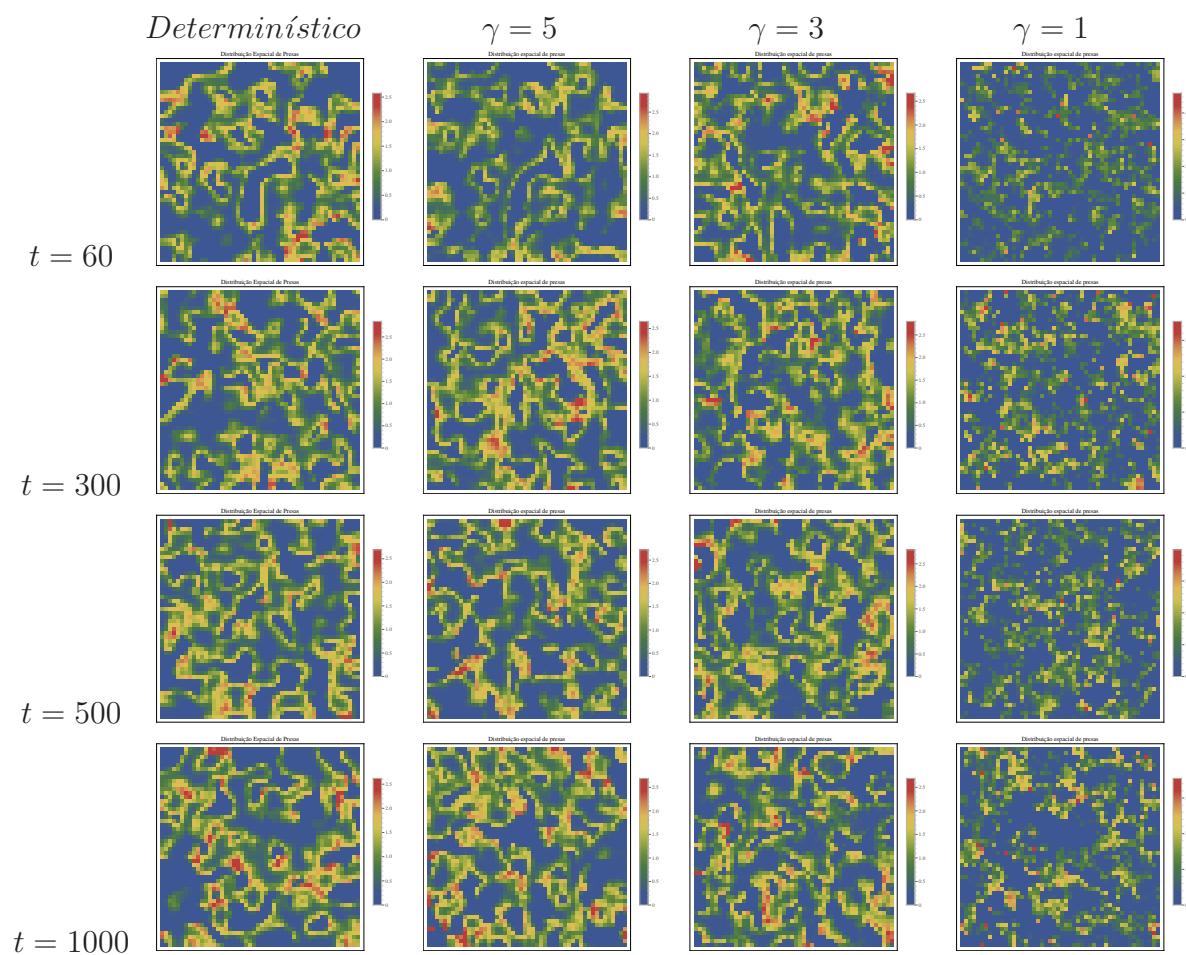


Figura 3.63: Distribuição espacial de presas para $r = 4$, $b = 1,2$, $\mu_N = 0,3$ e $\mu_P = 0,5$ e diferentes valores de γ

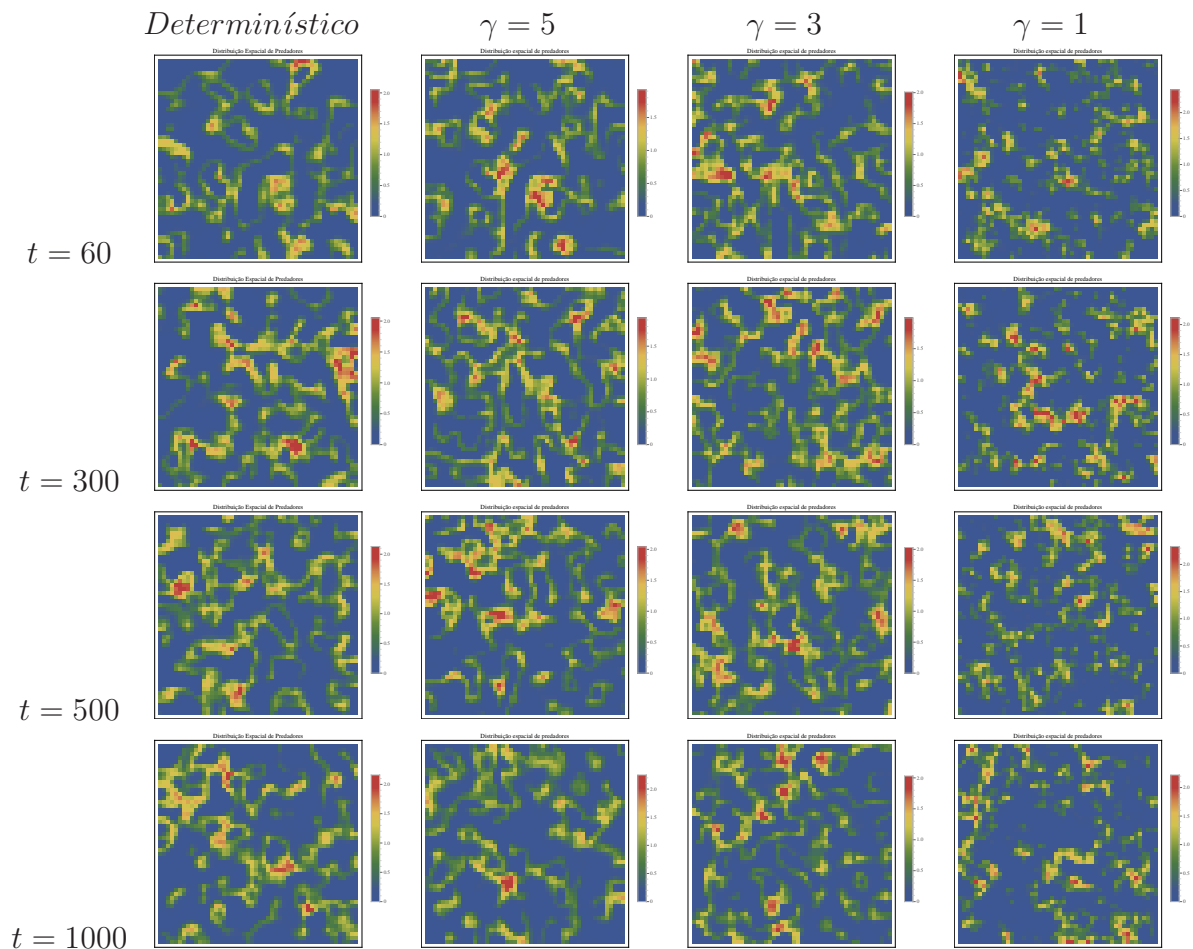


Figura 3.64: Distribuição espacial de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0, 3$ e $\mu_P = 0, 5$ e diferentes valores de γ

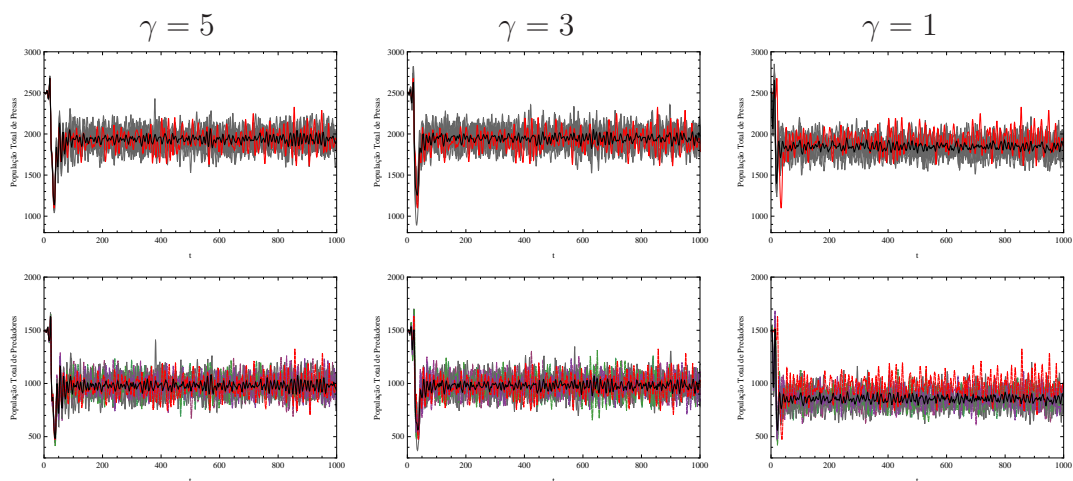


Figura 3.65: População total de presas nos painéis superiores e de predadores nos inferiores, para parâmetros $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0, 3$ e $\mu_P = 0, 5$ e diferentes valores de γ . As curvas em cinza representam as realizações para diferentes sequências de ruídos. A cor preta representa a média em cada tempo e a cor vermelha o resultado do modelo determinístico.

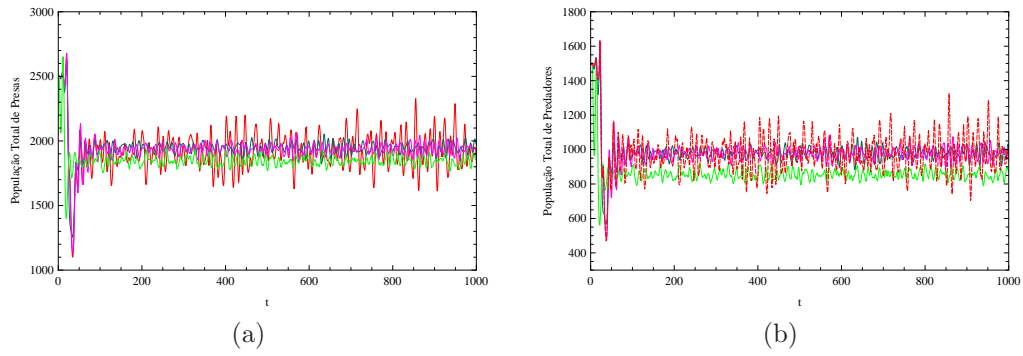


Figura 3.66: (a) Média da população total de presas, (b) Média da população total de predadores para $r = 4$, $b = 1, 2$, $\mu_N = 0, 3$, $\mu_P = 0, 5$ e três valores de γ : $\gamma = 5$ (cor rosa), $\gamma = 3$ (cor azul) e $\gamma = 1$ (verde). A curva em vermelho corresponde ao resultado do modelo determinístico.

Capítulo 4

Conclusões

Consideramos nesse trabalho um sistema presa-predador discreto espacialmente estruturado em Redes de Mapas Acoplados (RMA) em que as presas são afetadas por um Efeito Allee forte e os predadores são especialistas. Após apresentar, na seção 2.2 as condições para instabilidade difusiva em modelos discretos do tipo RMA, encontramos as regiões dos parâmetros da dinâmica e de movimentação para os quais podemos obter padrões espaciais heterogêneos de presas e predadores no modelo proposto. Os resultados das simulações mostram que, para parâmetros da dinâmica na região em que o equilíbrio de coexistência é instável, padrões heterogêneos podem ser obtidos mesmo que os parâmetros de movimentação estejam fora do domínio de Turing (Rodrigues et al., 2012).

Em seguida, incluímos um ruído demográfico branco com amplitude dependente da densidade na população de presas para analisar seus efeitos na distribuição espacial das espécies.

Primeiro analisamos os efeitos do ruído sobre a dinâmica local e concluímos que o risco de extinção das espécies aumenta com a intensidade do ruído. Este resultado vai na direção oposta aos resultados encontrados por Petrovskii et al. (2005) em que o ruído branco pode aumentar a persistência da população e invasões de sítios. Em particular, para parâmetros da dinâmica na região *III*, nenhuma intensidade de ruído altera a previsão de extinção obtida com o modelo determinístico.

Nossos resultados mostram que a influência do ruído branco para o modelo espacialmente estruturado proposto, depende da região onde foram considerados os parâmetros de reação e os coeficientes de dispersão.

Na região de estabilidade do equilíbrio de coexistência, $r = 8$ e $b = 6$, para coeficientes de movimentação na região de Turing, a população de presas mostrou-se mais sensível aos efeitos do ruído pois os padrões espaço-temporais antes observados na dinâmica determinística não foram preservados. Além disso não houve surgimento de novos padrões, independente da amplitude do ruído. As distribuições espaço-temporais de predadores, por outro lado, apresentam padrões muito parecidos aos do modelo determinístico para ruídos de baixa intensidade. À medida que a intensidade do ruído aumenta, a densidade total de presas assume valores maiores em comparação à dinâmica sem ruído. A densidade total

de predadores, por sua vez, assume valores maiores do que aqueles obtidos com a dinâmica determinística. Para $\gamma = 3$ ambas as densidades totais, de presas e predadores, são muito próximas da dinâmica determinística.

As distribuições espaciais correspondentes aos parâmetros $r = 4,15$ e $b = 2,05$, região *I* próxima à *II*, apresentaram comportamento semelhante ao determinístico, para coeficientes de dispersão dentro da região de Turing. Essa semelhança é mais notável para valores altos de γ . Para o valor $\gamma = 1$, isto é, com ruído de grande intensidade, não percebemos formação de padrões espaciais. As densidades totais, de um modo geral são oscilatórias e permanecem próximas à determinística.

Na região *II*, $r = 4$ e $b = 1,85$, as distribuições espaciais resultantes da dinâmica determinística e estocástica são bastante similares. Mesmo fora da região de Turing os padrões heterogêneos dinâmicos, de ambas populações, obtidos no modelo determinístico mantiveram-se na presença do ruído de baixa intensidade. As populações totais de presas e predadores apresentam oscilações em ambas as dinâmicas. No entanto, em alguns casos ($\mu_N = 0,3$ e $\mu_P = 0,5$) a população das duas espécies ou apenas a de predadores oscila entre valores menores do que no caso determinístico.

Com parâmetros onde apenas o equilíbrio de extinção é estável, isto é, na região *III*, $r = 4$ e $b = 1,2$, os padrões espaço-temporais resultantes da dinâmica determinística não sofrem alterações significativas com a influência do ruído.

Observamos que para coeficientes de dispersão em que as presas movimentam-se mais lentamente que os predadores, $\mu_N = 0,05$ e $\mu_P = 0,6$ e $\mu_N = 0,01$ e $\mu_P = 0,98$, as distribuições são muito parecidas. A população total de predadores, para $\gamma = 1$, em ambos os conjuntos de coeficientes de dispersão ($\mu_N = 0,05$ e $\mu_P = 0,6$) e ($\mu_N = 0,01$ e $\mu_P = 0,98$) vai à extinção.

Nossos resultados indicam que os efeitos do ruído sobre a dinâmica espaço-temporal do modelo proposto são menos intensos na região dos parâmetros em que o equilíbrio de coexistência é instável. Este resultado está de acordo com os resultados obtidos por Kaitala e colaboradores (1997), que consideraram um ruído ambiental na dinâmica local de Moran Ricker e concluíram que a dinâmica populacional é menos sensível à cor do ruído na região caótica.

Há muitas possibilidades para continuidade do trabalho. Podemos considerar uma combinação de fatores estocásticos, demográficos e ambientais, analisar os efeitos de ruídos vermelhos e azuis, e considerar outros tipos de interações. Uma análise dos resultados para uma distribuição inicial dos indivíduos a partir do centro do domínio, nos permitiria estudar os efeitos do ruído em um processo de invasão populacional, problema de grande importância tanto do ponto de vista econômico como ecológico.

Referências Bibliográficas

ALLEN, L. J. S. **An Introduction to stochastic processes with applications to biology**. New Jersey: Pearson, 2003.

ALLEN, L. J. S. **An Introduction to mathematical biology**. New Jersey: Pearson, 2007.

BRÄNNSTRÖM, A. SUMPTER, D. J. T. **Stochastic analogues of deterministic single-species population models**, *Theoretical Population Biology*, p. 442-451, 2006.

COMINS, H. N.; HASSEL, M. P.; MAY, R. M. **The spatial dynamics of host-parasitoid systems**, *J. Anim Ecol.*, V. 61, p. 735-748, 1992.

DE-CAMINO-BECK, T.; LEWIS, M. A. **Invasion with stage-structured coupled map lattices: application to the spread of scentless chamomile**, *Ecological Modelling* 220, p. 3394-3403, 2009.

EDELSTEIN-KESHET, L. **Mathematical Models in Biology**. Birkhauser Mathematical Series, 1988.

FIGUEIREDO, D. G. de **Análise de Fourier e equações diferenciais parciais**. Rio de Janeiro: IMPA, 2012.

HASSELL, M. P.; COMINS, H. N.; MAY, R. M. **Spatial structure and chaos in insect population dynamics**, *Nature*, V. 353, p. 255-258, 1991.

HEINO, M.; RIPA, J.; KAITALA, V. **Extinction risk under coloured environmental noise**, *Ecography* 23, V., p. 177-184, 2000.

KAITALA, V.; YLIKARJULA J.; RANTA E.; LUNDBERG P. **Population dynamics and the colour of environmental noise**, *Proc. R. Lond. B*, V. 264, p. 943-948, 1997.

LIN, C. C.; SEGEL, L. A. **Mathematics Applied to Deterministic Problems in the Natural Sciences**. Washington: Editor: Robert E. O'Malley Jr., University of de Washington Seattle, 1994.

MALCHOW, H.; PETROVSKII, S. V.; VENTURINO, E. **Spatiotemporal patterns in ecology and epidemiology: theory, models, and simulations**. London: Chapman & Hall/CRC Press, 2008.

MÉNDEZ, V.; CAMPOS, D.; BARTUMEUS, F. **Stochastic Foundations in Movement Ecology. Anomalous Diffusion, Front Propagation and Random Searches**. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2014.

MELBOURNE, B. A.; HASTINGS, A. **Extinction risk depends strongly on factors contributing to stochasticity**, *Nature*, V. 454, p. 100-103, 2008.

MISTRO, D. C.; RODRIGUES, L.A.D.; VARRIALE, M. C. **The role of spacial refuges in coupled map lattice model for host-parasitoid systems**, *Bulletin of Mathematical Biology* 71, p. 1934-1953, 2009.

MORALES, J. M.; **Viability in a pink environment: why "white noise" models can be dangerous**, *Ecology Letters* 2, p. 228-232, 1999.

PETROVSKII, S. V.; MOROZOV, A.Y.; LI, B. L. **Regimes of biological invasion in a predator-prey system with the Allee effect**, *Bulletin of Mathematical Biology* 71, V. 67, p. 637-661, 2005.

RIPA, J.; LUNDBERG, P. **Noise colour and the risk of population extinctions**, *Proc. R. Soc. Lond. B*, V. 263 ,p. 1751-1753, 1996.

RODRIGUES, L. A. D.; MISTRO, D. C.; PETROVSKII, S. **Pattern formation, long-term transients, and the Turing-Hopf Bifurcation in a Space- and Time-Discrete Predator-Prey System**, *Bull Math Biol*, p. 1812-1840, 2011.

RODRIGUES, L. A. D.; MISTRO, D. C.; PETROVSKII, S. **Pattern formation in a space-and time-discrete predator-prey system with a strong Allee effect**, *Theor Ecol*, V., p. 341-362, 2012.

RODRIGUES, L. A. D.; VARRIALE, M. C.; GODOY, W. A. C.; MISTRO, D. C. **Spatiotemporal dynamics of an insect population in response to chemical substances**, *Ecological Complexity*, p. 51-58, 2013.

SEGEL, L. A.; JACKSON, J. L. **Dissipative structure: An explanation and an ecological example.** J. Theor. Biol., V. 37, p. 545-559, 1972.

WHITE, S. M.; WHITE, K. A. J. **Relating coupled map lattices to integro-difference equations: dispersal-driven instabilities in coupled map lattices,** Journal of Theoretical Biology 235, p. 463-475, 2005.

Apêndice A

Apêndices

Neste apêndice vamos apresentar conceitos e resultados essenciais sobre Teoria de Probabilidade, necessários à compreensão das ideias contidas nesta dissertação.

Seja S um conjunto ou coleção de elementos ao qual faremos referência como *espaço amostral*, que consiste de todos os resultados possíveis de um experimento que apresenta alguma imprevisibilidade. O espaço amostral pode ser, por exemplo, $S = \{cara, coroa\}$, $S = \{1, 2, \dots\}$, $S = \{s/s \in [0, \infty)\}$. Cada elemento de S é chamado ponto amostral e cada subconjunto de S é denominado evento.

Assim, para especificar um modelo probabilístico para um experimento ou fenômeno que envolva um elemento casual, é necessário estabelecer um espaço amostral S , que pode ser discreto ou contínuo, e uma probabilidade $P_X(x)$ para cada ponto amostral de modo que seja possível determinar a probabilidade de um evento aleatório.

A.1 Variáveis aleatórias e Probabilidade

O termo variável aleatória diz respeito a algo que não pode ser determinado exatamente como se faz ao resolver uma equação. Sabemos, por exemplo, que é impossível determinar exatamente a quantidade de chuva (em mililitros) que irá cair num determinado local amanhã. Este é um exemplo de um evento aleatório devido à sua imprevisibilidade. Assim, uma variável aleatória está relacionada a eventos que não podem ser determinados exatamente mas que têm certa probabilidade de ocorrer.

Definição 1 *Uma variável aleatória X é uma função real definida no espaço amostral S , $X : S \rightarrow \mathfrak{R} = (-\infty, \infty)$, juntamente com uma função $P_X(x)$ que estabelece uma probabilidade a cada elemento $x \in S$. A função $P_X(x)$, para ser bem definida, deve satisfazer duas condições:*

- i) positividade: $P_X(x) \geq 0$ em todo espaço amostral S ;*
- ii) normalização: $\sum P_X(x) = 1$, com a soma sobre S .*

Se o conjunto X é finito ou infinitamente enumerável, então X é dito ser uma *variável aleatória discreta*. Por exemplo, se X representa a resposta à pergunta “Amanhã irá cho-

ver?” ou “Quantos dias irá chover essa semana?” Para a primeira pergunta temos duas respostas possíveis enquanto para a segunda, o número de resultados possíveis é 7. Diremos, então, que a variável estocástica X é discreta e uma probabilidade P pode ser associada a cada um dos possíveis resultados.

Por outro lado, se X representa a resposta à pergunta “Quantos mililitros de água irá chover amanhã?” Neste caso o número de resultados possíveis varia num intervalo contínuo. Então, dizemos que X é dito ser uma *variável aleatória contínua* e $P_X(x)$ é denominada função densidade de probabilidade de X (f. d. p.).

A.2 Função distribuição cumulativa

Definição 2 A *função distribuição cumulativa (f.d.c.)* de uma variável aleatória X é a função F definida em \mathfrak{R} com valores em $[0,1]$, $F : \mathfrak{R} \rightarrow [0,1]$, satisfazendo

$$F(x) = P_X((-\infty, x]) = \int_{-\infty}^x P_X(x)dx.$$

A distribuição cumulativa descreve como as probabilidades se acumulam, isto é, a probabilidade de encontrar X no intervalo $(-\infty, x]$.

Exemplo 1 Considere $A = \{1, 2, 3, 4, 5\}$ o espaço da variável aleatória X e $f(x) = 1/5$ para $x \in A$. A f.d.c. $F(x)$ de X satisfaz

$$F(x) = \begin{cases} 0, & x < 1, \\ 1/5, & 1 \leq x < 2, \\ 2/5, & 2 \leq x < 3, \\ \vdots & \\ 1, & 5 \leq x. \end{cases}$$

A.3 Função densidade de probabilidade

Definição 3 Suponha que X é uma variável aleatória contínua com função distribuição cumulativa F e existe uma função integrável não negativa f , $f : R \rightarrow [0, \infty)$ tal que

$$F(x) = \int_{-\infty}^x f(y)dy.$$

Então a função f é chamada de *função densidade de probabilidade (f.d.p.)* de X .

A f.d.p. de uma variável aleatória contínua pode ser usada para calcular a probabilidade associada com um resultado ou evento. Suponha que A é o espaço de X e $B \subset A$ é um evento. Então

$$P_X(X \in A) = \int_A f(x)dx = \int_{-\infty}^{\infty} f(x)dx = 1$$

e

$$P_X(X \in B) = \int_B f(x)dx. \quad (\text{A.1})$$

Em particular,

$$P_X(a \leq X \leq b) = \int_a^b f(x)dx = F(b) - F(a),$$

fornece a probabilidade de que o resultado esteja no intervalo (a, b) Além disso, se a função distribuição cumulativa é diferenciável, então

$$\frac{dF(x)}{dx} = f(x).$$

A.3.1 Momentos

Todas as informações estatísticas de uma variável aleatória X podem ser obtidas a partir de sua f.d.p. As informações contidas em uma f.d.p. podem ser reveladas através de quantidades chamadas momentos.

Definição 4 *O momento de ordem n de uma variável aleatória X é definido por*

$$E([X]^n) = \int_{\mathfrak{R}} x^n f(x)dx.$$

Assim, o momento de 1ª ordem $E(X) = \mu_X$ é chamado valor médio, média ou esperança de X . A variância ou dispersão

$$\sigma_X^2 = Var(X) = E([X - \mu_X]^2) = E(X^2) - \mu_X^2$$

corresponde ao quadrado do chamado desvio padrão.

A definição de média ou esperança de uma variável aleatória pode ser estendida à esperança de uma função de uma variável aleatória.

Conforme define Allen (2003):

Definição 5 *A esperança de uma variável aleatória pode ser estendida à esperança de uma função de uma variável aleatória. Suponha X uma variável aleatória contínua. Então a esperança de $u(X)$ é*

$$E(u(X)) = \int_{\mathfrak{R}} u(x)f(x)dx. \quad (\text{A.2})$$

A seguir, apresentamos algumas f.d.p. importantes que frequentemente são utilizadas nas aplicações e, em particular, em Biomatemática.

A.4 Distribuição Normal

Definição 6 *Uma variável aleatória contínua é dita seguir uma distribuição normal (também chamada distribuição Gaussiana) se a função densidade probabilidade tem a forma*

$$f(x) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left[-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}\right], -\infty < x < \infty,$$

onde μ e σ são constantes (Ver fig. A.1). A notação usada para a distribuição normal é $N(\mu, \sigma^2)$ e para o modelo normal $N(0, 1)$ onde $\mu = 0$ e $\sigma^2 = 1$.

A.5 Distribuição exponencial

Definição 7 *Uma distribuição exponencial é caracterizada pela função*

$$f(x) = \frac{\lambda}{2} \exp[-\lambda | x |]$$

onde λ é uma constante positiva (Ver fig. A.1).

A.6 Distribuição Uniforme

Definição 8 *A distribuição uniforme é a base para gerar um número aleatório, que é usado extensivamente em simulações numéricas de modelos estocásticos:*

$$f(x) = \begin{cases} \frac{1}{b-a}, & a \leq x \leq b, \\ 0, & \text{caso contrário,} \end{cases}$$

onde a e b são constantes. A distribuição uniforme é denotada como $U(a, b)$.

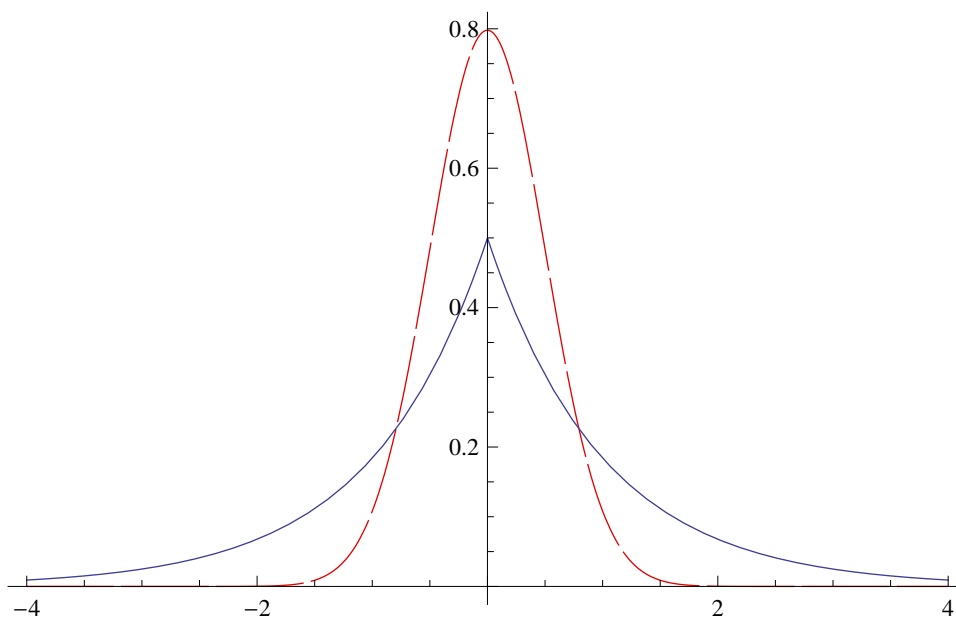


Figura A.1: Curva vermelha pontilhada corresponde a distribuição Normal ($\mu = 0$ e $\sigma^2 = 1$ variando no intervalo $[-4,4]$) e a curva azul corresponde a distribuição Exponencial ($\lambda = 1,7$ e x variando no intervalo $[-4,4]$)

A.7 Cálculo do fator $\exp\left[\frac{\zeta^2\sigma^2}{2}\right]$.

Consideramos:

$$u(x) = \exp[\zeta x] \quad (\text{A.3})$$

uma função de uma variável aleatória x em (A.2) e

$$f(x) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left[\frac{-(x-\mu)^2}{2\sigma^2}\right], \quad -\infty < x < \infty \quad (\text{A.4})$$

a função densidade de probabilidade normal com média μ e variância σ . Assim, substituindo em (A.4) μ por 0 e mantendo, por conveniência, σ temos:

$$f(x) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left[\frac{-x^2}{2\sigma^2}\right], \quad -\infty < x < \infty. \quad (\text{A.5})$$

Substituindo (A.5) e (A.3) em (A.2) obtemos:

$$E(\exp[\zeta x]) = \int_{\mathbb{R}} \exp[\zeta x] \cdot \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left[\frac{-x^2}{2\sigma^2}\right] dx.$$

Inicialmente resolvemos a integral indefinida:

$$\int \exp[\zeta x] \cdot \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left[\frac{-x^2}{2\sigma^2}\right] dx = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \int \exp[\zeta x] \cdot \exp\left[\frac{-x^2}{2\sigma^2}\right] dx$$

$$\int \exp[\zeta x] \cdot \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left[\frac{-x^2}{2\sigma^2}\right] dx = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \int \exp\left[\zeta x - \frac{x^2}{2\sigma^2}\right] dx$$

$$\int \exp[\zeta x] \cdot \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left[\frac{-x^2}{2\sigma^2}\right] dx = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \int \exp\left[\zeta x - \frac{x^2}{2\sigma^2} - \frac{\zeta^2\sigma^2}{2}\right] \cdot \exp\left[\frac{\zeta^2\sigma^2}{2}\right] dx$$

$$\int \exp[\zeta x] \cdot \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left[\frac{-x^2}{2\sigma^2}\right] dx = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left[\frac{\zeta^2\sigma^2}{2}\right] \int \exp\left[-\left(\frac{x}{\sqrt{2}\sigma} - \frac{\sqrt{2}\zeta\sigma}{2}\right)^2\right] dx$$

Assim, temos:

$$E(\exp[\zeta x]) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left[\frac{\zeta^2\sigma^2}{2}\right] \int_{-\infty}^{\infty} \exp\left[-\left(\frac{x}{\sqrt{2}\sigma} - \frac{\sqrt{2}\zeta\sigma}{2}\right)^2\right] dx \quad (\text{A.6})$$

Fazendo a troca de variáveis:

$$u = \frac{x}{\sqrt{2}\sigma} - \frac{\sqrt{2}\zeta\sigma}{2}$$

$$du = \frac{dx}{\sqrt{2}\sigma} \implies dx = \sigma\sqrt{2}du$$

e observando que

$$x \rightarrow -\infty \implies u \rightarrow -\infty \quad \text{e} \quad x \rightarrow +\infty \implies u \rightarrow +\infty ,$$

a integral do lado direito de (A.6) fica

$$\frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}}\sigma\sqrt{2} \exp\left[\frac{\zeta^2\sigma^2}{2}\right] \int_{-\infty}^{\infty} \exp[-u^2] du.$$

$$E(\exp[\zeta x]) = \frac{1}{\sqrt{\pi}} \exp\left[\frac{\zeta^2\sigma^2}{2}\right] \int_{-\infty}^0 \exp[-u^2] du + \frac{1}{\sqrt{\pi}} \exp\left[\frac{\zeta^2\sigma^2}{2}\right] \int_0^{\infty} \exp[-u^2] du.$$

Como $\exp[-u^2]$ é uma função par

$$\int_{-\infty}^{\infty} \exp[-u^2] du = 2 \int_0^{\infty} \exp[-u^2] du.$$

Logo:

$$\frac{1}{\sqrt{\pi}} \exp\left[\frac{\zeta^2\sigma^2}{2}\right] \int_{-\infty}^{\infty} \exp[-u^2] du = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \exp\left[\frac{\zeta^2\sigma^2}{2}\right] \int_0^{\infty} \exp[-u^2] du. \quad (\text{A.7})$$

Usando a função erro, definida como

$$\text{erf}(u) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^u \exp[-s^2] ds$$

a integral à direita de (A.7) fica

$$\exp\left[\frac{\zeta^2\sigma^2}{2}\right] \cdot \lim_{u \rightarrow \infty} \text{erf}(u).$$

Assim,

$$E(\exp[\zeta x]) = \exp\left[\frac{\zeta^2\sigma^2}{2}\right],$$

pois $\lim_{u \rightarrow \infty} \text{erf}(u) = 1$ (FIGUEIREDO, 2012, p.243).