

Universidade Federal de Santa Maria
Centro de Ciências Naturais e Exatas
DEPARTAMENTO DE MATEMÁTICA

Perseguição e Fuga em Modelos Presa-Predador

Priscila Azevedo da Silveira †
Mestrado em Matemática - Santa Maria - RS

Orientadora: Diomar Cristina Mistro

†Este trabalho teve apoio financeiro da CAPES.

Perseguição e Fuga

em Modelos Presa-Predador

Este exemplar corresponde à redação final da dissertação devidamente corrigida e defendida por **Priscila Azevedo da Silveira** e aprovada pela comissão julgadora.

Santa Maria, 04 de Março de 2010.

Profa. Dra. **Diomar Cristina Mistro.**
Orientadora

Banca examinadora:

Profa. Dra. Diomar Cristina Mistro (Orientadora, CCNE - UFSM)

Profa. Dra. Maria Cristina Varriale

Profa. Dra. Rosemaira Dalcin Copetti

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Matemática, UFSM, como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre em Matemática.**

Aos meus pais, Luiz Carlos e Neusa,
meus maiores e eternos mestres.

Agradecimentos

Ao concluir este trabalho gostaria de agradecer...

À minha mãe que sempre acreditou em mim.

Ao meu pai, que sempre me fez ter os pés no chão.

À Profa. Diomar, pela dedicação, empenho e amizade na orientação deste trabalho.

Ao Prof. Luiz, pelo apoio e incentivo ao longo desta pesquisa.

À amiga Carina, pela eterna amizade que construímos ao longo deste curso.

Ao Vinícius, pela compreensão, apoio e carinho, mesmo estando longe.

À minha família e aos meus amigos que sempre estiveram presentes.

À Profa. Rosemaira, que foi muito disposta em me ajudar com as figuras.

Ao Prof. Wesley, pela boa vontade ao fornecer alguns exemplos biológicos presentes neste trabalho.

Aos professores do Programa, pelo conhecimento transmitido.

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

Resumo

Esta dissertação tem como objetivo principal, propor e analisar a dinâmica espaço-temporal de modelos presa-predador discretos que consideram a fuga e a perseguição de uma espécie com relação à outra. O modelo é formulado através de Redes de Mapas Acoplados, isto é, um sistema de equações a diferenças acopladas pela dispersão. Consideramos que as presas apresentam crescimento dependente da densidade e resposta funcional Holling do tipo I. Os predadores vão à extinção na ausência das presas. Para analisar os efeitos da movimentação por taxa sobre os resultados do modelo, apresentamos inicialmente um esquema de movimentação por difusão. Em seguida, formulamos uma regra de dispersão que leva em consideração apenas informações locais. Apresentamos finalmente, um esquema para descrever uma prospecção quase local, isto é, quando os indivíduos coletam informações em uma vizinhança da posição em que se encontram.

Realizamos simulações dos modelos para diversas combinações de regras de movimentação e comparamos os resultados de diferentes situações. Concluímos que o comportamento de movimentação de presas e predadores tem um papel relevante na sua dinâmica espaço-temporal e não pode ser ignorado na modelagem destes sistemas.

Abstract

The main purpose of this dissertation is to propose and analyze the effects of pursuit and evasion on predator-prey spatiotemporal dynamics. We use a Coupled Map Lattices formulation in which a system of difference equations is coupled by dispersal. We consider that prey population present density dependent growth and suffer linear predation. Predators go to extinction in the absence of preys. In order to analyze the effects of taxis movement on the results of the model, we initially present a simple diffusion scheme for dispersal. Then, we formulate a dispersal rule that takes into account only local information, which leads to a taxis flux. Finally, in order to describe a quasi-local search, that is, when individuals collect information in a neighborhood of their current position, we present a third scheme of movement.

We developed numerical simulations for several parameter sets and different combinations of the dispersal scheme and compared the results. We conclude that the dispersal behavior of predators and preys plays a crucial role on their spatiotemporal dynamics and hence can not be omitted when modeling predator-prey interactions.

Sumário

Introdução	1
1 Modelos Presa-Predador com Taxia	5
1.1 A equação de Conservação	5
1.1.1 Fluxo Difusivo	7
1.1.2 Fluxo por Taxia	8
1.2 Modelos Contínuos de Reação-Difusão-Taxia	10
1.3 Modelos Discretos de Reação-Difusão-Taxia	12
2 Redes de Mapas Acoplados no Sistema Presa-Predador	17
2.1 Modelo Presa-Predador: Dinâmica Local	17
2.2 Modelo Presa-Predador com Difusão	24
2.2.1 Descrição do Modelo	24
2.3 Simulações	27
2.3.1 Dinâmica Local \times Modelo com Dispersão	27
2.3.2 Instabilidade Difusiva no Modelo Presa-Predador	31
2.3.3 Ondas Espirais	39
2.4 Conclusões	41
3 Modelo Presa-Predador com Taxia Local	42
3.1 Formulação do Modelo	43
3.2 Simulações	47
3.2.1 Modelo sem Reação	47
3.2.2 Modelo com Movimentação e Reação	48
3.3 Conclusões	64

4	Modelo Presa-Predador com Taxia Quase Local	66
4.1	Regras de Movimentação	66
4.1.1	Movimentação dos Predadores	67
4.1.2	Movimentação das Presas	70
4.2	Formulação do Modelo	72
4.3	Simulações	72
4.3.1	Difusão \times Taxia Quase Local	73
4.3.2	Taxia Local \times Taxia Quase Local	83
4.3.3	Diversidade de Resultados em um Mesmo Cenário	87
4.4	Conclusões	91
	Conclusões	92
	Apêndice A	95
	Apêndice B	100
	Referências Bibliográficas	107

Introdução

A sobrevivência de muitos organismos, desde bactérias até mamíferos, depende de sua habilidade em localizar alimento, evitar predadores e atrair parceiros, o que exige o processamento de uma grande variedade de sinais internos e externos. Assim, a capacidade de migrar em resposta a determinados sinais desempenha um papel crucial para uma grande variedade de espécies (Hillen & Painter, 2009).

A palavra *taxia* originou-se da palavra grega “*taxis*”, a qual significa combinar (arranjar, organizar). A *taxia* ocorre quando indivíduos mudam seus padrões de movimento em resposta a algum estímulo. Ela pode ser caracterizada como positiva ou negativa, dependendo se ela é em direção ao estímulo externo que afeta o padrão de movimento ou na sua direção oposta (Chakraborty et al., 2007). No caso da *taxia* ser negativa, chamamos de anti-*taxia*. Além disso, quando o indivíduo percebe apenas informações locais, dizemos que a *taxia* é local.

Existem inúmeros exemplos de animais que são atraídos por diferentes tipos de estímulos. Por exemplo, fontes luminosas (fototaxia) ou de calor, agrupamentos de indivíduos da mesma espécie, altas concentrações de nutrientes, qualidade do alimento, etc (Rodrigues, 1998). O movimento dos predadores em resposta à densidade de presas é frequentemente chamado de presa-*taxia* (Chakraborty et al., 2007). Por outro lado, há casos em que os organismos são repelidos por influências negativas do estímulo, por exemplo, um ambiente com altas temperaturas ou concentrações muito altas de coespecíficos (algumas plantas, quando atacadas por insetos, ativam genes de defesa para produzir substâncias protetoras).

Um dos tipos mais estudados de *taxia* é a quimiotaxia (Segel, 1984). O processo de quimiotaxia ocorre quando indivíduos se locomovem de acordo com a distribuição de uma substância química. Em seu modelo clássico da década de 70, Keller e Segel analisam o fenômeno de agregação de amebas (*Dictyostelium discoideum*) atraídas para regiões de maior concentração de uma substância química chamada adenosina

monofosfato cíclica que é secretada pelas próprias amebas (Rodrigues, 1998).

Na literatura especializada, muitos modelos parasitóide-hospedeiro (ou presa-predador) consideram que os parasitóides (predadores) procuram por seus hospedeiros (presas) aleatoriamente (Hassell et al., 1991). Esta hipótese é matematicamente prudente pois simplifica o modelo, mas é biologicamente simplista. Predadores tendem a se agregar nas regiões de maior concentração de presas como resultado de uma procura não aleatória. Assim como presas tendem a se agregar em regiões de menor concentração de predadores (Hassell, 2000).

A localização frequentemente depende de estímulos visuais ou olfativos que podem estar relacionados com a densidade das espécies. Os brotos avermelhados do *Pinus sylvestris* atraem mais o parasitóide *Itopectis conquisitor* que os verdes por estarem infestados de seu hospedeiro, a mariposa *Rhyacionia buoliana*. Algumas vezes, a atração ocorre sobre distâncias consideráveis. Há, também, exemplos de parasitóides que são atraídos pelos feromônios sexuais de seus hospedeiros, além de casos de orientação acústica (Hassel, 2000).

A mariposa do bicho-da-seda (*Bombyx mori*) consegue perceber o apelo sexual de seu parceiro a quilômetros de distância e movimentar-se em direção à substância atratora (Murray, 1977). Outros insetos, como os pulgões, quando atacados liberam um tipo de feromônio. Se liberarmos em uma plantação infestadas por pulgões uma substância que imita este feromônio, podemos fazer com que eles abandonem as plantas e além disso fiquem mais expostos à ação dos predadores. Esta, portanto, pode ser uma boa alternativa aos pesticidas convencionais (Rodrigues, 1998).

Um caso de orientação acústica é o canto das cigarras (som provocado pela vibração de duas membranas do abdome do macho). A função do canto é reunir a população de modo que se formem pequenos grupos, aumentando o número de encontros entre machos e fêmeas. Porém, este mesmo som que produz a agregação dos indivíduos da espécie atrai também um parasita da cigarra, chamado *Colcondamyia auditrix* (Hassell, 1978).

Nos últimos anos muitos autores têm se dedicado à análise dos efeitos da movimentação por taxia de presas (fuga) e predadores (perseguição) sobre sua dinâmica espaço-temporal devido ao importante papel que este processo desempenha em uma grande variedade de fenômenos. Os trabalhos de Biktashev et al. (2004), Tyutyunov et al. (2007) e Chakraborty et al. (2007) analisam sistemas de equações diferenciais parciais, enquanto McCann et al. (2000), Bell et al. (2009), Bommarco et al. (2007)

e Li et al. (2005) utilizam modelos discretos.

Nas últimas décadas, muitos modelos têm surgido como alternativa aos modelos contínuos de reação-difusão. Em modelos de reação-difusão há basicamente três tipos de variáveis: a densidade populacional, o espaço e o tempo. Cada uma delas pode ser tratada como contínua ou discreta. Assim, diferentes tipos de modelos podem surgir de acordo com as características do problema.

Modelos de equações diferenciais parciais consideram a densidade populacional, o tempo e o espaço como sendo contínuos. Em determinadas situações, uma formulação alternativa pode ser mais adequada. Para muitas espécies, animais e vegetais, os eventos reprodutivos ocorrem em etapas bem definidas de tempo. Por exemplo, plantas anuais e muitas espécies de aves e mamíferos. O intervalo de tempo entre os eventos reprodutivos depende da espécie, sendo que pode haver sobreposição de gerações ou não. Nestes casos, o tempo deve ser considerado discreto e uma formulação através de equações a diferenças é mais apropriada (Edelstein, 1988; Murray, 1993; Allen, 2007).

Por exemplo, se a população apresenta características sazonais (tempo discreto), a dinâmica pode ser modelada pelo acoplamento espacial de equações a diferenças chamadas Redes de Mapas Acoplados (“Coupled Map Lattices”) as quais serão abordadas no Capítulo 2. Este tipo de modelo considera o tempo e o espaço discretos e a densidade contínua.

A análise de padrões espaciais e temporais resultantes de interações biológicas pode ser facilmente desenvolvida através de modelos discretos para simulações (Solé & Bascompte, 2006). Hipóteses sobre o comportamento dos indivíduos bem como a heterogeneidade espacial podem ser incorporadas e testadas.

Neste trabalho formulamos, analisamos qualitativamente e simulamos numericamente modelos discretos presa-predador espacialmente distribuídos do tipo Redes de Mapas Acoplados que consideram a movimentação de taxa para presas e predadores. Analisamos os efeitos do movimento orientado de uma espécie com relação à outra sobre sua dinâmica espaço temporal. Nosso objetivo é discutir as previsões resultantes de modelos (teóricos) que consideram a movimentação de taxa. Pretendemos avaliar a relevância deste processo na modelagem das interações presa-predador.

No Capítulo 1, fazemos uma breve descrição de alguns modelos contínuos e discretos que descrevem a perseguição e a evasão em sistemas presa-predador.

Apresentamos, no Capítulo 2, a formulação do modelo presa-predador discreto

especialmente distribuído via Redes de Mapas Acoplados. Consideramos, neste capítulo, movimentação por difusão e desenvolvemos simulações numéricas para analisar os resultados.

Sob a hipótese de que os indivíduos realizam prospecção local, propomos um esquema de movimentação que leva em consideração apenas a densidade local de presas e predadores. Assim, apresentamos um modelo presa-predador com taxia local de uma espécie com relação à outra. Este modelo, bem como as simulações que comparam os resultados para diferentes escolhas dos parâmetros, são apresentados no Capítulo 3.

No Capítulo 4, apresentamos e analisamos um modelo no qual presas e predadores podem detectar a presença da outra espécie em uma vizinhança da região em que se encontram. Isto é, neste capítulo, consideramos que uma ou ambas as espécies se movimentam por taxia quase local. Simulações numéricas comparam os resultados dos diferentes modelos estudados.

Finalmente, reservamos as conclusões para uma discussão geral dos resultados e considerações sobre aplicações e trabalhos futuros.

Capítulo 1

Modelos Presa-Predador com Taxia

Neste capítulo começamos por apresentar alguns modelos presa-predador contínuos que analisam os efeitos da taxia de presas e predadores. Descrevemos, inicialmente, a equação de conservação e, em seguida, apresentamos os fluxos difusivo e por taxia, que constituem ingredientes básicos para os modelos contínuos de equações diferenciais parciais. Finalmente, apresentamos alguns modelos presa-predador discretos que levam em consideração a movimentação por taxia.

1.1 A equação de Conservação

Equações diferenciais parciais que descrevem movimentação e redistribuição espacial de animais, células ou moléculas são obtidas, fundamentalmente, por meio de princípios de conservação.

Vamos agora deduzir uma equação diferencial que descreve as mudanças na distribuição espacial dos indivíduos. Para isso consideremos inicialmente as seguintes hipóteses:

- o movimento dos indivíduos ocorre em um espaço unidimensional (por exemplo, em um tubo);
- a área da seção transversal do tubo é constante ao longo de todo o seu comprimento.

Consideramos que x representa a distância ao longo do tubo para alguma posição arbitrária. Fixemos um intervalo entre x e $x + \Delta x$, no qual as mudanças de concentração ocorrem de acordo com duas possibilidades: o fluxo de indivíduos para dentro e para fora do intervalo e os processos de aparecimento e desaparecimento de indivíduos. Então, obtemos a seguinte relação:

$$\begin{pmatrix} \text{Taxa de} \\ \text{variação} \\ \text{na densidade} \\ \text{de indivíduos} \\ \text{em } (x, x + \Delta x) \\ \text{por unidade} \\ \text{de tempo} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \text{Taxa de} \\ \text{indivíduos} \\ \text{que} \\ \text{entram em} \\ \text{(} x, x + \Delta x \text{)} \\ \text{por unidade} \\ \text{de tempo} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \text{Taxa de} \\ \text{indivíduos} \\ \text{que} \\ \text{saem de} \\ \text{(} x, x + \Delta x \text{)} \\ \text{por unidade} \\ \text{de tempo} \end{pmatrix} \pm \begin{pmatrix} \text{Taxa local de} \\ \text{degradação} \\ \text{ou criação de} \\ \text{indivíduos por} \\ \text{unidade de tempo} \end{pmatrix}. \quad (1.1)$$

Vamos ainda definir as seguintes quantidades:

- $\rho(x, t)$ = concentração de indivíduos (número por unidade de volume) em (x, t) ;
- $J(x, t)$ = fluxo de indivíduos em (x, t) = número de indivíduos atravessando uma unidade de área em x na direção positiva por unidade de tempo;
- $\phi(x, t)$ = densidade de nascimentos/mortes = número de indivíduos que nascem ou morrem por unidade de volume em (x, t) = termo de reação.

Chamamos de $J(x, t)$ e $J(x + \Delta x, t)$ os fluxos de indivíduos através das seções transversais em x e $x + \Delta x$. Além disso, ΔV é o elemento de volume de comprimento Δx , ou seja, $\Delta V = A\Delta x$, onde A é a área da seção transversal do tubo.

Observando que todos os termos da equação proveniente da relação (1.1) devem ter as mesmas unidades de medida, neste caso, número de indivíduos por unidade

de volume por unidade de tempo, segue que:

$$\frac{\partial}{\partial t} [\rho(x, t)A\Delta x] = J(x, t)A - J(x + \Delta x, t)A \pm \phi(x, t)A\Delta x. \quad (1.2)$$

Dividindo todos os termos da equação (1.2) por $A\Delta x$ e tomando o limite quando $\Delta x \rightarrow 0$, obtemos a equação:

$$\frac{\partial \rho(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial J(x, t)}{\partial x} \pm \phi(x, t).$$

Esta é a chamada *equação de conservação (ou equação de balanceamento unidimensional)*.

As dimensões dos termos desta equação correspondem a:

$$\frac{\text{densidade}}{\text{tempo}} = -\frac{\frac{\text{densidade} \cdot \text{distância}}{\text{tempo}}}{\text{distância}} \pm \frac{\text{densidade}}{\text{tempo}}.$$

Ela basicamente contabiliza o aparecimento e o desaparecimento de indivíduos em uma região considerada. Pode ser aplicada a inúmeros problemas específicos. Basta estabelecermos os termos J e ϕ de modo a capturar as principais características dos mecanismos de movimentação e de reprodução dos indivíduos. O tipo de equação irá depender das escolhas para os termos de fluxo e reação.

As três formas clássicas para a função densidade de fluxo mais empregadas na formulação de modelos para a dispersão de indivíduos biológicos são: difusão, convecção e taxa. Vamos apresentar os fluxos de difusão e taxa, que são os tipos de fluxo de interesse nesta dissertação.

1.1.1 Fluxo Difusivo

A difusão é um dos mais importantes mecanismos de transporte utilizados por organismos biológicos (Holmes et al., 1994). A equação de difusão é uma descrição macroscópica de um movimento regular coletivo supondo que o movimento dos indivíduos é realizado de maneira completamente aleatória e independente, isto é, sem interação entre os indivíduos. Claramente, esta hipótese não é satisfeita quando se

trata de indivíduos biológicos. Apesar disso, em muitos casos, o padrão de espalhamento da população na escala macroscópica é indistinguível do padrão difusivo, o que justifica sua aplicação nestes casos (Mistro, 1998).

Vamos definir a função fluxo $J(x, t)$ para o caso em que a dispersão dos indivíduos ocorre por difusão. A Lei de Fick estabelece que o fluxo previsto para o movimento aleatório é aproximadamente proporcional ao gradiente local da concentração de indivíduos (Edelstein, 1988), ou seja,

$$J = -D \cdot \nabla \rho,$$

onde D é um valor constante que representa o coeficiente de difusão.

No caso unidimensional temos

$$J(x, t) = -D \cdot \frac{\partial}{\partial x} \rho(x, t).$$

Portanto, a seguinte equação contínua descreve o comportamento de um grupo de indivíduos, que se dispersa através de um fluxo difusivo e reage de acordo com a função ϕ , na posição x , em um instante t :

$$\frac{\partial \rho(x, t)}{\partial t} = D \cdot \frac{\partial^2}{\partial x^2} \rho(x, t) \pm \phi(x, t).$$

Neste caso, a dimensão do parâmetro D corresponde a:

$$\frac{(\text{distância})^2}{\text{tempo}}.$$

Quando a interação com o meio e/ou com outros indivíduos ou espécies não for desprezível, é necessário incluir novos termos de movimentação.

1.1.2 Fluxo por Taxia

Em muitas espécies, os indivíduos têm seu movimento orientado por algum estímulo. Nestas situações, os indivíduos dispõem de mecanismos de percepção de gradientes de concentração da substância ou agente atrator (repelente), o que os leva a se

movimentar na direção do gradiente. Neste caso, dizemos que a dispersão ocorre por taxia.

Para definir o fluxo por taxia dos indivíduos vamos considerar uma função $\sigma(x, t)$ que representa alguma fonte de atração para os indivíduos. Esta força atrativa “puxa” os indivíduos para o local de maior concentração. A direção e a magnitude do movimento serão determinados pelo gradiente de σ (por exemplo, $\alpha \nabla \sigma$ para algum escalar positivo α). Portanto o fluxo líquido nesta direção será

$$J(x, t) = \rho(x, t) \alpha \nabla \sigma(x, t).$$

Em uma dimensão, temos simplesmente

$$J(x, t) = \rho(x, t) \alpha \frac{\partial}{\partial x} \sigma(x, t).$$

Substituindo na equação de conservação, obtemos a seguinte equação unidimensional para a variação espaço-temporal da densidade ρ em relação ao atrator σ :

$$\frac{\partial \rho(x, t)}{\partial t} = - \frac{\partial}{\partial x} \left\{ \left[\alpha \frac{\partial}{\partial x} \sigma(x, t) \right] \rho(x, t) \right\} \pm \phi(x, t), \quad (1.3)$$

onde a dimensão do parâmetro α é dada por

$$\frac{(\textit{distância})^2}{(\textit{densidade da substância atratora}) \cdot \textit{tempo}}.$$

Esta é, portanto, a equação contínua unidimensional que representa o comportamento de um grupo de indivíduos que se dispersa de maneira orientada, em direção a uma fonte de atração, na posição x , em um instante t .

Pode ocorrer de $\sigma(x, t)$ ser uma fonte de repulsão para os indivíduos. Neste caso temos uma força repulsiva, que expulsa os indivíduos do local e, o movimento é chamado de anti-taxia. Então, a direção e a magnitude do movimento serão determinados por $\alpha \nabla \sigma$, onde α é um escalar negativo.

1.2 Modelos Contínuos de Reação-Difusão-Taxia

O modelo de Keller-Segel (1970, 1971) para quimiotaxia constitui a pedra fundamental para a modelagem matemática da quimiotaxia. A simplicidade e a capacidade de reproduzir as características fundamentais de populações sujeitas à quimiotaxia fizeram com que suas equações fossem amplamente utilizadas em modelos envolvendo movimento orientado.

Em resposta à falta de alimento, as amebas *Dictyostelium discoideum* iniciam um processo de agregação conduzido pela liberação de uma substância química chamada adenosina monofosfato cíclica (AMPc) e pela migração na direção de gradientes desta substância. A população de amebas, portanto, apresenta um movimento aleatório associado a um movimento de taxia com relação à substância atratora. A substância atratora, por sua vez, se difunde por difusão, é produzida pelas amebas e se degrada a uma taxa constante. Com essas hipóteses, as equações de Keller-Segel são:

$$\begin{aligned}\frac{\partial a}{\partial t} &= \nabla \cdot (D_1 \nabla a) - \nabla \cdot (a \chi \nabla c), \\ \frac{\partial c}{\partial t} &= \nabla \cdot (D_2 \nabla c) + \alpha a - kc,\end{aligned}$$

onde a é a densidade de amebas, c é a concentração de AMPc e χ, D_1, D_2, α e k são constantes. O processo de agregação das amebas é analisado a partir da quebra da estabilidade do estado de equilíbrio homogêneo das amebas e da substância atratora (Rodrigues, 1998; Edelstein, 1988).

Sistemas contínuos de reação-difusão-taxia têm sido muito utilizados na análise de interações presa-predador. Muitos pesquisadores têm desenvolvido trabalhos em torno deste tema, de modo que o fluxo de taxia proposto originalmente por Keller-Segel (1970) tem sido amplamente aplicado em dinâmicas de populações que apresentam movimento orientado.

Um exemplo se encontra no trabalho desenvolvido por Biktashev et al. (2004). Eles analisam o modelo presa-predador de busca-evasão, descrito pelo sistema:

$$\begin{cases} \frac{\partial P}{\partial t} = f(P, Z) + D \nabla^2 P + h_- \nabla \cdot (P \nabla Z), \\ \frac{\partial Z}{\partial t} = g(P, Z) + D \nabla^2 Z + h_+ \nabla \cdot (Z \nabla P), \end{cases}$$

onde $P(x, y, t)$ e $Z(x, y, t)$ são as densidades das populações de presas e predadores, h_- é o coeficiente determinante da taxia da presa dependendo do gradiente dos predadores (evasão), h_+ é o coeficiente determinante da taxia do predador dependendo do gradiente das presas (busca) e D é o coeficiente de difusão das duas espécies. Os termos de “cinética” f e g que descrevem a interação local das espécies, são dados por:

$$\begin{cases} f(P, Z) = \beta P(1 - P) - \frac{ZP^2}{P^2 + v^2}, \\ g(P, Z) = \gamma \frac{ZP^2}{P^2 + v^2} - wZ. \end{cases}$$

Na ausência de predadores, as presas crescem até uma capacidade suporte. Na presença destes ocorre a resposta funcional Holling do tipo III, ou seja, os predadores são pouco eficientes quando a densidade de presas é baixa (Kot, 2001). Os autores analisam o modelo por meio de simulações numéricas considerando um domínio retangular com fluxo zero nas fronteiras.

Eles comparam os resultados obtidos nas simulações deste modelo com resultados referentes a modelos unidimensionais deste mesmo tipo e a modelos de reação-difusão com esta mesma cinética. Este sistema presa-predador bidimensional excitável de reação-difusão-taxia apresenta novas propriedades com relação a outros modelos presa-predador. Mesmo para termos de taxia (busca/evasão) relativamente pequenos o sistema apresenta ondas espirais instáveis, sendo que na ausência destes termos tais ondas seriam estáveis (Biktashev et al., 2004). Se os termos de taxia são suficientemente grandes, o comportamento do sistema é inteiramente diferente do caso unidimensional e não é mais dominado por processos de geração de ondas espirais como no modelo de reação-difusão com esta mesma cinética. Os autores obtiveram um comportamento espacial complexo com formação e destruição de ondas espirais, dilatação das pontas das ondas, quebra de ondas resultando em uma atividade espacial auto-sustentada, fenômeno desconhecido em modelos de reação-difusão (Biktashev et al., 2004).

Os autores concluem que a inclusão da taxia pode produzir resultados completamente distintos daqueles obtidos por equações de reação-difusão.

Um outro modelo interessante de difusão-taxia foi desenvolvido por Tyutyunov et al. (2007). Eles consideram um modelo alternativo de busca-evasão para descrever

a dispersão de populações de presas e predadores. O modelo é formado pelo sistema

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial N}{\partial t} = -\nabla \cdot (Nv_N) + \delta_N \Delta N, \\ \frac{\partial P}{\partial t} = -\nabla \cdot (Pv_P) + \delta_P \Delta P, \\ \frac{\partial v_N}{\partial t} = -k_N \nabla P + \delta_{v_N} \Delta v_N, \\ \frac{\partial v_P}{\partial t} = k_P \nabla N + \delta_{v_P} \Delta v_P. \end{array} \right.$$

com fluxo zero nas fronteiras, onde N e P são as densidades de presas e predadores respectivamente; v_P é a “velocidade” dos predadores perseguindo as presas (taxia positiva); v_N é a “velocidade” das presas fugindo dos predadores (taxia negativa); $k_N, k_P > 0$. Este é um modelo de difusão-taxia, pois descreve apenas a dispersão e não considera a interação entre as espécies. Ele difere em um aspecto interessante dos modelos convencionais de difusão-taxia. Ao invés de assumir que a “velocidade” de uma espécie é determinada pelo gradiente de densidade da outra, eles assumem que a aceleração do movimento é determinada pelo gradiente da outra população. Segundo Tyutyunov et al. (2007), existem espécies bastante desenvolvidas, onde a aceleração pode ser considerada uma característica mais importante do que a velocidade. Justificam que a aceleração rápida pode ser a chave do sucesso, tanto para manobras de fuga das presas quanto para ataques dos predadores.

Uma análise linear do modelo mostra que o regime estacionário homogêneo torna-se instável a pequenas perturbações quando a taxia ou a população total são suficientemente altas.

1.3 Modelos Discretos de Reação-Difusão-Taxia

Descrevemos a seguir dois modelos recentes que utilizam o tempo e o espaço discretos para analisar o movimento orientado de presas e predadores.

McCann et al. (2000) exploram um modelo discreto com três sítios para uma

interação parasitóide-hospedeiro, representado pelo sistema:

$$\left\{ \begin{array}{l} H_{1,t+1} = (1 - d_H)[H_{1,t}G(H_{1,t})F(H_{1,t}, P_{1,t})] + \\ \quad + d_H[H_{2,t}G(H_{2,t})F(H_{2,t}, P_{2,t})], \\ P_{1,t+1} = (1 - d_P)H_{1,t}[1 - F(H_{1,t}, P_{1,t})] + \\ \quad + d_P H_{2,t}[1 - F(H_{2,t}, P_{2,t})], \\ H_{2,t+1} = (1 - 2d_H)[H_{2,t}G(H_{2,t})F(H_{2,t}, P_{2,t})] + \\ \quad + d_H \sum_{i \neq 2} [H_{i,t}G(H_{i,t})F(H_{i,t}, P_{i,t})], \\ P_{2,t+1} = (1 - 2d_P)H_{2,t}[1 - F(H_{2,t}, P_{2,t})] + \\ \quad + d_P \sum_{i \neq 2} H_{i,t}[1 - F(H_{i,t}, P_{i,t})], \\ H_{3,t+1} = (1 - d_H)[H_{3,t}G(H_{3,t})F(H_{3,t}, P_{3,t})] + \\ \quad + d_H[H_{2,t}G(H_{2,t})F(H_{2,t}, P_{2,t})], \\ P_{3,t+1} = (1 - d_P)H_{3,t}[1 - F(H_{3,t}, P_{3,t})] + \\ \quad + d_P H_{2,t}[1 - F(H_{2,t}, P_{2,t})], \end{array} \right. \quad (1.4)$$

para $i = 1, 2, 3$ onde $H_{i,t}$ e $P_{i,t}$ são as densidades de hospedeiros e parasitóides no sítio i no tempo t , $G(H_{i,t})$ é a taxa de crescimento dos hospedeiros na ausência de parasitóides e $[1 - F(H_{i,t}, P_{i,t})]$ é a fração de hospedeiros H_i parasitados por P_i . A dispersão é unidirecional e a fração de hospedeiros e parasitóides que se dispersa de cada sítio, a cada intervalo de tempo t , é constante dada por d_H e d_P , respectivamente.

Este modelo utiliza uma Rede de Mapas Acoplados simples com três sítios associados entre si. Redes de Mapas Acoplados são modelos onde o tempo e o espaço são representados por variáveis discretas enquanto as variáveis de estado são descritas por densidades contínuas (Rodrigues & Mistro, 2007). A dispersão ocorre entre os sítios mais próximos, ou seja, os sítios 1 e 3 não estão diretamente associados. Não há fluxo nas fronteiras, isto é, o número de indivíduos que sai é igual ao número de indivíduos que entra através das fronteiras.

Foram analisados inicialmente quatro casos biológicos diferentes de dinâmica vital dos indivíduos para o modelo:

- o crescimento da população de hospedeiros é logístico e a taxa de parasitismo é linear;
- o crescimento da população de hospedeiros é logístico e a taxa de parasitismo é representada por uma função saturada;
- o crescimento da população de hospedeiros é logístico com efeito Allee e a taxa de parasitismo é linear;
- o crescimento da população de hospedeiros é logístico com efeito Allee e a taxa de parasitismo é representada por uma função saturada.

Depois passam a considerar a fração de dispersão dependente da densidade para o parasitóide, ou seja, o parasitóide tem a dispersão orientada de acordo com algum estímulo. Este estímulo pode ser de agregação, quando a fração de dispersão depende da densidade do próprio parasitóide:

$$D_P = \left[d_P + d_A \left(\frac{P_i - P_{i-1}}{P_i + P_{i-1}} + \frac{P_i - P_{i+1}}{P_i + P_{i+1}} \right) \right],$$

ou de busca, quando a fração de dispersão depende da densidade do hospedeiro:

$$D_P = \left[d_P + d_\phi \left(\frac{H_i - H_{i-1}}{H_i + H_{i-1}} + \frac{H_i - H_{i+1}}{H_i + H_{i+1}} \right) \right].$$

Nas expressões acima, d_A e d_ϕ são a taxa máxima das componentes agregativa e de busca respectivamente, de dispersão para o parasitóide. Estas expressões substituem d_P em (1.4).

Por fim, eles descrevem um sistema ecológico real para o qual o modelo acima pode ser aplicado. Este sistema envolve uma espécie de mariposa (*Orgyia vetusta*) e um parasitóide, encontrados no litoral da Califórnia.

McCann et al. (2000) observam que se o coeficiente de dispersão do hospedeiro é pequeno com relação ao do parasitóide, ocorre a formação de padrões heterogêneos no espaço para os três últimos casos de dinâmica vital considerados, podendo ocorrer também explosões de parasitóides. Considerando a dispersão orientada, para comportamentos de agregação ou de busca suficientemente significativos do parasitóide, não ocorrem explosões localizadas das populações.

O modelo de McCann et al. (2000) utiliza uma Rede de Mapas Acoplados. Vamos considerar agora um Autômato Celular analisado por Bell et al. (2009). Autômatos Celulares são modelos matemáticos discretos de comportamento microscópico, que de acordo com um conjunto de regras têm o objetivo de produzir uma descrição macroscópica para um fenômeno (Rodrigues e Mistro, 2007). Um Autômato Celular (na sua forma mais simples) pode ser considerado um reticulado de sítios (células) no qual cada um deles é caracterizada por um estado discreto.

Bell et al. (2009) consideraram um Autômato Celular 30×30 para uma espécie de presas e uma espécie de predadores. Em cada intervalo de tempo presas e predadores têm uma probabilidade de deixar o sítio onde estão, dependendo das densidades de presas e predadores e do nível de recursos neste sítio. A movimentação tem quatro direções possíveis (exceto nos sítios que se localizam na fronteira do reticulado). Este é um modelo que analisa apenas o processo de movimentação dos indivíduos. A reprodução, a predação e a mortalidade por causas naturais não são consideradas.

As regras que determinam a movimentação dos predadores e das presas consideram:

- as emigrações per capita de presas e predadores do sítio i , E_{N_i} e E_{P_i} , são função dos números de presas (N_i), predadores (P_i) e recursos (capacidade do meio, K_i) neste sítio;
- é mais provável que as presas emigrem de um sítio se este sítio tiver pouco recurso (menor K), mais competição (maior N) ou mais risco de predação (maior P);
- é mais provável que predadores emigrem de um sítio se este sítio tiver mais competição (maior P), poucas presas ou pouco recurso para as presas.

De acordo com essas hipóteses:

$$E_{N_i} = \frac{aN_i + bP_i}{K_i} \text{ e } E_{P_i} = \frac{P_i}{cN_i + dK_i},$$

onde a, b, c e d são parâmetros positivos.

Os autores desenvolvem simulações para diversas combinações dos parâmetros e da distribuição dos recursos. Analisam, através de testes estatísticos, a associação entre predadores, presas e recursos. Em todas as simulações por eles realizadas, presas

e predadores estiveram positiva ou aleatoriamente associados, mas nunca negativamente. Em geral, as presas estavam positivamente associadas com os recursos e os predadores positivamente associados com as presas.

O modelo produz resultados esperados e contra-intuitivos com relação aos padrões espaciais para presas e predadores. Presas agrupam-se mais entre si se os recursos estão agregados, ocorrendo menos fuga dependente da densidade, com relação às outras presas e com relação aos predadores. A presença de predadores pode aumentar ou diminuir a agregação das presas, dependendo dos recursos e de quanto as presas evitam os predadores e outras presas (Bell et al., 2009).

Neste capítulo, apresentamos a equação diferencial parcial que descreve as mudanças na distribuição espacial de uma espécie de indivíduos, definindo os fluxos difusivo e por taxia. Além disso, tentamos expor através de alguns modelos específicos um pouco do que se tem estudado a respeito de modelos contínuos e discretos de reação-difusão-taxia que descrevem as interações espaço-temporal de sistemas presa-predador.

Capítulo 2

Redes de Mapas Acoplados no Sistema Presa-Predador

Neste capítulo apresentamos um modelo presa-predador discreto espacialmente estruturado cuja dinâmica foi proposta por Neubert et al. (1995). Incluímos a variação espacial através de Redes de Mapas Acoplados e, supomos que os indivíduos de ambas as espécies se movimentam por difusão simples.

Através de simulações numéricas, observamos que diferentes dinâmicas espaço-temporais podem ser obtidas dependendo dos valores dos parâmetros. Em particular, obtivemos padrões heterogêneos estáveis, típicos de muitos sistemas de reação-difusão.

2.1 Modelo Presa-Predador: Dinâmica Local

Consideramos uma dinâmica presa-predador na qual as presas, na ausência de predadores, crescem de acordo com a equação de Ricker (Neubert et al., 1995; Ricker, 1954; Allen, 2007; Neubert & Kot, 1992), isto é, a taxa de crescimento depende da densidade de modo que a população cresce até uma capacidade suporte. Os predadores não apresentam sobreposição de gerações e, na ausência de presas, vão à extinção.

Esta interação entre presas e predadores pode ser representada pelo seguinte

sistema de equações a diferenças:

$$\begin{cases} H_{t+1} = H_t \exp \left(a \left(1 - \frac{H_t}{k} \right) - cP_t \right), \\ P_{t+1} = dH_t P_t, \end{cases} \quad (2.1)$$

onde H_t é a densidade de presas na geração t , P_t é a densidade de predadores na geração t e a , c , d e k são parâmetros positivos.

Observamos que:

- $\exp \left(a \left(1 - \frac{H_t}{k} \right) \right)$ representa a taxa de crescimento per capita da população de presas, à medida que H_t aumenta o fator de crescimento decresce;
- a é a taxa de crescimento intrínseca das presas;
- k é a capacidade suporte das presas;
- c é o coeficiente de captura (predação);
- d é o coeficiente de eficiência de conversão do predador;
- $\exp(-cP_t)$ descreve a redução de presas per capita devido à predação;
- dH_t representa o crescimento per capita dos predadores devido ao consumo de presas, segundo a Lei de Ação das Massas (resposta funcional Holling do tipo I).

Para adimensionalizar o sistema, fazemos a seguinte mudança de variáveis:

$$P_t = \frac{p_t}{c},$$

$$H_t = kh_t,$$

e obtemos

$$\begin{cases} h_{t+1} = h_t \exp \left(a(1 - h_t) - p_t \right), \\ p_{t+1} = bh_t p_t, \end{cases} \quad (2.2)$$

onde h_t é a densidade adimensional de presas na geração t , p_t é a densidade adimensional de predadores na geração t , $b = kd$ e $a, b > 0$.

Vamos agora calcular, de forma mais simples, os pontos de equilíbrio deste sistema. Para isso fazemos $h_{t+1} = h_t = h^*$ e $p_{t+1} = p_t = p^*$ no sistema adimensional (2.2).

Vemos facilmente que há três pontos de equilíbrio (h_i^*, p_i^*) , $i = 0, 1, 2$:

- equilíbrio de extinção de ambas as espécies,

$$(h_0^*, p_0^*) = (0, 0);$$

- equilíbrio de extinção dos predadores,

$$(h_1^*, p_1^*) = (1, 0);$$

- equilíbrio de coexistência de presas e predadores,

$$(h_2^*, p_2^*) = \left(\frac{1}{b}, a \left(1 - \frac{1}{b} \right) \right).$$

A matriz jacobiana do sistema (2.2), representada por J , aplicada a cada ponto de equilíbrio (h^*, p^*) , é dada por:

$$J(h^*, p^*) = \begin{bmatrix} (1 - ah^*) \exp(a(1 - h^*) - p^*) & -h^* \exp(a(1 - h^*) - p^*) \\ bp^* & bh^* \end{bmatrix}.$$

Para analisarmos a estabilidade local dos pontos de equilíbrio deste sistema de equações a diferenças acopladas utilizamos o seguinte critério de estabilidade, cuja demonstração pode ser encontrada em Allen (2007), Edelstein (1988) e Kot (2001), entre outros.

Critério de Estabilidade para Sistemas de duas Equações a Diferenças:

O ponto de equilíbrio (h^*, p^*) do sistema não linear

$$\begin{cases} h_{t+1} = f(h_t, p_t), \\ p_{t+1} = g(h_t, p_t), \end{cases} \quad (2.3)$$

é localmente (assintoticamente) estável, isto é, os autovalores λ_i da matriz jacobiana J do sistema (2.3) avaliada no equilíbrio (h^*, p^*) satisfazem $|\lambda_i| < 1$ se, e somente se,

$$|Tr(J)| < 1 + \det(J) < 2. \quad (2.4)$$

O equilíbrio é instável se para algum autovalor λ_i temos $|\lambda_i| > 1$, isto é, se alguma das três inequações abaixo é satisfeita:

$$Tr(J) > 1 + \det(J), \quad (2.5)$$

$$Tr(J) < -1 - \det(J), \quad (2.6)$$

$$\det(J) > 1. \quad (2.7)$$

A desigualdade (2.5) ocorre quando um autovalor real é maior do que 1. Quando um autovalor real é menor do que -1 , a desigualdade (2.6) é válida e, finalmente, quando os autovalores complexos têm módulo maior do que 1, vale a desigualdade (2.7).

Aplicamos este critério de estabilidade aos pontos de equilíbrio do sistema (2.2).

Para o ponto de equilíbrio trivial temos:

$$J(0,0) = \begin{bmatrix} \exp a & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix},$$

portanto (h_0^*, p_0^*) é um ponto de equilíbrio instável para qualquer escolha dos parâmetros $a, b > 0$.

Para (h_1^*, p_1^*) , correspondente à extinção dos predadores, temos:

$$J(1,0) = \begin{bmatrix} 1 - a & -1 \\ 0 & b \end{bmatrix},$$

portanto (h_1^*, p_1^*) é um ponto de equilíbrio estável somente quando

$$0 < a < 2 \text{ e } 0 < b < 1. \quad (2.8)$$

Para (h_2^*, p_2^*) , ponto de coexistência das espécies, temos:

$$J\left(\frac{1}{b}, a\left(1 - \frac{1}{b}\right)\right) = \begin{bmatrix} 1 - \frac{a}{b} & -\frac{1}{b} \\ a(b-1) & 1 \end{bmatrix},$$

logo (h_2^*, p_2^*) é um equilíbrio estável para

$$0 < a < \frac{4b}{3-b} \text{ e } 1 < b < 2. \quad (2.9)$$

Quando observamos a Figura 2.1, podemos notar que X representa a região de estabilidade de (h_1^*, p_1^*) e Y representa a região de estabilidade de (h_2^*, p_2^*) . Nesta figura também são apresentadas as fronteiras das regiões de estabilidade, que são denotadas por γ , β , ρ e σ .

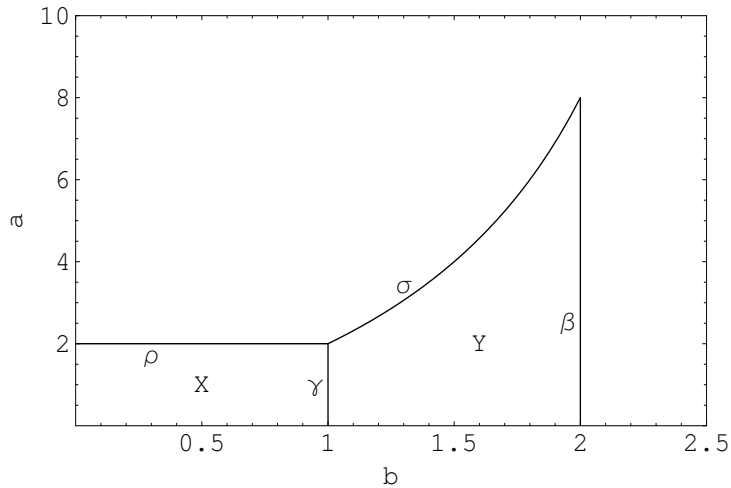


Figura 2.1: Regiões dos parâmetros a e b em que os pontos de equilíbrio (h_1^*, p_1^*) e (h_2^*, p_2^*) do sistema são estáveis.

A dinâmica das populações de presas e predadores muda à medida que variamos os parâmetros a e b . Uma maneira interessante de analisarmos seu comportamento é observarmos os diagramas de bifurcação com relação a cada parâmetro.

Um diagrama de bifurcação representa a solução de equilíbrio (das presas ou dos predadores) como função de um parâmetro (neste caso, a ou b). Podemos observar que ao atravessarmos uma das fronteiras γ , β , ρ e σ ocorre uma bifurcação, ou seja, uma mudança no comportamento qualitativo do sistema.

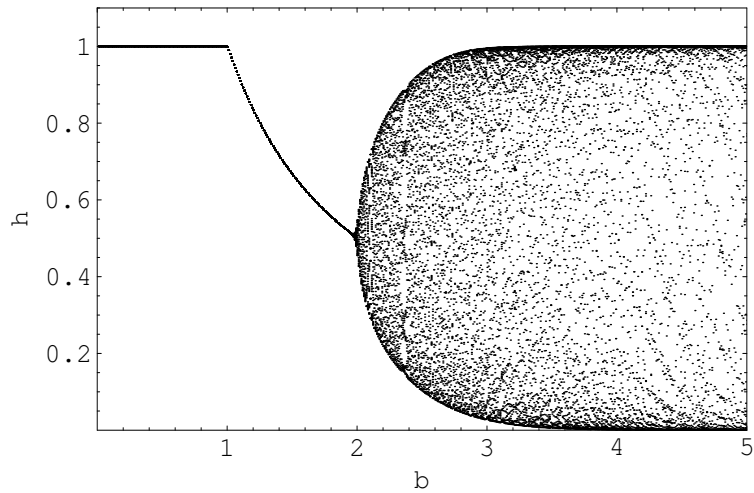


Figura 2.2: Diagrama de bifurcação descrevendo o comportamento assintótico da população de presas com relação ao parâmetro b , para $a = 1$.

Se fixarmos o parâmetro a com $0 < a < 2$ e variarmos o parâmetro b , a partir de $b = 0$, atravessamos as fronteiras γ e β . Neste caso, podemos observar que a fronteira γ corresponde a uma bifurcação transcritical, ou seja, quando atravessamos a fronteira γ os equilíbrios (h_1^*, p_1^*) e (h_2^*, p_2^*) trocam de estabilidade, o equilíbrio (h_1^*, p_1^*) passa a ser instável e o equilíbrio (h_2^*, p_2^*) estável (Figura 2.2). Note que o equilíbrio (h_1^*, p_1^*) perde a estabilidade, pois para $b > 1$ é satisfeita a condição (2.5).

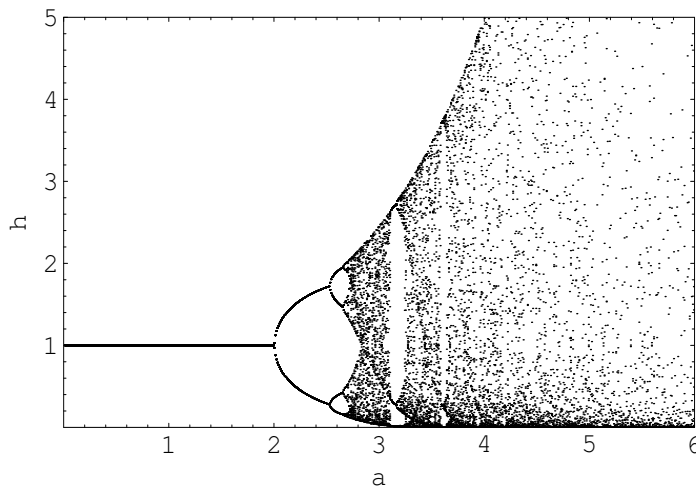


Figura 2.3: Diagrama de bifurcação descrevendo o comportamento assintótico da população de presas com relação ao parâmetro a , para $b = 0,5$.

Já quando atravessamos a fronteira β observamos uma bifurcação de Hopf, ou seja, o equilíbrio (h_2^*, p_2^*) perde a estabilidade pela condição (2.7). Presas e predadores continuam coexistindo se aproximando de um ciclo limite no plano de fase presa-predador. Ainda com relação à fronteira β , se fixarmos a suficientemente grande (próximo de 8), podemos notar que ao atravessarmos β não temos mais uma bifurcação de Hopf, o equilíbrio das presas passa da estabilidade para um comportamento caótico e os predadores são extintos. Portanto, podemos notar que o sistema perde a estabilidade se aumentarmos suficientemente a capacidade suporte das presas ou a taxa de crescimento dos predadores.

Para b fixado entre 0 e 1 e variando a , observamos que a fronteira ρ representa uma bifurcação flip, ou seja, o equilíbrio (h_1^*, p_1^*) deixa de ser estável e surge um ciclo de período 2 estável para a população de presas. Note que à medida que a cresce além do valor de bifurcação, os períodos do ciclo são dobrados em uma “cascata de bifurcações” até o surgimento de caos, característica da bifurcação flip (Figura 2.3). Observe que o ponto de equilíbrio (h_1^*, p_1^*) perde a estabilidade, pois para $a > 2$ é satisfeita a condição (2.6). Este caso corresponde à extinção dos predadores. Assim, observamos o comportamento da dinâmica de Ricker para as presas.

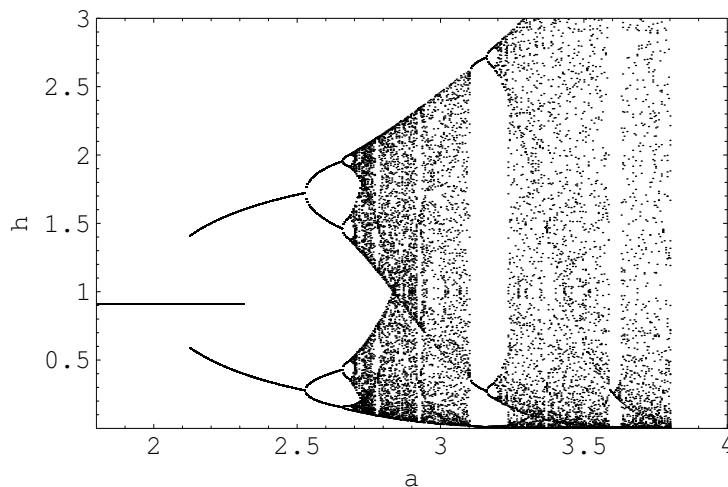


Figura 2.4: Diagrama de bifurcação descrevendo o comportamento assintótico da população de presas com relação ao parâmetro a , para $b = 1, 1$.

Agora vamos analisar a fronteira σ que é definida pela curva $a = \frac{4b}{3-b}$ na Figura 2.1. Tomando $b > 1$, suficientemente próximo de 1, observamos que, ao atravessarmos a fronteira σ , o equilíbrio (h_2^*, p_2^*) perde a estabilidade para um ciclo de período 2

da população de presas, enquanto os predadores vão imediatamente à extinção. Na Figura 2.4 ilustramos o diagrama de bifurcação para o equilíbrio das presas fixando $b = 1,1$. A fronteira σ é cruzada em $a \cong 2,315$, assim podemos notar que existe uma pequena região onde o ponto de equilíbrio (h_2^*, p_2^*) e o ciclo de período 2 são ambos estáveis. Isso ocorre um pouco antes de atravessarmos a fronteira σ , onde o equilíbrio (h_2^*, p_2^*) perde a sua estabilidade e então apenas o ciclo de período 2 é estável. Se aumentarmos um pouco o valor de b podemos observar que quando a fronteira σ é cruzada, surge um ciclo de período 4 em vez de um ciclo de período 2 para as presas. Para valores suficientemente grandes de b (menores do que 2) quando atravessamos a fronteira σ a população de presas apresenta comportamento caótico com extinção dos predadores.

Vimos nesta seção, portanto, uma análise qualitativa do sistema (2.1), encontrando seus pontos de equilíbrio e respectivas regiões de estabilidade. Além disso, analisamos também como o sistema se comporta fora da região de estabilidade.

2.2 Modelo Presa-Predador com Difusão

2.2.1 Descrição do Modelo

Nesta seção vamos incluir ao modelo presa-predador estudado na seção anterior a variável espacial através de Redes de Mapas Acoplados. Muitos problemas ecológicos, como as invasões biológicas de regiões desabitadas, são essencialmente espaciais. Além disso, a inclusão do espaço pode produzir resultados diferentes daqueles obtidos em sistemas espacialmente implícitos (Hassell et al., 1991). Um exemplo, já clássico deste fato é o modelo parasitóide-hospedeiro de Nicholson-Bailey (Edelstein, 1988). Este modelo, espacialmente implícito, apresenta um equilíbrio instável para todos os valores dos parâmetros, porém quando se considera explicitamente o espaço, as espécies persistem e diferentes padrões espaciais são observados (Hassell et al., 1991).

Solé & Bascompte (2006) colocam o espaço como “ingrediente perdido” no sentido de destacar sua importância nos resultados de modelos matemáticos de dinâmica populacional. Mais adiante veremos as mudanças causadas no comportamento do sistema presa-predador analisado neste capítulo, pelo fato de passarmos a considerar a distribuição espacial dos indivíduos.

Redes de Mapas Acoplados foram formuladas pela primeira vez em 1981, pelo

físico japonês Kunihiro Kaneko, como um modelo simples para estudar o caos espaço-temporal. Foram introduzidas nos estudos de ecologia no início da década de 90 (Hassell et al., 1991; Solé & Valls, 1991; Solé et al., 1992). Desde então o número de trabalhos publicados utilizando Redes de Mapas Acoplados como modelagem espaço-temporal em ecologia tem aumentado rapidamente (Solé & Bascompte, 2006).

Podemos definir uma Rede de Mapas Acoplados como um sistema dinâmico com tempo discreto, espaço discreto e população local contínua (Solé & Bascompte, 2006; Comins et al., 1992). Como o próprio nome indica, a idéia é acoplar um conjunto de equações a diferenças pela movimentação entre os sítios. Diferentes maneiras de acoplamento podem ser utilizadas. Por exemplo, podemos acoplar um lugar da rede com os sítios mais próximos ou com toda a rede. Assim, é necessário estabelecer a vizinhança a ser considerada, isto é, os sítios entre os quais dar-se-á o acoplamento.

Consideramos a “rede” como sendo um domínio finito bidimensional de tamanho $n \times n$ dividido em sítios discretos ou “patches”, identificados com a posição $x = (i, j)$. O acoplamento acontece com os quatro vizinhos mais próximos. A vizinhança de x é $V_x = \{(i, j - 1), (i - 1, j), (i, j + 1), (i + 1, j)\}$, ilustrada na Figura 2.5.

A dinâmica do modelo com difusão ocorre em duas etapas distintas: uma fase de movimentação, em que ocorre a dispersão espacial dos indivíduos e uma fase de reação, em que ocorre a interação intra e interespecífica.

O modelo descrito pelo sistema (2.2) é composto por equações discretas, onde a única variável independente é o tempo t . Vamos incluir o espaço como variável independente, isto é, vamos considerar as densidades de presas e predadores no sítio x , no instante t , denotadas respectivamente por $h_{x,t}$ e $p_{x,t}$. Na fase de dispersão vamos considerar que os indivíduos de ambas as espécies se dispersam de acordo com o processo difusivo.

Para descrever a dispersão por difusão introduzimos dois parâmetros μ_h e μ_p ($0 < \mu_h < 1$ e $0 < \mu_p < 1$) denominados fração de dispersão que representam a fração de presas e predadores, respectivamente, que deixa seu sítio em cada geração. Assim, a cada geração, uma fração μ_k ($k = h$ ou $k = p$) de indivíduos sai do sítio x , dispersando-se igualmente entre os vizinhos. Este esquema de movimentação corresponde, na escala macroscópica, ao processo de difusão simples (Edelstein, 1988) (Apêndice A).

Permanecem no sítio original x , $(1 - \mu_h)h_{x,t}$ presas e $(1 - \mu_p)p_{x,t}$ predadores, onde irão reproduzir e interagir juntamente com as presas e predadores que chegaram em

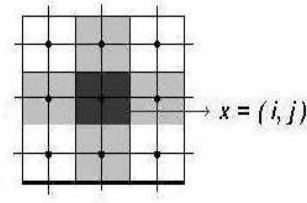


Figura 2.5: A área cinza corresponde à vizinhança do sítio $x = (i, j)$.

x durante a etapa de movimentação.

Assim, as equações para a fase de dispersão na geração t são dadas por:

$$\begin{cases} h'_{x,t} = (1 - \mu_h)h_{x,t} + \frac{\mu_h}{4} \sum_{y \in V_x} h_{y,t}, \\ p'_{x,t} = (1 - \mu_p)p_{x,t} + \frac{\mu_p}{4} \sum_{y \in V_x} p_{y,t}, \end{cases} \quad (2.10)$$

onde $h_{x,t}$ e $p_{x,t}$ são, respectivamente, as densidades de presas e predadores no sítio x antes da dispersão e, $h'_{x,t}$ e $p'_{x,t}$ são, respectivamente, as densidades de presas e predadores no sítio x após a dispersão.

Precisamos ainda considerar condições de fronteira para descrever a movimentação dos indivíduos que localizam-se na borda do domínio. Consideramos a fronteira como sendo reflexiva, ou seja, os indivíduos não atravessam a fronteira, permanecendo no interior do espaço. Esta condição representa o fato de que fora do domínio considerado, o ambiente é inóspito. Isso pode ser percebido por muitas espécies que então, não deixam a região. Outras condições de fronteira poderiam ser adotadas, porém de acordo com Hassell et al. (1991), isto não acarretaria mudanças significativas no comportamento do sistema. De acordo com as condições de fronteira consideradas, regras de movimentação específicas são formuladas (e implementadas) para os sítios da fronteira.

Após a fase de dispersão, ocorre a interação entre as espécies (reprodução e predação), descrita pelas seguintes equações:

$$\begin{cases} h_{x,t+1} = (h'_{x,t} \exp(a(1 - h'_{x,t}) - p'_{x,t})), \\ p_{x,t+1} = bh'_{x,t}p'_{x,t}, \end{cases} \quad (2.11)$$

onde $a, b > 0$ são os parâmetros adimensionais definidos anteriormente.

A inclusão do espaço como variável independente faz com que o modelo aproxime melhor o comportamento de indivíduos biológicos, pois a dispersão no espaço é uma característica fundamental destes, principalmente em modelos presa-predador. Além disso, ao considerarmos a dispersão dos indivíduos, as previsões que tínhamos descrito na seção anterior podem ser consideravelmente modificadas.

2.3 Simulações

Realizamos simulações com o modelo (2.10) e (2.11) utilizando o software Mathematica. Consideramos um domínio 30×30 e diversos valores dos parâmetros da dinâmica e de movimentação. As condições iniciais estão especificadas em cada caso. Apresentamos gráficos de série temporal da população total de presas e predadores, bem como gráficos da distribuição espacial das espécies.

As populações totais podem assumir valores constantes e podem oscilar periódica ou caoticamente. A distribuição espacial dos indivíduos pode ser homogênea, pode variar caoticamente ou em espirais e pode ainda assumir uma distribuição espacial heterogênea estável.

Inicialmente, apresentamos simulações mostrando que os resultados do modelo com dispersão (2.10) e (2.11) podem ser dramaticamente distintos daqueles obtidos com o modelo sem distribuição espacial (2.2). Em seguida, destacamos os tipos de padrões espaciais observados: ondas espirais, caos e padrões heterogêneos estáveis.

2.3.1 Dinâmica Local \times Modelo com Dispersão

As Figuras 2.6 a 2.11 ilustram os resultados da comparação do modelo (2.2) com o modelo (2.10) e (2.11). Nas figuras que representam a distribuição espacial das espécies, os sítios mais claros (escuros) representam densidades menores (maiores).

A Figura 2.6 mostra as densidades de presas e predadores com dinâmica descrita pelo modelo (2.2) para $a = 5,4$ e $b = 1,9$. Observamos que as espécies atingem o equilíbrio estável analítico (h_2^*, p_2^*) . Na Figura 2.7, mostramos os resultados obtidos com o modelo (2.10) e (2.11) para os mesmos valores dos parâmetros da dinâmica: as densidades de presas e predadores apresentam um comportamento caótico ao longo das iterações. Neste caso, o caos espacial prevalece para presas e predadores (Figura

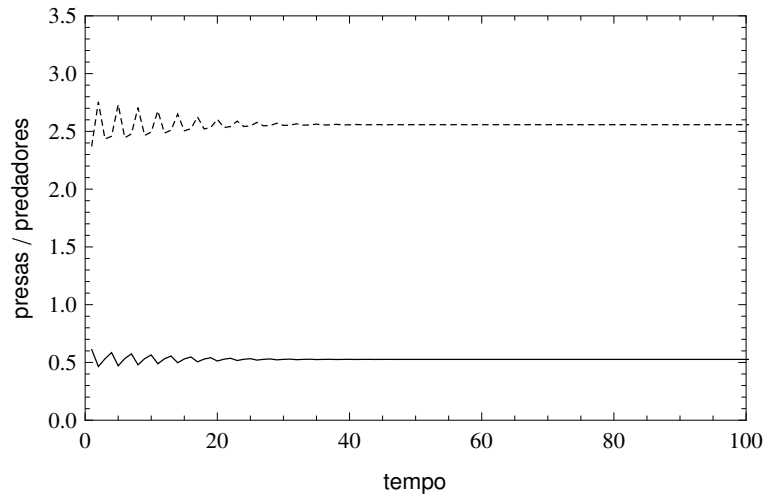


Figura 2.6: Variação da densidade total de presas (linha contínua) e predadores (linha tracejada), sem dispersão, para $a = 5,4$ e $b = 1,9$.

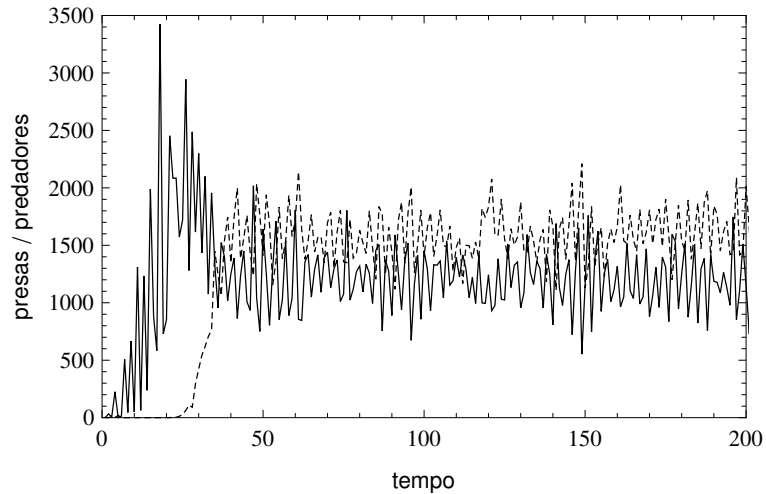


Figura 2.7: Variação da densidade total de presas (linha contínua) e predadores (linha tracejada), com dispersão, para $a = 5,4$, $b = 1,9$ e $\mu_h = \mu_p = 0,5$.

2.8). Como condição inicial, consideramos $h_0 = 0,5$ e $p_0 = 2,5$ nos dois modelos, sendo que para o modelo espacialmente distribuído, a população inicial encontra-se no sítio de posição $(15, 15)$.

Na Figura 2.9 podemos observar que, para $a = 4$ e $b = 0,4$, quando não consideramos o espaço como variável independente, os predadores vão à extinção. Mas quando consideramos a distribuição espacial e a difusão, os predadores deixam de ir à

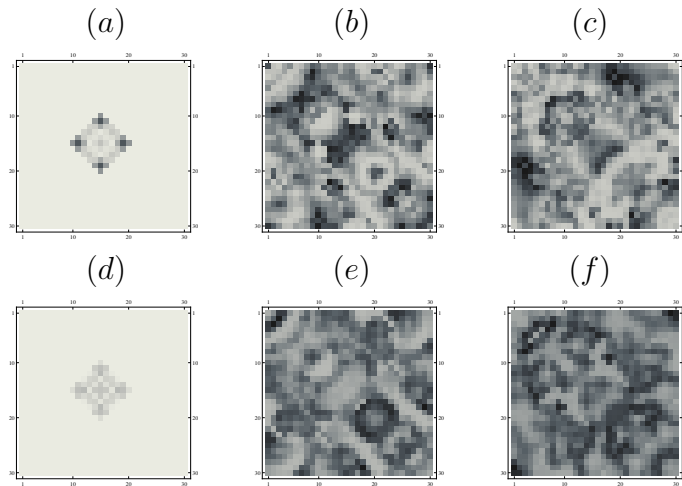


Figura 2.8: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 5, 500 e 1000, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 5, 500 e 1000, respectivamente; consideramos $a = 5,4$, $b = 1,9$ e $\mu_h = \mu_p = 0,5$.

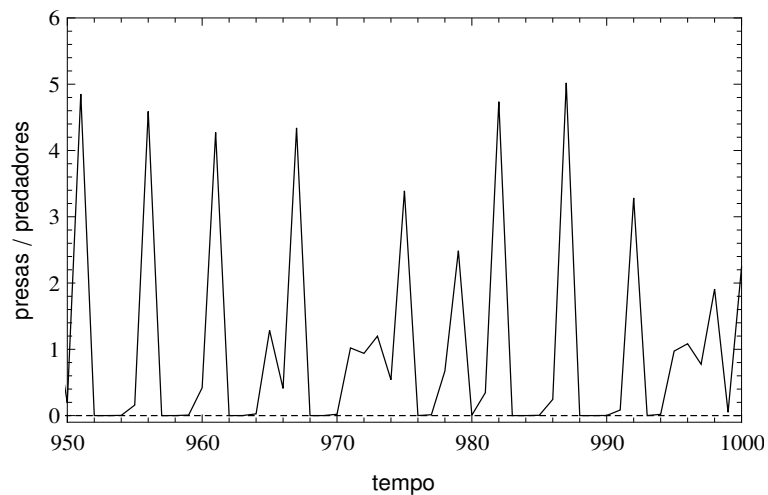


Figura 2.9: Variação da densidade total de presas (linha contínua) e predadores (linha tracejada), sem dispersão, para $a = 4$ e $b = 0,4$.

extinção e as espécies passam a coexistir com densidade total constante, como podemos ver na Figura 2.10. Com relação à distribuição espacial observamos a formação de um quadriculado que varia com o tempo para ambas as espécies (Figura 2.11). Consideramos como condição inicial $h_0 = 4$ e $p_0 = 2$ nos dois modelos, sendo que

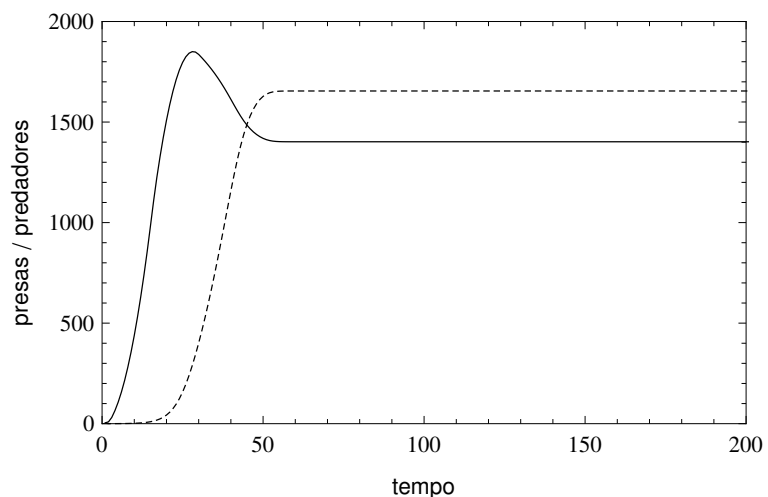


Figura 2.10: Variação da densidade total de presas (linha contínua) e predadores (linha tracejada), com dispersão, para $a = 4$, $b = 0,4$, $\mu_h = 0,1$ e $\mu_p = 0,9$.

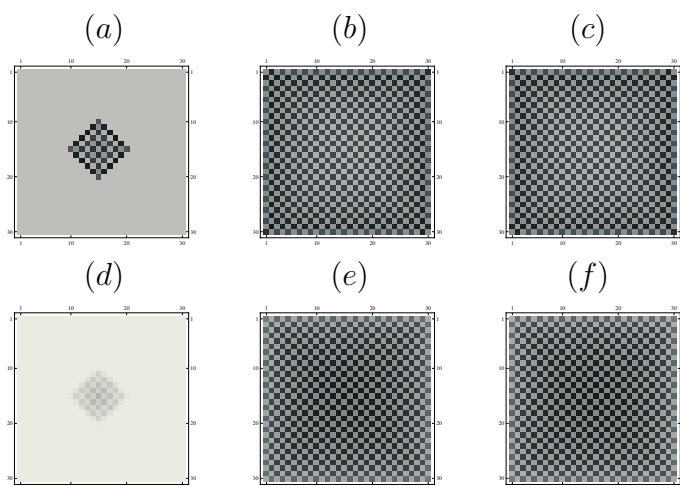


Figura 2.11: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 5, 999 e 1000, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 5, 999 e 1000, respectivamente; consideramos $a = 4$, $b = 0,4$, $\mu_h = 0,1$ e $\mu_p = 0,9$.

para o modelo espacialmente distribuído, a população inicial encontra-se no sítio de posição (15,15).

2.3.2 Instabilidade Difusiva no Modelo Presa-Predador

A difusão em modelos de reação-difusão, geralmente, é considerada como um fator estabilizante. Entretanto, Turing (1952) mostrou que a difusão pode ser combinada com interações intra e interespecíficas e originar instabilidade e padrões espaciais (Neubert et al., 1995; Segel & Jackson, 1972).

No modelo que estamos estudando a difusão é combinada com a Lei de Ação das Massas. Apesar de ser um modelo discreto, é um exemplo no qual a difusão pode conduzir a uma distribuição espacial heterogênea. Quando a dispersão por difusão é acrescentada ao modelo, o estado de equilíbrio estável homogêneo pode ser levado a padrões heterogêneos, ou seja, o estado estacionário uniforme é instável a pequenas perturbações espaciais (Rodrigues et al., 2009). Assim, a estabilidade local de uma distribuição de equilíbrio não dependerá apenas dos valores dos parâmetros da dinâmica, mas também dos valores dos coeficientes de dispersão, μ_h e μ_p .

Vamos aplicar agora, ao modelo presa-predador formulado neste capítulo, as condições estabelecidas no Apêndice B, que definem a região dos parâmetros de dispersão em que ocorre instabilidade difusiva para um modelo de equações a diferenças da forma (B.1)-(B.2), onde as espécies se dispersam de acordo com o processo difusivo.

Consideremos para o modelo (2.10)-(2.11) um determinado conjunto de parâmetros da dinâmica. Além disso, consideremos os parâmetros da dinâmica de modo que o equilíbrio de coexistência (h_2^*, p_2^*) seja estável.

Aqui, fixamos $a = 0,9$ e $b = 1,75$. Agora precisamos encontrar valores de μ_h e μ_p para os quais a terceira condição de instabilidade difusiva, dada no Apêndice B, é satisfeita, ou seja, satisfazendo a condição (B.20) ou a condição (B.21). Para estes valores de a e b observamos que (B.20) não pode ser satisfeita. Portanto a região dos parâmetros de dispersão em que ocorre instabilidade difusiva com bifurcação $(+1)$ é definida por (B.21). Mais especificamente, para $0 < \mu_h, \mu_p < 1$, a curva dada por $A^+ - B^+ + C^+ = 0$ está contida na região em que $\left| \frac{B^+}{2A^+} \right| > 1$ e, $Q_{+1}(q) < 0$ para algum q quando $A^+ - B^+ + C^+ < 0$. Para encontrar a região dos parâmetros com bifurcação (-1) , basta aplicar o Teorema enunciado no Apêndice B.

Na Figura 2.12 a área sombreada em cinza escuro representa a região para a qual ocorre uma bifurcação “*plus-one*” $(+1)$ e a área sombreada em cinza claro representa a região para a qual há uma bifurcação “*minus-one*” (-1) . Através das simulações

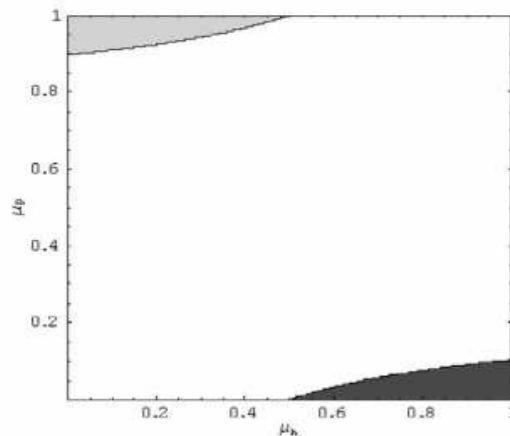


Figura 2.12: Regiões de instabilidade difusiva dos parâmetros de dispersão para $a = 0,9$ e $b = 1,75$.

podemos observar que escolhendo μ_h e μ_p na região sombreada em cinza escuro, a distribuição espacial das espécies evolui para um padrão heterogêneo estável. Por outro lado, escolhendo μ_h e μ_p na região sombreada em cinza claro, a distribuição espacial das espécies evolui para um padrão heterogêneo dinâmico.

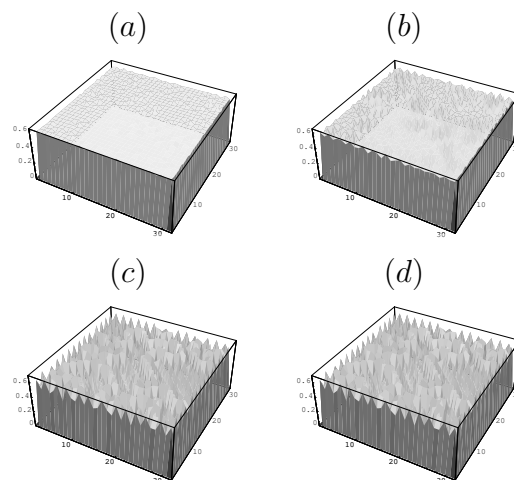


Figura 2.13: Distribuição espacial da população de presas nas iterações 1, 50, 1999 e 2000, para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

As simulações desta subseção foram feitas considerando como distribuição inicial

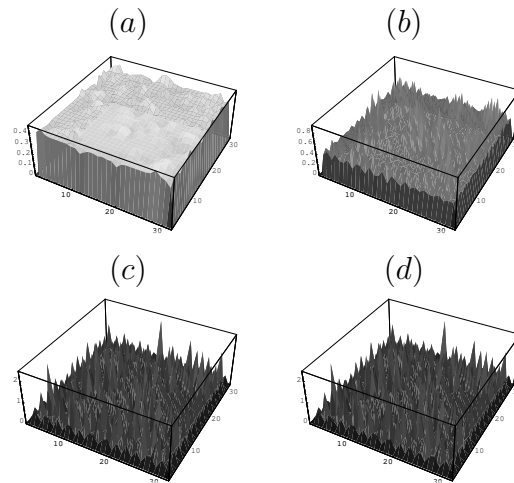


Figura 2.14: Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 1, 50, 1999 e 2000, para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

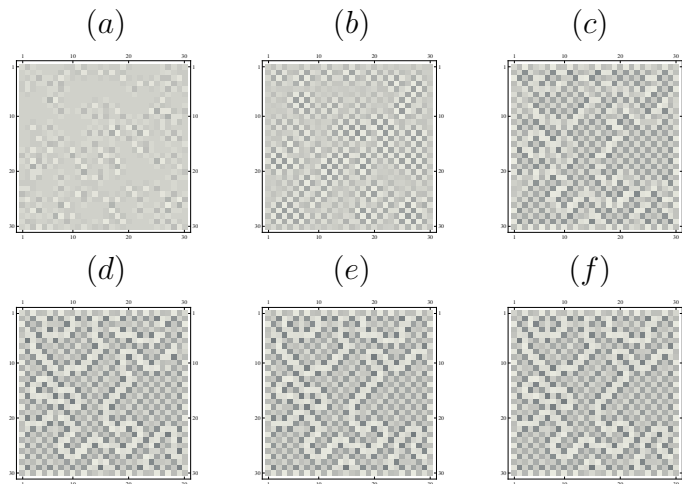


Figura 2.15: Distribuição espacial da população de presas nas iterações 1, 50, 80, 200, 999 e 1000, para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

para presas e predadores uma densidade que corresponde a uma pequena perturbação do estado de equilíbrio de coexistência, em cada sítio.

Nas figuras 2.13 a 2.22, tomamos valores de a e b para os quais o equilíbrio de coexistência da dinâmica local é estável e valores de μ_h e μ_p para os quais a dinâmica

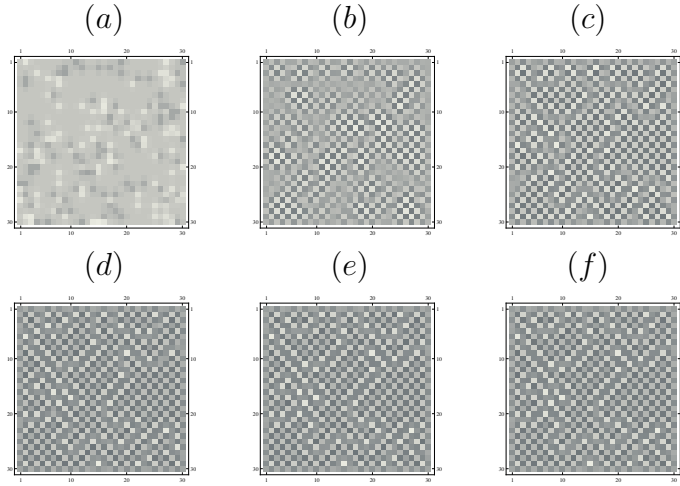


Figura 2.16: Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 1, 50, 80, 200, 999 e 1000, para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

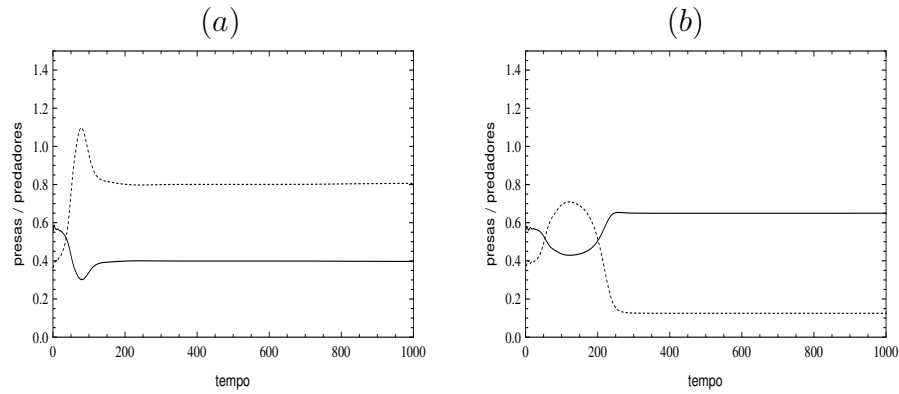


Figura 2.17: Variação das densidades de presas (linha contínua) e predadores (linha tracejada) nos sítios de posição (20, 12) (figura (a)) e (11, 27) (figura (b)), para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

torna-se instável ao considerarmos a dispersão, ou seja, valores de μ_h e μ_p para os quais ocorre instabilidade difusiva. Além disso, ilustramos também o caso em que a estabilidade homogênea é mantida.

Através das Figuras 2.13 e 2.14 podemos ver a densidade em cada sítio das presas e dos predadores, para $a = 0,9$ e $b = 1,75$ com μ_h e μ_p dentro da região de instabilidade difusiva dos parâmetros de dispersão para a qual ocorre uma bifurcação (+1).

Nas Figuras 2.15 e 2.16 temos um “DensityPlot” que ilustra o padrão espacial das populações para estes valores dos parâmetros. Os sítios mais escuros representam densidades maiores e os mais claros, densidades menores. Através do “DensityPlot” conseguimos observar mais claramente a formação do padrão espacial do tipo redes cristalinas estáticas (“Crystal Lattice”). A Figura 2.17 nos permite confirmar, através da seleção de dois sítios aleatórios do domínio, que realmente as densidades de presas e predadores se tornam constantes em cada sítio e que a distribuição espacial é heterogênea.

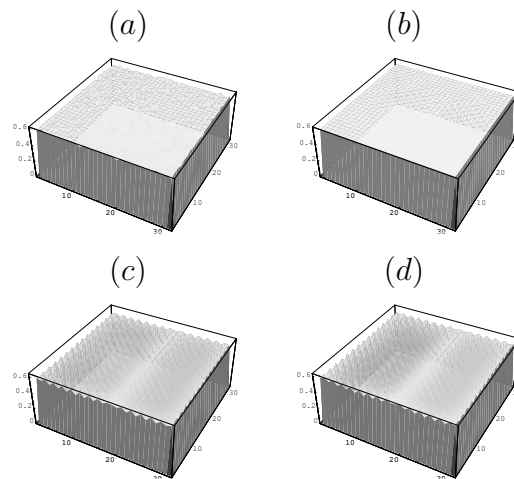


Figura 2.18: Distribuição espacial da população de presas nas iterações 1, 50, 1999 e 2000, para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,05$ e $\mu_p = 0,95$.

Nas Figuras 2.18 e 2.19 podemos ver a densidade em cada sítio das populações de presas e predadores, para $a = 0,9$ e $b = 1,75$ com μ_h e μ_p dentro da região de instabilidade difusiva dos parâmetros de dispersão para a qual ocorre uma bifurcação (-1) . As Figuras 2.20 e 2.21 ilustram o padrão espacial das populações para estes valores dos parâmetros. Neste caso podemos observar que a distribuição espacial das espécies não se torna constante com relação ao tempo. Na Figura 2.22, onde foram escolhidos dois sítios aleatórios do domínio, vemos que as densidades de presas e predadores não se tornam constantes com relação ao tempo em cada sítio. Este caso, portanto, confirma o fato de que a escolha dos parâmetros de dispersão na região em cinza claro da Figura 2.12 faz com que o sistema evolua para um padrão heterogêneo dinâmico.

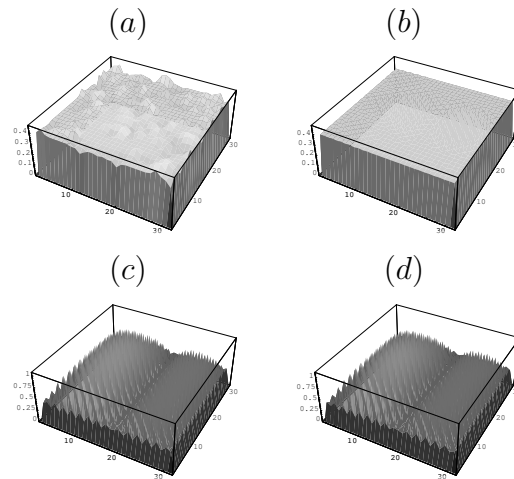


Figura 2.19: Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 1, 50, 1999 e 2000, para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,05$ e $\mu_p = 0,95$.

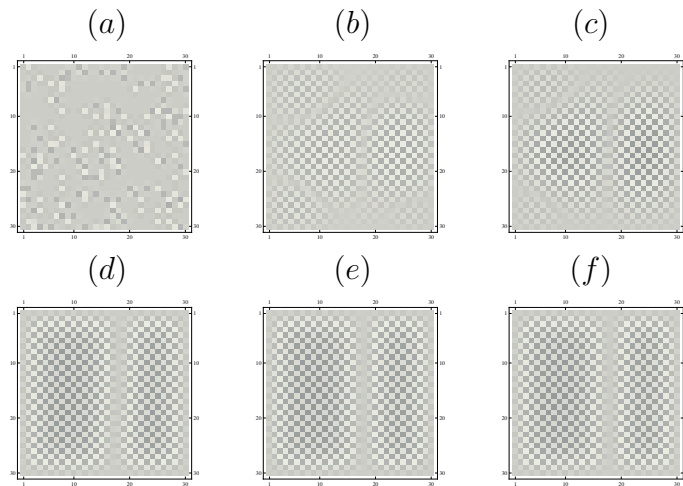


Figura 2.20: Distribuição espacial da população de presas nas iterações 1, 50, 80, 200, 999 e 1000, para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,05$ e $\mu_p = 0,95$.

Nas Figuras 2.23 e 2.24 podemos ver a densidade em cada sítio das populações de presas e predadores para $a = 0,9$ e $b = 1,75$, com μ_h e μ_p fora da região de instabilidade difusiva. Neste caso a distribuição espacial torna-se homogênea e constante com relação ao tempo, ou seja, temos ambas as populações atingindo o equilíbrio

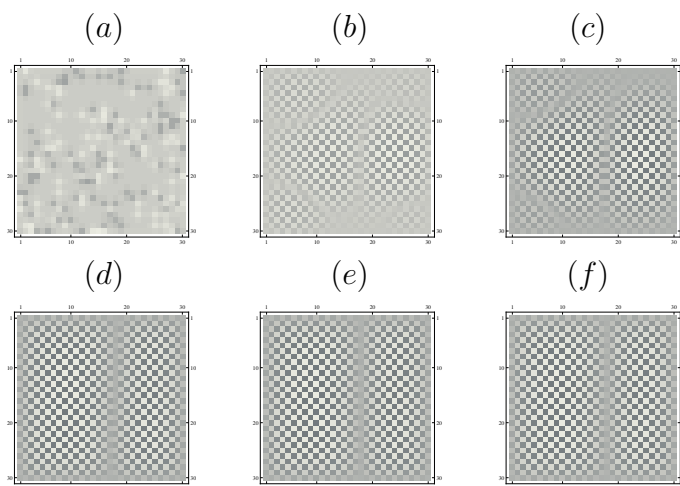


Figura 2.21: Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 1, 50, 80, 200, 999 e 1000, para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,05$ e $\mu_p = 0,95$.

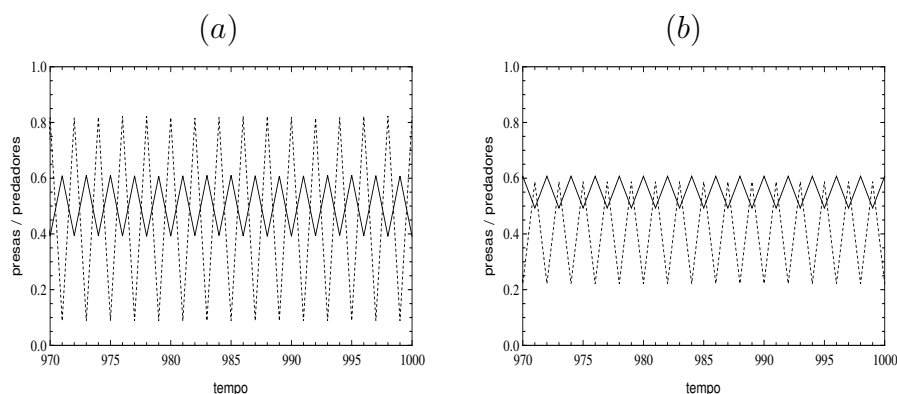


Figura 2.22: Variação das densidades de presas (linha contínua) e predadores (linha tracejada) nos sítios de posição (20, 12) (figura (a)) e (10, 20) (figura (b)), para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,05$ e $\mu_p = 0,95$.

estável homogêneo. Isto é confirmado na Figura 2.25, onde observamos que as densidades de presas e predadores tornam-se constantes, assumindo um mesmo valor, em qualquer sítio do domínio.

Estas simulações, portanto, permitem-nos verificar a veracidade das condições de instabilidade difusiva que foram estabelecidas no Apêndice B. Elas mostram casos particulares, em que ao escolhermos valores adequados para os parâmetros, podemos

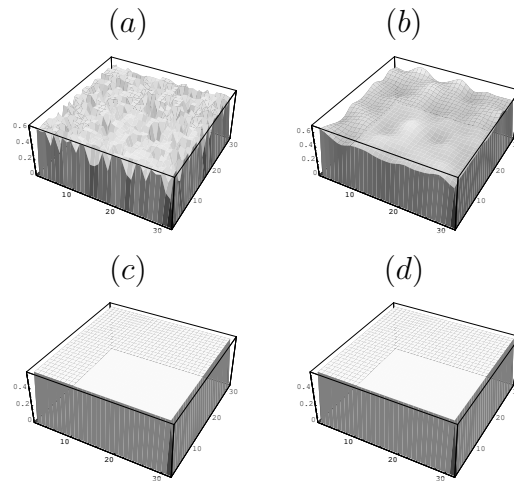


Figura 2.23: Distribuição espacial da população de presas nas iterações 1, 10, 1000 e 2000, para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,4$ e $\mu_p = 0,5$.

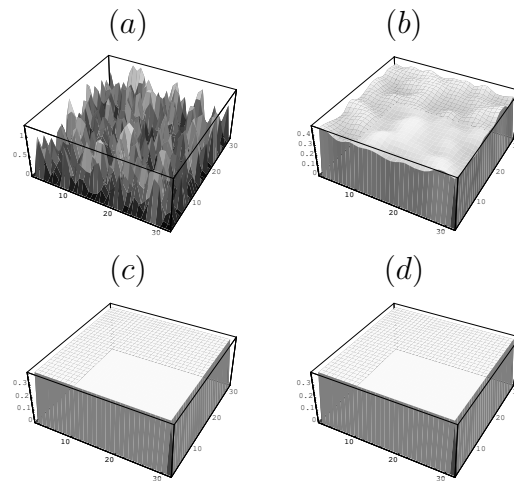


Figura 2.24: Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 1, 10, 1000 e 2000, para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,4$ e $\mu_p = 0,5$.

perceber que a difusão pode fazer um determinado equilíbrio perder a estabilidade homogênea.

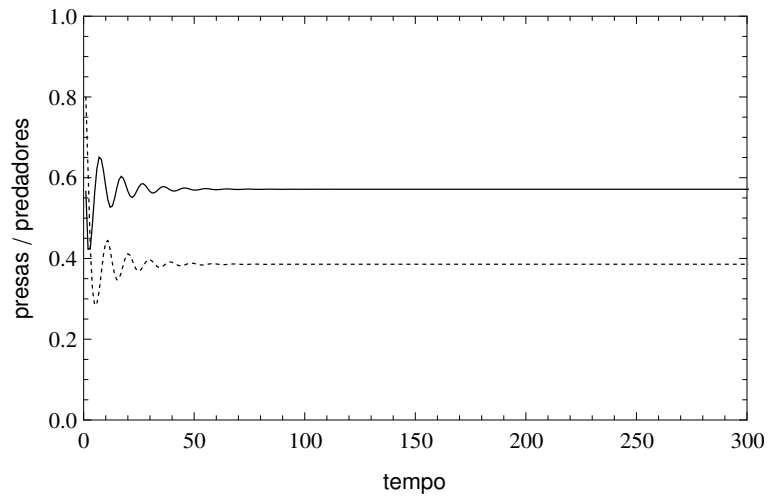


Figura 2.25: Variação das densidades de presas (linha contínua) e predadores (linha tracejada) em qualquer sítio do domínio, para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,4$ e $\mu_p = 0,5$.

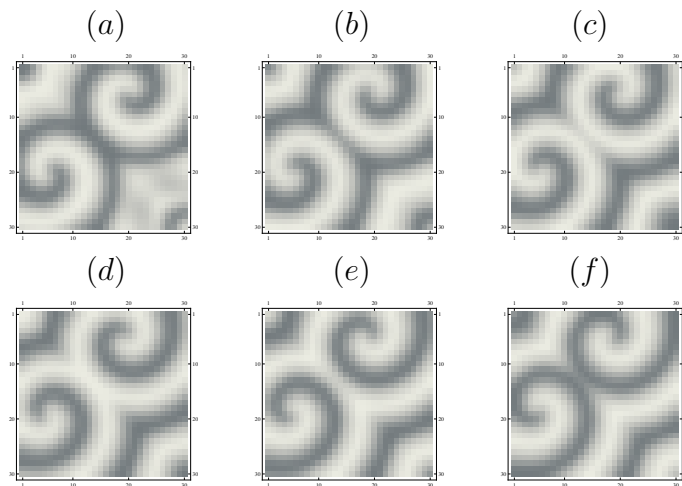


Figura 2.26: Distribuição espacial da população de presas nas iterações 400, 600, 800, 1000, 1200 e 1400, para $a = 1,1$, $b = 2,5$, $\mu_h = 0,2$ e $\mu_p = 0,4$.

2.3.3 Ondas Espirais

Consideramos, agora, como distribuição inicial para presas e predadores uma densidade constante de indivíduos em um sítio localizado no centro do domínio e todos os outros sítios sendo vazios. Observamos que, para uma determinada região dos

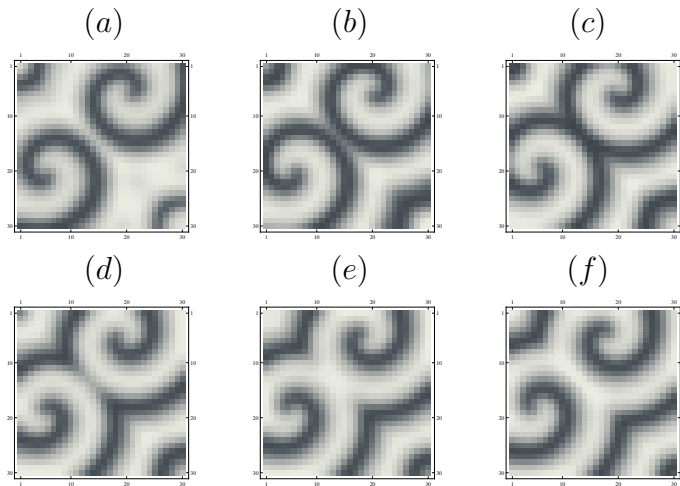


Figura 2.27: Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 400, 600, 800, 1000, 1200 e 1400, para $a = 1, 1$, $b = 2, 5$, $\mu_h = 0, 2$ e $\mu_p = 0, 4$.

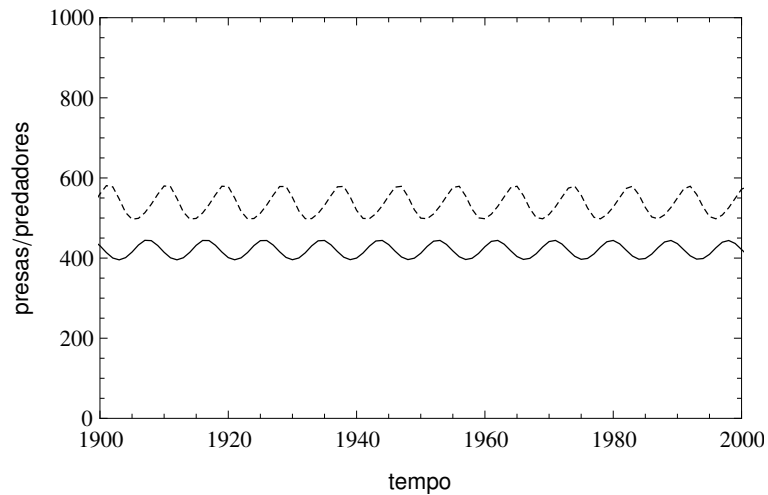


Figura 2.28: Variação das densidades totais de presas (linha contínua) e predadores (linha tracejada) para $a = 1, 1$, $b = 2, 5$, $\mu_h = 0, 2$ e $\mu_p = 0, 4$.

parâmetros a e b ocorre a formação de ondas espirais na distribuição espacial das presas e dos predadores (Figuras 2.26 e 2.27). Neste caso, presas e predadores coexistem de modo que a densidade total de indivíduos varia dentro de um intervalo limitado de valores (Figura 2.28).

Para determinados valores dos parâmetros, caos espaço-temporal também pode

ser encontrado para presas e predadores.

2.4 Conclusões

Os resultados aqui obtidos não são exclusivos da dinâmica presa-predador estudada. Os padrões espaciais “Crystal Lattice”, ondas espirais e caos espaço-temporal foram obtidos por Hassel et al. (1991) em um modelo de Redes de Mapas Acoplados para a interação parasitóide-hospedeiro de Nicholson-Bailey.

Neste capítulo analisamos qualitativamente um sistema de equações a diferenças que descreve a interação presa-predador. Consideramos inicialmente um modelo presa-predador que analisa apenas a interação entre as espécies. Depois, acrescentamos a variável espacial num domínio discreto. Considerando, assim, um modelo que analisa o comportamento espaço-temporal das espécies. Observamos que ao considerarmos a dispersão ocorrem mudanças significativas no comportamento do sistema, como a alteração da região dos parâmetros a e b de coexistência. Além disso, pode ocorrer a formação de padrões espaciais conhecidos, como redes cristalinas estáticas (Crystal Lattice), ondas espirais e caos.

Um sistema presa-predador contínuo de equações de reação-difusão com crescimento logístico para as presas e resposta funcional dada pela Lei de Ação das Massas não exibe instabilidade difusiva (Conway, 1984). Neubert et al. (1995) mostraram, no entanto, que padrões espaciais heterogêneos podem surgir em um modelo presa-predador discreto semelhante, porém com dispersão não-local, descrito por equações a diferenças integrais. Neste trabalho, mostramos que padrões heterogêneos também podem surgir em um modelo presa-predador discreto com crescimento logístico para as presas e resposta funcional do tipo I, no qual a dispersão se dá por difusão simples (White & White, 2005).

Capítulo 3

Modelo Presa-Predador com Taxia Local

Muitos predadores concentram seu esforço por busca de presas nas vizinhanças de uma presa capturada. Este tipo de comportamento é conhecido como “pesquisa em área restrita”. Os exemplos são numerosos e incluem espécies de pássaros, moscas, predadores em interações presa-predador como joaninhas e afídeos, entre outros (Kareiva & Odell, 1987). Estudos em campos da Suécia mostram que joaninhas (*P. cupreus*) respondem à disponibilidade de suas presas movendo-se mais lentamente em áreas com altas densidades de afídeos (*R. padi*) (Bommarco et al., 2007).

Além disso, existem casos mais simples de procura não aleatória, quando o organismo responde somente a informações locais (por exemplo, através do tato ou sabor). Nestes casos, o organismo percebe apenas as diferenças de concentração do seu alimento (ou da sua presa) em uma escala de distância relativamente pequena. Com base nestas informações, ele se fixa ou abandona o local onde se encontra. Algumas joaninhas, por exemplo, são muito ineficientes na captura de suas presas (pulgões). Elas só percebem a presença das presas quando estão muito próximas delas (Dixon, 1973).

Com relação à movimentação das presas, há exemplos de presas cujo movimento pode ser bem aproximado pela difusão simples como afídeos *R. padi* (Bommarco et al., 2007). No entanto, o comportamento de fuga e evasão de sítios com altas densidades de predadores também é relatado (Biktashev et al., 2004).

Neste capítulo, estudamos modelos presa-predador discretos, espacialmente distribuídos, nos quais presas e/ou predadores possuem percepção limitada ao sítio em

que se encontram ou adotam uma estratégia de pesquisa em área restrita. Consideramos a taxa de movimentação das espécies dependente da densidade, o que resulta em um fluxo de taxia (Apêndice A).

Analisamos o modelo para três cenários diferentes, de acordo com o comportamento de movimentação de cada espécie e comparamos os resultados com o modelo de movimentação por difusão estudado no Capítulo 2.

3.1 Formulação do Modelo

Vamos incluir agora ao modelo presa-predador estudado no capítulo anterior a movimentação orientada de presas e/ou predadores. Lembremos que a dinâmica consiste de dois estágios distintos: dispersão e reação.

No estágio de dispersão vamos considerar que uma ou ambas as espécies movimentam-se em resposta ao estímulo emitido pela outra. Isto é, vamos supor que presas e/ou predadores conseguem perceber a densidade da outra espécie no sítio em que se encontram, de modo que a fração de indivíduos que abandona cada sítio depende da densidade da outra espécie neste sítio.

Para estabelecermos uma função que represente o coeficiente de dispersão das presas $\mu_h(p_{x,t})$ consideramos que quanto maior (menor) a densidade de predadores em um sítio, maior (menor) será a fração de presas que se dispersa deste sítio, a cada geração. Desse modo, para descrever a taxia negativa das presas com relação aos predadores vamos considerar o coeficiente de dispersão das presas como função crescente da densidade de predadores.

No caso do coeficiente de dispersão dos predadores $\mu_p(h_{x,t})$, quanto maior (menor) a densidade de presas em um sítio, menor (maior) será a fração de predadores que se dispersa deste sítio, a cada geração. Para representar a taxia dos predadores com relação às presas, o coeficiente de dispersão dos predadores será considerado uma função decrescente da densidade de presas.

Assim, temos

$$\mu_h \equiv \mu_h(p_{x,t}) \text{ e } \mu_p \equiv \mu_p(h_{x,t}).$$

Portanto, o modelo presa-predador discreto espacialmente estruturado com movimentação orientada para presas e predadores será descrito por dois sistemas de equações. A fase de dispersão será dada pelo sistema:

$$\begin{cases} h'_{x,t} = (1 - \mu_h(p_{x,t}))h_{x,t} + \sum_{y \in V_x} \frac{\mu_h(p_{y,t})}{4} h_{y,t}, \\ p'_{x,t} = (1 - \mu_p(h_{x,t}))p_{x,t} + \sum_{y \in V_x} \frac{\mu_p(h_{y,t})}{4} p_{y,t}, \end{cases} \quad (3.1)$$

e a fase de interação por:

$$\begin{cases} h_{x,t+1} = (h'_{x,t} \exp(a(1 - h'_{x,t}) - p'_{x,t})), \\ p_{x,t+1} = bh'_{x,t}p'_{x,t}, \end{cases} \quad (3.2)$$

onde $h_{x,t}$ e $p_{x,t}$ são as densidades de presas e predadores no sítio x antes da dispersão; $h'_{x,t}$ e $p'_{x,t}$ são as densidades de presas e predadores no sítio x após a dispersão; $0 < \mu_h(p_{x,t}) < 1$ e $0 < \mu_p(h_{x,t}) < 1$ são os coeficientes de dispersão das presas e dos predadores, respectivamente; $V_x = \{(i, j - 1), (i - 1, j), (i, j + 1), (i + 1, j)\}$ é a vizinhança considerada para cada sítio e $a, b > 0$ são os parâmetros adimensionais da dinâmica local do modelo.

No Apêndice A, mostramos que este esquema de movimentação com taxa de dispersão dependente da densidade corresponde na escala macroscópica, a uma equação diferencial parcial com fluxo composto de difusão e taxia positiva dos predadores com relação às presas e negativa das presas com relação aos predadores.

Escolhemos, para representar o coeficiente de dispersão das presas, a função:

$$\mu_h(p_{x,t}) = \frac{\bar{\mu}_h}{1 + \exp(-\beta p_{x,t})}, \quad (3.3)$$

onde $0 < \bar{\mu}_h < 1$ é o valor máximo que $\mu_h(p_{x,t})$ pode assumir (Figura 3.1 (a)) e $\beta > 0$ pode ser interpretado como o grau com que as presas percebem os predadores. Isto é, $\frac{1}{\beta}$ é a densidade de predadores para a qual uma fração de aproximadamente $0,7\bar{\mu}_h$ presas abandona seu sítio.

Para representar o coeficiente de dispersão dos predadores, escolhemos:

$$\mu_p(h_{x,t}) = \frac{\bar{\mu}_p}{1 + Ah_{x,t}}, \quad (3.4)$$

onde $0 < \bar{\mu}_p < 1$ é o valor máximo que $\mu_p(h_{x,t})$ pode assumir (Figura 3.1 (b)) e $A > 0$ é um parâmetro que pode ser interpretado como o grau de percepção que os predadores têm das presas. Isto é, $\frac{1}{A}$ é a densidade de presas para a qual a fração de

predadores que deixa o sítio de origem cai à metade de $\bar{\mu}_p$.

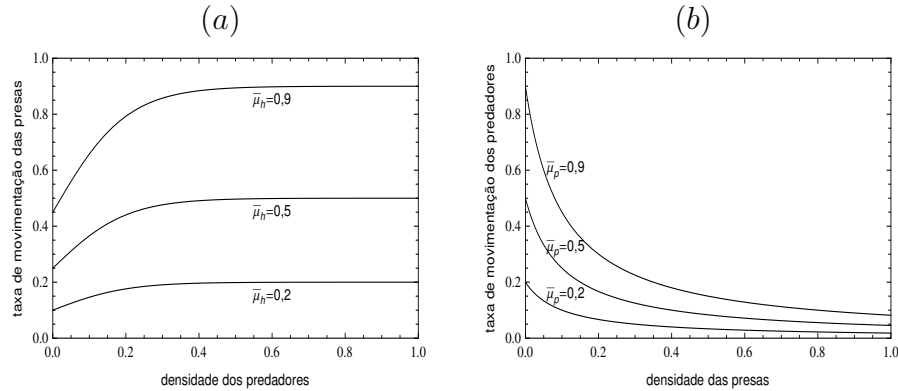


Figura 3.1: (a) Taxa de movimentação das presas, para $\beta = 10$; (b) Taxa de movimentação dos predadores, para $A = 10$.

Consideramos então três cenários hipotéticos para o modelo formado pelos sistemas (3.1) e (3.2), de acordo com as escolhas para μ_h e μ_p :

1) Presas dispersam-se por taxia local e predadores por difusão simples

Neste cenário consideramos que os predadores não adotam nenhuma estratégia de perseguição das presas e se dispersam aleatoriamente. As presas, por sua vez, se dispersam em resposta ao estímulo emitido pelos predadores. Isto é, os predadores abandonam seu sítio independentemente da densidade de presas enquanto que a fração de presas que abandona cada sítio depende da densidade de predadores ali presente. Assim, o coeficiente de dispersão dos predadores μ_p é constante neste cenário. O coeficiente de dispersão das presas é representado pela expressão (3.3).

Podemos citar como exemplo, o caso de moscas predadoras (*C. albiceps*) e moscas presas (*L. eximia*). A interação presa-predador, neste caso, é caracterizada pelo fato de que as larvas de moscas predadoras predam as larvas das moscas presas. Estudos recentes mostram que as predadoras ovipositam de forma independente da presença de larvas de presas, ou seja, não se importam com a presença prévia das presas. Enquanto as presas evitam ovipositar onde já existem larvas de moscas predadoras, ou seja, onde as predadoras estão previamente (Gião & Godoy, 2007).

2) Presas dispersam-se por difusão simples e predadores por taxia local

Nesta situação vamos supor que o habitat está repleto de recursos para as presas. Por outro lado, assumimos que as presas não apresentam uma conduta de defesa antipredador efetiva. Este comportamento é chamado de ingenuidade. Isto pode ocorrer por uma falta de história com um dado predador, como por exemplo, quando uma espécie predadora é introduzida em um habitat (Cox & Lima, 2006).

Assumimos que os predadores percebem a densidade de presas no sítio em que se encontram e adotam a estratégia de permanecer nos sítios com maiores densidades de presas.

Neste cenário consideramos o coeficiente de dispersão das presas μ_h como sendo constante. O coeficiente de dispersão dos predadores é representado pela expressão (3.4).

3) Presas e predadores dispersam-se por taxa local

Neste cenário ambas as espécies, presas e predadores, se dispersam em resposta ao estímulo emitido pela outra espécie. Ou seja, presas evitam permanecer em sítios nos quais a densidade de predadores é alta, enquanto predadores tendem a abandonar sítios nos quais a densidade de presas é baixa. Desta forma, os coeficientes de dispersão das presas e dos predadores são dados pelas expressões (3.3) e (3.4), respectivamente.

As interações presa-predador entre algumas espécies de insetos e afídeos podem ilustrar este cenário. Neste tipo de interação, os insetos, geralmente, conseguem perceber a presença de suas presas. Já os afídeos parecem ser indefesos e desamparados com relação ao ataque dos insetos. Entretanto, desde 1989, foi observado que diferentes espécies de afídeos exalam um óleo líquido, com o qual eles se “lambuzam” de modo que conseguem escorregar e escapar do ataque predador (Dixon, 1973). Além disso, observou-se que eles podem perceber a presença do predador e fugir da planta onde se encontram antes que este o alcance e, dependendo do tamanho dos indivíduos (afídeo e inseto), o afídeo pode reagir ao ataque predador (chutando) e conseguir fugir (Dixon, 1973). Este constitui um exemplo, entre muitos, de interações onde ambas as espécies, presas e predadores adotam como estratégia abandonar ou permanecer no sítio em que se encontram, em resposta à densidade da outra espécie.

Poderíamos ainda modelar outros cenários através da taxa de movimentação dependente da densidade, como por exemplo, o caso de plantas carnívoras que predam

pequenos insetos atraindo-os por meio de odores. Neste caso, o predador é imóvel ($\mu_p = 0$) e o coeficiente de dispersão da presa $\mu_h(p_{x,t})$ é uma função decrescente da densidade de predadores (atração).

3.2 Simulações

Nosso objetivo nesta seção é examinar os efeitos das diferentes estratégias adotadas por presas e predadores em sua dinâmica espaço-temporal. Inicialmente, para testar os resultados da taxa de movimentação dependente da densidade, realizamos algumas simulações aplicando apenas o sistema (3.1). Isto é, sem considerar a interação entre as espécies.

Em seguida, desenvolvemos simulações do modelo aplicando os sistemas (3.1) e (3.2) para diferentes escolhas dos parâmetros da dinâmica, com as funções de movimentação percorrendo os cenários 1, 2 e 3.

Em todas as simulações consideramos um domínio bidimensional 30×30 com fronteira reflexiva. A distribuição inicial está especificada em cada experimento.

3.2.1 Modelo sem Reação

Nesta subseção consideramos como condição inicial, presas e predadores distribuídos aleatoriamente no habitat. Nas simulações fixamos os parâmetros das taxas de movimentação $\beta = 10$ e $A = 10$.

Em uma primeira simulação, consideramos as presas imóveis e testamos a movimentação dos predadores. Ou seja, consideramos $\bar{\mu}_h = 0$ em (3.3) e $\bar{\mu}_p = 0,5$ em (3.4). As Figuras 3.2 e 3.3 ilustra um corte em uma linha da distribuição espacial de presas (curva contínua) e predadores (curva tracejada).

Podemos perceber que os indivíduos estão inicialmente distribuídos de maneira aleatória (Figura 3.2(a)). Com o passar do tempo, a movimentação dos predadores faz com que as maiores concentrações de predadores coincidam com as maiores densidades de presas (Figura 3.2(b)), como era de se esperar.

Em seguida, realizamos uma simulação mantendo os predadores imóveis ($\bar{\mu}_p = 0$) e as presas se movimentando de acordo com a expressão (3.3), com $\bar{\mu}_h = 0,5$. Observamos agora, que após os transientes, as maiores densidades de presas encontram-se nos sítios de baixa concentração de predadores, como pode ser visto na Figura 3.3.

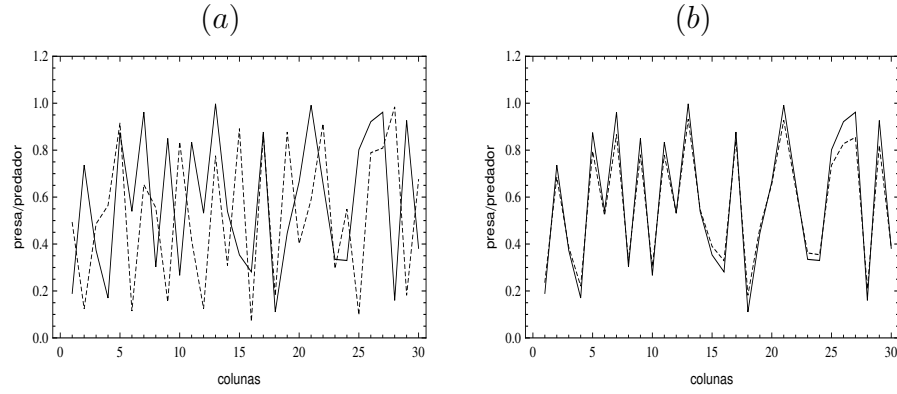


Figura 3.2: (a) e (b) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas e dos predadores nas iterações 1 e 600, respectivamente; consideramos $\bar{\mu}_h = 0$ e $\bar{\mu}_p = 0, 5$.

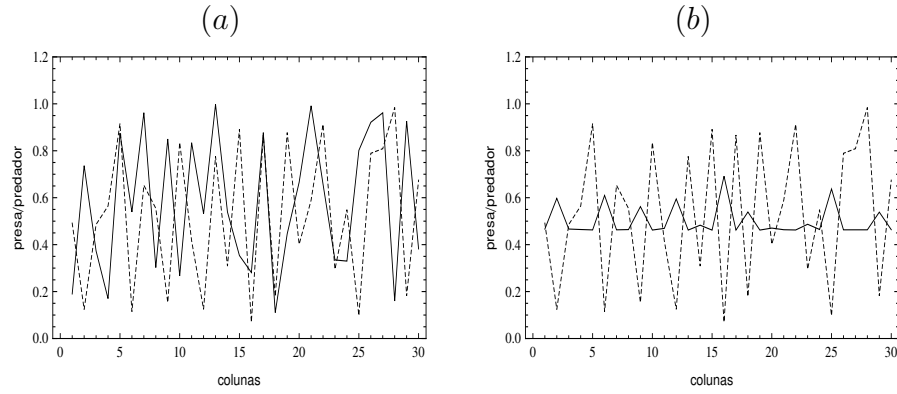


Figura 3.3: (a) e (b) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas e dos predadores nas iterações 1 e 600, respectivamente; consideramos $\bar{\mu}_h = 0, 5$ e $\bar{\mu}_p = 0$.

3.2.2 Modelo com Movimentação e Reação

Nestas simulações tomamos como condição inicial, uma distribuição aleatória de ambas as espécies em uma pequena região retangular no centro do domínio. Com relação aos parâmetros envolvidos nos coeficientes de dispersão orientada das presas e dos predadores, fixamos $\beta = 10$ e $A = 10$. Nas figuras que representam a distribuição espacial, os sítios mais escuros (claros) representam densidades mais altas (baixas).

Variamos os parâmetros da dinâmica local, tomando valores dentro e fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência (Figura 2.1). Comparamos os

resultados obtidos nos três cenários acima. Além disso, comparamos estes resultados com aqueles obtidos quando ambas as espécies adotam movimentação por difusão. Esta comparação tem por objetivo fornecer subsídios para a modelagem de sistemas presa-predador. Estratégias diferentes podem representar espécies distintas ou mesmo diferentes predadores. Nestes casos não haveria sentido na comparação. No entanto, nossa idéia é avaliar os efeitos da omissão (ou consideração) das diferentes estratégias de movimentação nas previsões que podem advir dos modelos matemáticos.

Durante as simulações observamos, inicialmente, que os resultados podem ser significativamente distintos, dependendo dos parâmetros da dinâmica e de movimentação e das condições iniciais. Há uma região dos parâmetros da dinâmica em que os resultados do caso difusivo não são alterados pela movimentação orientada. Para valores de a e b dentro da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência, os cenários 1, 2 e 3 levam à mesma distribuição espacial estável homogênea do caso difusivo para presas e predadores, desde que os parâmetros de dispersão, $\bar{\mu}_h$ e $\bar{\mu}_p$, estejam fora da região de instabilidade difusiva.

Ao compararmos os cenários 1, 2 e 3 com o caso difusivo, escolhemos as constantes $\bar{\mu}_h$ e $\bar{\mu}_p$ em (3.3) e (3.4) correspondendo aos coeficientes de dispersão por difusão das presas e dos predadores, respectivamente.

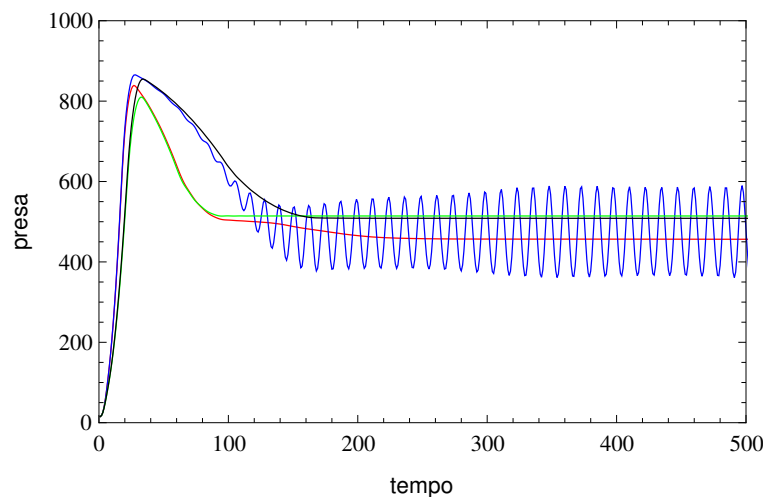


Figura 3.4: Variação da densidade total de presas para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$; curva vermelha (caso difusivo); curva verde (cenário 1); curva azul (cenário 2); curva preta (cenário 3).

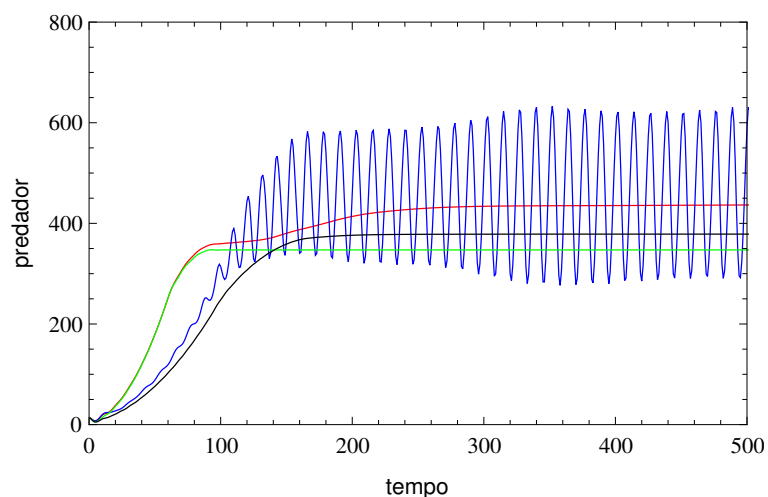


Figura 3.5: Variação da densidade total de predadores para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$; curva vermelha (caso difusivo); curva verde (cenário 1); curva azul (cenário 2); curva preta (cenário 3).

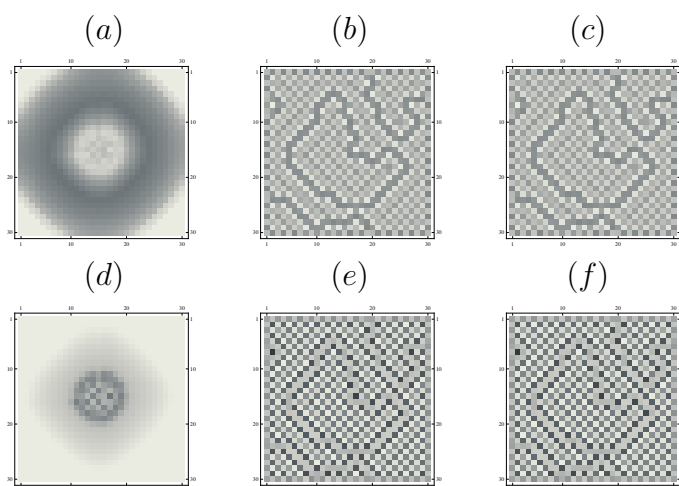


Figura 3.6: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 20, 500 e 1000, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 20, 500 e 1000, respectivamente; para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$; caso difusivo.

Escolhemos inicialmente $a = 0,9$ e $b = 1,75$, com $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$, isto é, na região de instabilidade difusiva do equilíbrio homogêneo de coexistência. Observamos que, em comparação com o caso difusivo, a densidade total de presas aumenta e a

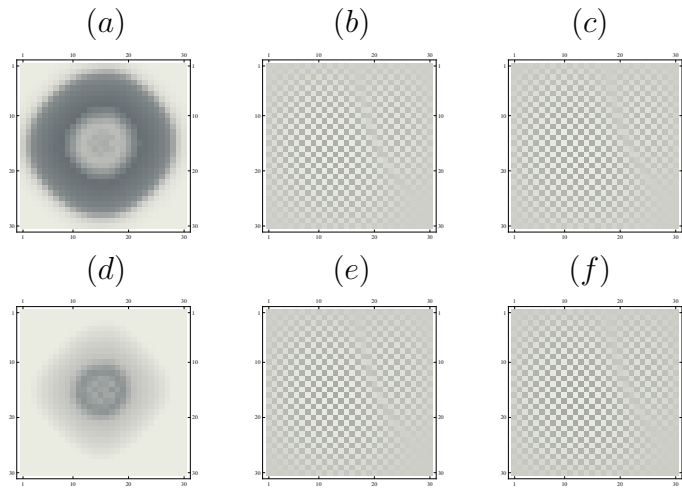


Figura 3.7: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 20, 800 e 1000, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 20, 800 e 1000, respectivamente; para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$; cenário 1.

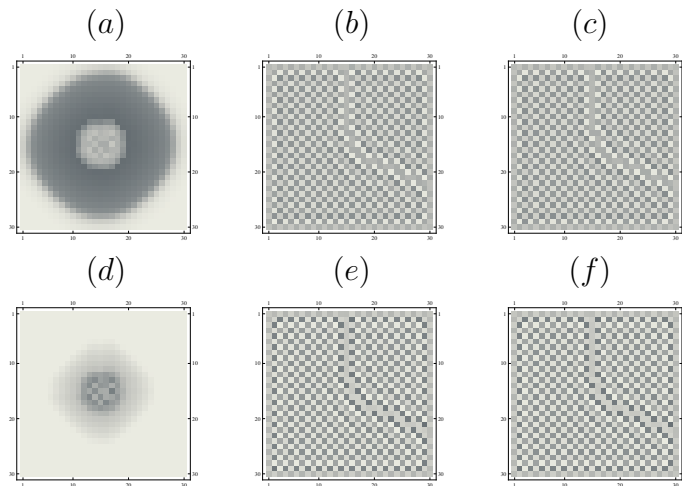


Figura 3.8: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 20, 500 e 1000, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 20, 500 e 1000, respectivamente; para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$; cenário 3.

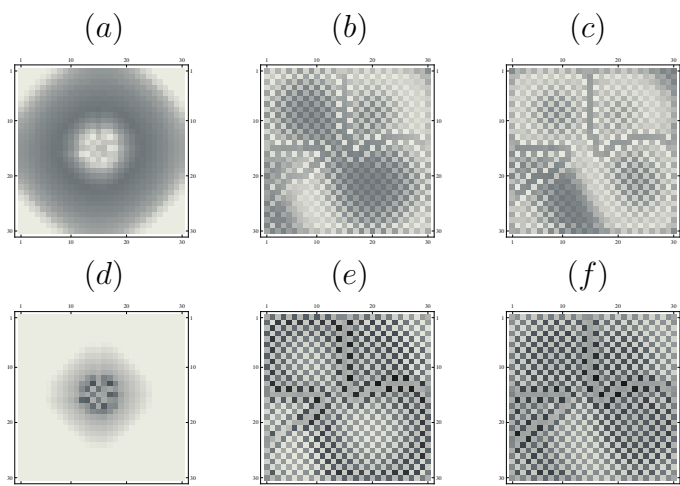


Figura 3.9: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 20, 500 e 1000, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 20, 500 e 1000, respectivamente; para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$; cenário 2.

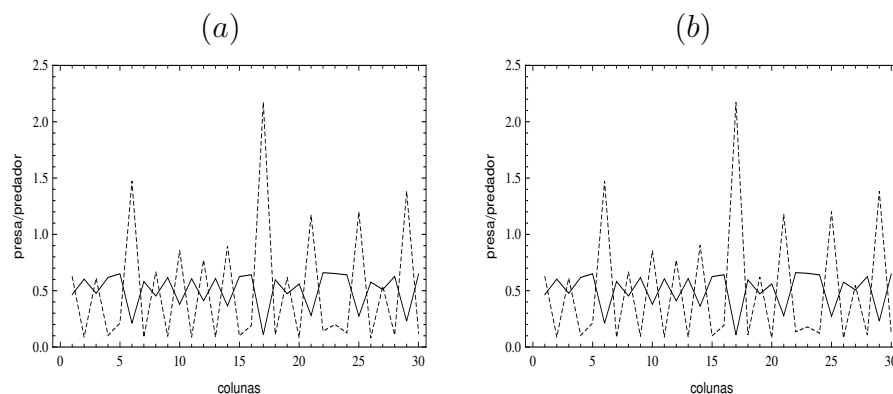


Figura 3.10: (a) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas (curva contínua) e dos predadores (curva tracejada) na iteração 500; (b) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas (curva contínua) e dos predadores (curva tracejada) na iteração 1000; para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$; caso difusivo.

densidade total de predadores diminui nos cenários 1 e 3. As densidades totais de presas e predadores assumem valores constantes no caso difusivo e nos cenários 1 e 3, enquanto no cenário 2 temos oscilações para ambas as espécies (Figuras 3.4 e 3.5).

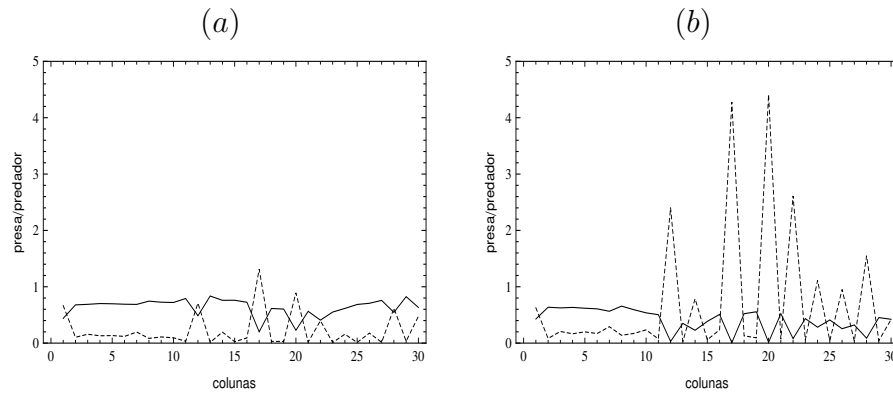


Figura 3.11: (a) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas (curva contínua) e dos predadores (curva tracejada) na iteração 980; (b) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas (curva contínua) e dos predadores (curva tracejada) na iteração 1000; para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$; cenário 2.

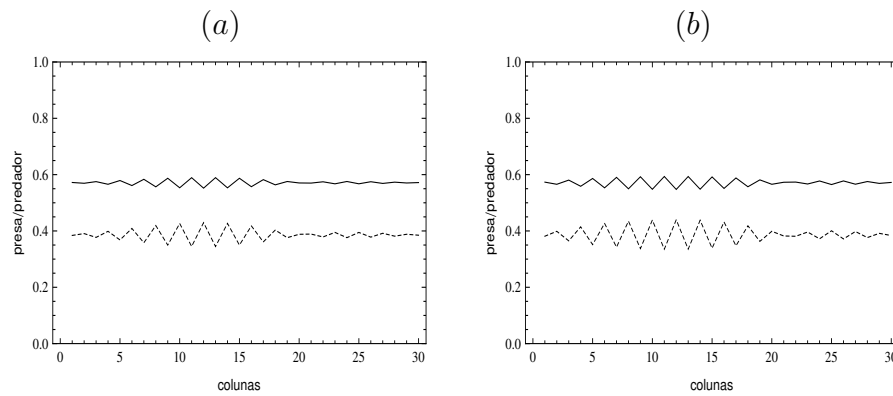


Figura 3.12: (a) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas (curva contínua) e dos predadores (curva tracejada) na iteração 800; (b) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas (curva contínua) e dos predadores (curva tracejada) na iteração 1000; para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$; cenário 1.

Quando as presas abandonam sítios com altas densidades de predadores, sua densidade total aumenta, enquanto a densidade dos predadores diminui. Quando apenas os predadores reagem à densidade de presas, ocorrem oscilações nas densidades totais.

Na distribuição espacial formam-se padrões heterogêneos estáveis para o caso

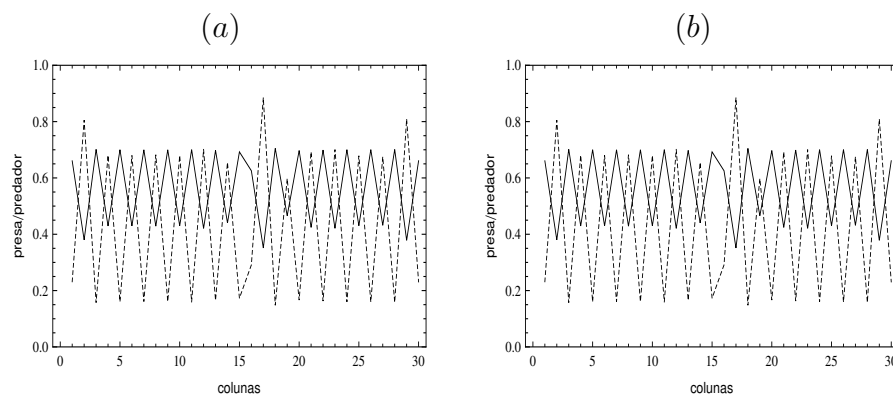


Figura 3.13: (a) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas (curva contínua) e dos predadores (curva tracejada) na iteração 800; (b) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas (curva contínua) e dos predadores (curva tracejada) na iteração 1000; para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$; cenário 3.

difusivo e para os cenários 1 e 3, como vemos nas Figuras 3.6, 3.7 e 3.8. No cenário 2, onde apenas os predadores utilizam taxia, a distribuição espacial heterogênea não é constante no tempo, ou seja, observamos a formação de um padrão heterogêneo dinâmico (Figura 3.9).

Nas Figuras 3.10 a 3.13 fizemos um corte em uma linha da distribuição espacial das populações. É possível observarmos que, em todos os casos (difusivo e nos cenários 1, 2 e 3) as maiores densidades de presas ocorrem nos sítios de menores densidades de predadores. Podemos ver que à medida que aumenta a densidade de predadores em um sítio, diminui a densidade de presas neste sítio.

Para $a = 3,5$, $b = 1,1$ e $\bar{\mu}_h = \bar{\mu}_p = 0,9$, a coexistência é impossível na ausência de difusão, a população de predadores vai à extinção. Entretanto, ao considerarmos a movimentação por difusão, as espécies passam a coexistir. Observamos que todas as estratégias (cenário 1, 2 ou 3) beneficiam os predadores e podem causar maiores oscilações para as presas (Figuras 3.14 e 3.15). A estratégia que mais beneficia os predadores é a do cenário 2 (curva azul na Figura 3.15). As oscilações das presas com maior amplitude correspondem ao cenário 3, no qual ambas as espécies se movimentam por taxia. O caos espacial prevalece em todas as situações, como exemplificado na Figura 3.16 para o cenário 2.

Nas Figuras 3.17 e 3.18 utilizamos os mesmos parâmetros da dinâmica, $a = 3,5$

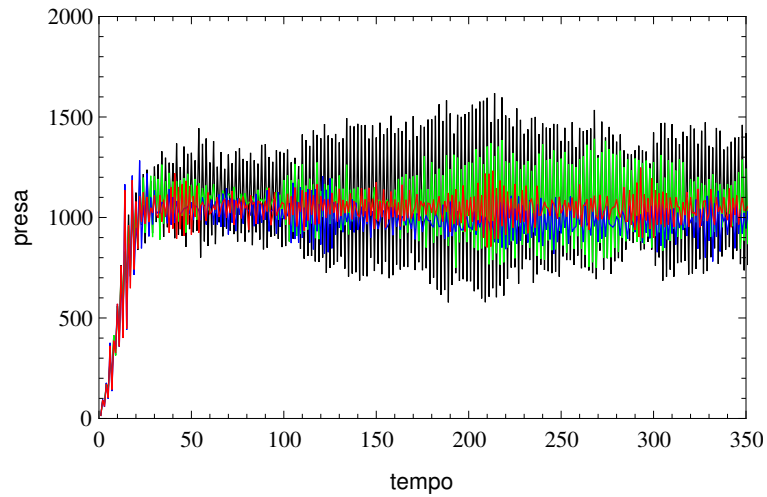


Figura 3.14: Variação da densidade total de presas para $a = 3,5$, $b = 1,1$ e $\bar{\mu}_h = \bar{\mu}_p = 0,9$; curva vermelha (caso difusivo); curva verde (cenário 1); curva azul (cenário 2); curva preta (cenário 3).

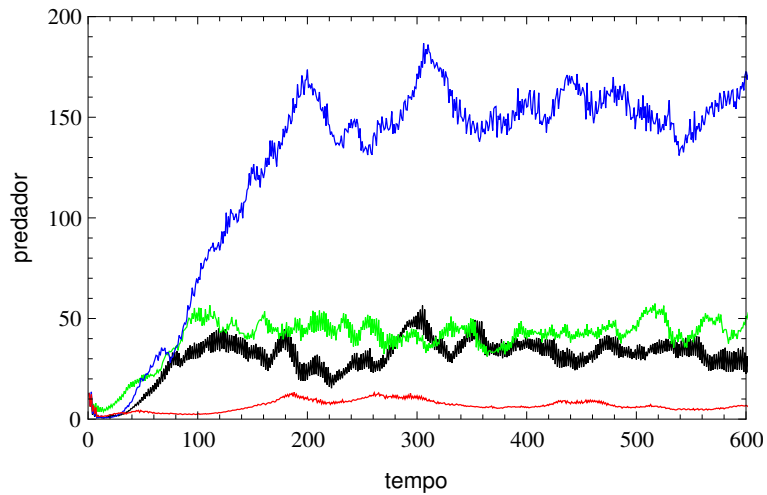


Figura 3.15: Variação da densidade total de predadores para $a = 3,5$, $b = 1,1$ e $\bar{\mu}_h = \bar{\mu}_p = 0,9$; curva vermelha (caso difusivo); curva verde (cenário 1); curva azul (cenário 2); curva preta (cenário 3).

e $b = 1,1$. Mudando os parâmetros de dispersão para $\bar{\mu}_h = \bar{\mu}_p = 0,1$ podem ocorrer mudanças significativas no comportamento das soluções. Quando as presas evitam a presença dos predadores, isto é, nos cenários 1 e 3, os predadores vão à extinção. Há coexistência apenas no caso difusivo ou quando os predadores têm dispersão orientada com relação às presas e estas movimentam-se por difusão. Nestes dois

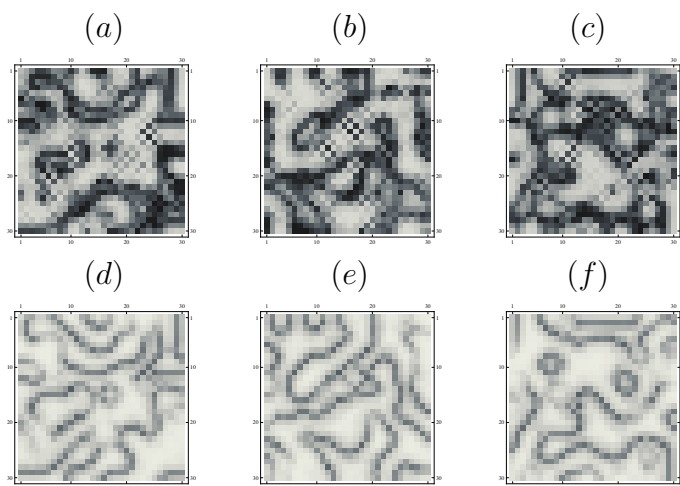


Figura 3.16: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 400, 600 e 800, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 400, 600 e 800, respectivamente; para $a = 3, 5$, $b = 1, 1$ e $\bar{\mu}_h = \bar{\mu}_p = 0, 9$; cenário 2.

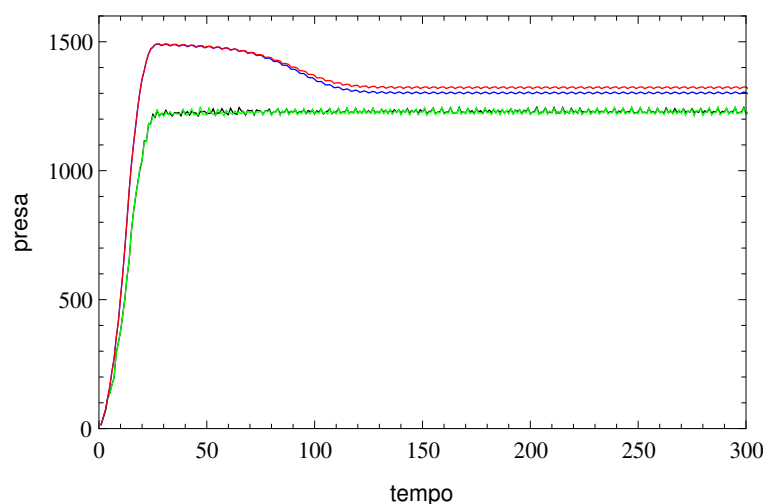


Figura 3.17: Variação da densidade total de presas para $a = 3, 5$, $b = 1, 1$ e $\bar{\mu}_h = \bar{\mu}_p = 0, 1$; curva vermelha (caso difusivo); curva verde (cenário 1); curva azul (cenário 2); curva preta (cenário 3).

casos, as densidades totais de presas e predadores variam num ciclo de período 4 (Figuras 3.17 e 3.18). Para os predadores, os valores do ciclo são muito próximos, por isso na Figura 3.18 a solução parece ser constante. Observamos um aumento na

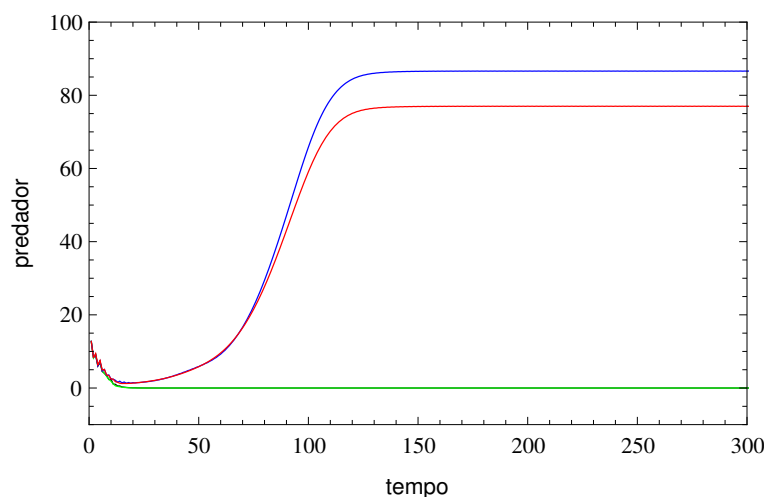


Figura 3.18: Variação da densidade total de predadores para $a = 3,5$, $b = 1,1$ e $\bar{\mu}_h = \bar{\mu}_p = 0,1$; curva vermelha (caso difusivo); curva verde (cenário 1); curva azul (cenário 2); curva preta (cenário 3).

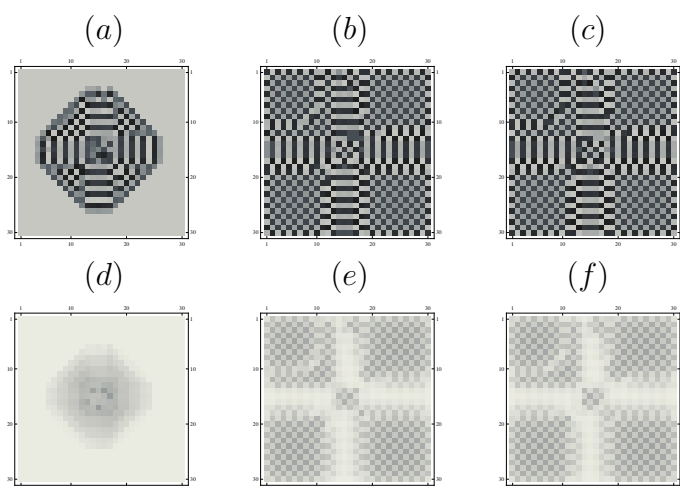


Figura 3.19: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 10, 799 e 800, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 10, 799 e 800, respectivamente; para $a = 3,5$, $b = 1,1$ e $\bar{\mu}_h = \bar{\mu}_p = 0,1$; caso difusivo.

densidade total de predadores e uma queda na densidade total de presas, do caso difusivo para o caso em que os predadores se movimentam por taxia. Nos cenários 1 e 3, onde os predadores vão à extinção, a densidade total de presas oscila num

intervalo limitado de valores (com amplitude pequena para as oscilações). Com relação à distribuição espacial observamos a formação de um quadriculado que varia com o tempo para presas e predadores nos casos de coexistência, como exemplificado na Figura 3.19 para o caso difusivo. Quando os predadores vão à extinção, também forma-se um padrão quadriculado que varia com o tempo para as presas.

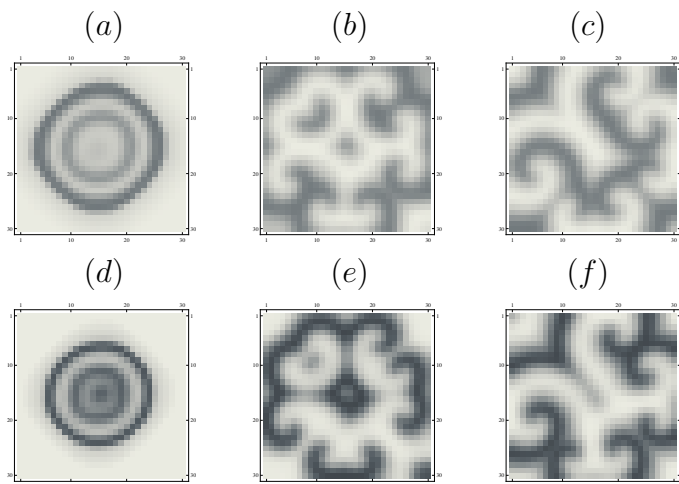


Figura 3.20: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 20, 200 e 1000, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 20, 200 e 1000, respectivamente; para $a = 1, 1$, $b = 2, 5$, $\bar{\mu}_h = 0, 2$ e $\bar{\mu}_p = 0, 4$; caso difusivo.

Ondas espirais na distribuição espacial das presas e dos predadores podem ocorrer também nos cenários 1, 2 e 3. Este fato é ilustrado nas Figuras 3.20 a 3.23, para $a = 1, 1$, $b = 2, 5$, $\bar{\mu}_h = 0, 2$ e $\bar{\mu}_p = 0, 4$. As Figuras 3.24 e 3.25 representam um corte em uma linha da distribuição espacial das populações de presas e predadores, para o caso difusivo e para o cenário 2, para esta escolha de parâmetros. Nas Figuras 3.24 e 3.25 também observamos que quando aumenta (diminui) a densidade de predadores, em um sítio, de uma iteração para outra, ocorre uma queda (um aumento) na densidade de presas. Este fato caracteriza um processo de evasão das presas se dispersando de sítios com altas densidades de predadores. Por outro lado, quando aumenta (diminui) a densidade de presas, em um sítio, ocorre um aumento (uma queda) na densidade de predadores neste sítio. Este fato reflete o processo de busca dos predadores se dirigindo para os sítios de maior densidade de presas. Este comportamento também

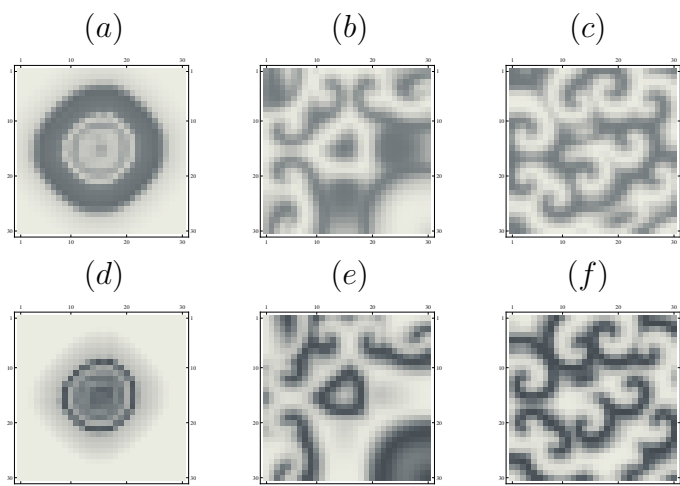


Figura 3.21: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 20, 200 e 1000, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 20, 200 e 1000, respectivamente; para $a = 1, 1$, $b = 2, 5$, $\bar{\mu}_h = 0, 2$ e $\bar{\mu}_p = 0, 4$; cenário 2.

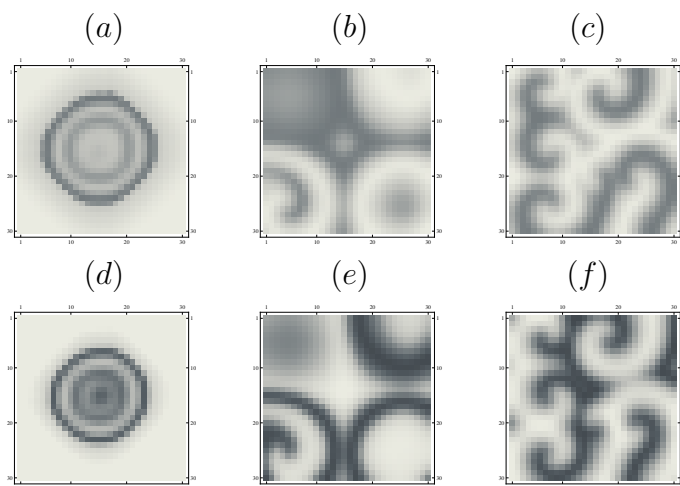


Figura 3.22: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 20, 200 e 1000, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 20, 200 e 1000, respectivamente; para $a = 1, 1$, $b = 2, 5$, $\bar{\mu}_h = 0, 2$ e $\bar{\mu}_p = 0, 4$; cenário 1.

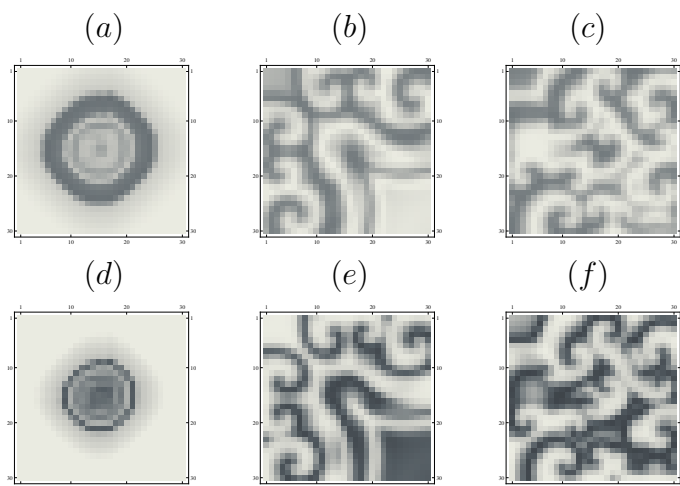


Figura 3.23: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 20, 200 e 1000, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 20, 200 e 1000, respectivamente; para $a = 1, 1$, $b = 2, 5$, $\bar{\mu}_h = 0, 2$ e $\bar{\mu}_p = 0, 4$; cenário 3.

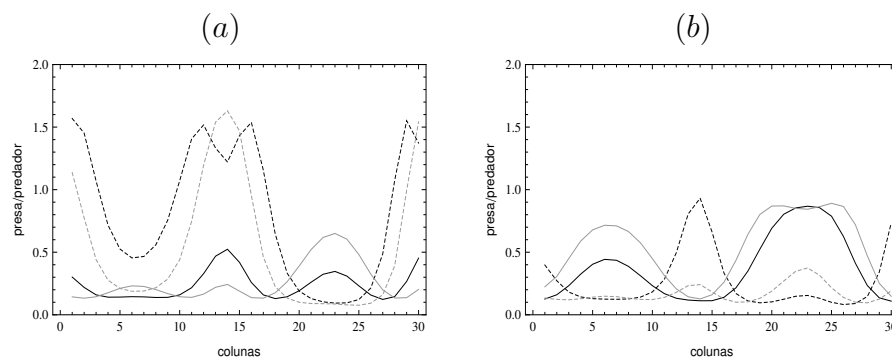


Figura 3.24: (a) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas (curva contínua) e dos predadores (curva tracejada) nas iterações 400 (curva preta) e 401 (curva cinza); (b) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas (curva contínua) e dos predadores (curva tracejada) nas iterações 402 (curva preta) e 403 (curva cinza); para $a = 1, 1$, $b = 2, 5$, $\bar{\mu}_h = 0, 2$ e $\bar{\mu}_p = 0, 4$; caso difusivo.

é observado nos cenários 1 e 3. As densidades totais de presas e predadores oscilam no caso difusivo e nos três cenários (Figura 3.26).

A movimentação dependente da densidade local pode alterar a distribuição es-

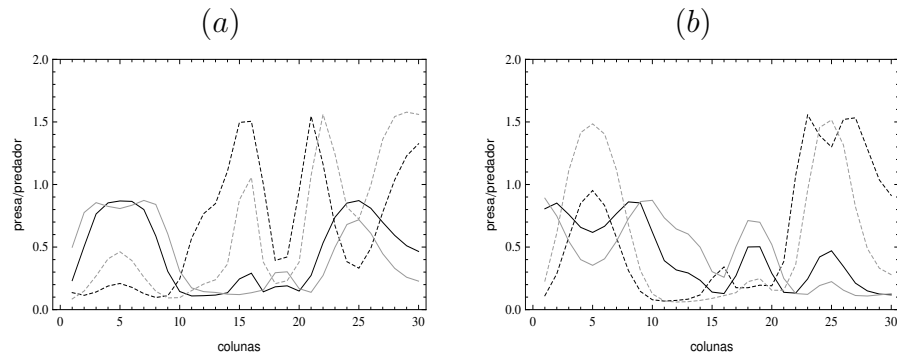


Figura 3.25: (a) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas (curva contínua) e dos predadores (curva tracejada) nas iterações 400 (curva preta) e 401 (curva cinza); (b) Corte na linha 15 da distribuição espacial das presas (curva contínua) e dos predadores (curva tracejada) nas iterações 402 (curva preta) e 403 (curva cinza); para $a = 1, 1$, $b = 2, 5$, $\bar{\mu}_h = 0, 2$ e $\bar{\mu}_p = 0, 4$; cenário 2.

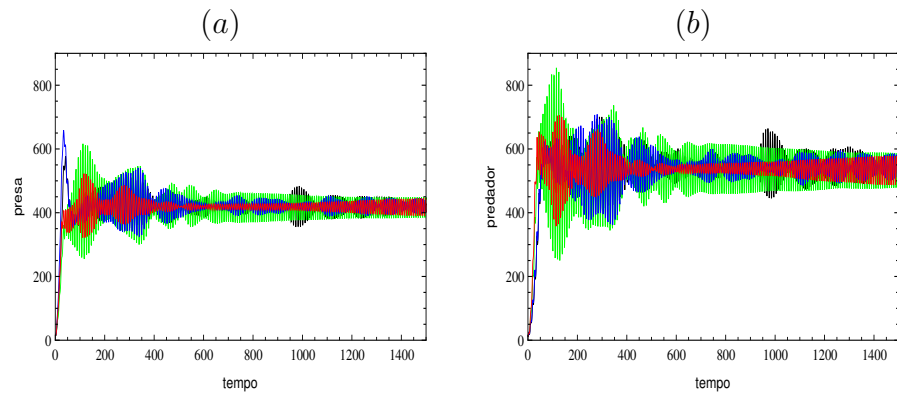


Figura 3.26: (a) Variação da densidade total de presas; (b) Variação da densidade total de predadores; para $a = 1, 1$, $b = 2, 5$, $\bar{\mu}_h = 0, 2$ e $\bar{\mu}_p = 0, 4$; curva vermelha (caso difusivo); curva verde (cenário 1); curva azul (cenário 2); curva preta (cenário 3).

pacial das espécies. Nas Figuras 3.27 a 3.30 escolhemos $a = 1, 5$, $b = 2, 5$, $\bar{\mu}_h = 0, 2$ e $\bar{\mu}_p = 0, 9$. Observamos que não se formam padrões espirais no caso difusivo e no cenário 1 (Figuras 3.27 e 3.28). Estes padrões aparecem apenas nos cenários 2 e 3 (Figuras 3.29 e 3.30). As densidades totais de presas e predadores oscilam em todos os casos (Figura 3.31).

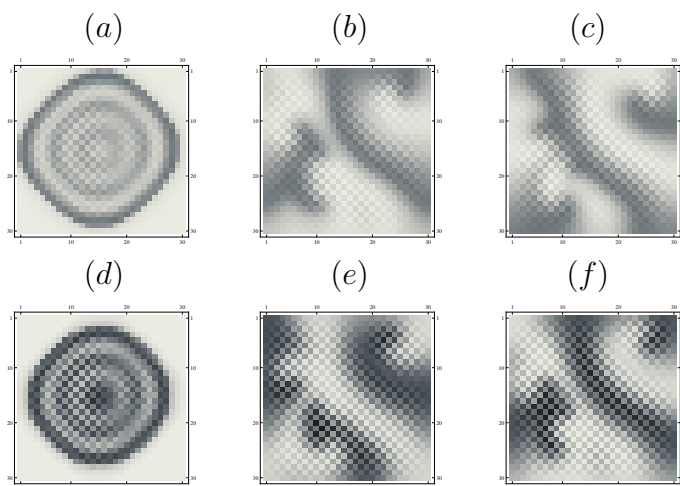


Figura 3.27: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 20, 700 e 800, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 20, 700 e 800, respectivamente; para $a = 1,5$, $b = 2,5$, $\bar{\mu}_h = 0,2$ e $\bar{\mu}_p = 0,9$; caso difusivo.

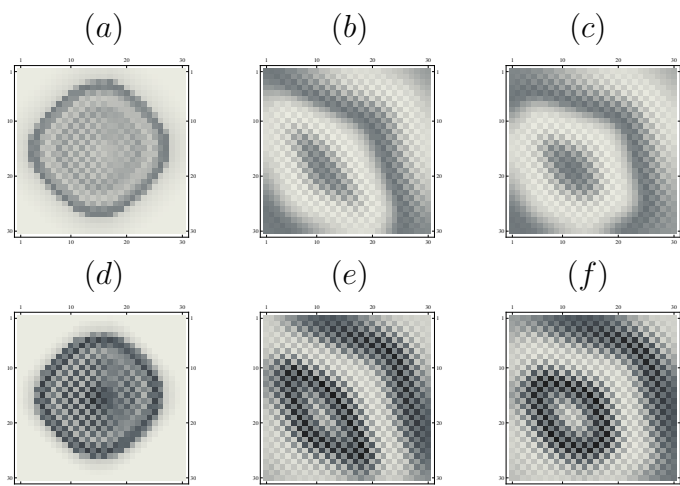


Figura 3.28: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 20, 700 e 800, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 20, 700 e 800, respectivamente; para $a = 1,5$, $b = 2,5$, $\bar{\mu}_h = 0,2$ e $\bar{\mu}_p = 0,9$; cenário 1.

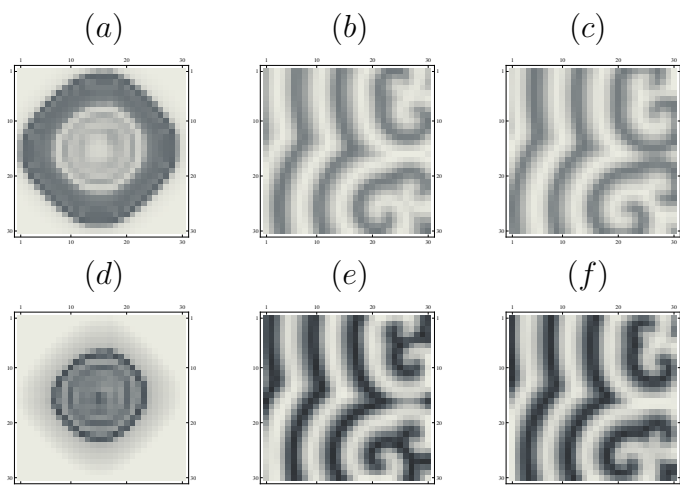


Figura 3.29: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 20, 700 e 800, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 20, 700 e 800, respectivamente; para $a = 1,5$, $b = 2,5$, $\bar{\mu}_h = 0,2$ e $\bar{\mu}_p = 0,9$; cenário 2.

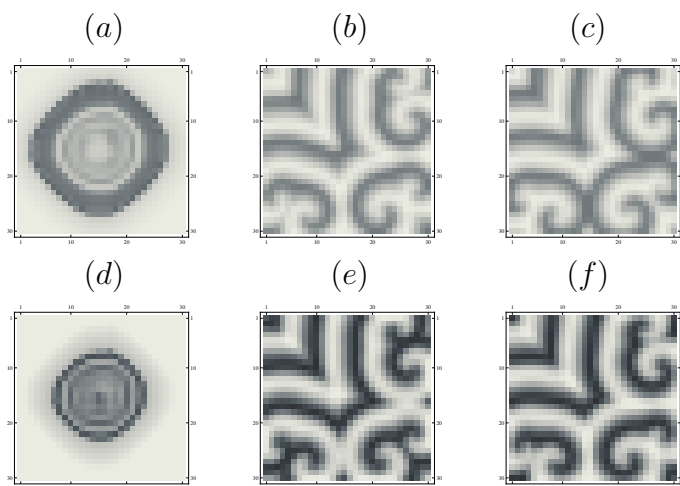


Figura 3.30: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas nas iterações 20, 700 e 800, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores nas iterações 20, 700 e 800, respectivamente; para $a = 1,5$, $b = 2,5$, $\bar{\mu}_h = 0,2$ e $\bar{\mu}_p = 0,9$; cenário 3.

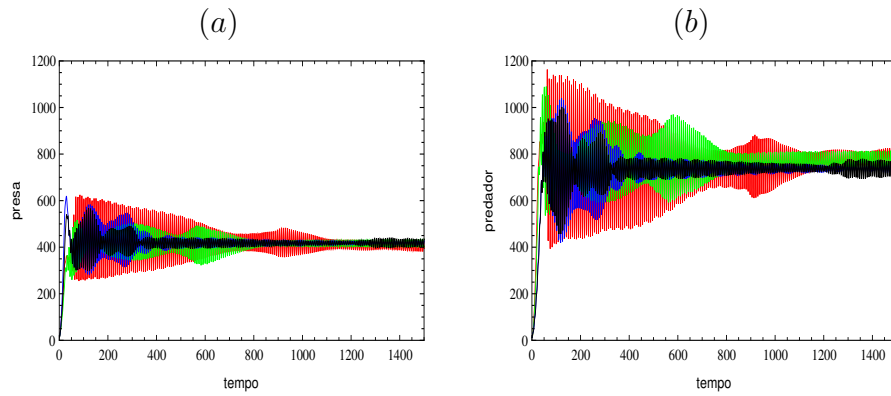


Figura 3.31: (a) Variação da densidade total de presas; (b) Variação da densidade total de predadores; para $a = 1,5$, $b = 2,5$, $\bar{\mu}_h = 0,2$ e $\bar{\mu}_p = 0,9$; curva vermelha (caso difusivo); curva verde (cenário 1); curva azul (cenário 2); curva preta (cenário 3).

3.3 Conclusões

As simulações desenvolvidas neste capítulo mostram que os resultados do modelo estudado (3.1)-(3.2) podem ser significativamente alterados pela escolha do esquema de movimentação dos indivíduos.

Mais especificamente, a taxa de movimentação dependente da densidade local desempenha um papel relevante nas previsões de modelos discretos presa-predador do tipo (3.1)-(3.2), mostrando que a prospecção local das espécies pode ser determinante para a sua dinâmica espaço-temporal.

Entre as modificações que podem ocorrer no comportamento das populações, de acordo com os processos de movimentação escolhidos, observamos que: a dispersão orientada das presas pode promover a extinção dos predadores para valores dos parâmetros em que havia coexistência no caso difusivo; a dispersão orientada dos predadores pode promover aumentos na sua densidade e quedas na densidade de presas, além disso, pode promover oscilações nas populações de presas e predadores.

Não desenvolvemos condições analíticas de instabilidade para a movimentação por taxis. Entretanto, experimentos numéricos com os modelos formulados mostram que padrões espaciais heterogêneos estáveis podem ser obtidos para determinados valores dos parâmetros envolvidos nas funções de movimentação. Além disso, padrões

caóticos e ondas espirais também podem ser encontrados.

Capítulo 4

Modelo Presa-Predador com Taxia Quase Local

É importante lembrar que a detecção de um estímulo pelas presas (ou pelos predadores) nem sempre exige contato direto (taxia local). Ela pode ser realizada por meio de um campo de sinais (odores, visão) emitido pelo conjunto de predadores (ou presas) de uma determinada vizinhança (taxia quase local) (Rodrigues, 1998).

Vamos incluir agora ao modelo presa-predador descrito no Capítulo 2 a dispersão orientada para presas e predadores de acordo com um processo de taxia quase local. Ao invés de considerar que presas e predadores conseguem perceber a densidade da outra espécie apenas no sítio em que se encontram, vamos considerar que eles percebem a densidade da outra espécie em uma vizinhança de seu sítio. Assim, podem se movimentar para os sítios da vizinhança ou permanecer no sítio original de acordo com as informações coletadas.

Neste capítulo, formulamos um esquema de movimentação para presas e predadores levando em conta a prospecção quase local e desenvolvemos simulações numéricas para analisar os efeitos deste tipo de movimentação na dinâmica espaço-temporal das espécies.

4.1 Regras de Movimentação

Para deduzir as expressões que descrevem a fase de dispersão do modelo, vamos supor que presas e predadores conseguem comparar as densidades (da outra espécie) em cada sítio de uma vizinhança e assim “escolher” para qual sítio devem se locomover

a cada geração ou se devem permanecer onde estão. Uma fração maior de predadores deve se locomover para o sítio de maior densidade relativa de presas e, uma fração menor de presas deve se locomover para o sítio de maior densidade relativa de predadores.

Chamamos de $h_{x,t}$ e $p_{x,t}$ as densidades de presas e predadores no sítio $x = (i, j)$ antes da dispersão; $S_{h,y}$ ($S_{p,y}$) a densidade de presas (predadores) que sai do sítio x para cada um dos quatro sítios $y \in V_x = \{(i-1, j), (i+1, j), (i, j-1), (i, j+1)\}$ e $E_{h,y}$ ($E_{p,y}$) a densidade de presas (predadores) que entra no sítio x , vinda de cada um dos sítios y de V_x . Assim, as densidades de presas $h'_{x,t}$ e de predadores $p'_{x,t}$ no sítio x após a dispersão, são dadas respectivamente por:

$$h'_{x,t} = h_{x,t} - \sum_{y \in V_x} S_{h,y} + \sum_{y \in V_x} E_{h,y}, \quad (4.1)$$

$$p'_{x,t} = p_{x,t} - \sum_{y \in V_x} S_{p,y} + \sum_{y \in V_x} E_{p,y}. \quad (4.2)$$

Chamamos de $V_{\bar{x}}$ o conjunto $V_x \cup \{(i, j)\}$, ou seja, $V_{\bar{x}} = \{(i, j), (i-1, j), (i+1, j), (i, j-1), (i, j+1)\}$.

Vamos construir primeiro a expressão (4.2) que representa a fase de movimentação dos predadores, e depois a expressão (4.1) que representa a fase de movimentação das presas.

4.1.1 Movimentação dos Predadores

O modelo a ser utilizado aqui foi desenvolvido por Rodrigues (1998) para descrever a movimentação orientada de uma população de afídeos com relação às melhores plantas. Vamos adaptar a regra de movimentação por ele desenvolvida à taxa dos predadores em relação às presas.

Para formular a regra que descreve a movimentação dos predadores, consideremos que estes conseguem comparar a densidade de presas em cada sítio da vizinhança $V_{\bar{x}}$. Uma fração maior (menor) de predadores deve se locomover para o sítio de maior (menor) densidade relativa de presas.

Assumimos, então, que a densidade de predadores que sai do sítio x , para cada

um dos sítios $y \in V_x$, é dada por

$$S_{p,y} = \frac{h_{y,t}}{q_{x,t}} p_{x,t}, \quad (4.3)$$

onde

$$q_{x,t} = \sum_{y \in V_x} h_{y,t}. \quad (4.4)$$

Ou seja, a fração de predadores que sai de x para cada sítio $y \in V_x$ é dada pela razão entre a densidade de presas em y e o somatório das densidades de presas em todos os sítios de V_x . Desta forma, quanto maior for a densidade de presas em y , maior será a fração de predadores que migra para este sítio.

Vamos agora estabelecer a densidade de predadores que chega ao sítio x , vinda de cada um dos sítios $y \in V_x$. Observe que, para cada $y \in V_x$, temos:

$$\begin{aligned} y = (i-1, j) &\implies V_y = \{(i-2, j), (i, j), (i-1, j-1), (i-1, j+1)\}, \\ y = (i+1, j) &\implies V_y = \{(i, j), (i+2, j), (i+1, j-1), (i+1, j+1)\}, \\ y = (i, j-1) &\implies V_y = \{(i-1, j-1), (i+1, j-1), (i, j-2), (i, j)\}, \\ y = (i, j+1) &\implies V_y = \{(i-1, j+1), (i+1, j+1), (i, j), (i, j+2)\}. \end{aligned}$$

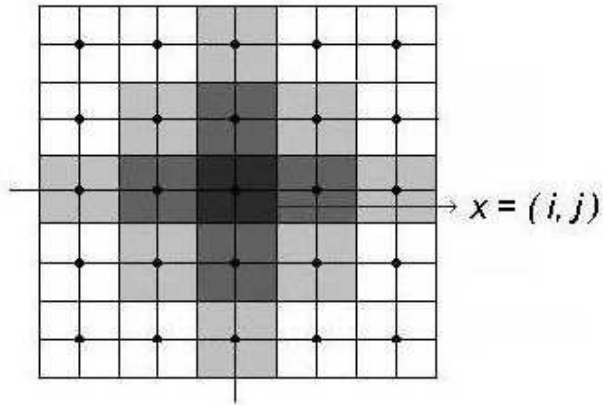


Figura 4.1: Os sítios cinza escuro representam a vizinhança do sítio $x = (i, j)$ e os cinza claro representam a vizinhança de cada sítio $y \in V_x$.

Note que $x \in V_y$, para cada $y \in V_x$, portanto de cada sítio $y \in V_x$ sai uma fração de predadores para o sítio x , a cada geração t . Assim, a atualização de cada sítio requer o valor da densidade de predadores em cinco sítios e da densidade de presas em doze sítios, além da densidade de presas no próprio sítio (Figura 4.1).

Então, a densidade de predadores que entra no sítio x vinda de cada um dos sítios $y \in V_x$ é dada por

$$E_{p,y} = \frac{h_{x,t}}{q_{y,t}} p_{y,t}, \quad (4.5)$$

onde,

$$q_{y,t} = \sum_{z \in V_y} h_{z,t}. \quad (4.6)$$

Substituindo (4.3) e (4.5) na expressão (4.2), temos:

$$p'_{x,t} = p_{x,t} - \sum_{y \in V_x} \frac{h_{y,t}}{q_{x,t}} (p_{x,t}) + \sum_{y \in V_x} \frac{h_{x,t}}{q_{y,t}} (p_{y,t}), \quad (4.7)$$

onde $q_{x,t}$ e $q_{y,t}$ são dadas por (4.4) e (4.6), respectivamente.

A expressão (4.7) é equivalente a:

$$\begin{aligned} p'_{x,t} &= p_{(i,j),t} \left[1 - \left(\frac{h_{(i,j-1),t}}{q_{x,t}} + \frac{h_{(i,j+1),t}}{q_{x,t}} + \frac{h_{(i-1,j),t}}{q_{x,t}} + \frac{h_{(i+1,j),t}}{q_{x,t}} \right) \right] + \\ &+ h_{(i,j),t} \left[\frac{p_{(i,j-1),t}}{q_{(i,j-1),t}} + \frac{p_{(i,j+1),t}}{q_{(i,j+1),t}} + \frac{p_{(i-1,j),t}}{q_{(i-1,j),t}} + \frac{p_{(i+1,j),t}}{q_{(i+1,j),t}} \right]. \end{aligned} \quad (4.8)$$

Simplificando adequadamente (4.8) obtemos a seguinte expressão, que representa a fase de dispersão dos predadores de acordo com as hipóteses consideradas:

$$\begin{aligned} p'_{x,t} = p'_{(i,j),t} &= h_{(i,j),t} \left(\frac{p_{(i,j),t}}{q_{(i,j),t}} \right) + \\ &+ h_{(i,j),t} \left(\frac{p_{(i-1,j),t}}{q_{(i-1,j),t}} + \frac{p_{(i+1,j),t}}{q_{(i+1,j),t}} + \frac{p_{(i,j-1),t}}{q_{(i,j-1),t}} + \frac{p_{(i,j+1),t}}{q_{(i,j+1),t}} \right). \end{aligned} \quad (4.9)$$

4.1.2 Movimentação das Presas

Consideremos que, da mesma forma que os predadores, as presas conseguem comparar as densidades de predadores em cada sítio da vizinhança $V_{\bar{x}}$. Assim, uma fração menor (maior) de presas deve se locomover para o sítio de maior (menor) densidade de predadores.

Assumimos, então, que a densidade de presas que sai do sítio x , para cada um dos sítios $y \in V_x$, é dada por

$$S_{p,x} = \frac{h_{x,t}}{4} \left(1 - \frac{p_{y,t}}{r_{x,t}} \right), \quad (4.10)$$

onde

$$r_{x,t} = \sum_{y \in V_{\bar{x}}} p_{y,t}. \quad (4.11)$$

Para compreender esta expressão, observamos que

$$\frac{p_{y,t}}{r_{x,t}}$$

é a razão de predadores no sítio y com relação ao total de predadores na vizinhança $V_{\bar{x}}$. Obviamente,

$$0 < \frac{p_{y,t}}{r_{x,t}} < 1.$$

Assim, se a densidade de predadores em y é pequena com relação ao total de predadores em $V_{\bar{x}}$,

$$\frac{1}{4} \left(1 - \frac{p_{y,t}}{r_{x,t}} \right)$$

é grande, representando o fato de que uma maior porcentagem de indivíduos deve migrar para y . O fator $\frac{1}{4}$ é um fator normalizante, de modo que a soma das frações de indivíduos que abandonam um sítio seja unitária. Um raciocínio análogo vale quando a densidade de predadores em y é grande com relação ao total em $V_{\bar{x}}$.

Assim, a densidade de presas que entra no sítio x vinda de cada um dos sítios $y \in V_x$ é dada por

$$E_{p,x} = \frac{h_{y,t}}{4} \left(1 - \frac{p_{x,t}}{r_{y,t}} \right), \quad (4.12)$$

onde,

$$r_{y,t} = \sum_{z \in V_{\bar{y}}} p_{z,t}. \quad (4.13)$$

Substituindo (4.10) e (4.12) na equação (4.1), temos:

$$h'_{x,t} = h_{x,t} - \sum_{y \in V_x} \frac{h_{x,t}}{4} \left(1 - \frac{p_{y,t}}{r_{x,t}}\right) + \sum_{y \in V_x} \frac{h_{y,t}}{4} \left(1 - \frac{p_{x,t}}{r_{y,t}}\right), \quad (4.14)$$

onde $r_{x,t}$ e $r_{y,t}$ são dadas por (4.11) e (4.13), respectivamente.

A expressão (4.14) é equivalente a:

$$\begin{aligned} h'_{x,t} &= h_{(i,j),t} \left[1 - \frac{1}{4} \left(\left(1 - \frac{p_{(i,j-1),t}}{r_{x,t}}\right) + \left(1 - \frac{p_{(i,j+1),t}}{r_{x,t}}\right) + \right. \right. \\ &\quad \left. \left. + \left(1 - \frac{p_{(i-1,j),t}}{r_{x,t}}\right) + \left(1 - \frac{p_{(i+1,j),t}}{r_{x,t}}\right) \right) \right] + \\ &\quad + \frac{h_{(i,j-1),t}}{4} \left(1 - \frac{p_{x,t}}{r_{(i,j-1),t}}\right) + \frac{h_{(i,j+1),t}}{4} \left(1 - \frac{p_{x,t}}{r_{(i,j+1),t}}\right) + \\ &\quad + \frac{h_{(i-1,j),t}}{4} \left(1 - \frac{p_{x,t}}{r_{(i-1,j),t}}\right) + \frac{h_{(i+1,j),t}}{4} \left(1 - \frac{p_{x,t}}{r_{(i+1,j),t}}\right). \end{aligned} \quad (4.15)$$

Simplificando adequadamente (4.15) obtemos:

$$\begin{aligned} h'_{x,t} = h'_{(i,j),t} &= \frac{h_{(i,j),t}}{4} \left(1 - \frac{p_{(i,j),t}}{r_{(i,j),t}}\right) + \\ &\quad + \frac{h_{(i-1,j),t}}{4} \left(1 - \frac{p_{(i,j),t}}{r_{(i-1,j),t}}\right) + \frac{h_{(i+1,j),t}}{4} \left(1 - \frac{p_{(i,j),t}}{r_{(i+1,j),t}}\right) + \\ &\quad + \frac{h_{(i,j-1),t}}{4} \left(1 - \frac{p_{(i,j),t}}{r_{(i,j-1),t}}\right) + \frac{h_{(i,j+1),t}}{4} \left(1 - \frac{p_{(i,j),t}}{r_{(i,j+1),t}}\right). \end{aligned} \quad (4.16)$$

Esta é a expressão que representa a fase de dispersão das presas de acordo com as hipóteses consideradas.

4.2 Formulação do Modelo

De acordo com as regras de movimentação estabelecidas nas seções anteriores, formulamos um modelo presa-predador discreto espacialmente estruturado que tem a dinâmica composta por duas fases: interação e dispersão. A fase de dispersão pode ser descrita pelas expressões (4.16) e (4.9), que caracterizam a movimentação de taxia das presas e dos predadores, respectivamente, ou pelas respectivas equações para a movimentação por difusão dadas no sistema (2.10). A fase de interação, caracterizada pelos processos de reprodução e predação, é dada por

$$\begin{cases} h_{x,t+1} = (h'_{x,t} \exp(a(1 - h'_{x,t}) - p'_{x,t})), \\ p_{x,t+1} = bh'_{x,t}p'_{x,t}. \end{cases} \quad (4.17)$$

Vamos considerar três cenários de acordo com as regras de movimentação adotadas:

- 1) As presas se dispersam por taxia quase local de acordo com a regra definida pela expressão (4.16) e os predadores se dispersam por difusão;
- 2) As presas se dispersam por difusão e os predadores se dispersam por taxia quase local de acordo com a regra definida pela expressão (4.9).
- 3) As presas e os predadores se dispersam por taxia quase local de acordo com as regras definidas pelas expressões (4.16) e (4.9), respectivamente.

Chamamos de cenário 3, o cenário onde ambas as espécies, presa e predador, movimentam-se por taxia quase local.

4.3 Simulações

Nosso objetivo nesta seção é examinar os efeitos das diferentes estratégias adotadas por presas e predadores em sua dinâmica espaço-temporal. Desenvolvemos simulações do modelo com a fase de interação sendo dada por (4.17). Com relação à fase de dispersão, percorremos os cenários 1, 2 e 3, de acordo com as regras de movimentação dadas em (4.16) e (4.9).

Nestas simulações consideramos um domínio bidimensional 30×30 com fronteira reflexiva. Como condição inicial tomamos uma distribuição aleatória de ambas as

espécies em uma pequena região retangular no centro do domínio.

Variamos os parâmetros da dinâmica local, tomando valores dentro e fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência (Figura 2.1). Comparamos os resultados obtidos nos três cenários acima. Além disso, comparamos estes resultados com aqueles obtidos nos capítulos anteriores.

Por fim, consideramos no cenário 1 (e no cenário 2), fixados os parâmetros da dinâmica, diferentes valores para o coeficiente de dispersão para a espécie que se dispersa por difusão, com o objetivo de observar as mudanças que podem ocorrer no comportamento das populações, dependendo da escolha deste coeficiente.

4.3.1 Difusão \times Taxia Quase Local

Nesta subseção, comparamos o comportamento espaço-temporal das populações de presas e predadores nos cenários 1, 2 e 3, considerando a dispersão por taxia quase local, com o caso difusivo.

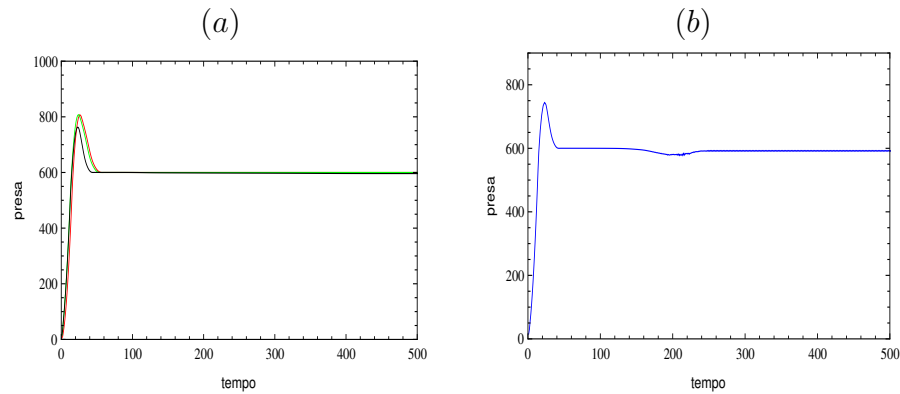


Figura 4.2: (a) Variação da densidade total de presas; caso difusivo (curva vermelha); cenário 1 (curva verde); cenário 3 (curva preta); (b) Variação da densidade total de presas no cenário 2; consideramos $a = 2$, $b = 1,5$ e $\mu_h = \mu_p = 0,5$.

Nas Figuras 4.2 a 4.4 consideramos $a = 2$ e $b = 1,5$, com $\mu_h = \mu_p = 0,5$. Os parâmetros da dinâmica foram escolhidos na região de estabilidade do equilíbrio de coexistência. Para esta escolha dos parâmetros o sistema atinge o equilíbrio estável homogêneo quando ambas as espécies se dispersam por difusão. O mesmo ocorre quando consideramos a dispersão por taxia local. Quando consideramos a dispersão de acordo com o processo de taxia quase local, as densidades totais de

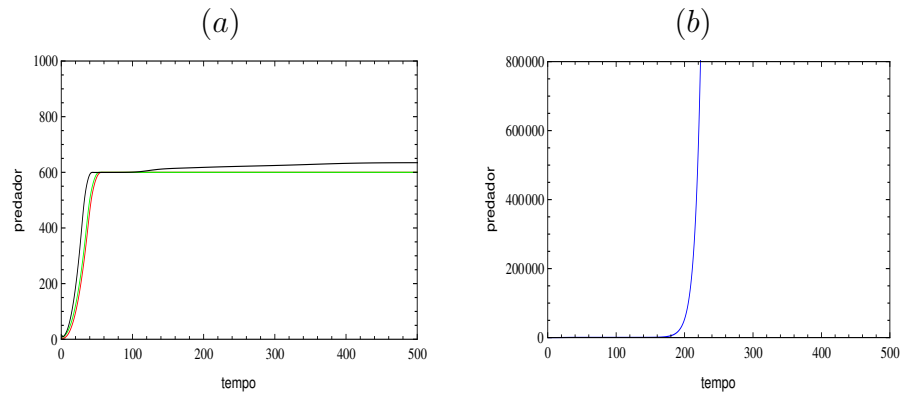


Figura 4.3: (a) Variação da densidade total de predadores; caso difusivo (curva vermelha); cenário 1 (curva verde); cenário 3 (curva preta); (b) Variação da densidade total de predadores no cenário 2; consideramos $a = 2$, $b = 1,5$ e $\mu_h = \mu_p = 0,5$.

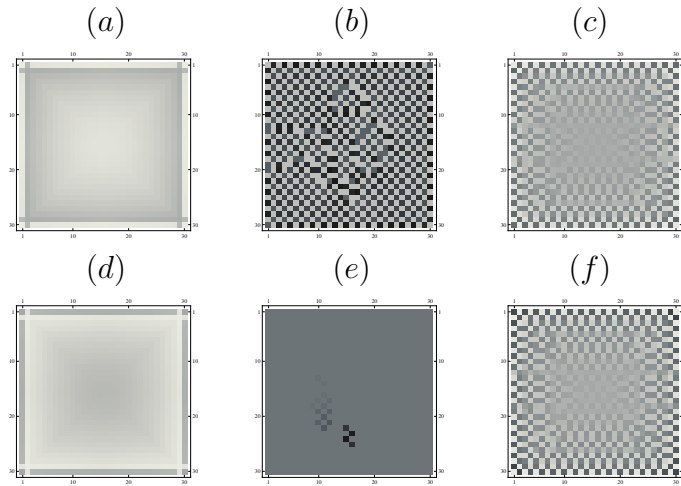


Figura 4.4: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas na iteração 500, nos cenários 1, 2 e 3, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores na iteração 500, nos cenários 1, 2 e 3, respectivamente; para $a = 2$, $b = 1,5$ e $\mu_h = \mu_p = 0,5$.

presas e predadores atingem um equilíbrio estável nos cenários 1 e 3 (Figuras 4.2(a) e 4.3(a)). No cenário 2, onde apenas os predadores movimentam-se por taxa, a população destes cresce indefinidamente, enquanto a população de presas varia em um ciclo de período dois (Figuras 4.2(b) e 4.3(b)). Os valores do ciclo de período 2 nos quais varia a densidade de presas são muito próximos, por isso na Figura 4.2(b)

a densidade total parece ser constante.

No cenário 1, onde apenas as presas movimentam-se por taxa, as densidades totais de presas e predadores se estabilizam no mesmo equilíbrio do caso difusivo. As curvas verde e vermelha estão sobrepostas. No cenário 3, a densidade de equilíbrio das presas é praticamente a mesma do caso difusivo, enquanto a densidade de equilíbrio dos predadores tem um pequeno aumento com relação ao caso difusivo (Figuras 4.2(a) e 4.3(a)).

No cenário 1, a distribuição espacial dos indivíduos é homogênea com um leve efeito de fronteira, para ambas as espécies. Enquanto nos cenários 2 e 3 prevalece a heterogeneidade espacial, para ambas as espécies. No cenário 3, a densidade de indivíduos de ambas as espécies em cada sítio do domínio varia em um ciclo de período 2, de modo que a distribuição espacial não se torna constante no tempo. O mesmo ocorre com a densidade de presas em cada sítio, no cenário 2. (Figura 4.4).

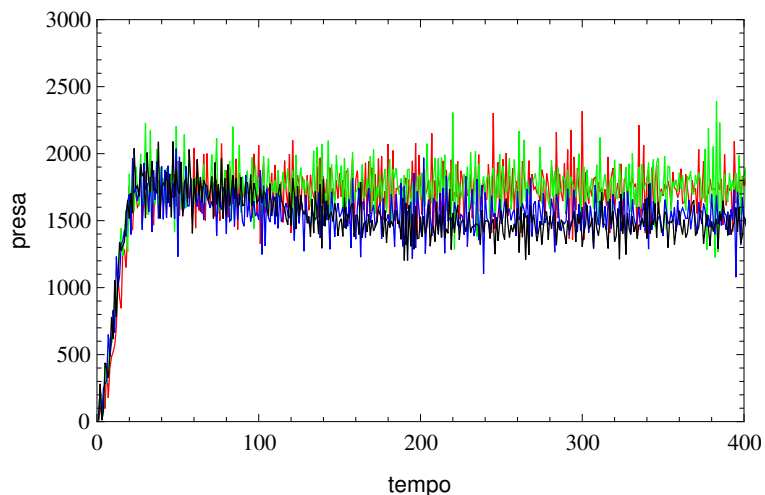


Figura 4.5: Variação da densidade total de presas para $a = 5$, $b = 0,5$, $\mu_h = 0,6$ e $\mu_p = 0,5$; caso difusivo (curva vermelha); cenário 1 (curva verde); cenário 2 (curva azul); cenário 3 (curva preta).

Nas Figuras 4.5 a 4.7 consideramos $a = 5$ e $b = 0,5$, com $\mu_h = 0,6$ e $\mu_p = 0,5$. Neste caso, os parâmetros da dinâmica estão na região de extinção dos predadores. Nos cenários 2 e 3, as espécies coexistem. Observamos uma queda na densidade média de presas do caso difusivo para os cenários 2 e 3 (Figura 4.5) e grandes picos para os predadores (Figuras 4.6(a) e 4.6(b)). Para esta escolha dos parâmetros os predadores vão à extinção no caso difusivo e no cenário 1, quando apenas as presas

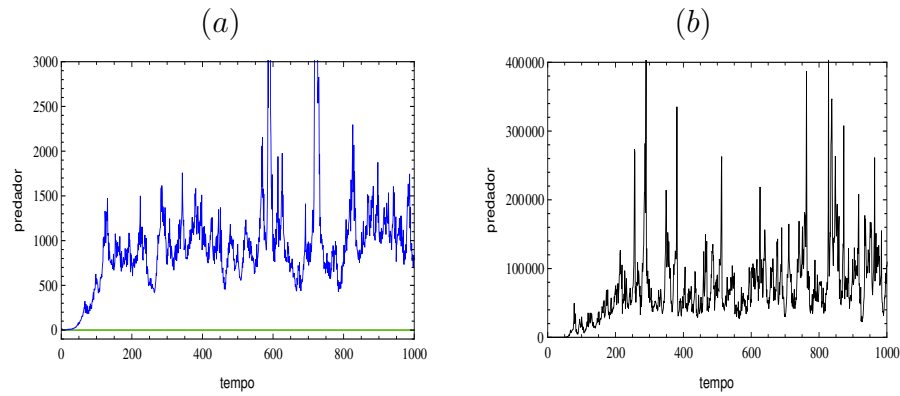


Figura 4.6: (a) Variação da densidade total de predadores; caso difusivo (curva vermelha); cenário 1 (curva verde); cenário 2 (curva azul); (b) Variação da densidade total de predadores no cenário 3; consideramos $a = 5$, $b = 0,5$, $\mu_h = 0,6$ e $\mu_p = 0,5$.

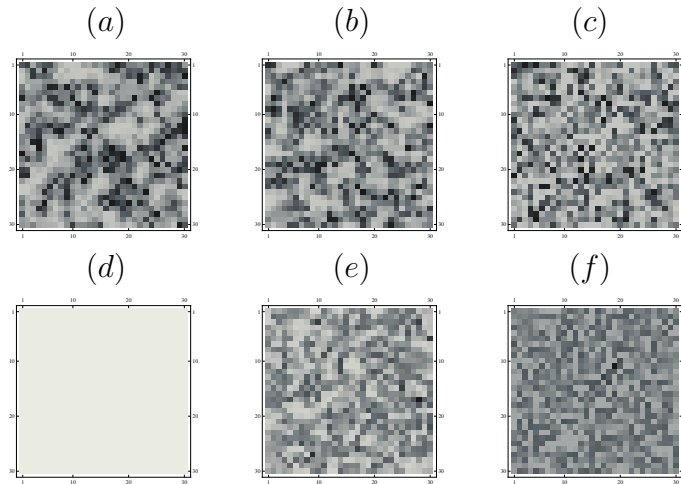


Figura 4.7: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas na iteração 1000 nos cenários 1, 2 e 3, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores na iteração 1000 nos cenários 1, 2 e 3, respectivamente; para $a = 5$, $b = 0,5$, $\mu_h = 0,6$ e $\mu_p = 0,5$.

se dispersam por *taxia*. Este comportamento pode ser observado na Figura 4.6(a). As curvas vermelha (caso difusivo) e verde (cenário 1) estão sobrepostas. No cenário 3, onde ambas as espécies se dispersam por *taxia*, a densidade total de predadores assume valores muito altos (Figura 4.6(b)). A distribuição espacial é caótica em

todos os cenários para as presas e para os predadores. (Figura 4.7).

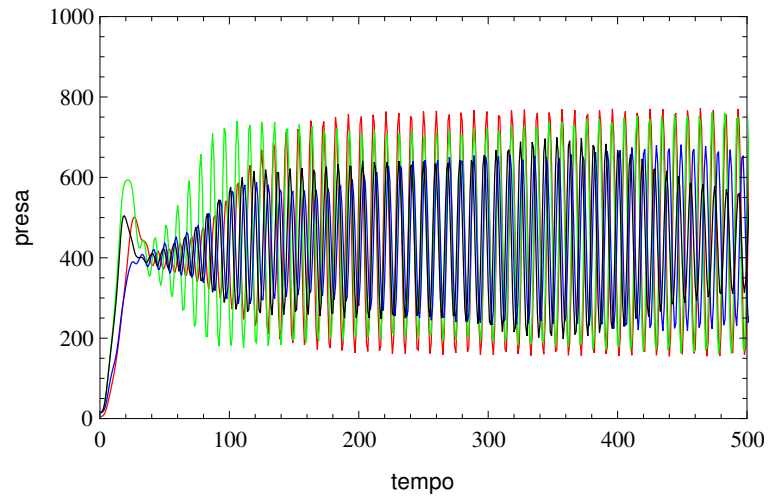


Figura 4.8: Variação da densidade total de presas para $a = 1$, $b = 2, 3$ e $\mu_h = \mu_p = 0, 5$; caso difusivo (curva vermelha); cenário 1 (curva verde); cenário 2 (curva azul); cenário 3 (curva preta).

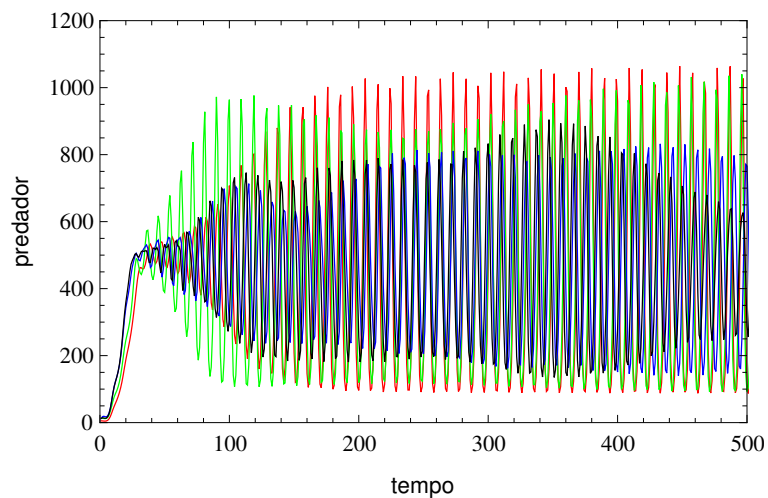


Figura 4.9: Variação da densidade total de predadores para $a = 1$, $b = 2, 3$ e $\mu_h = \mu_p = 0, 5$; caso difusivo (curva vermelha); cenário 1 (curva verde); cenário 2 (curva azul); cenário 3 (curva preta).

Nas Figuras 4.8 a 4.10 consideramos $a = 1$ e $b = 2, 3$, com $\mu_h = \mu_p = 0, 5$. Como no caso anterior, estes parâmetros da dinâmica estão fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência. Porém, para esta escolha dos parâmetros as

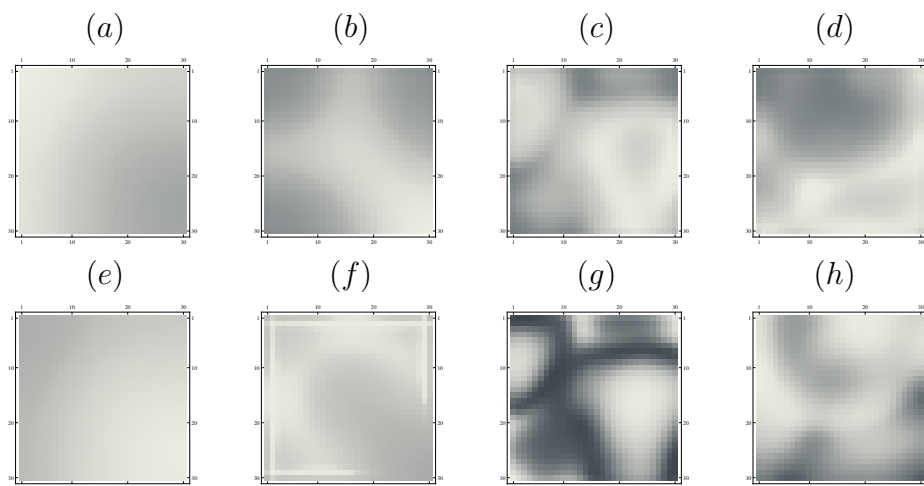


Figura 4.10: (a) - (d) Distribuição espacial da população de presas na iteração 500 no caso difusivo e nos cenários 1, 2 e 3, respectivamente; (e) - (h) Distribuição espacial da população de predadores na iteração 500 no caso difusivo e nos cenários 1, 2 e 3, respectivamente; para $a = 1$, $b = 2, 3$ e $\mu_h = \mu_p = 0, 5$.

espécies coexistem no caso difusivo, com as densidades totais de presas e predadores oscilando num intervalo limitado de valores. O mesmo ocorre nos cenários 1, 2 e 3, podendo haver oscilações de menores amplitudes para ambas as espécies dependendo do cenário (Figuras 4.8 e 4.9). Nos cenários 2 e 3 as amplitudes das oscilações são menores. A distribuição espacial para presas e predadores, no caso difusivo e nos cenários 1, 2 e 3, pode ser observada na Figura 4.10.

Nas Figuras 4.11 a 4.13 consideramos $a = 2$ e $b = 2, 5$, com $\mu_h = \mu_p = 0, 5$. Os parâmetros da dinâmica estão fora da região de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência e as espécies coexistem no caso difusivo, com as densidades totais de presas e predadores oscilando num intervalo limitado de valores. O mesmo ocorre no cenário 1, com oscilações de grande amplitude para ambas as espécies (Figuras 4.11(a) e 4.12(a)). No cenário 2, a população de presas oscila num ciclo de período 2, com os valores do ciclo sendo próximos, por isso na Figura 4.11(a) a densidade de presas parece ser constante. Nos cenários 2 e 3 a população de predadores atinge valores ilimitados (Figura 4.12(b)), resultado da alta taxa de crescimento dos predadores combinada com sua taxa quase local.

A distribuição espacial para presas e predadores, no caso difusivo e nos cenários

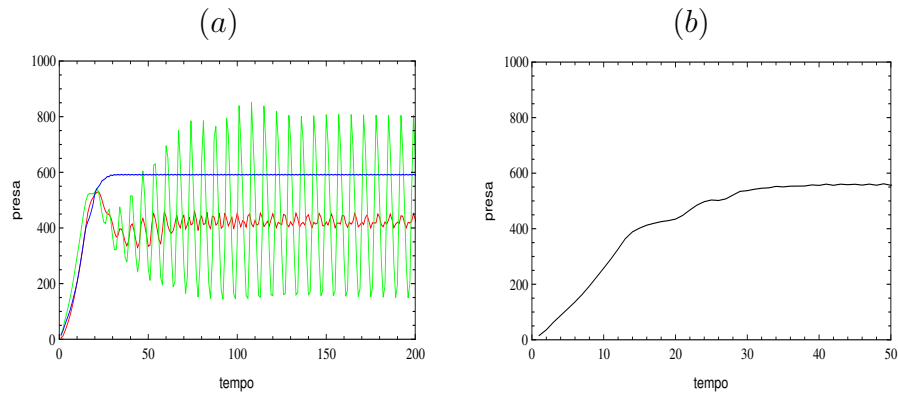


Figura 4.11: (a) Variação da densidade total de presas no caso difusivo (curva vermelha) e nos cenários 1 (curva verde) e 2 (curva azul); (b) Variação da densidade total de presas no cenário 3; consideramos $a = 2$, $b = 2,5$ e $\mu_h = \mu_p = 0,5$.

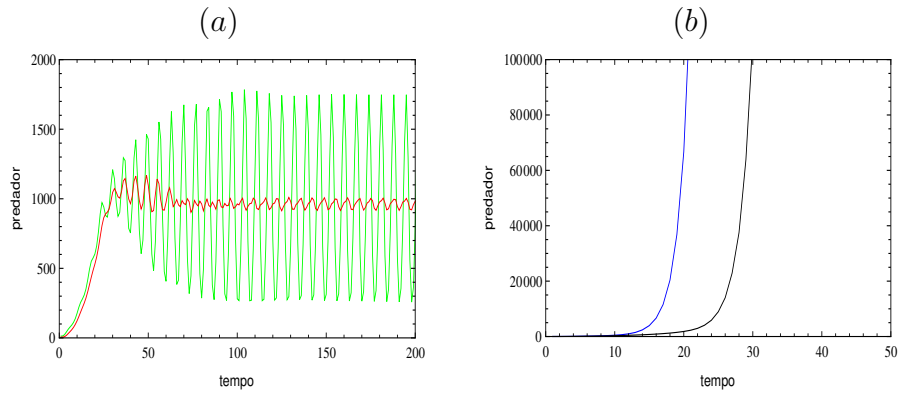


Figura 4.12: (a) Variação da densidade total de predadores no caso difusivo (curva vermelha) e no cenário 1 (curva verde); (b) Variação da densidade total de predadores no cenário 2 (curva azul) e no cenário 3 (curva preta); consideramos $a = 2$, $b = 2,5$ e $\mu_h = \mu_p = 0,5$.

1, 2 e 3, pode ser observada na Figura 4.13.

As Figuras 4.14 a 4.16 comparam o comportamento das densidades de presas e predadores no caso difusivo e no cenário 3, no qual presas e predadores se dispersam de acordo com o processo de taxia quase local. Considerando $a = 3$ e $b = 0,65$ as espécies não coexistem para a movimentação por difusão com $\mu_h = \mu_p = 0,5$, a densidade de presas varia caoticamente com grandes amplitudes nas oscilações (Figura 4.14(a)) e os predadores são extintos (Figura 4.14(b)). O mesmo ocorre quando consideramos a taxia local para ambas as espécies, apenas diminuindo um

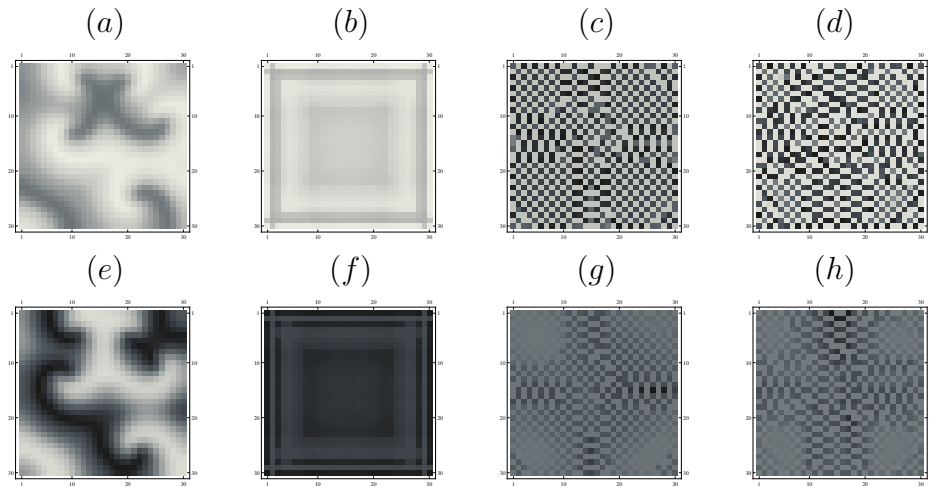


Figura 4.13: (a) e (b) Distribuição espacial das presas na iteração 1000 no caso difusivo e no cenário 1, respectivamente; (c) e (d) Distribuição espacial das presas na iteração 100 (cenário 2) e na iteração 40 (cenário 3), respectivamente; (e) e (f) Distribuição espacial dos predadores na iteração 1000 no caso difusivo e no cenário 1, respectivamente; (g) e (h) Distribuição espacial dos predadores na iteração 100 (cenário 2) e na iteração 40 (cenário 3), respectivamente; para $a = 2$, $b = 2, 5$ e $\mu_h = \mu_p = 0, 5$.

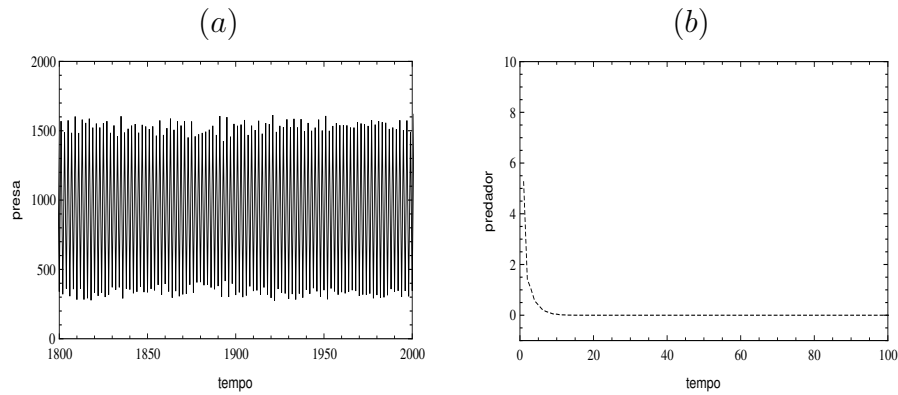


Figura 4.14: (a) e (b) Variação das densidades totais de presas e predadores, respectivamente; para $a = 3$, $b = 0, 65$, $\mu_h = 0, 5$ e $\mu_p = 0, 5$, no caso difusivo.

pouco as amplitudes nas oscilações das presas. Quando passamos a considerar a dispersão orientada para ambas as espécies de acordo com o processo de taxis quase

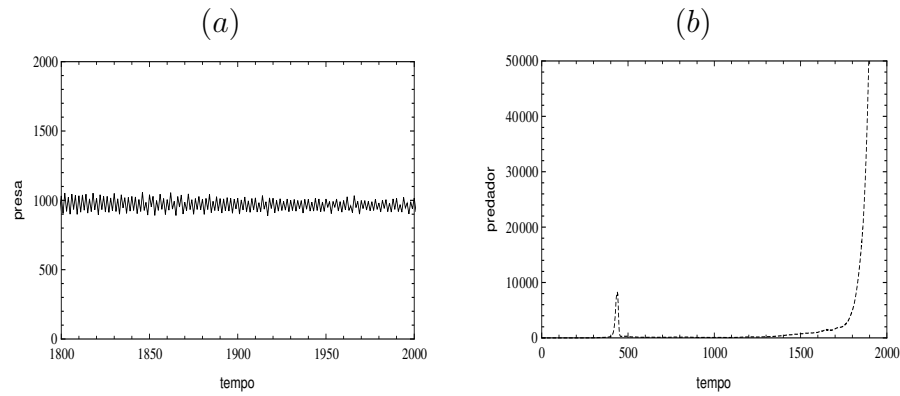


Figura 4.15: (a) e (b) Variação das densidades totais de presas e predadores, respectivamente; para $a = 3$ e $b = 0,65$, no cenário 3.

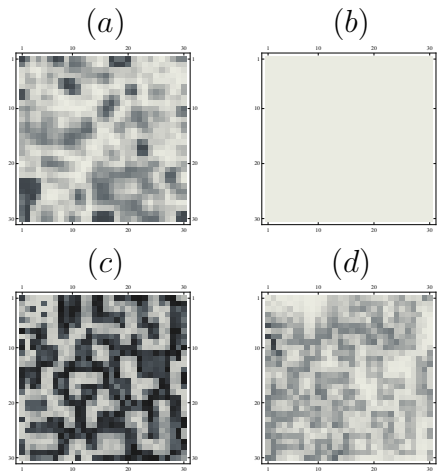


Figura 4.16: (a) e (b) Distribuição espacial das presas e dos predadores, respectivamente, na iteração 1000, para o caso difusivo; (c) e (d) Distribuição espacial das presas e dos predadores, respectivamente, na iteração 1000, para o cenário 3; para $a = 3$, $b = 0,65$, $\mu_h = 0,5$ e $\mu_p = 0,5$.

local, presas e predadores passam a coexistir, no entanto a população de predadores atinge valores ilimitados depois de um certo número de iterações (Figura 4.15(b)). Além disso, diminui consideravelmente a amplitude das oscilações na densidade de presas (Figura 4.15(a)). A distribuição espacial é caótica no cenário 3 para ambas as espécies e no caso difusivo para as presas (Figura 4.16).

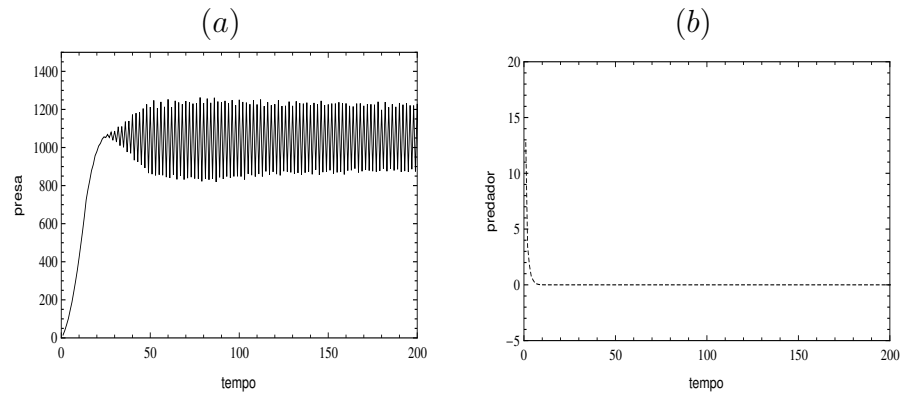


Figura 4.17: (a) Variação da densidade total de presas para $a = 3$, $b = 0,5$, $\mu_h = 0,2$ e $\mu_p = 0,4$, no caso difusivo; (b) Variação da densidade total de predadores para $a = 3$, $b = 0,5$, $\mu_h = 0,2$ e $\mu_p = 0,4$, no caso difusivo.

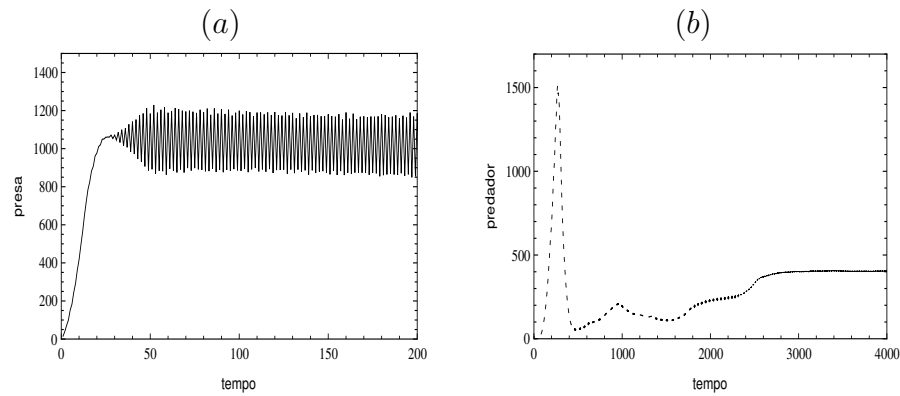


Figura 4.18: (a) Variação da densidade total de presas para $a = 3$, $b = 0,5$, $\mu_h = 0,2$ e $\mu_p = 0,4$, no cenário 2, para taxa quase local; (b) Variação da densidade total de predadores para $a = 3$, $b = 0,5$, $\mu_h = 0,2$ e $\mu_p = 0,4$, para taxa quase local.

As Figuras 4.17 e 4.18 comparam as densidades totais de presas e predadores no caso difusivo e no cenário 2 considerando a prospecção quase local, para os mesmos valores dos parâmetros da dinâmica.

No caso difusivo, os predadores são extintos (Figura 4.17(b)). O mesmo ocorre se considerarmos o cenário 2 com prospecção local para os predadores. Porém, quando consideramos o cenário 2 com taxa quase local para os predadores, ocorre a persistência das espécies (Figura 4.18).

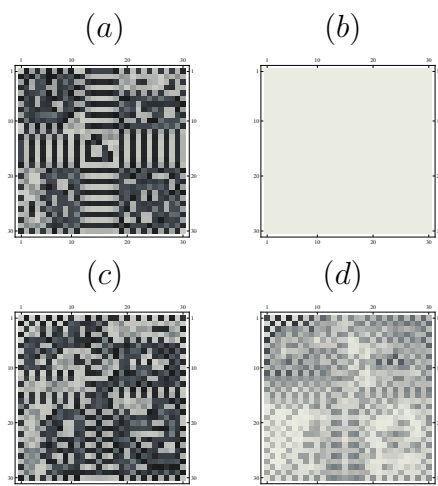


Figura 4.19: (a) e (b) Distribuição espacial das presas e dos predadores, respectivamente, na iteração 800, para o caso difusivo; (d) e (e) Distribuição espacial das presas e dos predadores, respectivamente, na iteração 800, para o cenário 2; $a = 3$, $b = 0,5$, $\mu_h = 0,2$ e $\mu_p = 0,4$.

A distribuição espacial para ambas as espécies nestas duas situações pode ser observada na Figura 4.19.

Para estes valores dos parâmetros os predadores persistem apenas quando adotam prospecção em uma vizinhança do sítio em que se encontram.

4.3.2 Taxia Local \times Taxia Quase Local

Vamos agora comparar a dinâmica espaço-temporal das populações de presas e predadores considerando os processos de taxia local e quase local. Tomamos os valores dos parâmetros para os quais o comportamento das populações, no caso de taxia local, já foi analisado no Capítulo 3.

Nas Figuras 4.20 a 4.22 consideramos os parâmetros da dinâmica sendo $a = 0,9$ e $b = 1,75$, com $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

Nas Figuras 4.20(a) e 4.21(a) observamos o comportamento das densidades totais de presas e predadores no caso difusivo e nos cenários 1, 2 e 3, considerando a dispersão por taxia local. Neste caso, como já vimos no Capítulo 3, temos, em comparação com o caso difusivo, um aumento na densidade de presas e uma queda na densidade de predadores nos cenários 1 e 3, enquanto no cenário 2 ocorrem oscilações

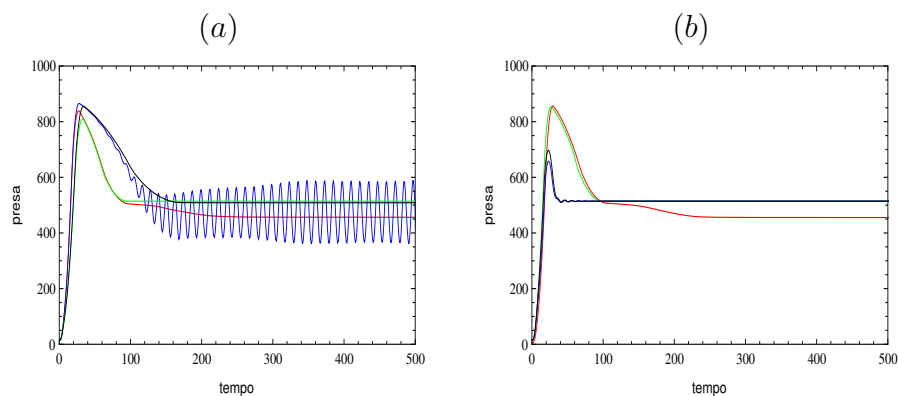


Figura 4.20: (a) Variação da densidade total de presas de acordo com o processo de dispersão por taxia local; (b) Variação da densidade total de presas de acordo com o processo de dispersão por taxia quase local; caso difusivo (curva vermelha); cenário 1 (curva verde); cenário 2 (curva azul); cenário 3 (curva preta); consideramos $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

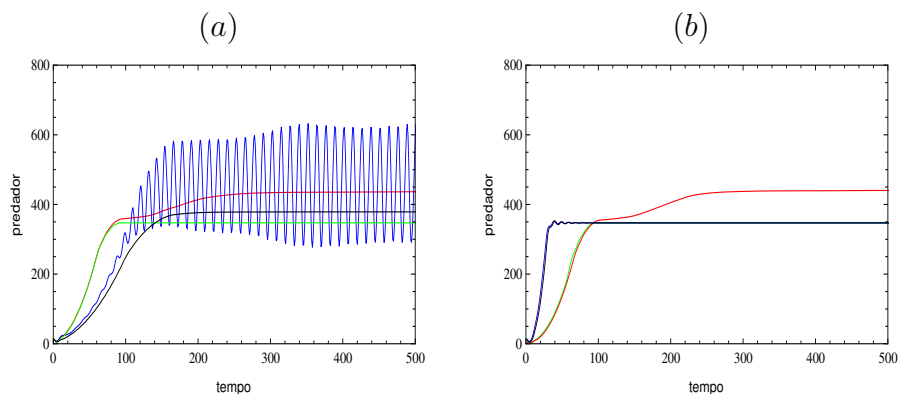


Figura 4.21: (a) Variação da densidade total de predadores de acordo com o processo de dispersão por taxia local; (b) Variação da densidade total de predadores de acordo com o processo de dispersão por taxia quase local; caso difusivo (curva vermelha); cenário 1 (curva verde); cenário 2 (curva azul); cenário 3 (curva preta); consideramos $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

para ambas as espécies.

Quando consideramos a dispersão dos indivíduos de acordo com o processo de taxia quase local, observamos nos três cenários um aumento na densidade total de presas e uma queda na densidade total de predadores, em comparação com o caso difusivo (4.20(b) e 4.21(b)). Em todos os cenários as densidades totais de ambas as

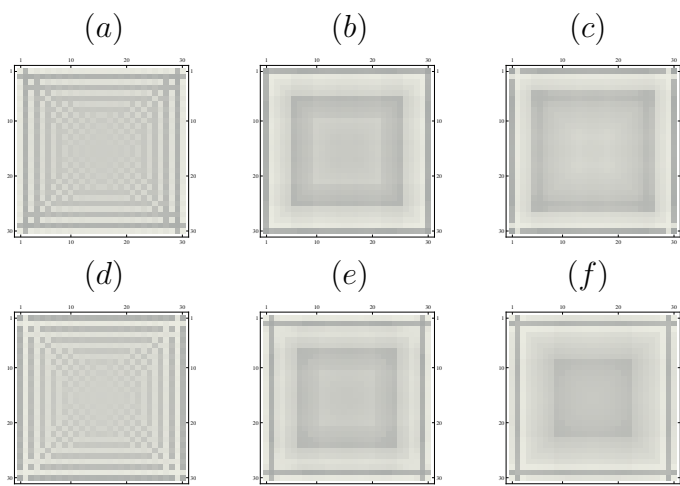


Figura 4.22: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas na iteração 1000 nos cenários 1, 2 e 3, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores na iteração 1000 nos cenários 1, 2 e 3, respectivamente; para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

populações atingem o mesmo equilíbrio estável. As curvas verde, azul e preta estão sobrepostas nas Figuras 4.20(b) e 4.21(b). Através das Figuras 4.21(a) e 4.21(b), observamos que ocorre uma queda na densidade de predadores quando consideramos a taxia quase local no cenário 3, em comparação com o caso em que consideramos a taxia local para este cenário. A diferença mais notável de comportamento das espécies, da taxia local para a taxia quase local, ocorre no cenário 2.

A distribuição espacial dos indivíduos nos três cenários, quando consideramos a taxia quase local, pode ser observada na Figura 4.22. Podemos dizer que, nos três cenários, o sistema evolui para um padrão homogêneo estável com um leve efeito de fronteira para ambas as espécies.

Nas Figuras 4.23 a 4.25 consideramos os parâmetros da dinâmica sendo $a = 1,1$ e $b = 2,5$, com $\mu_h = 0,2$ e $\mu_p = 0,4$.

Vimos no Capítulo 3 que, para esta escolha dos parâmetros, surgem ondas espirais na distribuição espacial de ambas as espécies no caso difusivo e nos cenários 1, 2 e 3, quando consideramos a dispersão dos indivíduos de acordo com a taxia local. Além disso, as densidades totais de presas e predadores oscilam em todos os casos, com amplitudes variando (Figuras 4.23(a) e 4.24(a)).

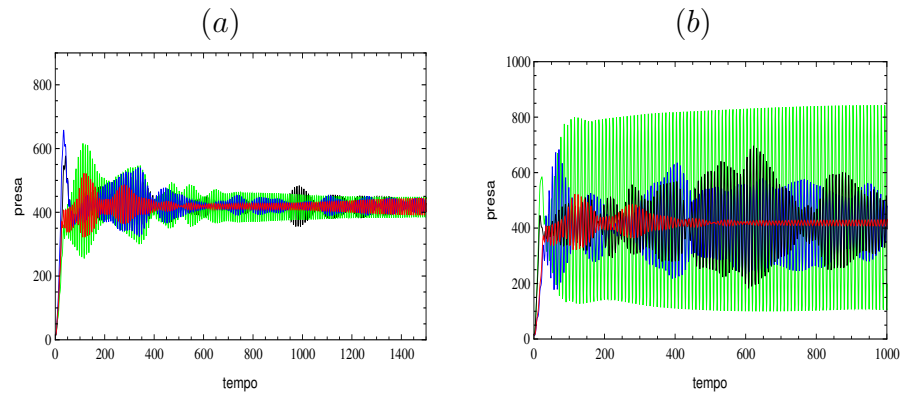


Figura 4.23: (a) Variação da densidade total de presas de acordo com o processo de dispersão por taxia local; (b) Variação da densidade total de presas de acordo com o processo de dispersão por taxia quase local; caso difusivo (curva vermelha); cenário 1 (curva verde); cenário 2 (curva azul); cenário 3 (curva preta); consideramos $a = 1, 1$, $b = 2, 5$, $\mu_h = 0, 2$ e $\mu_p = 0, 4$.

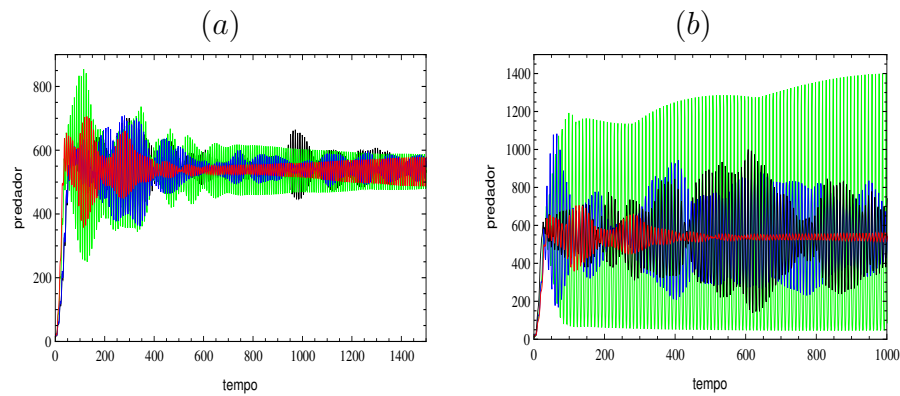


Figura 4.24: (a) Variação da densidade total de predadores de acordo com o processo de dispersão por taxia local; (b) Variação da densidade total de predadores de acordo com o processo de dispersão por taxia quase local; caso difusivo (curva vermelha); cenário 1 (curva verde); cenário 2 (curva azul); cenário 3 (curva preta); consideramos $a = 1, 1$, $b = 2, 5$, $\mu_h = 0, 2$ e $\mu_p = 0, 4$.

Quando consideramos a dispersão de acordo com o processo de taxia quase local, as densidades totais de ambas as espécies oscilam nos cenários 1, 2 e 3. Ocorrem amplitudes maiores no cenário 1 (Figuras 4.23(b) e 4.24(b)). Além disso, em comparação com o caso em que temos a dispersão por taxia local, ocorre um aumento na amplitude das oscilações nos três cenários considerados, para as densidades de

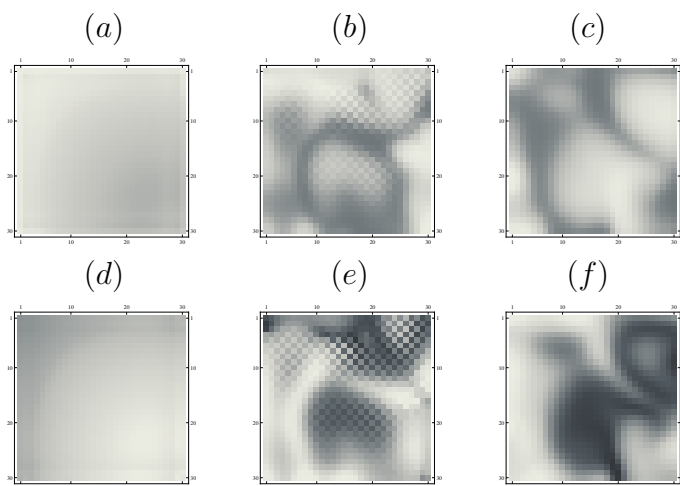


Figura 4.25: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas na iteração 1000 nos cenários 1, 2 e 3, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores na iteração 1000 nos cenários 1, 2 e 3, respectivamente; para $a = 1, 1$, $b = 2, 5$, $\mu_h = 0, 2$ e $\mu_p = 0, 4$.

ambas as espécies (Figuras 4.23 e 4.24).

Com relação à distribuição espacial das espécies, no caso de taxia quase local, não surgem ondas espirais em nenhum dos três cenários. A distribuição espacial das espécies, para os cenários 1, 2 e 3, pode ser observada na Figura 4.25.

4.3.3 Diversidade de Resultados em um Mesmo Cenário

Cenário 1: Taxia Quase Local para a Presa e Difusão para o Predador

Consideramos os parâmetros da dinâmica como sendo $a = 5$ e $b = 0, 9$. Comparamos o comportamento espaço-temporal das populações de presas e predadores para $\mu_p = 0, 1$, $\mu_p = 0, 5$ e $\mu_p = 0, 9$ (Figuras 4.26 a 4.28).

Observamos comportamento caótico na variação da densidade total de presas, para todas as escolhas de μ_p (Figura 4.26). Além disso, ocorre uma queda na densidade média de presas para $\mu_p = 0, 9$, ou seja, quando o coeficiente de dispersão por difusão do predador é suficientemente alto.

Com relação à densidade total de predadores, observamos comportamentos bastante distintos para diferentes escolhas de μ_p (Figura 4.27). Para $\mu_p = 0, 1$ ocorre

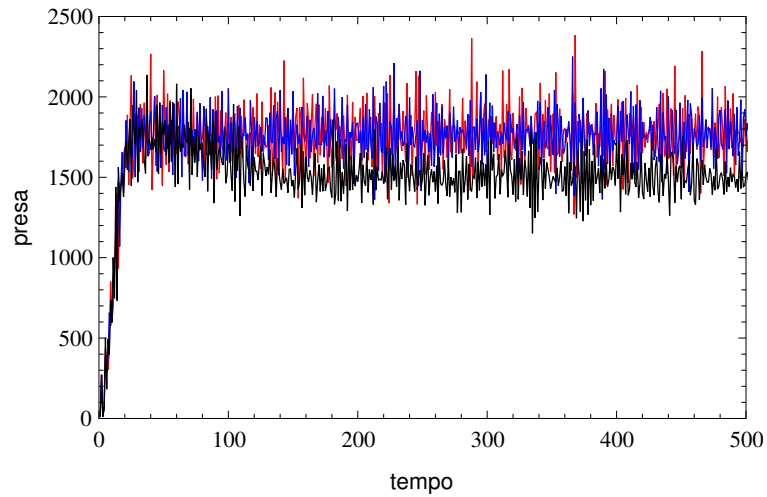


Figura 4.26: Variação da densidade total de presas para $a = 5$ e $b = 0,9$ no cenário 1; curva preta ($\mu_p = 0,9$); curva azul ($\mu_p = 0,5$); curva vermelha ($\mu_p = 0,1$).

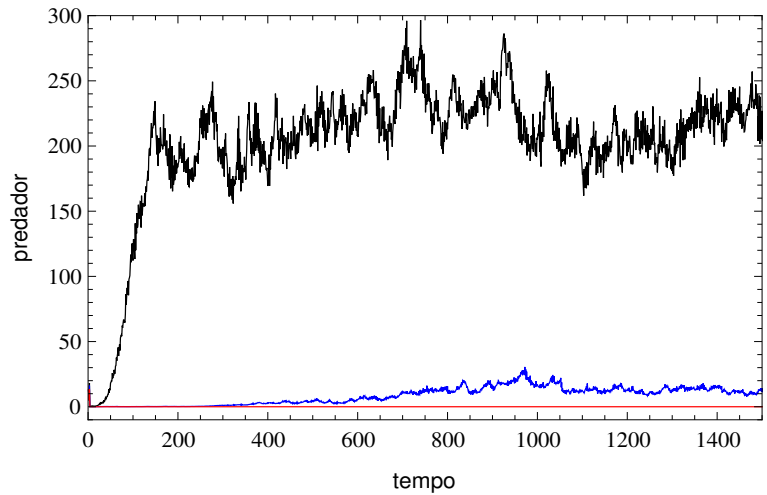


Figura 4.27: Variação da densidade total de predadores para $a = 5$ e $b = 0,9$ no cenário 1; curva preta ($\mu_p = 0,9$); curva azul ($\mu_p = 0,5$); curva vermelha ($\mu_p = 0,1$).

a extinção dos predadores. Para $\mu_p = 0,5$ eles deixam de ir à extinção, mantendo a densidade total oscilando entre valores baixos e, para $\mu_p = 0,9$ a densidade total tem um aumento considerável.

A distribuição espacial após 1000 iterações, caótica para todas as escolhas de μ_p , pode ser observada na Figura 4.28.

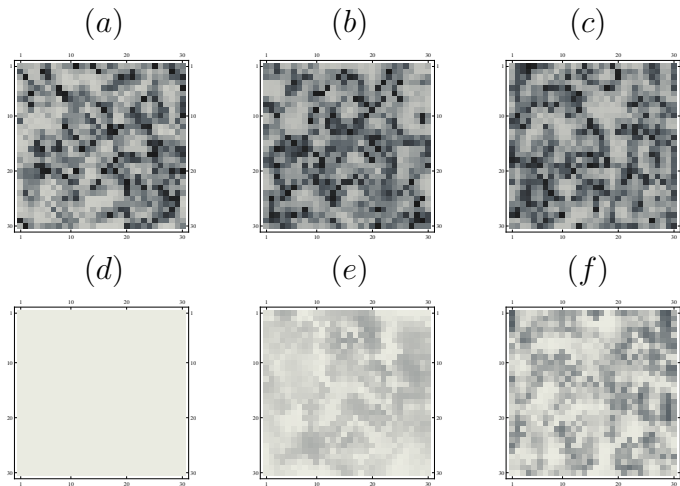


Figura 4.28: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas na iteração 1000, para $\mu_p = 0, 1$, $\mu_p = 0, 5$ e $\mu_p = 0, 9$, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores na iteração 1000, para $\mu_p = 0, 1$, $\mu_p = 0, 5$ e $\mu_p = 0, 9$, respectivamente; os parâmetros da dinâmica são $a = 5$ e $b = 0, 9$.

Cenário 2: Difusão para a Presa e Taxia Quase Local para o Predador

Nas Figuras 4.29 a 4.31 ilustramos o comportamento das populações de presas e predadores no cenário 2, para $a = 5$ e $b = 0, 5$.

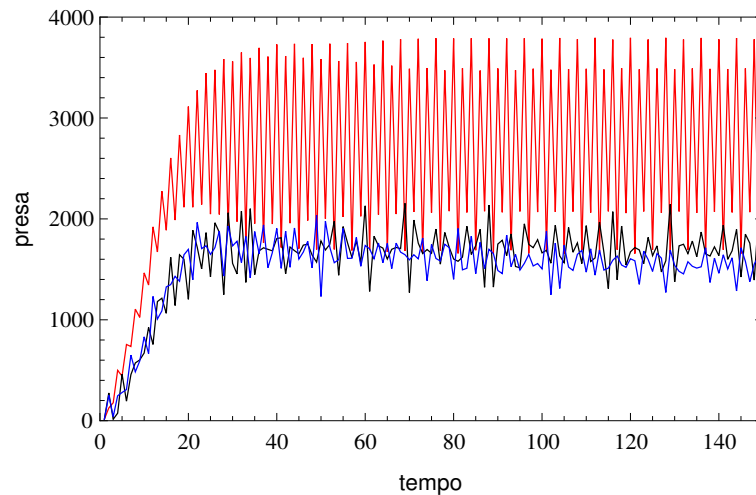


Figura 4.29: Variação da densidade total de presas para $a = 5$ e $b = 0, 5$ no cenário 2; curva preta ($\mu_h = 0, 9$); curva azul ($\mu_h = 0, 6$); curva vermelha ($\mu_h = 0, 1$).

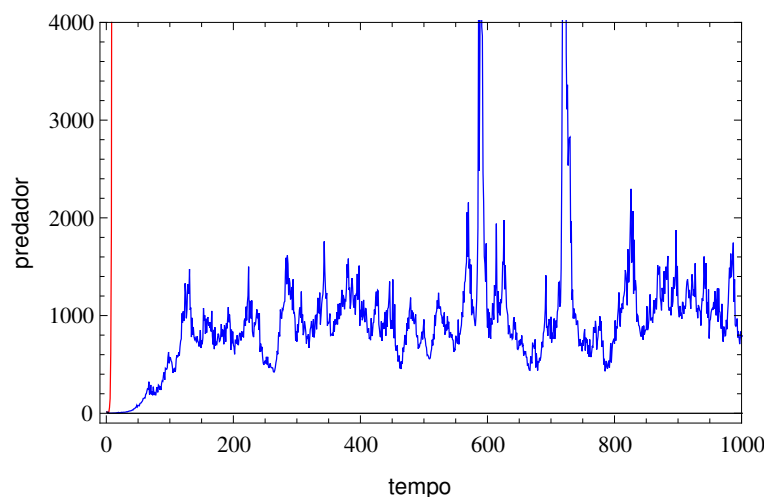


Figura 4.30: Variação da densidade total de predadores para $a = 5$ e $b = 0,5$ no cenário 2; curva preta ($\mu_h = 0,9$); curva azul ($\mu_h = 0,6$); curva vermelha ($\mu_h = 0,1$).

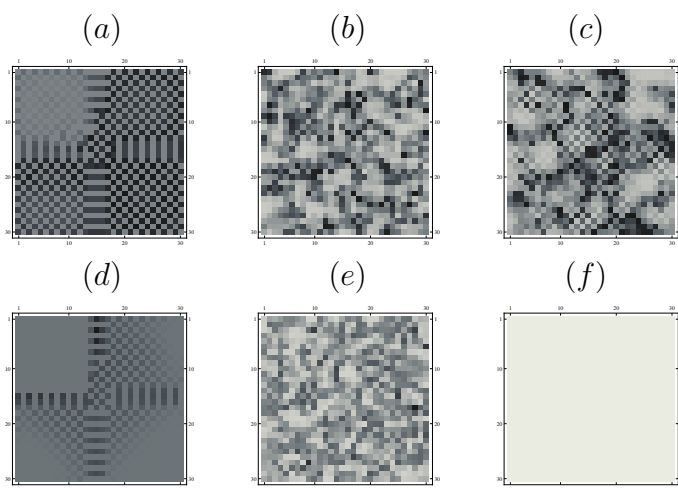


Figura 4.31: (a) - (c) Distribuição espacial da população de presas na iteração 1000, para $\mu_h = 0,1$, $\mu_h = 0,6$ e $\mu_h = 0,9$, respectivamente; (d) - (f) Distribuição espacial da população de predadores na iteração 1000, para $\mu_h = 0,1$, $\mu_h = 0,6$ e $\mu_h = 0,9$, respectivamente; os parâmetros da dinâmica são $a = 5$ e $b = 0,5$.

A dinâmica local prevê a extinção dos predadores e a difusão pode promover a coexistência com oscilações na densidade total das populações, para esta escolha de a e b . Comparamos o comportamento das populações de presas e predadores para $\mu_h = 0,1$, $\mu_h = 0,6$ e $\mu_h = 0,9$.

A densidade de presas oscila para as três escolhas de μ_h , assumindo valores médios mais altos para $\mu_h = 0,1$ (Figura 4.29). Para esta escolha de μ_h , a população de predadores cresce ilimitadamente. Para $\mu_h = 0,6$ as espécies coexistem com grandes picos para os predadores e, quando $\mu_h = 0,9$ a população de predadores vai à extinção (Figura 4.30). A Figura 4.31 ilustra a distribuição espacial das espécies na iteração 1000 para os diferentes valores de μ_h considerados.

4.4 Conclusões

Através das simulações, observamos que a movimentação de taxia quase local pode alterar em vários aspectos, a dinâmica espaço-temporal das populações de presas e predadores, com relação à movimentação por difusão e à movimentação por taxia local.

A taxia quase local de uma ou ambas as espécies, pode:

- conduzir as populações a uma distribuição espacial heterogênea em regiões dos parâmetros em que não há instabilidade causada pela difusão ou pela taxia local (Figura 4.4);
- promover a coexistência das espécies (Figuras 4.17 e 4.18);
- amplificar a amplitude das oscilações das populações (Figuras 4.23 e 4.24) e
- conduzir os predadores à extinção ou explosão populacional (Figura 4.30).

A partir destes resultados concluímos que o comportamento da prospecção das espécies desempenha um papel relevante na dinâmica presa-predador e não pode ser ignorada na modelagem deste tipo de sistema.

Conclusões

Neste trabalho apresentamos um modelo discreto presa-predador espacialmente distribuído considerando a perseguição e a evasão de uma espécie com relação à outra. Isto é, assumimos explicitamente o comportamento de taxia dos predadores com relação às presas e o comportamento de taxia negativa das presas em resposta aos predadores. Utilizamos uma formulação via Redes de Mapas Acoplados e propusemos diferentes esquemas para representar a taxia local (quando os indivíduos realizam prospecção na posição em que se encontram) e taxia quase local (quando a prospecção se dá em uma vizinhança dos indivíduos).

Em todo o trabalho, assumimos que as presas apresentam crescimento de Ricker e resposta funcional do tipo I. Os predadores, por sua vez, vão à extinção na ausência das presas (Neubert et al., 1995). Analisamos quatro cenários distintos de acordo com a combinação dos diferentes comportamentos de movimentação para presas e predadores: presas e predadores movimentando-se por difusão simples; presas dispersando-se por difusão e predadores por taxia; presas dispersando-se por taxia e predadores por difusão e, presas e predadores dispersando-se por taxia. Comparamos os resultados através de simulações numéricas.

É fato bastante conhecido que a consideração explícita do espaço pode alterar os resultados dos modelos de interações populacionais (Hassell et al., 1991). Neste trabalho, observamos que as previsões dos modelos presa-predador discretos espacialmente distribuídos podem ser drasticamente alteradas pela consideração da movimentação de taxia.

A dinâmica espaço-temporal do sistema estudado depende fortemente da escolha dos parâmetros da dinâmica e de movimentação. Uma exploração numérica de todo o espaço dos parâmetros é obviamente impossível. Assim, consideramos parâmetros dentro da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência da dinâmica local bem como parâmetros em uma vizinhança fora desta região.

As simulações desenvolvidas mostram que os esquemas de movimentação propostos, de fato, representam o comportamento que desejávamos descrever: predadores movimentam-se na direção de maior concentração de presas e estas, por sua vez, dirigem-se às regiões em que há menor densidade de predadores.

No entanto, quando aplicamos o modelo completo, isto é, movimentação seguida de interação entre as espécies, observamos, de modo geral, maiores (menores) densidades de predadores em regiões de baixas (altas) densidades de presas. Este fato é resultado do acoplamento dos processos de movimentação das espécies com a reação. Estes resultados contrastam com aqueles obtidos por Bell et al. (2009) para um modelo que apenas considera movimentação.

A taxia local pode promover aumentos, quedas ou oscilações nas densidades para as espécies, dependendo do cenário e dos parâmetros considerados. Em alguns casos, pode levar os predadores à extinção. Ondas espirais, padrões espaciais caóticos e padrões heterogêneos estáveis também podem ser observados na distribuição espacial das espécies quando consideramos a taxia local. No entanto, a taxia local não altera o equilíbrio homogêneo quando os parâmetros da dinâmica estão na região de estabilidade e os parâmetros de movimentação estão fora da região de instabilidade difusiva do equilíbrio de coexistência.

Em termos de sobrevivência das espécies, obtivemos diferentes resultados para as distintas estratégias. Em algumas situações a coexistência é possível apenas quando os indivíduos apresentam prospecção quase local.

A taxia quase local pode causar mudanças significativas na distribuição espacial das espécies. Para os mesmos valores dos parâmetros, podem ser obtidos diversos padrões espaciais, dependendo do cenário considerado.

Com relação à densidade total das espécies, a prospecção quase local pode promover oscilações de grande ou pequena amplitude para ambas as espécies. Para os predadores, promove ainda, grandes picos, extinção e/ou explosão populacional.

Para um mesmo conjunto de parâmetros da dinâmica, uma estratégia de movimentação pode prever a extinção dos predadores enquanto outra resulta em sua explosão populacional. Em virtude do crescimento de Ricker adotado, a população de presas nunca é extinta, mesmo quando os predadores crescem ilimitadamente.

Concluimos, portanto, que a movimentação de taxia desempenha um papel fundamental na modelagem de sistemas presa-predador. Nossos resultados indicam que é necessário um profundo conhecimento do comportamento de prospecção de presas

e predadores para que se faça uma escolha do modelo adequado a ser utilizado no estudo da dinâmica espaço-temporal de cada problema específico.

Em trabalhos futuros, pretendemos testar o modelo desenvolvido em um sistema presa-predador específico. Além disso, vamos analisar os efeitos da movimentação de taxa de presas e predadores para outras dinâmicas vitais, como por exemplo, quando as presas apresentam efeito Allee.

Apêndice A - Relacionando o Modelo Discreto a um Modelo Contínuo

Temos o objetivo de obter uma aproximação contínua macroscópica para os modelos discretos formulados e analisados nos Capítulos 2 e 3. É importante salientar que os modelos que estamos utilizando não são discretizações de modelos contínuos. Pelo contrário, vamos obter um modelo contínuo derivado do modelo discreto.

A obtenção de um modelo contínuo “equivalente” ao modelo discreto é uma maneira de, ao mesmo tempo, tirarmos proveito do comportamento microscópico dos indivíduos e dos modelos teóricos contínuos disponíveis. Esta abordagem nos permite explorar os dados fornecidos pelo modelo discreto e também as vantagens analíticas de um modelo contínuo de equações diferenciais parciais.

Apesar de termos estudado o modelo discreto considerando o espaço bidimensional, por simplicidade vamos desenvolver as contas para o espaço unidimensional. O caso bidimensional é análogo, chegando-se às mesmas conclusões. Assim, de agora em diante $x = i$ e $V_x = \{i - 1, i + 1\}$.

Consideramos, portanto, o modelo presa-predador discreto espacialmente estruturado que tem a fase de dispersão descrita pelo sistema:

$$\begin{cases} h'_{x,t} = (1 - \mu_h(p_{x,t}))h_{x,t} + \sum_{y \in V_x} \frac{\mu_h(p_{y,t})}{2} h_{y,t}, \\ p'_{x,t} = (1 - \mu_p(h_{x,t}))p_{x,t} + \sum_{y \in V_x} \frac{\mu_p(h_{y,t})}{2} p_{y,t}, \end{cases} \quad (\text{A.1})$$

onde $h_{x,t}$ e $p_{x,t}$ são as densidades de presas e predadores, respectivamente, no sítio x , na geração t antes da dispersão; $h'_{x,t}$ e $p'_{x,t}$ são as densidades de presas e predadores,

no sítio x , na geração t após a dispersão e $0 < \mu_h(p_{x,t}) < 1$ e $0 < \mu_p(h_{x,t}) < 1$ são os coeficientes de dispersão das presas e dos predadores, respectivamente.

Vamos obter um sistema de equações diferenciais parciais “equivalente” ao sistema (A.1).

Para isso suponhamos que presas e predadores movimentam-se com passos constantes de comprimento Δx .

Vamos inicialmente obter a equação contínua “equivalente” à equação discreta que representa a fase de dispersão das presas.

Durante um intervalo de tempo τ , as presas podem mover-se para a direita ou para a esquerda com a mesma probabilidade $\mu_h(p_{x,t})$, ou, permanecer na posição original. Observe que $1 - \mu_h(p_{x,t})$ é a probabilidade que as presas têm de manter-se na posição original.

Portanto podemos dizer que a variação da densidade de presas na posição x , em um “pequeno” intervalo de tempo τ , é dada por:

$$\begin{aligned} h(x, t + \tau) &= \frac{\mu_h(x - \Delta x, t)}{2} h(x - \Delta x, t) + \frac{\mu_h(x + \Delta x, t)}{2} h(x + \Delta x, t) + \\ &+ (1 - \mu_h(x, t)) h(x, t), \end{aligned} \tag{A.2}$$

onde $h_{x,t} = h(x, t)$ é a densidade de presas na posição x em um tempo t e, $\mu_h(x, t) = \mu_h(p_{x,t})$ para cada posição x em um tempo t .

Para obtermos uma aproximação contínua para esta equação, interpolamos as funções discretas $h(x, t)$ e $\mu_h(x, t)$ usando funções suaves definidas para quaisquer $x, t \in \mathbb{R}$. Então, as funções discretas $h(x, t)$ e $\mu_h(x, t)$ serão substituídas pelas funções suaves aproximadas $\rho(x, t)$ e $\mu_\rho(x, t)$, respectivamente.

As funções suaves $\rho(x, t)$ e $\mu_\rho(x, t)$ podem ser expandidas em série de Taylor em x :

$$\rho(x \pm \Delta x, t) = \rho(x, t) \pm \Delta x \frac{\partial \rho}{\partial x}(x, t) + \frac{\Delta x^2}{2} \frac{\partial^2 \rho}{\partial x^2}(x, t) \pm O(\Delta x^3),$$

e

$$\mu_\rho(x \pm \Delta x, t) = \mu_\rho(x, t) \pm \Delta x \frac{\partial \mu_\rho}{\partial x}(x, t) + \frac{\Delta x^2}{2} \frac{\partial^2 \mu_\rho}{\partial x^2}(x, t) \pm O(\Delta x^3).$$

Substituímos estas expressões na equação (A.2) como sendo $h(x \pm \Delta x, t)$ e $\mu_h(x \pm$

$\Delta x, t$), respectivamente. Fazendo as devidas simplificações obtemos:

$$\rho(x, t + \tau) - \rho(x, t) = \frac{\Delta x^2}{2} \frac{\partial}{\partial x} \left[\frac{\partial \mu_\rho}{\partial x}(x, t) \rho(x, t) + \mu_\rho(x, t) \frac{\partial \rho}{\partial x}(x, t) \right] + O(\Delta x^3).$$

Dividimos ambos os lados da expressão acima por τ e desprezamos os termos $O(\Delta x^3)$. Tomamos o limite com $\Delta x, \tau \rightarrow 0$, de modo que $\Delta x^2 \rightarrow 0$ na mesma ordem de grandeza que $\tau \rightarrow 0$. Isto é,

$$\lim_{\Delta x, \tau \rightarrow 0} \frac{\Delta x^2}{2\tau} = D_1,$$

onde D_1 é um valor constante. Obtemos então, a seguinte equação contínua:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t}(x, t) = D_1 \frac{\partial}{\partial x} \left[\frac{\partial \mu_\rho}{\partial x}(x, t) \rho(x, t) + \mu_\rho(x, t) \frac{\partial \rho}{\partial x}(x, t) \right]. \quad (\text{A.3})$$

Esta é, portanto, a equação diferencial parcial “equivalente” à equação discreta que representa a fase de dispersão das presas.

Para obtermos a equação contínua “equivalente” à equação discreta que representa a fase de dispersão dos predadores procedemos de modo análogo. Basta interpolar as funções discretas $p(x, t)$ e $\mu_p(x, t)$ usando funções suaves definidas para quaisquer $x, t \in \mathbb{R}$. Assim, as funções discretas $p(x, t)$ e $\mu_p(x, t)$ serão substituídas por funções suaves aproximadas, digamos $\sigma(x, t)$ e $\mu_\sigma(x, t)$, respectivamente. Dessa forma obtemos a equação diferencial parcial “equivalente” à equação discreta que representa a fase de dispersão dos predadores, dada pela expressão:

$$\frac{\partial \sigma}{\partial t}(x, t) = D_2 \frac{\partial}{\partial x} \left[\frac{\partial \mu_\sigma}{\partial x}(x, t) \sigma(x, t) + \mu_\sigma(x, t) \frac{\partial \sigma}{\partial x}(x, t) \right]. \quad (\text{A.4})$$

Se considerarmos $\mu_h(p_{x,t})$ e $\mu_p(h_{x,t})$ como sendo constantes, como fizemos no Capítulo 2, as expressões (A.3) e (A.4) ficam na forma:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t}(x, t) = D_1 \frac{\partial^2 \rho}{\partial x^2}(x, t)$$

e

$$\frac{\partial \sigma}{\partial t}(x, t) = D_2 \frac{\partial^2 \sigma}{\partial x^2}(x, t).$$

Assim, vemos que o modelo discreto estudado no Capítulo 2 é “equivalente”, na escala macroscópica, a um modelo de difusão simples.

No Capítulo 3, as expressões que representam os coeficientes de dispersão dependentes das densidades locais, $\mu_h(p_{x,t})$ e $\mu_p(h_{x,t})$, das presas e dos predadores, respectivamente, foram consideradas como

$$\mu_h(p_{x,t}) = \frac{\bar{\mu}_h}{1 + \exp(-\beta p_{x,t})} \quad (\text{A.5})$$

e

$$\mu_p(h_{x,t}) = \frac{\bar{\mu}_p}{1 + Ah_{x,t}}, \quad (\text{A.6})$$

onde $\bar{\mu}_h, \bar{\mu}_p, \beta$ e A são parâmetros já definidos.

Substituindo as expressões em (A.5) e (A.6) como sendo $\mu_\rho(x, t)$ e $\mu_\sigma(x, t)$ em (A.3) e (A.4), respectivamente, temos:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t}(x, t) = D_1 \bar{\mu}_h \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{1}{1 + \exp(-\beta \sigma)} \frac{\partial \rho}{\partial x} + \frac{\beta}{[1 + \exp(-\beta \sigma)]^2} \frac{\partial \sigma}{\partial x} \rho \right) \quad (\text{A.7})$$

e

$$\frac{\partial \sigma}{\partial t}(x, t) = D_2 \bar{\mu}_p \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{1}{1 + A\rho} \frac{\partial \sigma}{\partial x} - \frac{A}{(1 + A\rho)^2} \frac{\partial \rho}{\partial x} \sigma \right). \quad (\text{A.8})$$

Analisando as expressões entre parênteses em (A.7) e (A.8), observamos que o primeiro termo representa um fluxo difusivo e o segundo um fluxo por taxia. No fluxo por taxia é interessante apontar que, de fato, as “forças” de atração (no caso dos predadores) e de repulsão (no caso das presas) são proporcionais ao gradiente da outra espécie. Vemos então que as expressões (A.7) e (A.8) formam um sistema de equações diferenciais parciais “equivalente” ao sistema (A.1).

Incorporando a dinâmica presa-predador aos termos de movimentação descritos por (A.7) e (A.8), obtemos um modelo matemático para as interações entre presas e predadores na forma de um sistema de equações diferenciais parciais. Portanto,

considerando $\rho(x, t)$ a densidade de presas e $\sigma(x, t)$ a densidade de predadores, escrevemos o sistema equivalente ao modelo (3.1)-(3.2), formulado no Capítulo 3:

$$\begin{cases} \frac{\partial \rho}{\partial t} = (D\bar{\mu}_h) \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{1}{1 + \exp(-\beta\sigma)} \frac{\partial \rho}{\partial x} + \frac{\beta}{1 + \exp(-\beta\sigma)} \rho \frac{\partial \sigma}{\partial x} \right) + f(\rho, \sigma), \\ \frac{\partial \sigma}{\partial t} = (D\bar{\mu}_p) \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{1}{1 + A\rho} \frac{\partial \sigma}{\partial x} - \frac{A}{(1 + A\rho)^2} \sigma \frac{\partial \rho}{\partial x} \right) + g(\rho, \sigma), \end{cases}$$

onde $f(\rho, \sigma)$ e $g(\rho, \sigma)$ representam a dinâmica das presas e dos predadores, respectivamente.

Assim, podemos dizer que o modelo discreto formulado neste capítulo possui uma “representação contínua”, construída a partir de um caminho aleatório tendencioso. O esquema de movimentação proposto com coeficiente de dispersão dependente da densidade corresponde a um fluxo de difusão com coeficiente variável composto com um fluxo de taxis.

Apêndice B - Formação de Padrões em Redes de Mapas Acoplados

Vamos agora apresentar os resultados obtidos em Rodrigues et al. (submetido) e White & White (2005), que estabelecem condições sobre os parâmetros de dispersão (μ_h e μ_p) e da dinâmica, para que um equilíbrio homogêneo localmente estável de um sistema de Redes de Mapas Acoplados perca a estabilidade quando acrescentamos a dispersão por difusão.

Para facilitar as manipulações algébricas consideramos o caso unidimensional. Para o caso bidimensional, procedemos de forma análoga chegando às mesmas conclusões.

Consideramos, portanto, um modelo unidimensional com duas espécies que têm a fase de dispersão descrita pelas equações:

$$\begin{cases} h'_{x,t} = (1 - \mu_h)h_{x,t} + \frac{\mu_h}{2} \sum_{y \in V_x} h_{y,t}, \\ p'_{x,t} = (1 - \mu_p)p_{x,t} + \frac{\mu_p}{2} \sum_{y \in V_x} p_{y,t}, \end{cases} \quad (\text{B.1})$$

onde $h_{x,t}$ e $p_{x,t}$ são as densidades de presas e predadores na posição $x = i$ antes da dispersão, $h'_{x,t}$ e $p'_{x,t}$ são as densidades de presas e predadores na posição x após a dispersão e $V_x = \{x - 1, x + 1\}$. A fase de interação é dada por:

$$\begin{cases} h_{x,t+1} = f(h'_{x,t}, p'_{x,t}), \\ p_{x,t+1} = g(h'_{x,t}, p'_{x,t}). \end{cases} \quad (\text{B.2})$$

Seja (h^*, p^*) um ponto de equilíbrio estável da dinâmica local.

Para examinar a estabilidade local deste equilíbrio no modelo com dispersão,

consideremos pequenas perturbações, com relação ao equilíbrio (h^*, p^*) , da forma:

$$\begin{cases} h_{x,t} = h^* + \varepsilon_{x,t}, \\ p_{x,t} = p^* + \delta_{x,t}. \end{cases} \quad (\text{B.3})$$

Investigaremos agora se estas perturbações são ampliadas ou reduzidas pela difusão.

Substituindo (B.1) em (B.2), temos:

$$\begin{cases} h_{x,t+1} = f\left((1 - \mu_h)h_{x,t} + \frac{\mu_h}{2}(h_{x-1,t} + h_{x+1,t}), \right. \\ \quad \left. (1 - \mu_p)p_{x,t} + \frac{\mu_p}{2}(p_{x-1,t} + p_{x+1,t})\right), \\ p_{x,t+1} = g\left((1 - \mu_h)h_{x,t} + \frac{\mu_h}{2}(h_{x-1,t} + h_{x+1,t}), \right. \\ \quad \left. (1 - \mu_p)p_{x,t} + \frac{\mu_p}{2}(p_{x-1,t} + p_{x+1,t})\right). \end{cases} \quad (\text{B.4})$$

Agora, substituindo (B.3) em (B.4):

$$\begin{cases} h^* + \varepsilon_{x,t+1} = f(h^* + \varepsilon'_{x,t}, p^* + \delta'_{x,t}), \\ p^* + \delta_{x,t+1} = g(h^* + \varepsilon'_{x,t}, p^* + \delta'_{x,t}). \end{cases} \quad (\text{B.5})$$

Expandindo f e g em série de Taylor e desprezando os termos de ordem $O((\varepsilon'_{x,t})^2)$ e $O((\delta'_{x,t})^2)$ obtemos a seguinte expressão para o sistema (B.5):

$$\begin{cases} \varepsilon_{x,t+1} = a_{11}\varepsilon'_{x,t} + a_{12}\delta'_{x,t}, \\ \delta_{x,t+1} = a_{21}\varepsilon'_{x,t} + a_{22}\delta'_{x,t}, \end{cases} \quad (\text{B.6})$$

onde

$$\begin{aligned} a_{11} &= \frac{\partial f}{\partial h}(h^*, p^*), & a_{12} &= \frac{\partial f}{\partial p}(h^*, p^*), \\ a_{21} &= \frac{\partial g}{\partial h}(h^*, p^*) & \text{e} & \quad a_{22} = \frac{\partial g}{\partial p}(h^*, p^*). \end{aligned}$$

Podemos supor soluções para (B.6) da forma:

$$\begin{bmatrix} \varepsilon_{x,t} \\ \delta_{x,t} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \end{bmatrix} \lambda^t \cos(qx) = \begin{bmatrix} \alpha_1 \lambda^t \cos(qx) \\ \alpha_2 \lambda^t \cos(qx) \end{bmatrix}, \quad (\text{B.7})$$

onde $\alpha_1, \alpha_2, \lambda$ e $q \in \mathbb{R}$ são constantes desconhecidas.

Substituindo (B.7) em (B.6) e fazendo as devidas simplificações obtemos o seguinte sistema algébrico para α_1 e α_2 :

$$\begin{cases} [a_{11}(1 - \mu_h + \mu_h \cos q) - \lambda]\alpha_1 + a_{12}(1 - \mu_p + \mu_p \cos q)\alpha_2 = 0, \\ a_{21}(1 - \mu_h + \mu_h \cos q)\alpha_1 + [a_{22}(1 - \mu_p + \mu_p \cos q) - \lambda]\alpha_2 = 0. \end{cases} \quad (\text{B.8})$$

Procuramos soluções da forma (B.7) não-triviais, portanto precisamos impor:

$$\det \begin{bmatrix} a_{11}(1 - \mu_h + \mu_h \cos q) - \lambda & a_{12}(1 - \mu_p + \mu_p \cos q) \\ a_{21}(1 - \mu_h + \mu_h \cos q) & a_{22}(1 - \mu_p + \mu_p \cos q) - \lambda \end{bmatrix} = 0.$$

Calculando este determinante obtemos o seguinte polinômio:

$$\lambda^2 - \sigma\lambda + \delta = 0,$$

onde

$$\sigma = a_{11}(1 - \mu_h + \mu_h \cos q) + a_{22}(1 - \mu_p + \mu_p \cos q)$$

e

$$\delta = (1 - \mu_h + \mu_h \cos q)(1 - \mu_p + \mu_p \cos q)(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}).$$

Observe que λ determina o crescimento ou decaimento, com o tempo, das perturbações em (B.3).

Se $|\lambda| > 1$, as perturbações crescem quando $t \rightarrow \infty$ e, se $|\lambda| < 1$, as perturbações decrescem quando $t \rightarrow \infty$.

Se estamos interessados em saber quais são as condições para que as perturbações decresçam quando $t \rightarrow \infty$, precisamos exigir $|\lambda| < 1$.

De acordo com o *Critério de Estabilidade para Sistemas de duas Equações a*

Diferenças enunciado no Capítulo 2, podemos observar que todas as raízes do polinômio

$$p(\lambda) = \lambda^2 - \sigma\lambda + \delta,$$

chamadas λ_i , têm valor absoluto menor do que 1 ($|\lambda_i| < 1$) se, e somente se,

$$|\sigma| < 1 + \delta < 2.$$

Portanto, para que as perturbações da forma (B.7) decresçam e o equilíbrio da dinâmica local (h^*, p^*) seja um estado de equilíbrio estável homogêneo do modelo com dispersão, é necessário que $\forall q \in \mathbb{R}$:

$$\begin{aligned} & |a_{11}(1 - \mu_h + \mu_h \cos q) + a_{22}(1 - \mu_p + \mu_p \cos q)| < \\ & < 1 + (1 - \mu_h + \mu_h \cos q)(1 - \mu_p + \mu_p \cos q)(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) < 2. \end{aligned} \tag{B.9}$$

Observe que quando $\mu_h = \mu_p = 0$, ou seja, na ausência de dispersão, a condição (B.9) torna-se:

$$|a_{11} + a_{22}| < 1 + a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} < 2,$$

que corresponde à condição para que o equilíbrio homogêneo (h^*, p^*) seja estável na ausência de difusão.

Lembremos que estamos procurando condições para que o equilíbrio estável da dinâmica local (h^*, p^*) perca a estabilidade ao considerarmos a difusão. Ou seja, estamos procurando condições de instabilidade difusiva. Portanto as duas primeiras condições são:

$$|a_{11} + a_{22}| < 1 + a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}, \tag{B.10}$$

$$a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} < 1. \tag{B.11}$$

A terceira condição, que faz (h^*, p^*) perder a estabilidade quando acrescentamos a dispersão, consiste em violar a condição (B.9), ou seja, para algum $q \in \mathbb{R}$, devemos

ter:

$$\begin{aligned}
& |a_{11}(1 - \mu_h + \mu_h \cos q) + a_{22}(1 - \mu_p + \mu_p \cos q)| > \\
& > 1 + (1 - \mu_h + \mu_h \cos q)(1 - \mu_p + \mu_p \cos q)(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})
\end{aligned} \tag{B.12}$$

ou

$$(1 - \mu_h + \mu_h \cos q)(1 - \mu_p + \mu_p \cos q)(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) > 1. \tag{B.13}$$

Observe que (B.13) não pode ocorrer, pois sabemos que

$$\begin{aligned}
(1 - \mu_h + \mu_h \cos q) &< 1, \\
(1 - \mu_p + \mu_p \cos q) &< 1,
\end{aligned}$$

e por (B.11) temos $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} < 1$. Logo sempre temos

$$(1 - \mu_h + \mu_h \cos q)(1 - \mu_p + \mu_p \cos q)(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) < 1.$$

Assim só podemos violar (B.9), por (B.12). Esta condição pode ser dividida em duas:

$$\begin{aligned}
& a_{11}(1 - \mu_h + \mu_h \cos q) + a_{22}(1 - \mu_p + \mu_p \cos q) > \\
& > 1 + (1 - \mu_h + \mu_h \cos q)(1 - \mu_p + \mu_p \cos q)(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})
\end{aligned} \tag{B.14}$$

e

$$\begin{aligned}
& a_{11}(1 - \mu_h + \mu_h \cos q) + a_{22}(1 - \mu_p + \mu_p \cos q) < \\
& < -1 - (1 - \mu_h + \mu_h \cos q)(1 - \mu_p + \mu_p \cos q)(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}).
\end{aligned} \tag{B.15}$$

Quando são satisfeitas as condições (B.10), (B.11) e (B.14) dizemos que ocorre uma *bifurcação "plus-one" (+1)* e quando são satisfeitas as condições (B.10), (B.11) e (B.15) dizemos que ocorre uma *bifurcação "minus-one" (-1)*.

Primeiramente vamos analisar (B.14) que é equivalente a:

$$A^+(\cos q)^2 + B^+ \cos q + C^+ < 0,$$

onde

$$\begin{aligned} A^+ &= \mu_h \mu_p (a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}), \\ B^+ &= (\mu_h + \mu_p - 2\mu_h \mu_p)(a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) - a_{11} \mu_h - a_{22} \mu_p, \\ C^+ &= 1 - a_{11} - a_{22} + a_{11} \mu_h + a_{22} \mu_p + (1 - \mu_h - \mu_p + \mu_h \mu_p)(a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}). \end{aligned}$$

Consideremos

$$Q_{+1}(q) = A^+(\cos q)^2 + B^+ \cos q + C^+.$$

$Q_{+1}(q)$ é uma parábola em $\cos q$, portanto $Q_{+1}(q)$ é uma função periódica e limitada.

Podemos variar adequadamente A^+ , B^+ e C^+ de modo que o gráfico de $Q_{+1}(q)$ atravesse o eixo das abscissas q .

De acordo com as características de $Q_{+1}(q)$ observamos que o primeiro ponto onde $Q_{+1}(q)$ atravessa o eixo q é um ponto q^* tal que:

$$Q_{+1}(q^*) = 0 \tag{B.16}$$

e

$$\frac{dQ_{+1}}{dq}(q^*) = 0, \tag{B.17}$$

ou seja, é um ponto onde a curva $Q_{+1}(q)$ toca e tangencia o eixo q .

Das equações (B.16) e (B.17) obtemos que, para que este ponto q^* exista, precisamos ter:

$$\cos q^* = \frac{-B^+ \pm \sqrt{(B^+)^2 - 4A^+C^+}}{2A^+} \quad \text{e} \quad \cos q^* = \frac{-B^+}{2A^+} \tag{B.18}$$

ou

$$\cos q^* = \frac{-B^+ \pm \sqrt{(B^+)^2 - 4A^+C^+}}{2A^+} \quad \text{e} \quad \sin q^* = 0. \tag{B.19}$$

De (B.18) segue que se

$$\left| \frac{B^+}{2A^+} \right| < 1 \quad \text{então devemos ter} \quad (B^+)^2 - 4A^+C^+ = 0.$$

Portanto, quando tivermos $\left| \frac{B^+}{2A^+} \right| > 1$ precisamos encontrar q^* satisfazendo (B.19).

De (B.19) segue que $q^* = k\pi$, com $k \in \mathbb{Z}$. Mas não podemos ter $q^* = 2k\pi$, pois neste caso (B.12) não poderia ser satisfeita. Então temos $q^* = (2k+1)\pi$, com $k \in \mathbb{Z}$, logo $\cos q^* = -1$. O que implica em

$$-1 = \frac{-B^+ \pm \sqrt{(B^+)^2 - 4A^+C^+}}{2A^+} \iff A^+ - B^+ + C^+ = 0.$$

Portanto as condições sobre A^+ , B^+ e C^+ para que q^* exista são:

$$\text{Se } \left| \frac{B^+}{2A^+} \right| < 1 \implies \left[Q_{+1}(q^*) = 0 \text{ e } \frac{dQ_{+1}}{dq}(q^*) = 0 \iff (B^+)^2 - 4A^+C^+ = 0 \right], \quad (\text{B.20})$$

$$\text{se } \left| \frac{B^+}{2A^+} \right| > 1 \implies \left[Q_{+1}(q^*) = 0 \text{ e } \frac{dQ_{+1}}{dq}(q^*) = 0 \iff A^+ - B^+ + C^+ = 0 \right]. \quad (\text{B.21})$$

A partir daí temos condições para que $Q_{+1}(q) < 0$ para algum q . E, portanto, fixados os parâmetros da dinâmica, podemos estabelecer a região dos parâmetros de dispersão de instabilidade difusiva para a qual temos uma bifurcação "plus-one" (+1).

No caso da condição (B.15) podemos proceder de forma análoga, estabelecendo a região dos parâmetros de dispersão de instabilidade difusiva para a qual temos uma bifurcação "minus-one" (-1).

Porém existe um resultado que pode facilitar a determinação da região dos parâmetros de dispersão para bifurcação (-1). Este resultado é enunciado no teorema abaixo. Ele nos permite, após ter encontrado a região dos parâmetros para a qual temos uma bifurcação (+1), encontrar a região onde temos uma bifurcação (-1) de uma forma mais simples.

Teorema. *Suponha que (μ_h^*, μ_p^*) é um ponto de bifurcação (+1) ou (-1) com número de onda q^* e $\left| \frac{B^+}{2A^+} \right| > 1$ ou $\left| \frac{B^-}{2A^-} \right| > 1$, então $(1 - \mu_h^*, 1 - \mu_p^*)$ é um ponto de bifurcação do tipo oposto com número de onda q^* .*

Demonstração. Se $\left| \frac{B^+}{2A^+} \right| > 1$ então, como (μ_h^*, μ_p^*) é ponto de bifurcação (+1) com número de onda q^* (ou seja, existe $q^* \in \mathbb{R}$ tal que $Q_{+1}(q^*) = 0$ e $\frac{dQ_{+1}}{dq}(q^*) = 0$),

temos $A^+ - B^+ + C^+ = 0$. Daí segue que

$$\begin{aligned} & \mu_h \mu_p (a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) - \\ & - (\mu_h + \mu_p - 2\mu_h \mu_p) (a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) + \\ & + a_{11} \mu_h + a_{22} \mu_p + 1 - a_{11} - a_{22} + a_{11} \mu_h + a_{22} \mu_p + \\ & + (1 - \mu_h - \mu_p + \mu_h \mu_p) (a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) = 0 \end{aligned}$$

ou seja,

$$\begin{aligned} & (1 - \mu_h)(1 - \mu_p)(a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) - a_{11}(1 - \mu_h) - a_{22}(1 - \mu_p) - \\ & - [(1 - \mu_h)\mu_p + (1 - \mu_p)\mu_h](a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) + 1 + \\ & + a_{11} \mu_h + a_{22} \mu_p + \mu_h \mu_p (a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) = 0 \end{aligned}$$

que é equivalente à

$$A^- - B^- + C^- = 0,$$

onde

$$\begin{aligned} A^- &= (1 - \mu_h)(1 - \mu_p)(a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}), \\ B^- &= a_{11}(1 - \mu_h) + a_{22}(1 - \mu_p) + [(1 - (1 - \mu_h))(1 - \mu_p) + \\ & + (1 - (1 - \mu_p))(1 - \mu_h)](a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}), \\ C^- &= 1 + a_{11}(1 - (1 - \mu_h)) + a_{22}(1 - (1 - \mu_p)) + \\ & + (1 - (1 - \mu_h))(1 - (1 - \mu_p))(a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}). \end{aligned}$$

Logo temos $(1 - \mu_h, 1 - \mu_p)$ sendo ponto de bifurcação (-1) quando $\left| \frac{B^-}{2A^-} \right| > 1$. \square

Dessa forma estabelecemos condições de instabilidade difusiva para um sistema discreto do tipo Redes de Mapas Acoplados descrito pelos conjuntos de equações (B.1) e (B.2).

Referências Bibliográficas

- [1] Allen, L. J. S., “An Introduction to Mathematical Biology”, Pearson Education, New Jersey, 2007.
- [2] Bell, A. V., Rader, R. B., Peck, S. L. and Sih, A., The Positive Effects of Negative Interactions: Can Avoidance of Competitors or Predators Increase Resource Sampling by Prey?, *Theoretical Population Biology*, **76**, 52-58, 2009.
- [3] Biktashev, V. N., Brindley, J., Holden, A. V. and Tsyganov, M. A., Pursuit-Evasion Predator-Prey Waves in two Dimensions. *American Institute of Physics*, **14** (4), 988-994, 2004.
- [4] Bommarco, R., Firle, S. O. and Ekbom, B., Outbreak Suppression by Predators Depends on Spatial Distribution of Prey. *Ecological Modelling*, **201**, 163-170, 2007.
- [5] Chakraborty, A., Singh, M., Lucy, D. and Ridland, P., Predator-Prey Model with Prey-Taxis and Diffusion. *Mathematical and Computer Modelling*, **46**, 482-498, 2007.
- [6] Comins, H., Hassell, M. and May, R., The Spatial Dynamics of Host-Parasitoid Systems. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 735-748, 1992.
- [7] Conway, E. D., Diffusion and predator-prey interaction: Pattern in closed systems. In “Research Notes in Mathematics”, 85-133, Pitman, Boston, 1984.
- [8] Cox, J. G. and Lima, S. L., Naiveté and an Aquatic-Terrestrial Dichotomy in the Effects of Introduced Predators. *TRENDS in Ecology and Evolution*, **21** (12), 674-680, 2006.

- [9] Dixon, A. F. G., “Biology of Aphids”, Studies in Biology, **44**. Edward Arnold, 1973.
- [10] Edelstein-Keshet, L., “Mathematical Models in Biology”, McGraw-Hill, New York, 1988.
- [11] Gião, J. Z. and Godoy, W. A. C., Ovipositional Behavior in Predator and Prey Blowflies. *Journal of insect Behavior*, **20** (1), 77-86, 2007.
- [12] Hassell, M., “The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems”, Princeton University press, Princeton, 1978.
- [13] Hassell, M., “The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions”, Oxford University Press, New York, 2000.
- [14] Hassell, M., Comins, H. and May, R., Spatial Structure and Chaos in Insect Population Dynamics. *Nature*, **353**, 255-258, 1991.
- [15] Hillen, T. and Painter. K., A User’s Guide to PDE Models for Chemotaxis. *J. Math. Biology*, **58**, 183-217, 2009.
- [16] Holmes, E. E., Lewis, M. A., Banks, J. E. and Veit, R. R., Partial Differential Equations in Ecology: Spatial Interactions and Population Dynamics. *Ecology*, **75** (1), 17-29, 1994.
- [17] Kareiva, P. and Odell, G., Swarms of Predators Exhibit ”Preytaxis”if Individual Predators Use Area-Restricted Search. *The American Naturalist*, **130** (2), 233-270, 1987.
- [18] Keller, E. F. and Segel, L. A., Initiation of Slime Mold Aggregation Viewed as an Instability. *J. Teor. Biol.*, **26**, 399-415, 1970.
- [19] Keller, E. F. and Segel, L. A., Travelling Bands of Chemotactic Bacteria: A Theoretical Analysis. *J. Teor. Biol.*, **30**, 235-248, 1971.
- [20] Kot, M., “Elements of Mathematical Ecology”, Cambridge University Press, Cambridge, 2001.

- [21] Li, Z., Gao, M., Hui, C., Han, X. and Shi, H., Impact of Predator Pursuit and Prey Evasion on Synchrony and Spatial Patterns in Metapopulation. *Ecological Modelling*, **185**, 245-254, 2005.
- [22] McCann, K., Hastings, A., Harrison, S. and Wilson, W., Population Outbreaks in a Discrete World. *Theoretical Population Biology*, **57**, 97-108, 2000.
- [23] Mistro, D. C., “Modelos para Dispersão de Abelhas Africanizadas: Um Zoom Matemático”. Tese de Doutorado, Matemática Aplicada, IMECC/UNICAMP, 1998.
- [24] Murray, J. D., “Mathematical Biology”, Springer-Verlag, Berlin, 1993.
- [25] Murray, J. D., “Nonlinear Differential Equation Models Biology”, Clarendon Press, Oxford, 1977.
- [26] Neubert, M. G. and Kot, M., The Subcritical Collapse of Predator Populations in Discrete-Time Predator-Prey Models. *Mathematical Biosciences*, **110**, 45-66, 1992.
- [27] Neubert, M. G., Kot, M. and Lewis, M. A., Dispersal and Pattern Formation in a Discrete-Time Predator-Prey Model. *Theoretical Population Biology*, **48**, 7-43, 1995.
- [28] Ricker, W. E., Stock and Recruitment. *J. Fish Res. Board Can.*, **11**, 559-623, 1954.
- [29] Rodrigues, L. A. D., “O Acaso e a Decisão: Modelos Matemáticos para Dispersão Populacional”. Tese de Doutorado, Matemática Aplicada, IMECC/UNICAMP, 1998.
- [30] Rodrigues, L. A. D. e Mistro, D. C., “Modelos Discretos Espacialmente Distribuídos em Dinâmica Populacional”, XIV Congresso Latino-Americano de Biomatemática, Campinas-Brasil, 2007.
- [31] Rodrigues, L. A. D., Mistro, D. C. and Petrovskii, S., Pattern Formation in Predator-Prey Systems with Allee Effects. *The University of Leicester Research Reports*, MA-09-007, 18p, 2009.

- [32] Rodrigues, L. A. D., Mistro, D. C. and Petrovskii, S., Pattern Formation, Long-Term Transients, and the Turing-Hopf Bifurcation in a Space e Time-Discrete Predator-Prey System. *Bulletin of Mathematical Biology*, submetido - 2010.
- [33] Segel, L. A., Taxes in Cellular Ecology. *Lect. Notes Biomath.*, **54**, 407-424, 1984.
- [34] Segel, L. A. and Jackson, J. L., Dissipative Structure: An Explanation and an Ecological Example. *J. theor. biol.*, **37**, 545-559, 1972.
- [35] Solé, R. and Bascompte, J., “Self-Organization in Complex Ecosystems”, Princeton University Press, 2006.
- [36] Solé, R. V. and Valls, J., Order and Chaos in a Two-Dimensional Lotka-Volterra Coupled Map Lattice. *Physics Letters*, **A153**, 330-336, 1991.
- [37] Solé, R. V., Bascompte, J. and Valls, J., Stability and Complexity of Spatially Extended Two-Species Competition. *Journal of Theoretical Biology*, **159**, 469-480, 1992.
- [38] Turing, A. M., The Chemical Basis of Morphogenesis. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, **237B**, 37-72, 1952.
- [39] Tyutyunov, Y., Titova, L. and Arditi, R., A Minimal Model of Pursuit-Evasion in a Predator-Prey System. *Math. Model. Nat. Phenom*, **2** (4), 122-134, 2007.
- [40] White, S. M. and White, K. A., Relating coupled map lattices to integro-difference equations: dispersal-driven instabilities in coupled map lattices. *Journal of Theoretical Biology*, **235**, 463-475, 2005.