

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

UM MODELO DISCRETO PARA  
INTERAÇÕES  
PLANTA-HERBÍVORO-PREDADOR

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Simone Munari Franco

Santa Maria, RS, Brasil

2015

# UM MODELO DISCRETO PARA INTERAÇÕES PLANTA-HERBÍVORO-PREDADOR

**Simone Munari Franco**

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

**Orientador: Prof. Dr. Luiz Alberto Díaz Rodrigues**

**Santa Maria, RS, Brasil**

**2015**

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

A Comissão Examinadora, abaixo assinada, aprova a Dissertação de  
Mestrado

**UM MODELO DISCRETO PARA INTERAÇÕES  
PLANTA-HERBÍVORO-PREDADOR**

elaborada por

**Simone Munari Franco**

como requisito parcial para obtenção do grau de  
**Mestre em Matemática**

**COMISSÃO EXAMINADORA:**

**Luiz Alberto Díaz Rodrigues, Prof. Dr.**

(Orientador)

**Vanderlei Manica, Prof. Dr. (FURG)**

**Salvador Lou Vega, Prof. Dr. (UFSM)**

Santa Maria, 10 junho de 2015.

# AGRADECIMENTOS

À Deus por ter me dado saúde, força e coragem para seguir em frente.

Aos meus pais, pelo carinho, apoio e amor incondicional.

Às minhas irmãs Fernanda e Juliana pela nossa amizade.

Aos meus sobrinhos pelo amor sincero e pela alegria proporcionada.

Ao Lucas pelo carinho e incentivo.

Ao professor Luiz, pelo conhecimento transmitido, dedicação e apoio na orientação deste trabalho.

À professora Diomar pela colaboração na elaboração deste trabalho.

Aos professores membros da banca: Salvador e Vanderlei, pelas contribuições e atenção.

Aos colegas pelo companheirismo e amizade.

Aos amigos pelo carinho e positividade.

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

À todos aqueles que me acompanharam e fizeram parte da minha formação, o meu muito obrigada.

# RESUMO

Dissertação de Mestrado

Programa de Pós-Graduação em Matemática

Universidade Federal de Santa Maria

## UM MODELO DISCRETO PARA INTERAÇÕES PLANTA-HERBÍVORO-PREDADOR

AUTOR: SIMONE MUNARI FRANCO

ORIENTADOR: LUIZ ALBERTO DÍAZ RODRIGUES

Data e Local da Defesa: Santa Maria, 10 de junho de 2015.

A dispersão populacional é um processo importante a ser considerado quando se trata da análise de interações entre populações. Levar em conta o alcance e a maneira em que a movimentação ocorre, torna o modelo mais realístico. Por isso propomos a análise de um modelo discreto Planta-Herbívoro-predador, que consiste essencialmente em uma população de insetos herbívoros e uma população de predadores desses insetos inseridos em uma plantação, onde consideramos múltiplas escalas de tempo para a movimentação e reação dos indivíduos. A movimentação dos herbívoros inclui um movimento orientado em direção às altas densidades de plantas e a tendência de agregação com seus coespecíficos. Por sua vez, os predadores procuram ativamente por estas presas. Observamos, para esta dinâmica, a formação de padrões espaciais heterogêneos dinâmicos, e estáveis para escalas de movimentação maiores. Em ecologia a identificação dessas estruturas regulares possibilita a aplicação dos modelos de dispersão populacional em situações reais, como por exemplo, no controle biológico de pragas.

**Palavras-chave:** Dispersão. População. Interação. Múltiplas Escalas. Padrões.

# ABSTRACT

Dissertation

Graduate Program in Mathematics

Federal University of Santa Maria

## A DISCRETE MODEL FOR PLANT-HERBIVORE-PREDATOR INTERACTIONS

AUTHOR: SIMONE MUNARI FRANCO

ADVISOR: LUIZ ALBERTO DÍAZ RODRIGUES

Date and Location of Defense: Santa Maria, June 10, 2015.

The population dispersion is an important process to be considered when we wish analyze the interactions between populations. Taking into account the range and the way in which the movement takes place makes the model more realistic. Therefore, we propose to analyse a discrete model Plant-Herbivore-Predator, consisting essentially of an herbivore population and a predator population of this insects on a plantation, where we consider multiple time scales for the movement and reaction of individuals. The movement behavior of insects includes a movement oriented toward higher density plants and a tendency to aggregate with their conspecifics. Moreover, the predator actively searches for its prey. We observed, for this dynamic, dynamical heterogeneous spatial pattern formation, and stable for higher scales. In ecology the identification of regular structures allows the application of population dispersion models in real situations, such as the biological control of pests.

**Keywords:** Dispersion. Population. Interaction. Multiple Scales. Patterns.

# SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO</b>	<b>1</b>
<b>1 MODELOS DISCRETOS PARA DISPERSÃO POPULACIONAL</b>	<b>3</b>
1.1 Modelos com equações a diferenças integrais . . . . .	4
1.2 Redes de Mapas Acoplados (RMA) . . . . .	6
1.2.1 Fluxo Difusivo . . . . .	7
1.2.2 Fluxo por Taxia . . . . .	8
1.2.3 Fluxo de Agregação . . . . .	10
1.2.4 RMA para Dispersão de Longo Alcance . . . . .	10
1.2.5 Comparação entre Modelos Integro-diferenciais e RMA . . . . .	12
<b>2 MODELO DISCRETO PLANTA-HERBÍVORO-PREDADOR: DINÂMICA LOCAL</b>	<b>13</b>
2.1 Descrição do modelo . . . . .	14
2.2 Pontos de Equilíbrio . . . . .	15
2.3 Estudo da Estabilidade . . . . .	17
2.3.1 Bifurcações em Equações a Diferenças . . . . .	21
2.3.2 Bifurcações no Modelo Planta-Herbívoro-Predador . . . . .	23
<b>3 MODELO DISCRETO PLANTA-HERBÍVORO-PREDADOR COM DISPERSÃO DE LONGO ALCANCE</b>	<b>31</b>
3.1 Estágio de Dispersão . . . . .	32
3.1.1 Escala lenta de tempo . . . . .	33
3.1.2 Escala de tempo rápida . . . . .	33
3.2 Estágio de Reação . . . . .	34
3.3 Simulações . . . . .	34

	2
3.3.1	Formação de Padrões . . . . . 35
3.3.2	Análise Particular para $N = 4$ . . . . . 43
3.3.3	Diferentes Dimensões de Domínio . . . . . 44
3.3.4	Processos de Invasão . . . . . 46
3.3.5	Comportamento em uma Vizinhança da Bifurcação de Neimark-Sacker . . . . . 49
<b>CONCLUSÕES</b>	<b>55</b>
<b>BIBLIOGRAFIA</b>	<b>57</b>



# INTRODUÇÃO

O uso de agrotóxicos é amplamente utilizado na agricultura para o controle de pragas, no entanto, o uso constante de químicos promove também a redução de organismos benéficos, a poluição do solo, da água e alimentos, ou seja, é prejudicial a natureza como um todo. Tendo em vista estes problemas, o controle biológico, que consiste no controle de plantas ou animais através dos seus inimigos naturais (Thacker, 2002), tem sido considerado como uma alternativa para manter a população de uma determinada praga sob controle, isto é, em uma densidade populacional que não cause danos econômicos à cultura. Algumas vantagens do uso do controle biológico é a redução de exposição dos produtores aos pesticidas; a ausência de resíduos nos alimentos e baixo risco de poluição ambiental. Porém o uso do controle biológico requer a análise detalhada dos processos envolvidos, e portanto necessita de estudo, tempo e controle. Analisar uma dinâmica que descreve as interações entre um inseto herbívoro (presa) e seu inimigo natural (predador) inseridos em uma plantação é útil no que se refere às questões associadas ao controle biológico, e portanto de grande importância econômica.

Em sistemas presa-predador nem sempre a reprodução e dispersão ocorrem de maneira sincronizada. Pode ocorrer que as espécies se reproduzam e se dispersem em diferentes intervalos de tempo. Neste caso, a formulação tradicional dos modelos com tempo discreto não é apropriada porque supõe que a reprodução e dispersão das espécies ocorrem na mesma escala de tempo. Neste trabalho, apresentamos um modelo planta-herbívoro-predador onde a reação das populações e o movimento dos herbívoros em relação às maiores densidades de plantas (fitotaxia) ocorrem em escala lenta, enquanto os movimentos de agregação com seus coespecíficos e o movimento orientado dos predadores em relação às maiores concentrações de herbívoros (presataxia) ocorrem em escala rápida. Isto significa que etapas de agregação e presataxia ocorrem com maior frequência do que as etapas de reação e fitotaxia.

No capítulo 1, apresentamos a origem dos modelos clássicos para a dispersão populacional, bem como os modelos com equações a diferenças integrais, que são modelos discretos para a dispersão populacional não local, e também sistemas de Redes de Mapas Acoplados (RMA) para dispersão populacional local e não local, e fizemos uma breve comparação entre modelos Integro-diferenciais e RMA. No capítulo 2, descrevemos o modelo discreto Planta-Herbívoro-Predador sem estrutura espacial, encontramos as soluções de equilíbrio do sistema e posteriormente analisamos a estabilidade dessas soluções. No capítulo 3, utilizamos um sistema de RMA para descrever o modelo em estudo, no qual consideramos diferentes escalas de tempo para a reação e dispersão das populações; e por fim mostramos alguns resultados obtidos através das simulações numéricas.

# Capítulo 1

## MODELOS DISCRETOS PARA DISPERSÃO POPULACIONAL

Dispersão de uma população é o processo de movimentação para outros locais, e pode ser considerada como decorrente das condições do ambiente, sejam estas climáticas, de deterioração ou de heterogeneidade do meio. As populações podem movimentar-se de diferentes formas, as mais comuns são a movimentação em resposta a um estímulo externo (fluxo por *taxia*), a movimentação aleatória (fluxo difusivo) e a movimentação caracterizada por um campo de velocidades (fluxo convectivo). Os processos de dispersão podem ocorrer em diferentes escalas de distância, isto é, podem ser locais ou de longo alcance.

Estudar a movimentação das populações é fundamental para obter informações sobre estabilidade e coexistência das populações, fatos estes que são questões biológicas importantes e de grande interesse econômico.

Modelos clássicos para a dispersão populacional derivam principalmente de equações de conservação que são obtidas por meio do princípio da conservação que é basicamente uma medição da variação de indivíduos (aparecimentos e desaparecimentos) em uma região considerada. A equação de conservação é uma equação diferencial parcial que descreve a movimentação e redistribuição espacial de uma população, e é escrita como:

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial J(x, t)}{\partial x} + f(x, t), \quad (1.1)$$

onde

$u(x, t)$  = densidade de indivíduos da população considerada;

$J(x, t)$  = fluxo de indivíduos em  $(x, t)$ ;

$f(x, t)$  = número de indivíduos que estão aparecendo ou desaparecendo em  $(x, t)$ .

A equação (1.1) pode ser aplicada a inúmeros problemas específicos ao considerar  $J$  e  $f$  de acordo com as características dos processos de movimentação, de aparecimento e desaparecimento da população considerada.

Modelos de Reação-Difusão, por exemplo, são obtidos da equação de conservação ao considerar um fluxo difusivo, o qual é estabelecido pela lei de Fick como sendo proporcional ao gradiente de concentração e na direção contrária às maiores concentrações, isto é:

$$J = -D \frac{\partial u}{\partial x}, \quad (1.2)$$

onde  $D > 0$  é o coeficiente de difusão e representa a intensidade do movimento aleatório.

A aplicação de modelos matemáticos de Reação-Difusão aos processos de invasões biológicas se deu somente a partir da formulação de um modelo para o espalhamento de um gene dominante em uma população, por Fisher em 1937 (Murray, 1993).

## 1.1 Modelos com equações a diferenças integrais

Vamos analisar modelos discretos para a dispersão populacional não-local. Para isso, consideramos um organismo com gerações que não se sobrepõem, ou seja, cada indivíduo deixa  $r$  descendentes antes de morrer; e que seu crescimento e dispersão ocorram em etapas distintas. Podemos assim descrever o estágio de crescimento da população por uma equação a diferenças da forma

$$N_{t+1} = f(N_t), \quad (1.3)$$

onde  $N_t$  representa a densidade de indivíduos na geração  $t$  e  $f(N_t)$  é geralmente uma função não linear que caracteriza a dinâmica de crescimento da população, esta que pode ser dada pela função logística

$$f(N_t) = (r + 1)N_t - \frac{r}{K}N_t^2, \quad (1.4)$$

ou pela função de Ricker

$$f(N_t) = N_t \exp \left[ r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right], \quad (1.5)$$

onde  $r$  é a taxa intrínseca de crescimento e  $K$  é a capacidade de suporte do ambiente.

Para o estágio de dispersão, consideramos um domínio unidimensional formado por  $n$  sítios discretos com coordenadas  $x_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$  e  $N_t(x_i)$  a densidade da população no sítio  $x_i$  no início da geração  $t$ . Durante o estágio de reprodução a população em cada sítio  $x_i$  é representada por  $f(x_i, N_{x_i})$ , já no estágio de dispersão os indivíduos  $f(N_{x_i})$  são redistribuídos. Esses dois estágios juntos resultam em uma equação da forma:

$$N_{t+1}(x_i) = \sum_{j=1}^n k(x_i, x_j) f(N_t(x_j)), \quad (1.6)$$

onde  $k(x_i, x_j)$  é a probabilidade de um indivíduo movimentar-se do sítio  $x_i$  para o sítio  $x_j$ .

Se a população estiver continuamente distribuída, tomamos  $x$  como uma variável contínua no domínio  $\Omega$ , e nesse caso a população é representada em  $f(x, N_x)$  no estágio de reprodução e redistribuída no estágio de dispersão. Esses processos resultam em uma equação a diferenças integral

$$N_{t+1}(x) = \int_{\Omega} k(x, y) f(N_t(y)) dy, \quad (1.7)$$

onde  $k(x, y)$  é o núcleo de redistribuição, isto é, descreve a dispersão não-local da população, e  $k(x, y) dy$  é a probabilidade de um indivíduo no intervalo  $(y, y + dy)$  mover-se para a posição  $x$  durante o estágio de dispersão (Kot, 1992). Sendo assim, o núcleo de redistribuição deve ser não negativo e satisfazer:

$$\int_{\Omega} k(x, y) dy = 1. \quad (1.8)$$

Existe um variado número de métodos para estimar núcleos de redistribuição através de dados observados. Porém a forma desse núcleo varia de acordo com o organismo e o seu padrão de dispersão, pois deve refletir o comportamento da espécie. Em geral núcleos de redistribuição são obtidos ajustando curvas de distribuição, como por exemplo a distribuição exponencial (Figura 1.1), com dados experimentais. Esta função aproxima muitas das distribuições leptocúrticas encontradas na natureza (Kot e Shaffer, 1986). Uma função de distribuição leptocúrtica é aquela que apresenta um pico mais elevado e caudas mais grossas, o que pode caracterizar distribuições (ou dispersões) de longo alcance.

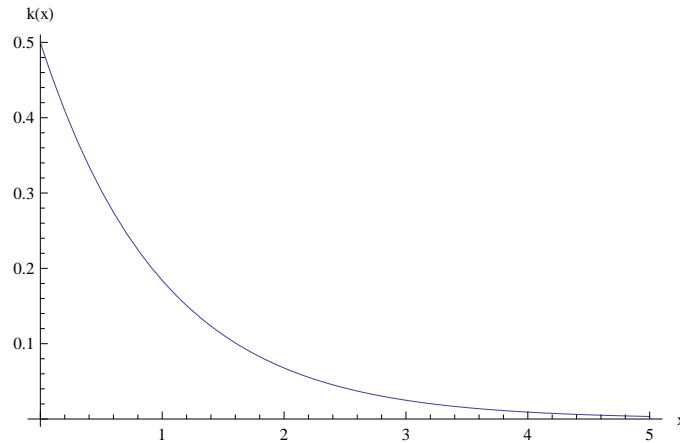


Figura 1.1: Distribuição Exponencial.

## 1.2 Redes de Mapas Acoplados (RMA)

Redes de Mapas Acoplados (“Coupled Map Lattice”) são modelos constituídos por um reticulado de equações a diferenças acopladas, onde o espaço e o tempo são descritos por variáveis discretas e as variáveis de estado (densidades) são representadas por variáveis contínuas. O espaço é o lugar físico onde se encontram as populações em estudo, sejam estas de plantas ou animais. Nessa formulação, o espaço é definido como um domínio bidimensional dividido em manchas discretas (“patches”), também chamados de sítios, arranjados em uma grade ou rede, e identificados por  $i, j = 1, 2, \dots, n$  (Figura 1.2), onde  $n$  é a dimensão do reticulado.

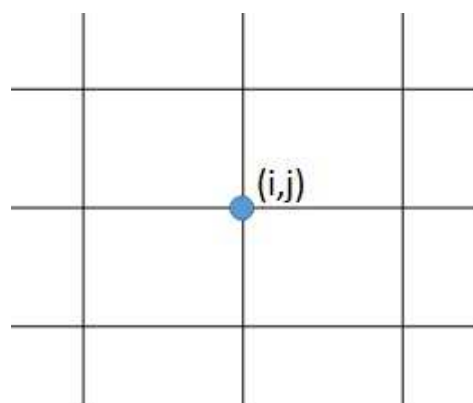


Figura 1.2: Reticulado bidimensional.

Nessas redes as gerações são discretas e dentro de cada uma delas há duas fases distintas: reação e reprodução. Na fase de reação, as interações entre indivíduos de mesma ou de diferentes espécies podem ocorrer dentro do sítio; e na fase de dispersão, que ocorre

entre sítios, uma fração de indivíduos deixa o sítio de origem para habitar outro sítio. Em cada sítio, esta dinâmica pode ocorrer de diferentes maneiras numa certa vizinhança que leva em conta o alcance da dispersão, por exemplo, a vizinhança de Von Neumann considera os quatro vizinhos mais próximos, enquanto a vizinhança de Moore considera os oito vizinhos mais próximos. Também é possível definir outras vizinhanças quando deseja-se levar em conta movimentações de longo alcance.

Existem também condições de fronteiras que definem uma regra de movimentação para aqueles indivíduos nos sítios localizados na fronteira do habitat. Os principais tipos de fronteiras são:

1. Fronteira reflexiva, na qual os indivíduos não cruzam a fronteira. Este tipo de fronteira pode ser usada por exemplo quando os indivíduos estão localizados em uma área favorável;
2. Fronteira absorvente, onde os indivíduos podem atravessar as fronteiras. Se aplica ao caso dos indivíduos que se encontram em uma região que torna-se desfavorável;
3. Fronteira periódica ou cíclica, na qual cada uma das extremidades do reticulado é ligado ao seu oposto como em um toro, então indivíduos movendo-se para o norte da primeira linha reaparecerão na última linha ( Solé and Bascompte, 2006; White and White, 2005; Comins et al., 1992 apud Rodrigues et al., 2013).

Os modelos RMA foram introduzidos primeiramente pelo físico japonês Kunihiro Kaneko com o propósito de investigar caos espacial temporal (Rodrigues et al., 2013). No entanto a aplicação desses modelos em populações ecológicas aconteceu essencialmente nas últimas três décadas.

### 1.2.1 Fluxo Difusivo

O fluxo difusivo é caracterizado pelo movimento aleatório voluntário dos indivíduos; alguns insetos, por exemplo, desenvolvem trajetórias aleatórias para encontrar alimentos.

Temos por objetivo descrever a movimentação da população como um todo, ou seja, obter uma regra que descreva o movimento aleatório e independente dos indivíduos. A movimentação para os sítios vizinhos ocorre com a mesma probabilidade, o resultado

disso é um fluxo de indivíduos de sítios com altas densidades para outros com menores densidades; por exemplo, em um sítio com alta densidade, através do movimento aleatório, em média mais indivíduos irão deixar esse sítio do que retornar a ele.

Para descrever a dispersão de uma população, vamos considerar uma movimentação aleatória local em um reticulado bidimensional (figura 1.3), isto é, a cada intervalo de tempo os indivíduos dispersam igualmente para os quatro vizinhos mais próximos (Vizinhança de Von Neumann), tal que uma fração  $\mu$  de indivíduos abandonam sua posição de origem, enquanto a fração restante  $(1 - \mu)$  permanece em seu sítio original.

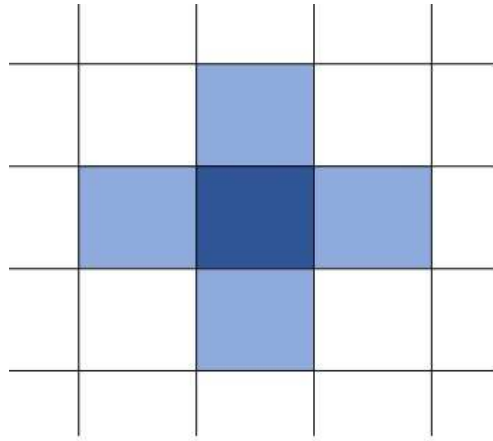


Figura 1.3: Vizinhança de Von Neumann.

Dessa forma, a densidade no sítio  $(i, j)$  no tempo  $t + 1$ , isto é, após uma etapa de movimentação, é dada pela seguinte equação:

$$h_{i,j}^{t+1} = (1 - \mu)h_{i,j}^t + \frac{\mu}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} h_{r,s}^t, \quad (1.9)$$

onde  $V_{i,j} = \{(i - 1, j), (i + 1, j), (i, j - 1), (i, j + 1)\}$  é a vizinhança considerada e  $h_{i,j}^t$  é a densidade de indivíduos no sítio  $(i, j)$  no instante  $t$ .

## 1.2.2 Fluxo por Taxia

Os seres vivos estão diretamente relacionados ao meio onde vivem e respondem aos seus estímulos, não só pelo espaço necessário a sua sobrevivência, como também as suas funções vitais. Para muitos organismos, a resposta aos estímulos externos se dá através da movimentação; esse movimento pode ser por atração (ou repulsão) a um dado estímulo. Por exemplo, existem inúmeros animais que são atraídos por fontes de



calor, por agrupamentos de indivíduos da mesma espécie, altas concentrações de nutrientes, qualidade do seu alimento, etc. (Rodrigues, 1998). Esse tipo de movimento é chamado de fluxo de taxia, entre os quais são conhecidos a aerotaxia, fitotaxia, quimiotaxia, termotaxia, presataxia, entre outros. No próximo capítulo, vamos analisar um sistema planta-herbívoros-predador, no qual herbívoros e predadores movimentam-se por fitotaxia e presataxia respectivamente, assim nesse momento torna-se interessante apresentar maiores detalhes a respeito desses tipos de movimentação.

Insetos herbívoros se movimentam na direção das melhores plantas para a sua alimentação. Essa escolha é uma característica específica de cada espécie de herbívoro. O fluxo de taxia na direção das plantas mais convenientes é chamado de fitotaxia. Para descrever essa movimentação vamos considerar  $h_{i,j}^t$  a densidade de herbívoros no sítio  $(i, j)$  no tempo  $t$  e  $p_{i,j}^t$  a densidade das plantas na mesma posição e tempo, tal que esses indivíduos a cada iteração podem permanecer no sítio de origem ou mover-se para os quatro vizinhos mais próximos com uma probabilidade

$$\frac{p_{r,s}^t}{m_{i,j}^t}, \quad (1.10)$$

onde

$$m_{i,j}^t = \sum_{(r,s) \in \bar{V}_{i,j}} p_{i,j}^t = p_{i,j}^t + p_{i-1,j}^t + p_{i+1,j}^t + p_{i,j-1}^t + p_{i,j+1}^t \quad (1.11)$$

é a densidade total das plantas na vizinhança  $\bar{V}_{i,j} = \{(i, j), (i-1, j), (i+1, j), (i, j-1), (i, j+1)\}$  no instante  $t$ , e  $i, j = 1, 2, \dots, n$ .

Assim, a atualização da densidade de herbívoros no sítio  $(i, j)$  no tempo  $t+1$  é dada por:

$$h_{i,j}^{t+1} = h_{i,j+1}^t \frac{p_{i,j}^t}{m_{i,j+1}^t} + h_{i,j-1}^t \frac{p_{i,j}^t}{m_{i,j-1}^t} + h_{i+1,j}^t \frac{p_{i,j}^t}{m_{i+1,j}^t} + h_{i-1,j}^t \frac{p_{i,j}^t}{m_{i-1,j}^t} + h_{i,j}^t \frac{p_{i,j}^t}{m_{i,j}^t} \quad (1.12)$$

Cada termo da equação (1.12) representa a fração da população de herbívoros presentes em cada sítio da vizinhança do sítio  $(i, j)$  no instante  $t$  que migra para o sítio central  $(i, j)$  no instante  $t+1$ .

No caso da presataxia, a ideia é análoga à fitotaxia, no entanto nesse caso, o movimento dos predadores acontece em direção as maiores concentrações de presas.

### 1.2.3 Fluxo de Agregação

Agrupamentos surgem da tendência exibida pelos organismos de se agregarem em lugares específicos, seja para se alimentar, escapar da predação, ou mesmo por tendências sociais de algumas espécies, como, por exemplo, as abelhas e formigas. Em muitos casos, o comportamento de agregação pode aumentar as chances de sobrevivência e reprodução de muitas populações.

Uma expressão para o fluxo de agregação é obtido ao substituir  $p_{i,j}$  por  $h_{i,j}$  na expressão (1.12), isto é, supondo que a atração é produzida pela distribuição dos indivíduos da própria espécie, obtemos:

$$h_{i,j}^{t+1} = h_{i,j+1}^t \frac{h_{i,j}^t}{\bar{m}_{i,j+1}^t} + h_{i,j-1}^t \frac{h_{i,j}^t}{\bar{m}_{i,j-1}^t} + h_{i+1,j}^t \frac{h_{i,j}^t}{\bar{m}_{i+1,j}^t} + h_{i-1,j}^t \frac{h_{i,j}^t}{\bar{m}_{i-1,j}^t} + h_{i,j}^t \frac{h_{i,j}^t}{\bar{m}_{i,j}^t}, \quad (1.13)$$

onde  $\bar{m}_{i,j}^t = \sum_{(r,s) \in \bar{V}_{i,j}} h_{r,s}^t$  é a densidade total de herbívoros na vizinhança  $\bar{V}_{i,j} = \{(i,j), (i-1,j), (i+1,j), (i,j-1), (i,j+1)\}$ .

### 1.2.4 RMA para Dispersão de Longo Alcance

Neste momento temos por objetivo descrever uma movimentação aleatória não local em um sistema de redes de mapas acoplados, isto é, quando os indivíduos apresentam capacidade de movimentação de longo alcance, e nesse caso é necessário adequar a equação (1.9) de acordo com esta especificidade.

A regra de movimentação não local segue o mesmo padrão do caso local, no entanto, alcança uma vizinhança maior, isto significa dizer que vamos aplicar a equação (1.9)  $N$  vezes a partir de uma densidade inicial no sítio central; quanto maior for o  $N$ , maior será o alcance de movimentação da população (Silva, 2013). Assim obteremos um núcleo de redistribuição difusivo discreto.

Vamos ilustrar o núcleo de redistribuição para  $N = 2$  (figura 1.4). A partir do sítio central representado por 0, em uma primeira fase da movimentação uma fração  $\mu$  dos indivíduos dispersam para os 4 sítios vizinhos representados por 1, em seguida acontece outra fase da movimentação e os indivíduos alcançam as regiões representadas por 2 e 3, ou seja, distribuem-se nos 12 sítios vizinhos ao sítio central em  $N = 2$  passos de movimentação difusiva.

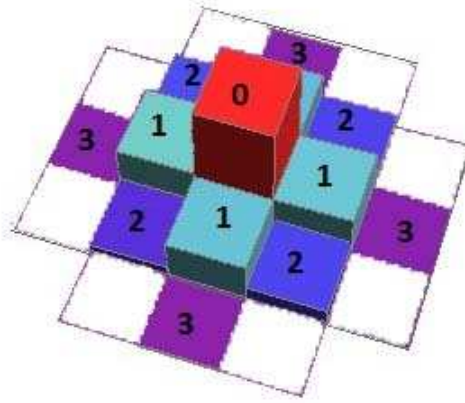


Figura 1.4: Fluxo difusivo não local para  $N=2$ .

A fração de indivíduos em cada sítio da vizinhança para  $N = 2$  é dada por:

$$\text{Sítio 0} : \underbrace{(1 - \mu)}_{(i)} - \underbrace{(1 - \mu)\mu}_{(ii)} + \underbrace{\frac{\mu^2}{4}}_{(iii)} = (1 - \mu)^2 + \frac{\mu^2}{4} \quad (1.14)$$

$$\text{Sítio 1} : \underbrace{\frac{\mu}{4}}_{(iv)} - \underbrace{\frac{\mu^2}{4}}_{(v)} + \underbrace{\frac{(1 - \mu)\mu}{4}}_{(vi)} = \frac{\mu}{2}(1 - \mu) \quad (1.15)$$

$$\text{Sítio 2} : 2 \underbrace{\frac{\mu^2}{16}}_{(vii)} = \frac{\mu^2}{8} \quad (1.16)$$

$$\text{Sítio 3} : \underbrace{\frac{\mu^2}{16}}_{(vii)} \quad (1.17)$$

onde

(i): fração que permaneceu no sítio central na primeira fase da movimentação;

(ii): fração que saiu do sítio central na segunda fase da movimentação;

(iii): fração que veio dos 4 sítios vizinhos;

(iv): fração que veio do sítio central na primeira fase da movimentação;

(v): fração que deixa o sítio 1 na segunda fase da movimentação;

(vi): fração que veio do sítio central na segunda fase da movimentação;

(vii): fração vinda do sítio 1.

Assim, a densidade populacional no sítio  $(i, j)$  é dada por:

$$h_{i,j}^{t+1} = [(1 - \mu)^2 + \frac{\mu^2}{4}]h_{i,j}^t + \sum_{(r,s) \in V_1} \frac{\mu}{2}(1 - \mu)h_{r,s}^t + \sum_{(p,q) \in V_2} \frac{\mu^2}{8}h_{p,q}^t + \sum_{(u,v) \in V_3} \frac{\mu^2}{16}h_{u,v}^t \quad (1.18)$$

onde

$$V_1 = \{(i - 1, j), (i + 1, j), (i, j - 1), (i, j + 1)\},$$

$$V_2 = \{(i - 1, j - 1), (i - 1, j + 1), (i + 1, j - 1), (i + 1, j + 1)\},$$

$$V_3 = \{(i - 2, j), (i + 2, j), (i, j - 2), (i, j + 2)\}.$$

### 1.2.5 Comparação entre Modelos Integro-diferenciais e RMA

Núcleos de redistribuição do tipo exponencial (figura 1.1) tem cauda grossa e portanto descrevem uma dispersão de longo alcance, no entanto, a forma deste núcleo apresenta alguns problemas pois sua cauda estendendo-se até o infinito em ambas as direções implica que um número de indivíduos se dispersa com velocidade infinita. Por outro lado, para contornar essa dificuldade, poderia ser considerada a função em questão truncada, porém um núcleo dessa forma ainda implicaria que em algumas partes do domínio estariam chegando frações muito pequenas de indivíduos em uma etapa de tempo finita. Mas em uma escala de tempo que permite crescimento populacional estes números podem ter efeitos significantes e potencialmente irrealistas (Gurney et al., 1998).

Um núcleo de redistribuição como aquele que formulamos para um fluxo difusivo não local em um sistema de RMA (equação 1.18) é uma possível solução para esses problemas que são gerados ao considerar um núcleo, como por exemplo o exponencial, em modelos discretos para dispersão populacional. Claro que fórmulas similares a equação (1.18) para outros valores maiores de  $N$  tendem a tornar-se complicadas de calcular, no entanto, para simulações, um núcleo de redistribuição difusivo pode ser determinado após  $N$  iterações de movimentação.

## Capítulo 2

# MODELO DISCRETO PLANTA- HERBÍVORO-PREDADOR: DINÂMICA LOCAL

Modelos de tempo discreto são adequados para descrever dinâmicas de algumas espécies que apresentam etapas bem definidas no seu desenvolvimento. Como exemplo podemos citar insetos que passam por mais de um estágio no seu ciclo de vida, desde o nascimento até a fase adulta. Em geral, usa-se uma única geração como a unidade básica de tempo na tentativa de escrever um modelo para o crescimento de uma população de insetos. Os modelos devem então relacionar a população no tempo  $t + 1$ , representada por  $N_{t+1}$ , em termos da população  $N_t$  no tempo  $t$ :

$$N_{t+1} = f(N_t), \quad (2.1)$$

onde  $f(N_t)$  é uma função não linear da densidade populacional. A equação (2.1) representa um sistema dinâmico discreto e é denominada relação de recursão ou equação a diferenças. Tais equações em geral não possuem soluções analíticas e podem apresentar comportamentos extremamente interessantes e complicados. Entretanto, soluções de (2.1) podem ser obtidas recursivamente. Dada uma população inicial  $N_0 > 0$ , a função  $f(N)$  pode ser iterada para fornecer  $N_1 = f(N_0)$ ,  $N_2 = f(N_1)$ , e assim sucessivamente. Um algoritmo computacional permite calcular rapidamente sucessivos valores  $N_i$ . Finalmente, é importante observar que a escolha de uma forma apropriada para  $f(N)$  deve levar em conta as características da história de vida da espécie estudada e/ou dados observados

experimentalmente.

O estudo de equações a diferenças não lineares é baseado essencialmente em métodos qualitativos que incluem a identificação de soluções de equilíbrio e periódicas, e a análise da estabilidade desse tipo de soluções.

Neste capítulo, formulamos e analisamos um modelo discreto sem estrutura espacial para um sistema planta-herbívoros-predador. Na seção 2.1, apresentamos o modelo e em 2.2 e 2.3 determinamos as soluções de equilíbrio, apresentamos um critério de estabilidade linear e analisamos a estabilidade das soluções do modelo utilizando diagramas de bifurcação.

## 2.1 Descrição do modelo

Para construir o modelo consideramos as seguintes hipóteses:

- Na ausência dos herbívoros as plantas crescem de acordo com uma dinâmica de Ricker aproximando-se de uma capacidade suporte;
- Na presença dos herbívoros a dinâmica das plantas sofre os efeitos da herbivoria sobre sua densidade;
- Os herbívoros se beneficiam com o aumento da densidade das plantas e são prejudicados pela predação;
- Os predadores são especialistas e não podem sobreviver na ausência dos herbívoros.

O sistema de equações a diferenças que representa a interação das plantas, herbívoros e predadores é:

$$p_{t+1} = f_1(p_t, h_t, a_t), \quad (2.2)$$

$$h_{t+1} = f_2(p_t, h_t, a_t), \quad (2.3)$$

$$a_{t+1} = f_3(p_t, h_t, a_t), \quad (2.4)$$

onde  $f_1$ ,  $f_2$  e  $f_3$  descrevem a dinâmica vital das plantas ( $p_t$ ), herbívoros ( $h_t$ ) e predadores ( $a_t$ ) respectivamente, tais que:

$$f_1 = p_t \text{Exp}\left[r\left(1 - \frac{p_t}{k}\right) - \alpha h_t\right], \quad (2.5)$$

$$f_2 = b p_t h_t \text{Exp}[-\gamma a_t], \quad (2.6)$$

$$f_3 = d h_t a_t, \quad (2.7)$$

onde  $r$  (taxa de crescimento específico das plantas),  $k$  (capacidade suporte das plantas),  $b$  (fator de conversão de plantas em densidades de herbívoros),  $d$  (fator de conversão de herbívoros em predadores),  $\alpha$  (intensidade da herbivoria) e  $\gamma$  (intensidade da predação) são constantes positivas.

No modelo acima a densidade de plantas, herbívoros e predadores na etapa  $t + 1$  depende das densidades dessas populações na etapa  $t$ .

Fazendo uma adimensionalização do sistema é possível reduzir os parâmetros e revelar importantes características envolvidas na dinâmica das populações. Assim, tomando as seguintes variáveis adimensionais

$$p^* = \frac{p}{k}, \quad h^* = \alpha h, \quad a^* = \gamma a, \quad (2.8)$$

e desconsiderando os asteriscos obtemos as seguintes equações adimensionais:

$$p_{t+1} = p_t \text{Exp}[r(1 - p_t) - h_t], \quad (2.9)$$

$$h_{t+1} = \eta p_t h_t \text{Exp}[-a_t], \quad (2.10)$$

$$a_{t+1} = \beta h_t a_t, \quad (2.11)$$

onde  $\eta = bk$  e  $\beta = \frac{d}{\alpha}$ ;  $p_t$ ,  $h_t$  e  $a_t$  são, respectivamente, as densidades adimensionais de plantas, herbívoros e predadores.

## 2.2 Pontos de Equilíbrio

Dado um sistema de  $n$  equações a diferenças não lineares de primeira ordem

$$X(t + 1) = F(X(t)), \quad (2.12)$$

onde  $X(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t))^T$  e  $F = (f_1, f_2, \dots, f_n)^T$ . Uma solução de equilíbrio ou estado de equilíbrio do sistema (2.12), é uma solução constante, que não varia com o

tempo, ou seja, não ocorrem mudanças da geração  $t$  para a geração  $t + 1$ . Portanto, é uma solução  $\bar{X}$  satisfazendo:

$$\bar{X} = F(\bar{X}). \quad (2.13)$$

Em geral, resolver a equação (2.13) é mais simples do que obter uma solução para um sistema de equações a diferenças não lineares tal como a equação (2.12). Embora as soluções de equilíbrio possam parecer pouco interessantes em processos dinâmicos, elas se mostram particularmente importantes na análise do comportamento, em relação ao tempo, de outras soluções de um sistema.

Os valores de equilíbrio  $\bar{p}$ ,  $\bar{h}$  e  $\bar{a}$  para o sistema (2.9), (2.10) e (2.11) satisfazem

$$\bar{p} = \bar{p} \text{Exp}[r(1 - \bar{p}) - \bar{h}], \quad (2.14)$$

$$\bar{h} = \eta \bar{p} \bar{h} \text{Exp}[-\bar{a}], \quad (2.15)$$

$$\bar{a} = \beta \bar{h} \bar{a}. \quad (2.16)$$

Resolvendo a equação (2.16), obtemos

$$\bar{a} = 0 \quad \text{ou} \quad \bar{h} = \frac{1}{\beta}. \quad (2.17)$$

Substituindo  $\bar{a} = 0$  em (2.15) temos  $\bar{h} = \eta \bar{p} \bar{h}$  que é satisfeita para

$$\bar{h} = 0 \quad \text{ou} \quad \bar{p} = \frac{1}{\eta}. \quad (2.18)$$

Substituindo  $\bar{h} = 0$  em (2.14) resulta em

$$\bar{p} = 0 \quad \text{ou} \quad \bar{p} = 1. \quad (2.19)$$

Agora substituindo  $\bar{p} = \frac{1}{\eta}$  em (2.14) resulta em

$$\bar{h} = r(1 - \frac{1}{\eta}). \quad (2.20)$$

Substituindo  $\bar{h} = \frac{1}{\beta}$  em (2.14) resulta em

$$\bar{p} = 1 - \frac{1}{r\beta}. \quad (2.21)$$

Finalmente, substituindo  $\bar{h} = \frac{1}{\beta}$  e  $\bar{p} = 1 - \frac{1}{r\beta}$  em (2.15), obtemos

$$\bar{a} = \ln[\eta(1 - \frac{1}{r\beta})]. \quad (2.22)$$

Assim, os pontos de equilíbrio do sistema (2.9), (2.10) e (2.11) são:



1.  $(p_1, h_1, a_1) = (0, 0, 0)$  ponto de equilíbrio trivial que representa a extinção das espécies;
2.  $(p_2, h_2, a_2) = (1, 0, 0)$  que indica a permanência das plantas e extinção dos herbívoros e predadores;
3.  $(p_3, h_3, a_3) = (\frac{1}{\eta}, r(1 - \frac{1}{\eta}), 0)$  que indica permanência das plantas e dos herbívoros para  $\eta > 1$  e extinção dos predadores;
4.  $(p_4, h_4, a_4) = ((1 - \frac{1}{r\beta}), \frac{1}{\beta}, \ln[\eta(1 - \frac{1}{r\beta})])$  que indica a coexistência das três espécies para  $\eta > \frac{r\beta}{r\beta-1}$  e  $r > \frac{1}{\beta}$ .

As condições que são impostas aos dois últimos pontos de equilíbrio decorrem das condições de existência das populações, isto é, para quais valores dos parâmetros  $\eta$ ,  $r$  e  $\beta$  os pontos de equilíbrio assumem valores não negativos e, portanto, são biologicamente viáveis.

## 2.3 Estudo da Estabilidade

Critério de estabilidade local para sistemas de equações a diferenças depende do comportamento do sistema linearizado, para isso, consideramos pequenas perturbações em torno do ponto de equilíbrio, de modo que, se estas perturbações diminuem com o tempo, ou seja, tendem a zero, então o sistema retorna ao equilíbrio e, nesse caso, dizemos que o ponto de equilíbrio é estável, caso contrário, o ponto é instável. Portanto, supomos que o sistema de  $n$  equações a diferenças

$$X(t+1) = F(X(t)) \tag{2.23}$$

tem  $\bar{X}$  como um ponto de equilíbrio, então a estabilidade linear do ponto de equilíbrio pode ser determinada escrevendo  $U(t) = X(t) - \bar{X}$ , onde  $U_t$  é uma pequena perturbação do sistema. Dessa forma obtemos:

$$\begin{aligned} U(t+1) &= X(t+1) - \bar{X} \\ &= F(X(t)) - \bar{X} \\ &= F(U(t) + \bar{X}) - \bar{X}. \end{aligned}$$

Desenvolvendo a função  $F$  na equação acima em série de Taylor e retendo apenas os termos lineares, obtemos:

$$U_{t+1} = JU_t,$$

onde  $J$  é a matriz jacobiana aplicada em  $\bar{X}$ ,

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1(\bar{X})}{\partial x_1} & \frac{\partial f_1(\bar{X})}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial f_1(\bar{X})}{\partial x_n} \\ \frac{\partial f_2(\bar{X})}{\partial x_1} & \frac{\partial f_2(\bar{X})}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial f_2(\bar{X})}{\partial x_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n(\bar{X})}{\partial x_1} & \frac{\partial f_n(\bar{X})}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial f_n(\bar{X})}{\partial x_n} \end{pmatrix}.$$

Assim a estabilidade local de  $\bar{X}$  depende dos autovalores da matriz jacobiana, que são as soluções da equação característica

$$\det(J - \lambda I) = 0,$$

onde  $I$  é a matriz identidade. Os autovalores são as raízes do polinômio característico de grau  $n$

$$p(\lambda) = \lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + a_2\lambda^{n-2} + \dots + a_n. \quad (2.24)$$

As perturbações somente tendem a zero se as raízes do polinômio característico forem menores que um em módulo, ou seja,  $|\lambda_i| < 1$ , que é conhecido como *Crítério de Schur-Cohn* (Edelstein-Keshet, 1988; Allen, 2007). A seguir apresentamos o critério para o caso  $n = 3$ , o qual é do nosso interesse para a análise da estabilidade dos pontos de equilíbrio do sistema Planta-Herbívoro-Predador. O *Crítério de Schur-Cohn* para o caso geral pode ser visto em (Edelstein-Keshet, 1988).

**Crítério de Shur-Cohn para  $n = 3$  (Allen, 2007).** *Suponha que o polinômio característico  $p(\lambda)$  é dado por:*

$$p(\lambda) = \lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3.$$

*As soluções  $\lambda_i = 1, 2, 3$  de  $p(\lambda) = 0$  satisfazem  $|\lambda_i| < 1$  se as três condições a seguir são satisfeitas:*

$$(i) \quad p(1) = 1 + a_1 + a_2 + a_3 > 0, \quad (2.25)$$

$$(ii) \quad (-1)^3 p(-1) = 1 - a_1 + a_2 - a_3 > 0, \quad (2.26)$$

$$(iii) \quad 1 - (a_3)^2 > |a_2 - a_3 a_1|. \quad (2.27)$$

Deste modo, um ponto de equilíbrio é estável se satisfaz as condições (2.25), (2.26) e (2.27).

Vamos calcular a matriz Jacobiana do sistema Planta-Herbívoro-Predador, e aplicá-la em cada ponto de equilíbrio. A matriz jacobiana  $J$  do sistema (2.9), (2.10), (2.11) é dada por:

$$J(p, h, a) = \begin{pmatrix} (1 - rp)(\exp[r(1 - p) - h]) & -p \exp[r(1 - p) - h] & 0 \\ \eta h \exp[-a] & \eta p \exp[-a] & -\eta p h \exp[-a] \\ 0 & \beta a & \beta h \end{pmatrix}.$$

Aplicando a matriz acima em cada ponto de equilíbrio, obtemos:

$$J(0, 0, 0) = \begin{pmatrix} \exp[r] & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad (2.28)$$

$$J(1, 0, 0) = \begin{pmatrix} (1 - r) & -1 & 0 \\ 0 & \eta & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad (2.29)$$

$$J\left(\frac{1}{\eta}, r\left(1 - \frac{1}{\eta}\right), 0\right) = \begin{pmatrix} (1 - r\bar{p}) & -\bar{p} & 0 \\ \eta\bar{h} & 1 & -\bar{h} \\ 0 & 0 & \beta\bar{h} \end{pmatrix}, \quad (2.30)$$

$$J\left(1 - \frac{1}{r\beta}, \frac{1}{\beta}, \ln\left[\eta\left(1 - \frac{1}{r\beta}\right)\right]\right) = \begin{pmatrix} (1 - r\bar{p}) & -\bar{p} & 0 \\ \frac{1}{\beta\bar{p}} & 1 & \frac{-1}{\beta} \\ 0 & \beta \ln(\eta\bar{p}) & 1 \end{pmatrix}. \quad (2.31)$$

Calculando os polinômios característicos de cada matriz jacobiana aplicada nos pontos de equilíbrios, obtemos

No ponto (0,0,0):

$$\begin{aligned} p(\lambda) &= \lambda^2(\exp[r] - \lambda) \\ &= -\lambda^3 + \exp[r]\lambda^2. \end{aligned} \quad (2.32)$$

No ponto  $(1,0,0)$ :

$$\begin{aligned} p(\lambda) &= -\lambda(\eta - \lambda)[(1 - r) - \lambda] \\ &= -\lambda^3 + [1 + \eta - r]\lambda^2 - \eta(1 - r)\lambda. \end{aligned} \quad (2.33)$$

No ponto  $(\frac{1}{\eta}, r(1 - \frac{1}{\eta}), 0)$ :

$$\begin{aligned} p(\lambda) &= (1 - \lambda)(\beta\bar{h} - \lambda)[(1 - r\bar{p}) - \lambda] + \eta\bar{h}\bar{p}(\beta\bar{h} - \lambda) \\ &= -\lambda^3 + (2 - r\bar{p} + \beta\bar{h})\lambda^2 + (-1 + r\bar{p} - 2\beta\bar{h} + r\beta\bar{p}\bar{h} - \bar{h})\lambda + \beta\bar{h}(\beta\bar{h} + 1 - r\bar{p}) \\ &= -\lambda^3 + (2 - \frac{r}{\eta} + \beta\bar{h})\lambda^2 + (-1 + \frac{r}{\eta} - 2\beta\bar{h} + \frac{r\beta}{\eta}\bar{h} - \bar{h})\lambda + \beta\bar{h}(\beta\bar{h} + 1 - \frac{r}{\eta}). \end{aligned} \quad (2.34)$$

No ponto  $((1 - \frac{1}{r\beta}), \frac{1}{\beta}, \ln[\eta(1 - \frac{1}{r\beta})])$ :

$$\begin{aligned} p(\lambda) &= (1 - \lambda)^2[(1 - r\bar{p}) - \lambda] + \frac{1}{\beta}(1 - \lambda) + \ln[\eta\bar{p}][(1 - r\bar{p}) - \lambda] \\ &= -\lambda^3 + (3 - r\bar{p})\lambda^2 + (-3 + r\bar{p} - \bar{a} - \frac{1}{\beta})\lambda + (1 - r\bar{p} + \frac{1}{\beta}) + \bar{a}(1 - r\bar{p}) \\ &= -\lambda^3 + (3 - r + \frac{1}{\beta})\lambda^2 + (-3 + 2r - \frac{3}{\beta} - \bar{a})\lambda + (1 - r + \frac{2}{\beta}) + \bar{a}(1 - r + \frac{1}{\beta}). \end{aligned} \quad (2.35)$$

Vamos analisar as condições (2.25), (2.26) e (2.27) a partir dos polinômios característicos da matriz jacobiana aplicada nos pontos de equilíbrio  $(0, 0, 0)$  e  $(1, 0, 0)$ .

Para o polinômio (2.32) temos:

$$i) p(1) = 1 - \exp[r] > 0 \Rightarrow \exp[r] < 1. \quad (2.36)$$

Isto significa que o ponto  $(0,0,0)$  é instável, pois a constante  $r$  por hipótese é sempre positiva.

Para o polinômio (2.33), obtemos as condições:

$$\begin{aligned} i) p(1) &= 1 - [1 + \eta - r] + \eta(1 - r) > 0 \\ &= r(1 - \eta) > 0 \text{ para } \eta < 1; \end{aligned} \quad (2.37)$$

$$\begin{aligned} ii) (-1)^3 p(-1) &= 1 + (1 + \eta - r) + \eta(1 - r) > 0 \\ &= 2 + \eta - r + \eta - \eta r > 0 \\ &= 2 + 2\eta - r(1 + \eta) > 0 \Rightarrow r < \frac{2(\eta + 1)}{\eta + 1} \Rightarrow r < 2; \end{aligned} \quad (2.38)$$

$$\begin{aligned} iii) 1 > |\eta(1 - r)| &\Rightarrow -1 < \eta(1 - r) < 1 \\ \Rightarrow 1 - \frac{1}{\eta} < r < 1 + \frac{1}{\eta}. \end{aligned} \quad (2.39)$$

Nesse caso, a estabilidade do ponto de equilíbrio fica delimitada à região que satisfaz (2.37), (2.38) e (2.39) simultaneamente.

Tendo em vista a dificuldade em analisar as condições do Critério de Schur-Cohn, principalmente a partir dos polinômios (2.34) e (2.35), optamos por mostrar as regiões de estabilidade dos pontos de equilíbrio do sistema plotando os diagramas de bifurcação dos pontos de equilíbrio ou soluções periódicas com relação a um dos parâmetros do sistema, mantendo os outros fixos.

### 2.3.1 Bifurcações em Equações a Diferenças

Na década de 70, Robert May (May, 1976) observou que equações a diferenças muito simples podem apresentar comportamentos dinâmicos muito complicados. Quando modificamos os parâmetros podemos esperar uma mudança no comportamento das soluções de uma equação a diferenças. A mudança do comportamento qualitativo do sistema em relação a variação de um parâmetro é denominada de bifurcação. Por exemplo, a equação a diferenças linear  $N_{t+1} = rN_t$  ( $r > 0$ ) modifica seu comportamento para  $r = 1$ : as soluções decaem para zero quando  $0 < r < 1$  e crescem exponencialmente para  $r > 1$ . Os valores dos parâmetros para os quais ocorrem mudanças no comportamento dinâmico do sistema são chamados pontos de bifurcação.

Sistemas de equações a diferenças não lineares podem exibir muitos outros tipos de bifurcações. Uma solução de equilíbrio pode tornar-se instável para um determinado valor de um parâmetro e surgir um outro equilíbrio estável ou até mesmo pode aparecer uma solução periódica.

A equação logística discreta

$$N_{t+1} = rN_t(1 - N_t), \text{ para } 0 \leq r \leq 4$$

tem duas soluções de equilíbrio, o equilíbrio trivial  $N_0^* = 0$  que sempre existe e o equilíbrio  $N_1^* = 1 - \frac{1}{r}$  que é positivo somente quando  $r > 1$ .

Para  $0 \leq r < 1$ ,  $N_0^* = 0$  é o único ponto de equilíbrio do sistema, e além disso é estável. Quando o parâmetro  $r$  ultrapassa o valor 1, zero torna-se um equilíbrio instável, enquanto o equilíbrio não trivial fica estável. Esta bifurcação, na qual dois equilíbrios, um instável e outro estável, trocam a estabilidade, é denominada transcítica (de Vries et al., 2006). Para  $r$  entre 1 e 3, o ponto de equilíbrio  $N_1^*$  permanece estável.

Outra bifurcação ocorre em  $r = 3$  onde o equilíbrio  $N_1^*$  perde sua estabilidade e um ciclo de período 2 aparece.

A bifurcação em  $r = 3$  é denominada bifurcação “*flip*” ou duplicação de período;

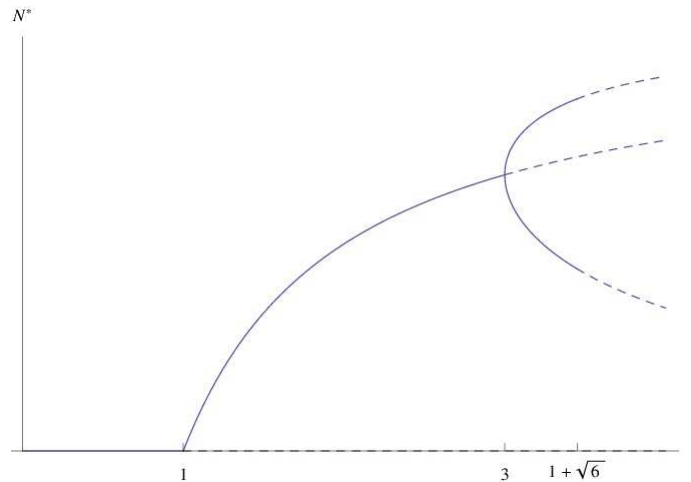


Figura 2.1: Diagrama de bifurcação parcial para a equação logística.

neste caso, um equilíbrio estável torna-se instável e aparece um ciclo de período 2 estável.

Uma terceira bifurcação ocorre em  $r = 1 + \sqrt{6}$ , pois nesse valor do parâmetro, o ciclo de período 2 perde sua estabilidade e aparece um ciclo de período 4 estável. À medida que o parâmetro se aproxima do seu valor máximo,  $r = 4$ , ocorre uma sequência de duplicação de períodos em intervalos cada vez menores do parâmetro. Isto é, o ciclo de período 4 existe apenas ao longo de um pequeno intervalo, o ciclo de período 8 para um intervalo ainda menor de  $r$ , e assim sucessivamente. Para valores de  $r$  maiores que 3,57 o comportamento do sistema torna-se caótico, isto é, as soluções apresentam um comportamento aperiódico. É importante observar que embora as iterações não sigam um padrão previsível, as soluções assumem valores em uma faixa limitada.

Esta transição de ciclos periódicos estáveis para comportamentos caóticos é conhecida como caminho para o caos através da duplicação de períodos.

Uma forma de representar graficamente as bifurcações em equações a diferenças é plotar os valores assintóticos da variável em função de um parâmetro. Este tipo de gráfico é denominado diagrama de bifurcação. No diagrama de bifurcação da figura (2.1) as curvas contínuas indicam quando as soluções são estáveis enquanto as tracejadas representam as soluções instáveis.

Na figura (2.2), apresentamos um diagrama de bifurcação para a equação logística,

construído com o auxílio do software Mathematica. Neste diagrama plotamos as soluções de equilíbrio e os valores periódicos de diferentes períodos que são estáveis em função do parâmetro  $r$ . Para cada valor do parâmetro, iteramos muitas vezes o modelo até que ele se estabilize e, então, plotamos os últimos valores (Guzmán, 1999).

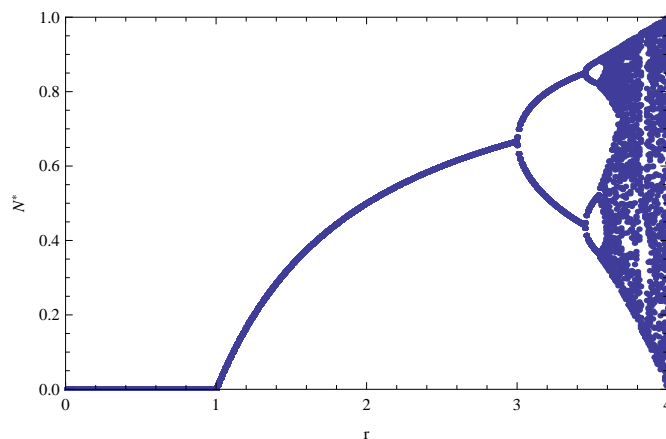


Figura 2.2: Diagrama de bifurcação para a equação logística.

Um novo tipo de bifurcação ocorre em sistemas presa-predador descritos por equações a diferenças (Kot e Neubert, 1992). Neste caso, um equilíbrio estável perde a estabilidade e aparece uma solução periódica. Esta bifurcação, conhecida como bifurcação de Neimark-Sacker (Allen, 2007), é análoga a bifurcação de Hopf que ocorre em modelos contínuos de equações diferenciais.

### 2.3.2 Bifurcações no Modelo Planta-Herbívoro-Predador

Analisaremos a seguir as bifurcações que ocorrem no modelo Planta-Herbívoro-Predador. Primeiramente fixamos  $r = 1,95$  e  $\beta = 2$  e observamos o comportamento das soluções de equilíbrio quando variamos o parâmetro  $\eta$ . Verificamos que o ponto de equilíbrio  $(1, 0, 0)$  é estável até  $\eta \cong 1$  quando ocorre uma bifurcação transcritical e o ponto  $(\frac{1}{\eta}, r(1 - \frac{1}{\eta}), 0)$  ganha estabilidade até  $\eta \cong 1,35$ , quando ocorre novamente uma bifurcação transcritical e este ponto perde a estabilidade. O ponto de equilíbrio de coexistência das populações  $((1 - \frac{1}{r\beta}), \frac{1}{\beta}, \ln[\eta(1 - \frac{1}{r\beta})])$  ganha estabilidade até  $\eta \cong 1,77$  quando ocorre uma bifurcação de Neimark-Sacker e aparecem ciclos limite (ver figuras 2.3, 2.4 e 2.5).

Os diagramas de bifurcação das figuras 2.3 - 2.5 foram obtidos iterando 1000 vezes o sistema 2.9 - 2.11, plotando os últimos 150 valores. O intervalo  $[0, 3, 5]$  do parâmetro  $\eta$

foi subdividido em 350 partes, isto é, rodamos o programa para 350 valores diferentes do parâmetro. Os diagramas foram desenvolvidos utilizando o *software* Mathematica.

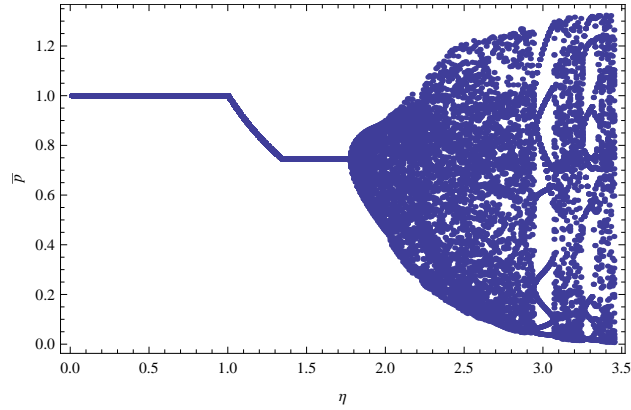


Figura 2.3: Diagrama de bifurcação das Plantas em relação ao parâmetro  $\eta$ .

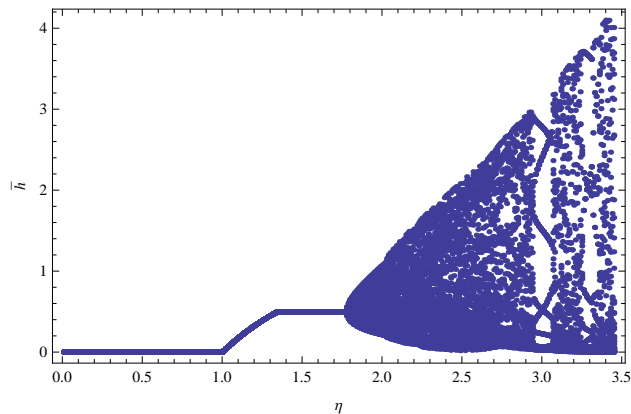


Figura 2.4: Diagrama de bifurcação dos Herbívoros em relação ao parâmetro  $\eta$ .

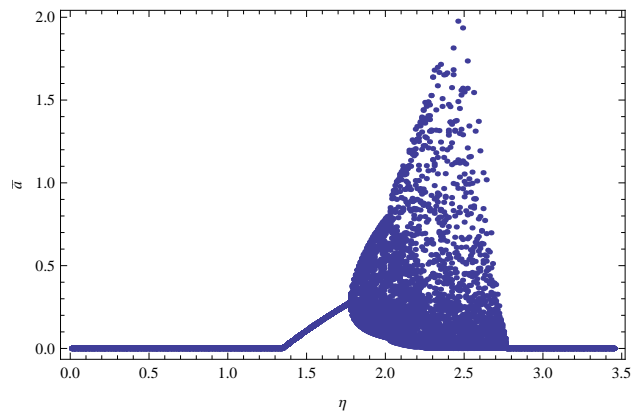


Figura 2.5: Diagrama de bifurcação dos Predadores em relação ao parâmetro  $\eta$ .



Na figura (2.6), mostramos a densidade das populações em uma região de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência das espécies (gráfico à esquerda) e o diagrama de fase das populações (gráfico à direita).

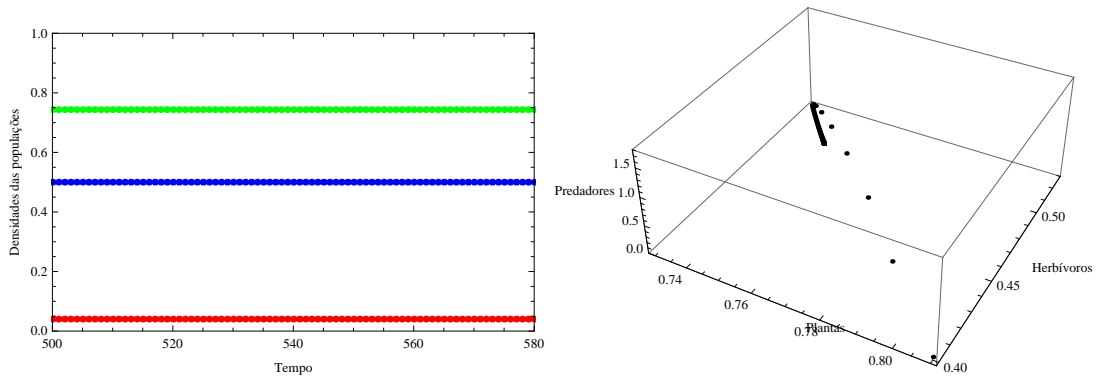


Figura 2.6: Densidade das populações de plantas (verde), herbívoros (azul) e predadores (vermelho) para  $r = 1,95$ ,  $\beta = 2$  e  $\eta = 1,4$  (gráfico à esquerda) e diagrama de fase tridimensional da densidade das populações (gráfico à direita).

Para valores levemente maiores de  $\eta$  (a partir de  $\eta \cong 1,77$ ) aparecem soluções periódicas através de uma bifurcação de Neimark-Sacker. A figura (2.7) mostra as oscilações periódicas das três populações e o ciclo limite no espaço de fase. Observamos que um aumento de  $\eta = bk$  pode ser obtido aumentando a capacidade suporte  $k$  da população de presas. Assim, esta bifurcação pode ser interpretada como um exemplo do fenômeno conhecido como paradoxo do enriquecimento, no qual um aumento na capacidade suporte desestabiliza o equilíbrio presa-predador (Neubert e Kot, 1992).

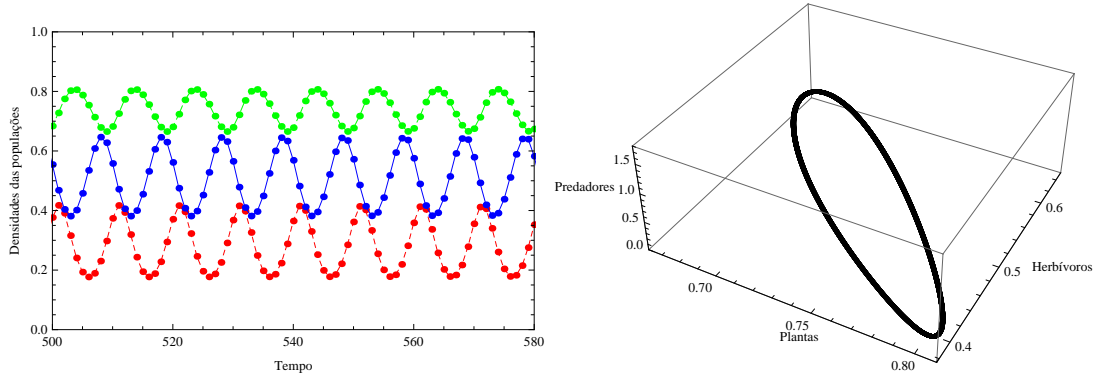


Figura 2.7: Densidade das populações de plantas (verde), herbívoros (azul) e predadores (vermelho) para  $r = 1,95$ ,  $\beta = 2$  e  $\eta = 1,8$  (gráfico à esquerda) e diagrama de fase tridimensional da densidade das populações (gráfico à direita).

Quando aumentamos  $\eta$ , o ciclo limite se deforma (figura 2.8), se quebra formando um ciclo de período 33 (figura 2.9) e finalmente aparece um atrator estranho (figura 2.10). Para valores  $\eta \geq 2,78$  os predadores vão à extinção e observamos ciclos de período 9 e 11 para as populações de plantas e herbívoros, conforme as figuras (2.11) e (2.12).

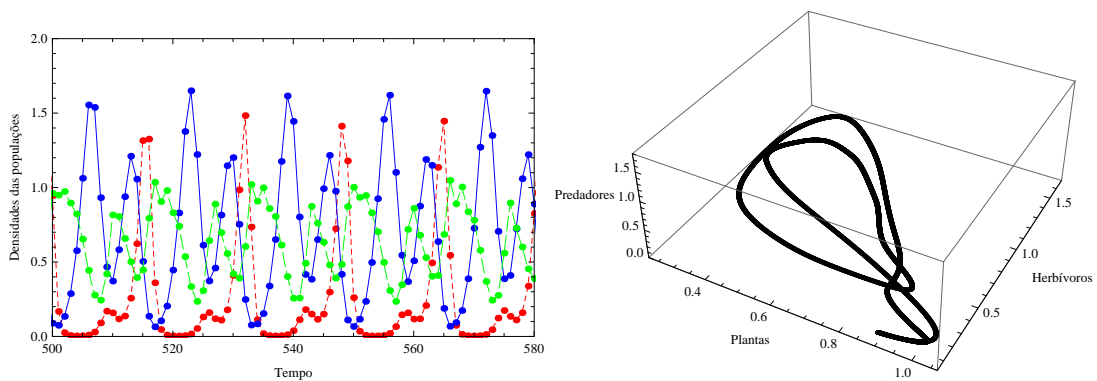


Figura 2.8: Densidade das populações de plantas (verde), herbívoros (azul) e predadores (vermelho) para  $r = 1,95$ ,  $\beta = 2$  e  $\eta = 2,25$  (gráfico à esquerda) e diagrama de fase tridimensional da densidade das populações (gráfico à direita).

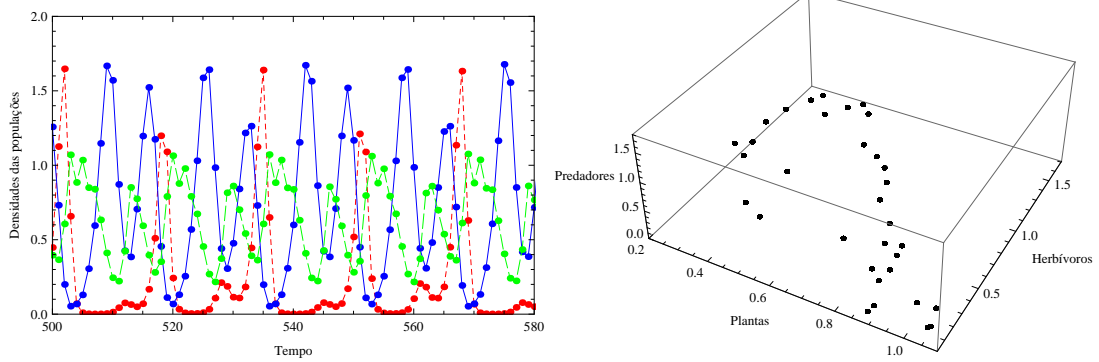


Figura 2.9: Densidade das populações de plantas (verde), herbívoros (azul) e predadores (vermelho) para  $r = 1,95$ ,  $\beta = 2$  e  $\eta = 2,3$  (gráfico à esquerda) e diagrama de fase tridimensional da densidade das populações (gráfico à direita).

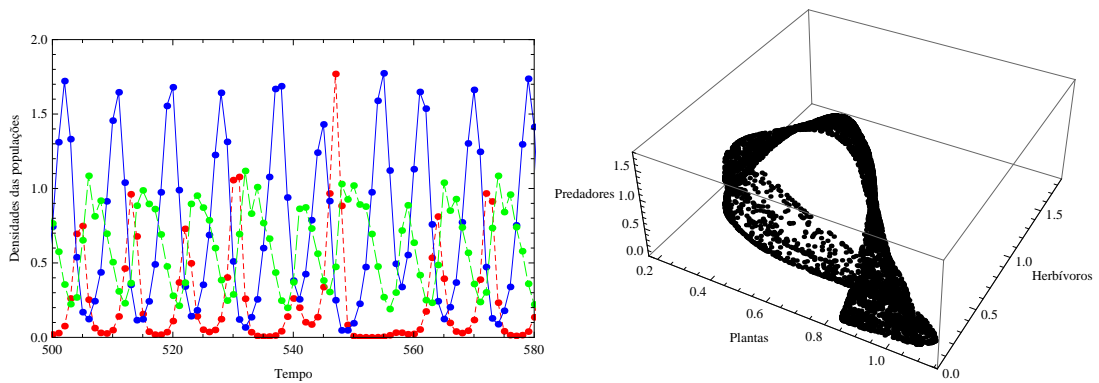


Figura 2.10: Densidade das populações de plantas (verde), herbívoros (azul) e predadores (vermelho) para  $r = 1,95$ ,  $\beta = 2$  e  $\eta = 2,35$  (gráfico à esquerda) e diagrama de fase tridimensional da densidade das populações (gráfico à direita).

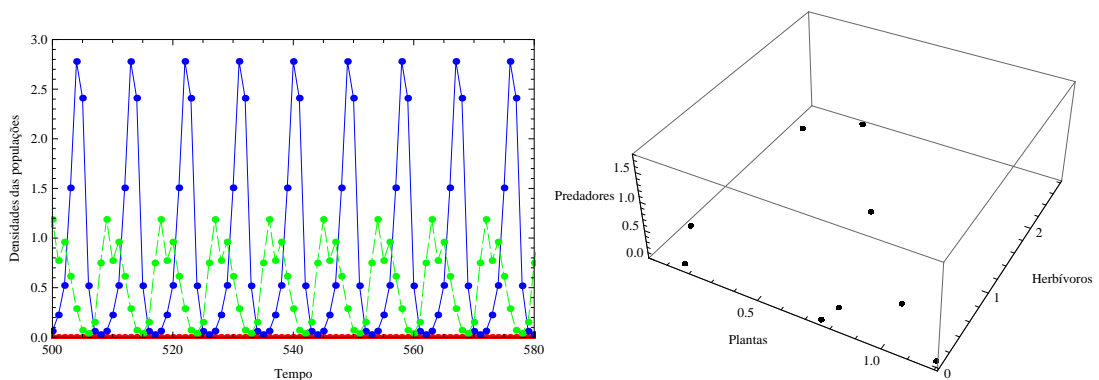


Figura 2.11: Densidade das populações de plantas (verde) e herbívoros (azul) para  $\beta = 2$ ,  $r = 1,95$  e  $\eta = 3$  (gráfico à esquerda) e diagrama de fase tridimensional da densidade das populações (gráfico à direita).

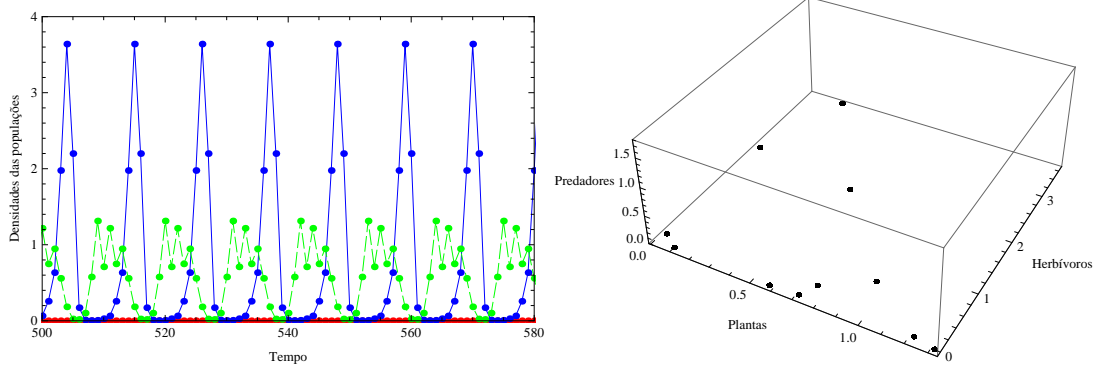


Figura 2.12: Densidade das populações de plantas (verde) e herbívoros (azul) para  $\beta = 2$ ,  $r = 1,95$  e  $\eta = 3,3$  (gráfico à esquerda) e diagrama de fase tridimensional da densidade das populações (gráfico à direita).

Em sistemas contínuos, um ciclo limite no plano de fase é uma trajetória (solução) fechada isolada, isto significa que trajetórias vizinhas não são fechadas. Soluções próximas se aproximam do ciclo limite quando ele é estável, e se afastam quando é instável. Em sistemas de equações a diferenças, o retrato de fase de um ciclo limite representa o comportamento limite das soluções que oscilam de forma instável entre valores que se aproximam do ciclo limite quando o tempo é grande. Os ciclos de período definido, são soluções periódicas, cujo valor em cada ponto, oscila de forma estável do tempo  $t$  para o tempo  $t + 1$ , de acordo com o respectivo período.

Por fim, apresentamos os diagramas de bifurcação das populações fixando  $r = 1,95$ ,  $\eta = 1,5$  e variamos o parâmetro  $\beta$ . Constatamos que o ponto de equilíbrio  $(\frac{1}{\eta}, r(1 - \frac{1}{\eta}), 0)$  é estável até  $\beta \cong 1,54$  quando ocorre uma bifurcação transcítica e o equilíbrio de coexistência ganha estabilidade até  $\beta \cong 2,76$  quando acontece uma bifurcação de Neimark-Sacker e aparecem ciclos limite (ver figuras 2.13, 2.14 e 2.15). A figura (2.16) mostra as densidades das populações em uma região de estabilidade, enquanto a figura (2.17) mostra as densidades das populações em uma região de ciclos limite.

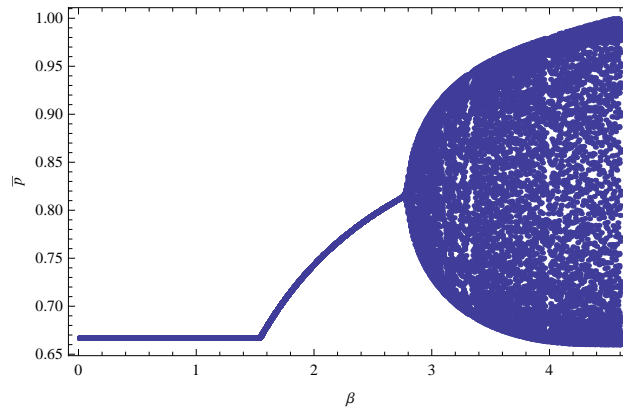


Figura 2.13: Diagrama de bifurcação das Plantas em relação ao parâmetro  $\beta$ .

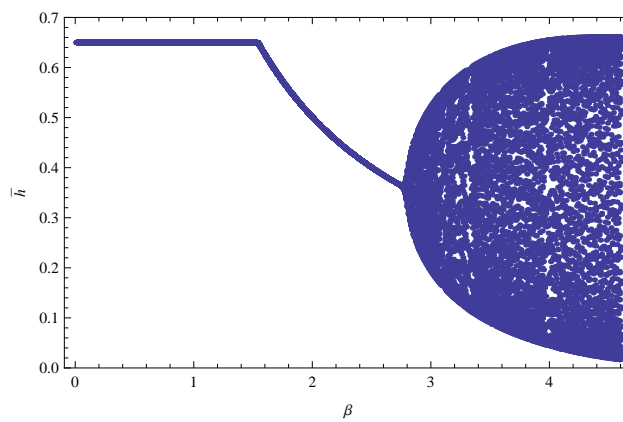


Figura 2.14: Diagrama de bifurcação dos Herbívoros em relação ao parâmetro  $\beta$ .

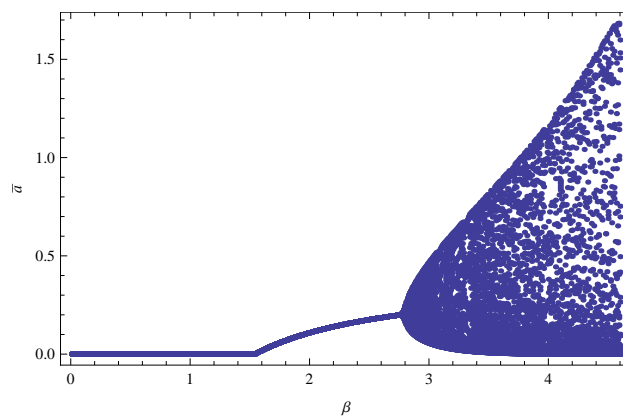


Figura 2.15: Diagrama de bifurcação dos Predadores em relação ao parâmetro  $\beta$ .

O modelo discreto sem estrutura espacial proposto neste capítulo, para analisar interações planta-herbívoros-predador, apresenta um comportamento dinâmico complexo e muito interessante. Observamos, através de diagramas de bifurcação, ciclos limite, ciclos de diferentes períodos e atratores estranhos. No diagrama de bifurcação em relação ao

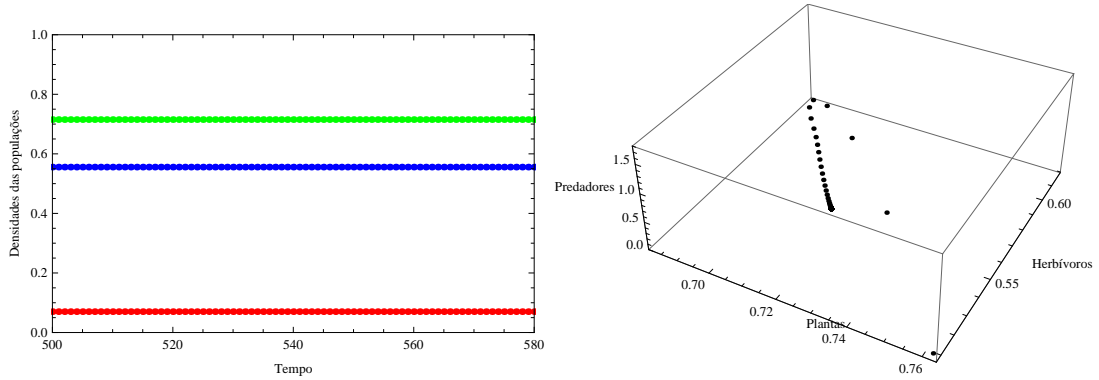


Figura 2.16: Densidade das populações de plantas (verde), herbívoros (azul) e predadores (vermelho) para  $r = 1,95$ ,  $\beta = 1,8$  e  $\eta = 1,5$  (gráfico à esquerda) e diagrama de fase tridimensional da densidade das populações (gráfico à direita).

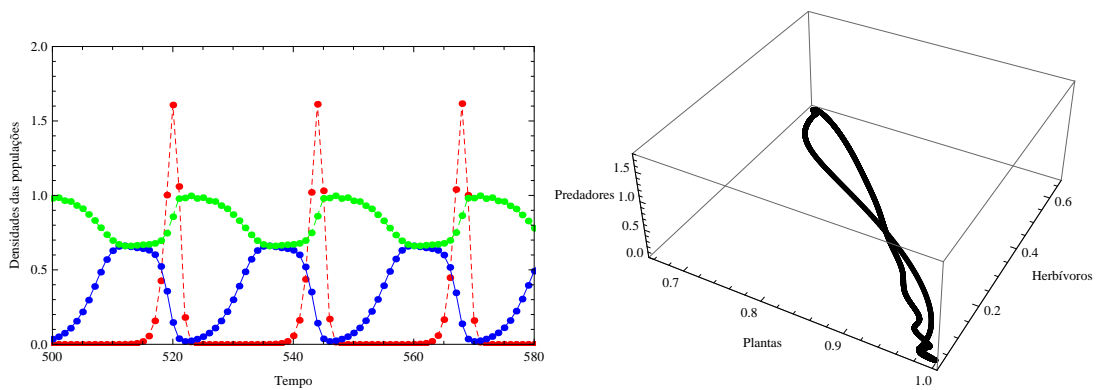


Figura 2.17: Densidade das populações de plantas (verde), herbívoros (azul) e predadores (vermelho) para  $r = 1,95$ ,  $\beta = 4,5$  e  $\eta = 1,5$  (gráfico à esquerda) e diagrama de fase tridimensional da densidade das populações (gráfico à direita).

parâmetro  $\eta$ , verificamos que, um aumento gradativo de  $\eta$  provoca uma desestabilização do sistema com o aparecimento de ciclos limite. Para um aumento adicional de  $\eta$ , os ciclos se quebram e, finalmente, os predadores vão à extinção. Este acréscimo do parâmetro adimensional  $\eta = bk$  pode ser obtido através do aumento da capacidade suporte  $k$  das plantas. Assim, esta dinâmica que desestabiliza o sistema levando o predador à extinção é um exemplo do fenômeno conhecido como o paradoxo do enriquecimento (Shovonlal e Chattopadhyay, 2007).

## Capítulo 3

# MODELO DISCRETO PLANTA- HERBÍVORO-PREDADOR COM DISPERSÃO DE LONGO ALCANCE

Neste capítulo, propomos um modelo espacialmente distribuído para a dinâmica vital analisada no capítulo anterior. A movimentação espacial de herbívoros e predadores é incorporada de maneira explícita via Redes de Mapas Acoplados (Comins et al., 1992; Rodrigues et al., 2011). Isto significa que a dinâmica do modelo com movimentação será discreta também no espaço. Assim, para cada etapa discreta de tempo, a dinâmica é composta de duas fases distintas: um estágio de dispersão e um de reação.

Inicialmente, na seção 3.1, descrevemos os processos de movimentação dos herbívoros e predadores. Em seguida, as escalas de tempo do modelo são explicitadas. Em 3.2, completamos o modelo espacial com a dinâmica vital descrita no capítulo 2. Finalmente, na seção 3.3, apresentamos algumas simulações numéricas do modelo construídas com o auxílio do software Mathematica. A ideia central é analisar a dinâmica do modelo em relação ao parâmetro  $N$  que caracteriza as diferentes escalas de tempo para os processos de dispersão e reação. Em particular, analisamos a formação de padrões espaciais, a influência das dimensões do habitat na formação dos padrões, processos de invasão e o comportamento do modelo em uma vizinhança da bifurcação de Neimark-Sacker.

### 3.1 Estágio de Dispersão

No modelo, consideramos que os herbívoros movimentam-se em relação a maior qualidade das plantas (fitotaxia) e na direção de maior concentração de indivíduos da mesma espécie (agregação). O movimento de agregação acontece em escala rápida, enquanto a fitotaxia ocorre em escala lenta. Por sua vez os predadores movimentam-se em direção a maior concentração de herbívoros (presataxia) em escala rápida.

Consideramos como geração padrão do sistema, a unidade de tempo correspondendo a dinâmica lenta e assumimos gerações intermediárias onde a escala rápida acontece. O esquema (3.1) ilustra a dinâmica de múltiplas escalas.

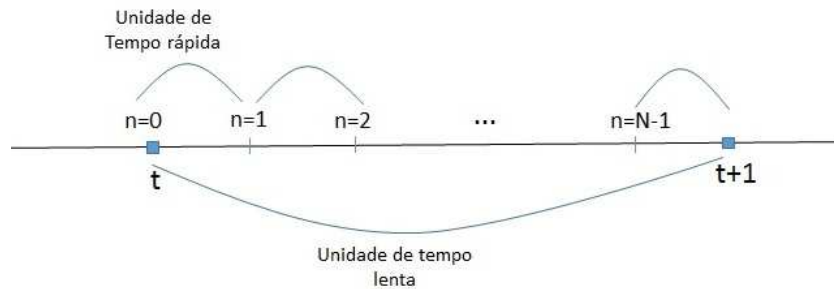


Figura 3.1: Esquema da dinâmica de múltiplas escalas.

A densidade populacional no sítio  $(i, j)$ , após a movimentação na geração  $t$ , é dada pela superposição de  $N$  movimentos de presataxia e agregação, e um movimento de fitotaxia. A regra de movimentação das populações de herbívoros e predadores pode ser construída a partir do seguinte esquema:

$$\left( \begin{array}{l} \text{Densidade de} \\ \text{indivíduos na} \\ \text{posição } (i, j) \text{ no} \\ \text{instante } t+1 \end{array} \right) = \left( \begin{array}{l} \text{Densidade de} \\ \text{indivíduos na} \\ \text{posição } (i, j) \text{ no} \\ \text{instante } t \end{array} \right) - \left( \begin{array}{l} \text{Densidade de} \\ \text{indivíduos que} \\ \text{abandonam } (i, j) \\ \text{no instante } t \end{array} \right) + \left( \begin{array}{l} \text{Densidade de} \\ \text{indivíduos que} \\ \text{migram para } (i, j) \\ \text{no instante } t \end{array} \right) \cdot$$



### 3.1.1 Escala lenta de tempo

O movimento orientado dos herbívoros em relação às plantas (fitotaxia) acontece localmente, isto é, a cada etapa de tempo os indivíduos movimentam-se apenas para os quatro vizinhos mais próximos. A seguinte função descreve a fração de indivíduos que sai do sítio  $(i, j)$  e vai para o sítio  $(r, s)$

$$l_{i,j} = \begin{cases} \frac{p_{r,s}^t}{\bar{m}_{i,j}^t} & \text{se } \bar{m}_{i,j}^t \neq 0; \\ 0, 2 & \text{se } \bar{m}_{i,j}^t = 0. \end{cases}$$

onde  $\bar{m}_{i,j}^t = \sum_{(u,v) \in \bar{V}_{i,j}} p_{u,v}^t$  representa a densidade total das plantas na vizinhança  $\bar{V}_{i,j} = V_{i,j} \cup \{i, j\}$  e  $i, j = 1, 2, \dots, n$ .

No caso em que a densidade total das plantas na vizinhança é igual a zero, considera-se que  $\frac{1}{5}$  dos indivíduos se movimenta para cada um dos quatro vizinhos adjacentes e  $\frac{1}{5}$  permanece na posição original. Dessa forma, a densidade no sítio  $(i, j)$  no tempo  $t + 1$ , isto é, após uma etapa de movimentação na escala lenta de tempo é dada pela seguinte equação:

$$h_{i,j}^{t+1,N} = h_{i,j}^{t,N-1} \left( \frac{p_{i,j}^{t,N-1}}{\bar{m}_{i,j}^{t,N-1}} \right) + \sum_{(r,s) \in \bar{V}_{i,j}} h_{r,s}^{t,N-1} \left( \frac{p_{i,j}^{t,N-1}}{\bar{m}_{r,s}^{t,N-1}} \right). \quad (3.1)$$

O primeiro termo representa os herbívoros que permanecem no sítio  $(i, j)$  e o segundo termo indica a soma dos herbívoros que migram a partir dos quatro vizinhos mais próximos no intervalo de tempo  $(t, t + 1)$  para o sítio  $(i, j)$ .

### 3.1.2 Escala de tempo rápida

De forma similar à fitotaxia, o movimento de agregação dos herbívoros ocorre em função do gradiente de densidade, porém neste caso, dos indivíduos da mesma espécie. De maneira análoga, o movimento dos predadores se dá em relação à maior concentração de herbívoros (presataxia). Assim, para ambos os casos, a fração de indivíduos que deixa o sítio  $(i, j)$  e vai para o sítio  $(r, s)$  é dada por:

$$l_{i,j} = \begin{cases} \frac{h_{r,s}^t}{m_{i,j}^t} & \text{se } m_{i,j}^t \neq 0; \\ 0, 2 & \text{se } m_{i,j}^t = 0. \end{cases}$$

onde  $m_{i,j}^t = \sum_{(u,v) \in \bar{V}_{i,j}} h_{u,v}^t$  é a densidade total de herbívoros na vizinhança  $\bar{V}_{i,j} = V_{i,j} \cup \{i, j\}$ .

A agregação dos herbívoros e o movimento orientado dos predadores (presataxia)

são de caráter não local. As equações (3.2) e (3.3) descrevem respectivamente a densidade de herbívoros e predadores no sítio  $(i, j)$  no tempo  $t + 1$ , isto é, após uma etapa de movimentação:

$$h_{i,j}^{t,n+1} = h_{i,j}^{t,n} \left( \frac{h_{i,j}^{t,n}}{m_{i,j}^{t,n}} \right) + \sum_{(r,s) \in \bar{V}_{i,j}} h_{r,s}^{t,n} \left( \frac{h_{i,j}^{t,n}}{m_{r,s}^{t,n}} \right), \quad n = 0, 1, \dots, N - 1, \quad (3.2)$$

$$a_{i,j}^{t,n+1} = a_{i,j}^{t,n} \left( \frac{h_{i,j}^{t,n}}{m_{i,j}^{t,n}} \right) + \sum_{(r,s) \in \bar{V}_{i,j}} a_{r,s}^{t,n} \left( \frac{h_{i,j}^{t,n}}{m_{r,s}^{t,n}} \right), \quad n = 0, 1, \dots, N - 1. \quad (3.3)$$

## 3.2 Estágio de Reação

Durante a fase de reação, as plantas crescem segundo a equação de Ricker na ausência da herbivoria e encontros de herbívoros (presas) e predadores são benéficos à população de predadores e prejudiciais à população de herbívoros, conforme a dinâmica homogênea analisada no capítulo 2.

O sistema de equações a diferenças para a interação das espécies é:

$$\begin{aligned} p_{i,j}^{t+1} &= p_{i,j}^t \text{Exp}[r(1 - p_{i,j}^t) - h_{i,j}^{t+1,N}], \\ h_{i,j}^{t+1} &= \eta p_{i,j}^t h_{i,j}^{t+1,N} \text{Exp}[-a_{i,j}^{t+1,N}], \\ a_{i,j}^{t+1} &= \beta h_{i,j}^{t+1,N} a_{i,j}^{t+1,N}, \end{aligned} \quad (3.4)$$

onde  $\eta = bk$  e  $\beta = \frac{d}{\alpha}$  são constantes positivas, e  $p_{i,j}^{t+1}$ ,  $h_{i,j}^{t+1}$  e  $a_{i,j}^{t+1}$  são, respectivamente, as densidades de plantas, herbívoros e predadores após a geração  $t$ , no sítio  $(i, j)$  para  $i, j = 1, 2, \dots, n$ .

## 3.3 Simulações

As simulações numéricas do modelo Planta-Herbívoro-Predador foram realizadas usando programas desenvolvidos no “software” Mathematica. Analisamos o comportamento de uma população de herbívoros (presas) e uma população de predadores destes insetos, inseridos em uma plantação. Consideramos um habitat de  $50 \times 50$  sítios e como condição inicial uma perturbação de 10% em torno da densidade de equilíbrio das espécies em cada sítio. Para visualizar os resultados das simulações usamos dois tipos de gráficos: os gráficos de densidade e as séries temporais da população total das espécies sobre todo

o domínio. Nos gráficos espaciais, a escala de cores da legenda representa a variação das densidades populacionais de plantas, herbívoros e predadores no espaço, sendo que a cor azul representa densidade zero de indivíduos e a cor vermelha representa densidade máxima de indivíduos no habitat.

Sistemas de reação difusão podem apresentar padrões espaciais heterogêneos via instabilidade difusiva (ou instabilidade de Turing) se o estado homogêneo é estável para pequenas perturbações na ausência da difusão e instável para pequenas perturbações quando a difusão está presente; fato este que é resultado do trabalho de Alan Turing em 1952, o qual mostrou que substâncias químicas ao reagir e dispersar-se sob certas condições podem produzir padrões heterogêneos estáveis (Murray, 1993). Padrões em seres vivos e formas regulares na natureza são muito comuns, como por exemplo, marcas típicas na pele de zebras, leopardos, girafas e tigres, bem como cores e padrões de asas de borboletas, entre outros. O desenvolvimento e formação dos padrões e formas espaciais são questões centrais em embriologia; e nos últimos anos vem crescendo o interesse entre os pesquisadores em entender quais mecanismos estão envolvidos na formação desses padrões, sejam estes por determinação genética, resultado de múltiplos estágios de desenvolvimento, influências do ambiente ou interações com outros organismos. Segel e Jackson (1972 apud Rodrigues et al., 2007) foram os primeiros a demonstrar que padrões podem ocorrer em Ecologia via instabilidade difusiva, estabelecendo uma analogia entre substâncias químicas que reagem e espécies que interagem em certos sistemas presa-predador.

### 3.3.1 Formação de Padrões

Para analisar a formação de padrões espaciais fixamos os valores dos parâmetros da dinâmica vital do sistema na região de estabilidade do equilíbrio de coexistência das espécies, com  $r = 1,95$ ,  $\beta = 2$  e  $\eta = 1,4$ , mostraremos os resultados das simulações obtidas para cada  $N$  escolhido.

Para  $N = 1$ , que consiste na mesma escala de tempo para os processos de reação e dispersão, obtemos um padrão espacial heterogêneo dinâmico (figuras 3.2 e 3.3), ou seja, o padrão varia no tempo e espaço. A densidade total das plantas aumenta em relação ao valor de equilíbrio e atinge um total de 1870, bem como também aumenta a densidade de predadores para 320 indivíduos, enquanto a densidade total de herbívoros diminui para

1035 indivíduos no domínio (figura 3.4).

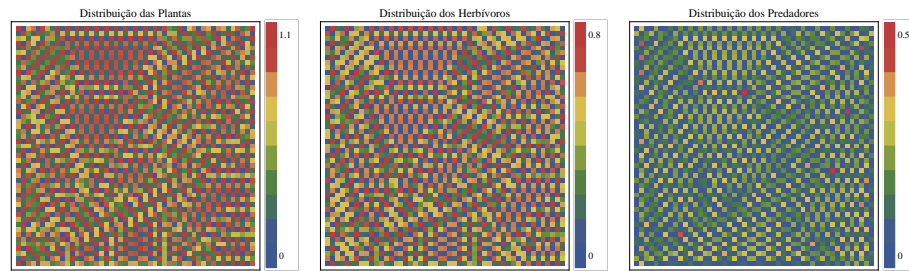


Figura 3.2: Distribuição espacial de plantas, herbívoros e predadores no tempo  $t = 1000$ , para  $N = 1$ .

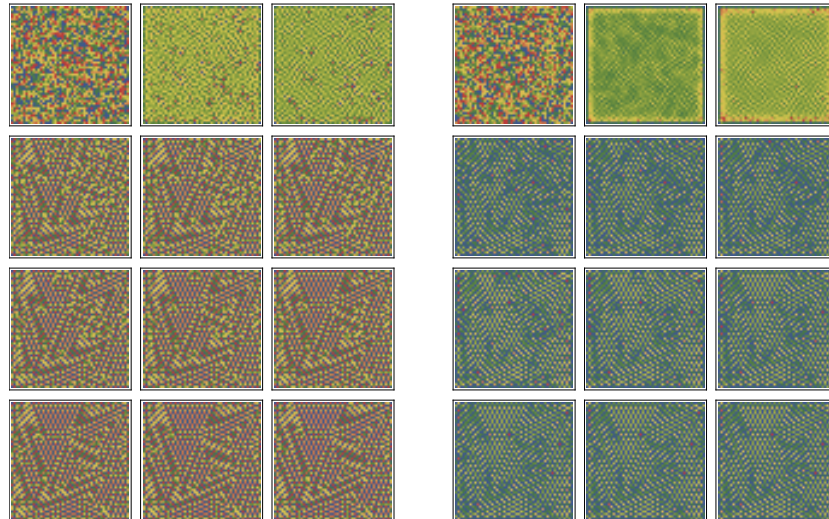


Figura 3.3: Distribuição espacial de herbívoros (gráfico à esquerda) e de predadores (gráfico à direita) para  $N = 1$ , nos tempos 1, 5, 10, 200, 250, 300, 400, 500, 600, 800, 900 e 1000.

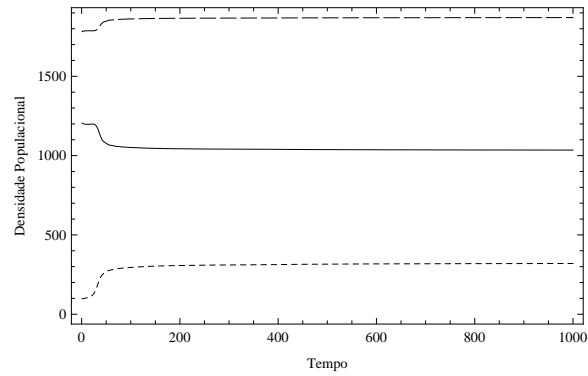


Figura 3.4: Densidade total de plantas (linha de tracejado maior), herbívoros (linha contínua) e predadores (linha de tracejado menor) para  $N = 1$ .

Para  $N = 2$ , isto é, quando em cada etapa de tempo ocorre uma reação, um movimento de fitotaxia, dois movimentos de agregação e dois de presataxia, também obtemos um padrão espacial heterogêneo dinâmico (figuras 3.5 e 3.6). As densidades totais de herbívoros e predadores aumentam em relação aos valores de equilíbrio, totalizando os valores de 1381 e 285, respectivamente. A densidade total de plantas diminuiu para 1693 em todo o habitat (figura 3.7).

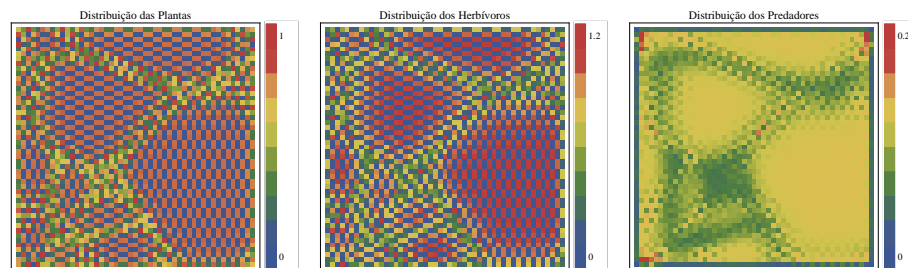


Figura 3.5: Distribuição espacial de plantas, herbívoros e predadores no tempo  $t = 1000$ , para  $N = 2$ .

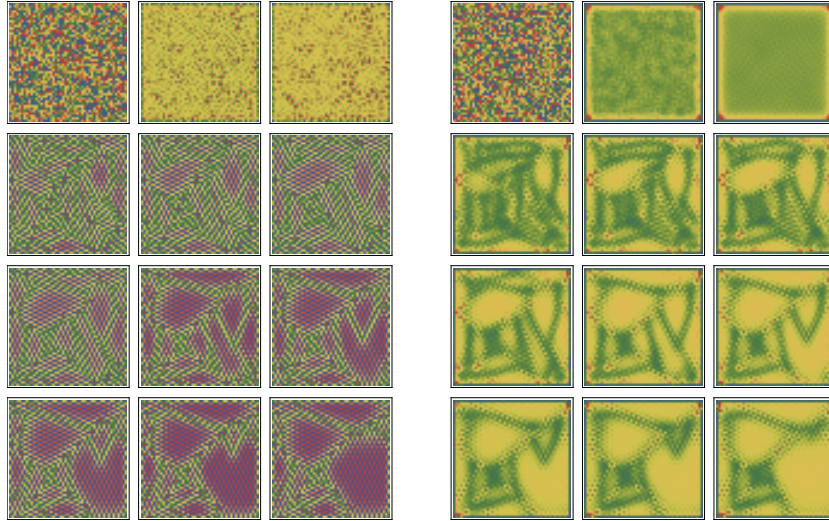


Figura 3.6: Distribuição espacial de herbívoros (gráfico à esquerda) e de predadores (gráfico à direita) para  $N = 2$ , nos tempos 1, 5, 10, 200, 250, 300, 400, 500, 600, 800, 900 e 1000.

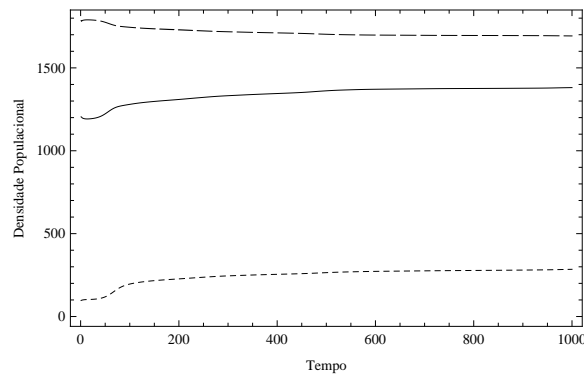


Figura 3.7: Densidade total de plantas (linha de tracejado maior), herbívoros (linha contínua) e predadores (linha de tracejado menor) para  $N = 2$ .

Na medida em que aumentamos a diferença entre as escalas, aparecem padrões espaciais heterogêneos estáveis que são heterogêneos no espaço e não variam no tempo, como por exemplo, para  $N = 4, 5, 6$  (figuras 3.9, 3.12 e 3.15). Observando a figura (3.10), que mostra a densidade total das populações para  $N = 4$  até  $t = 2000$  iterações, percebemos que na medida em que o tempo aumenta, ocorre uma diminuição drástica nas densidades de herbívoros e predadores, atingindo um total de 35 e 7 indivíduos respectivamente, enquanto a densidade de plantas aumenta consideravelmente até alcançar 2383. Outro comportamento interessante que se observa é o confinamento das populações de herbívoros e predadores em uma região central do domínio (figura 3.8).

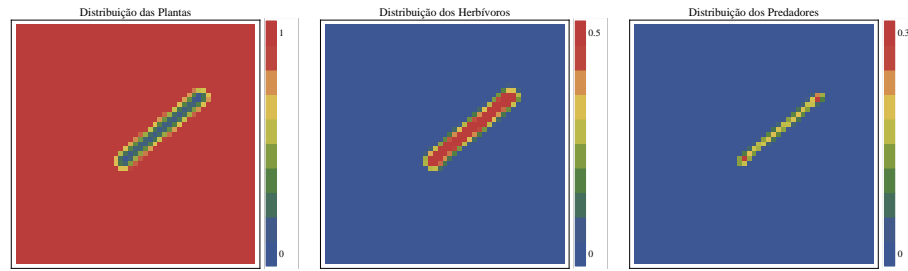


Figura 3.8: Distribuição espacial de plantas, herbívoros e predadores no tempo  $t = 2000$ , para  $N = 4$ .

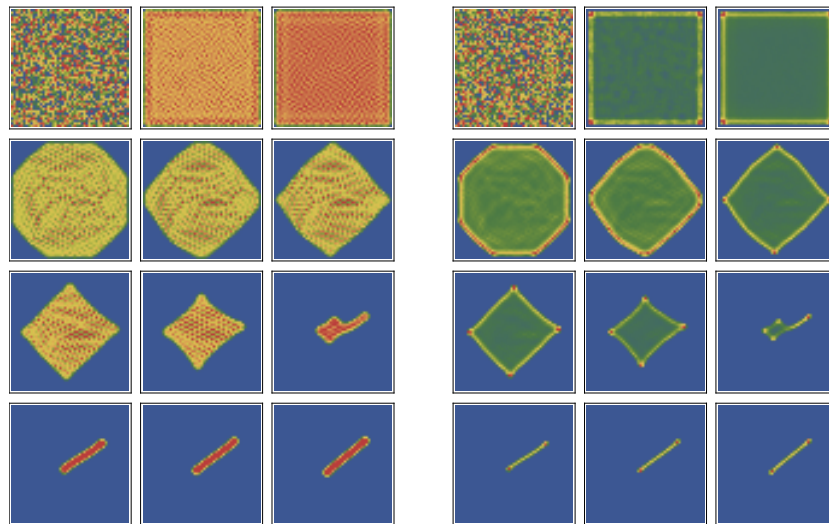


Figura 3.9: Distribuição espacial de herbívoros (gráfico à esquerda) e de predadores (gráfico à direita) para  $N = 4$ , nos tempos 1, 5, 10, 300, 500, 600, 800, 1000, 1500, 1800, 1900 e 2000.

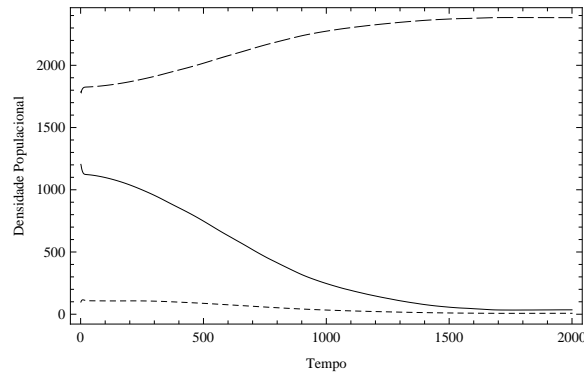


Figura 3.10: Densidade total de plantas (linha tracejada), herbívoros (linha contínua) e predadores (linha de tracejado menor) para  $N = 4$ .

Para  $N = 5$  observamos um comportamento análogo ao caso anterior, no entanto com maior intensidade, culminando em uma redução ainda maior nas densidades de herbívoros e predadores: 8 herbívoros e 2 predadores no habitat. A densidade total de plantas aumentou em relação ao valor de equilíbrio para 2397 (figura 3.13). A distribuição espacial das populações de herbívoros e predadores restringe-se a dois picos de concentração dessas espécies no centro do domínio, enquanto as plantas permanecem distribuídas homogêneas no restante do habitat (figura 3.11).

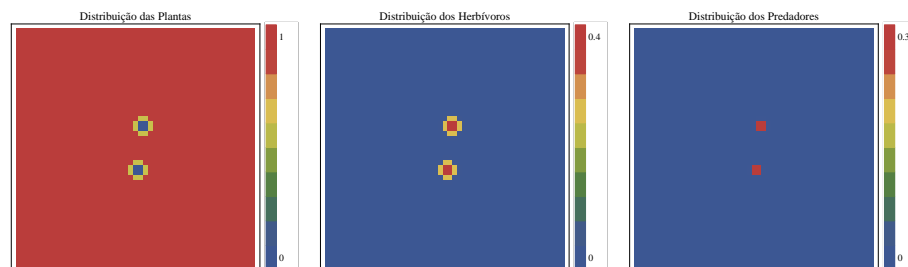


Figura 3.11: Distribuição espacial de plantas, herbívoros e predadores no tempo  $t = 1000$ , para  $N = 5$ .



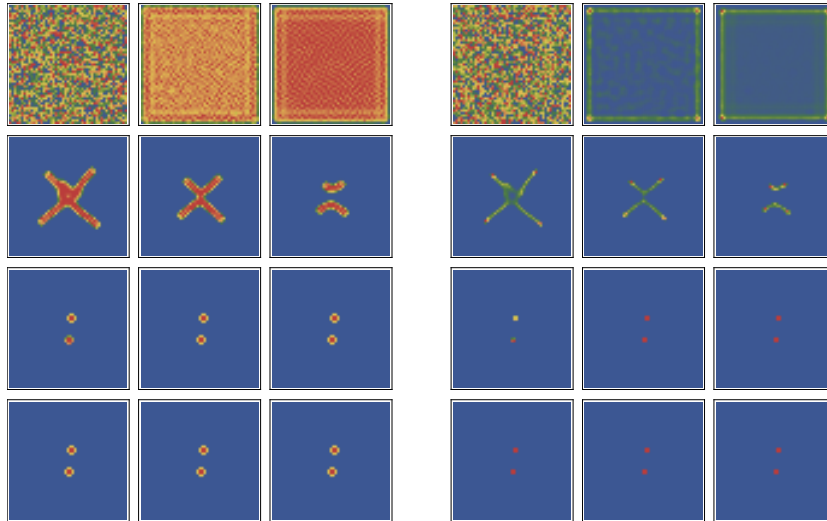


Figura 3.12: Distribuição espacial de herbívoros (gráfico à esquerda) e de predadores (gráfico à direita) para  $N = 5$ , nos tempos 1, 5, 10, 200, 250, 300, 400, 500, 600, 800, 900 e 1000.

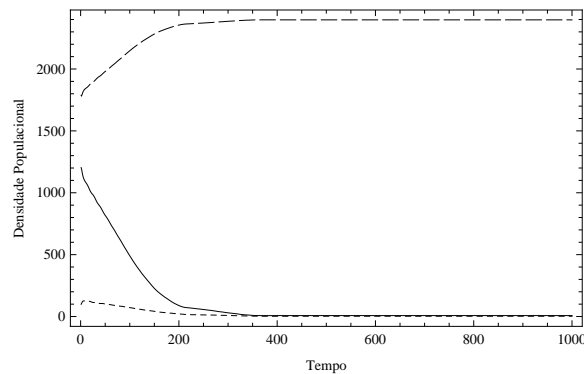


Figura 3.13: Densidade total de plantas (linha de tracejado maior), herbívoros (linha contínua) e predadores (linha de tracejado menor) para  $N = 5$ .

Para  $N = 6$ , as densidades totais de herbívoros e predadores diminuem em relação ao valor de equilíbrio das populações para 109 e 32, respectivamente. A densidade de plantas aumentou para 2345 (figura 3.16). A distribuição espacial da população de herbívoros, e também a dos predadores, se concentra em picos de densidades altas distribuídos pelo domínio conforme a figura (3.14). Por outro lado, a distribuição espacial das plantas apresenta “buracos” que coincidem com os picos de densidade de herbívoros e predadores. É importante notar que estes padrões espaciais são heterogêneos fixos.

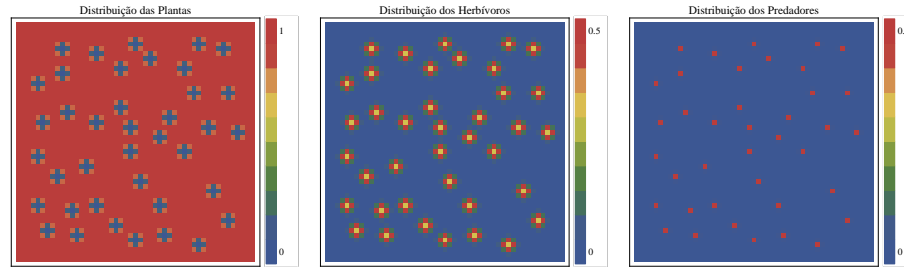


Figura 3.14: Distribuição espacial de plantas, herbívoros e predadores no tempo  $t = 1000$ , para  $N = 6$ .

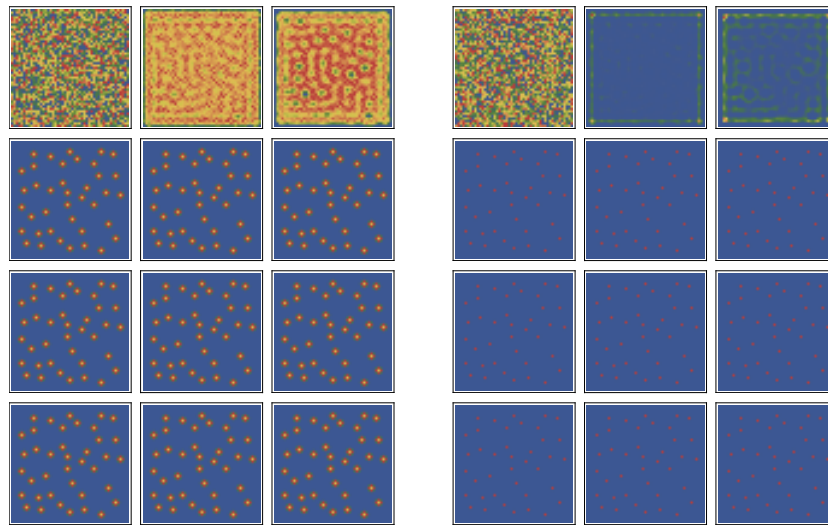


Figura 3.15: Distribuição espacial de herbívoros (gráfico à esquerda) e de predadores (gráfico à direita) para  $N = 6$ , nos tempos 1, 5, 10, 200, 250, 300, 400, 500, 600, 800, 900 e 1000.

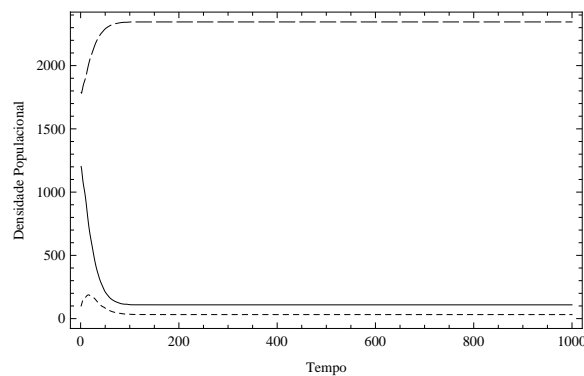


Figura 3.16: Densidade total de plantas (linha de tracejado maior), herbívoros (linha contínua) e predadores (linha de tracejado menor) para  $N = 6$ .

Ao final dessa análise, podemos inferir que o controle da população de herbívoros pelo predador acontece quando a diferença entre as escalas é maior, sendo mais eficaz

quando  $N = 5$ , o qual podemos chamar de “ $N$  ótimo”; já para outros valores maiores de  $N$ , ocorre um comportamento análogo com tendência à redução da eficácia no controle da população de herbívoros na medida em que aumentamos o valor de  $N$ . Isto é, os processos de agregação dos herbívoros e presataxia em escala rápida configuram um mecanismo de controle biológico de pragas em uma plantação.

### 3.3.2 Análise Particular para $N = 4$

Nesta seção, analisamos com maior atenção o caso  $N = 4$  para identificar quais os fatores que levam ao confinamento dos herbívoros em uma pequena região no centro do habitat. Para isso, consideramos dois casos:

- 1) o modelo planta-herbívoro sem reação, isto é, sem a presença do predador e apenas com os processos de movimentação;
- 2) o modelo planta-herbívoro com reação sem o predador.

Tomamos os mesmos valores para os parâmetros da dinâmica vital e a mesma distribuição inicial considerada nas simulações anteriores:  $r = 1,95$ ,  $\beta = 2$  e  $\eta = 1,4$  e as populações distribuídas em todo o domínio em torno do estado de equilíbrio uniforme.

Comparamos os resultados com aqueles obtidos anteriormente para o modelo completo planta-herbívoro-predador. Para o caso 1, modelo planta-herbívoro sem reação, observamos que as densidades totais das populações permanecem constantes no tempo. A distribuição espacial fixa dos herbívoros concentra-se em picos com densidades altas distribuídos pelo habitat (figura 3.17). No caso 2, isto é, quando consideramos o modelo planta-herbívoro com reação, a população total de herbívoros diminui para aproximadamente um terço do seu valor inicial (figura 3.19) com o confinamento da população em uma região do domínio, como pode ser observado na figura (3.18). Isto significa que o mecanismo de agregação proposto no modelo é prejudicial à população de herbívoros, provocando uma redução no número de indivíduos. Uma comparação com o modelo completo permite concluir que os predadores reduzem ainda mais a população de herbívoros (para aproximadamente 10%) e conseqüentemente a região de confinamento (compare as figuras 3.10 e 3.19, e as figuras 3.8 e 3.18)

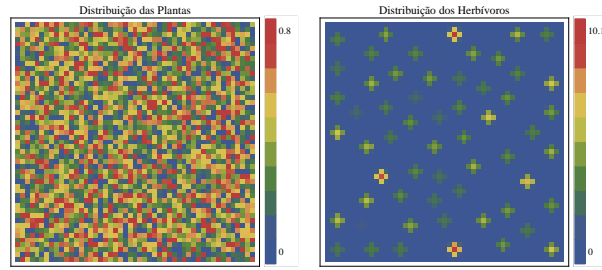


Figura 3.17: Distribuição espacial das populações de plantas e herbívoros para o tempo  $t = 4000$  e  $N = 4$ .

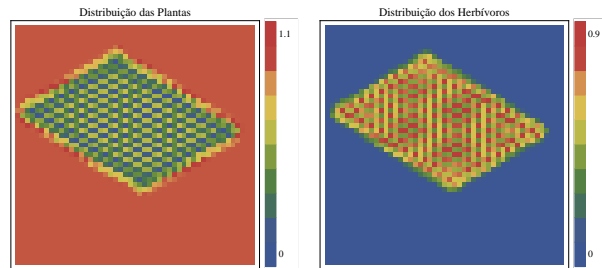


Figura 3.18: Distribuição espacial das populações de plantas e herbívoros para o tempo  $t = 4000$  e  $N = 4$ .

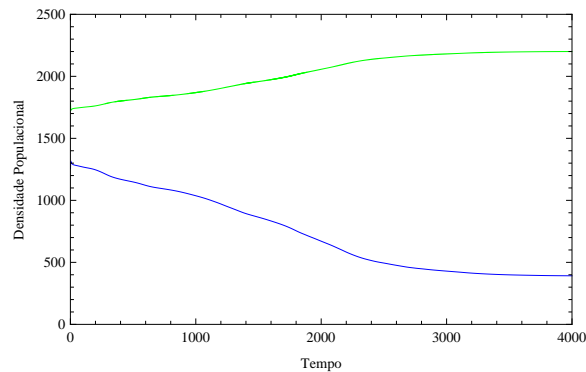


Figura 3.19: Densidade total das populações de plantas (curva verde) e herbívoros (curva azul) para  $N = 4$ .

### 3.3.3 Diferentes Dimensões de Domínio

Para verificar o comportamento da dinâmica Planta-Herbívoro-Predador em domínios de diferentes dimensões, tomamos os mesmos valores utilizados anteriormente para os parâmetros da dinâmica vital e consideramos as populações distribuídas em todo o habitat com densidade inicial próxima ao equilíbrio de coexistência com uma perturbação de 10% em todos os sítios. Consideramos, para comparar com o domínio de  $50 \times 50$  sítios, um domínio menor com  $30 \times 30$  sítios e um outro maior com  $100 \times 100$  sítios.

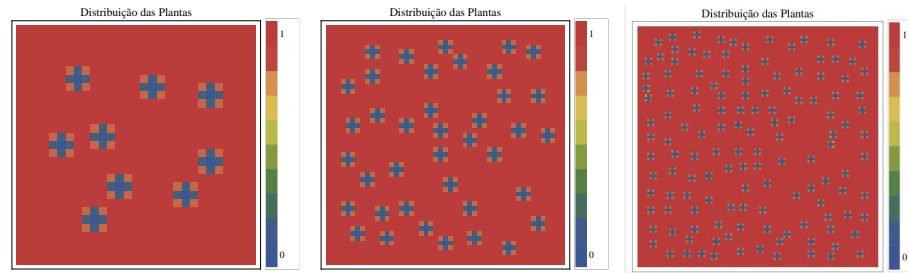


Figura 3.20: Distribuição espacial das plantas para  $N = 6$  no tempo  $t = 1000$  em um domínio de  $30 \times 30$  (gráfico à esquerda), em um domínio  $50 \times 50$  (gráfico central) e em um domínio de  $100 \times 100$  sítios (gráfico à direita).

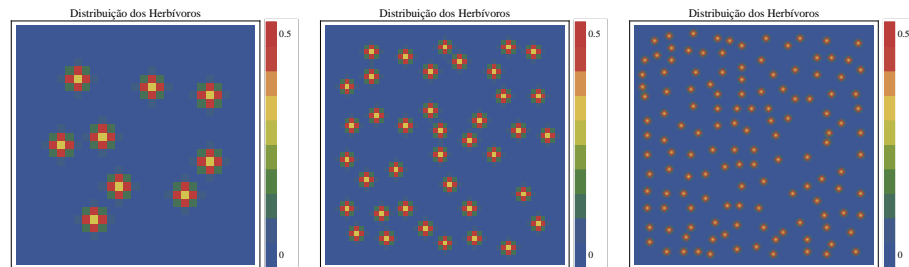


Figura 3.21: Distribuição espacial dos herbívoros para  $N = 6$  no tempo  $t = 1000$  em um domínio de  $30 \times 30$  (gráfico à esquerda), em um domínio  $50 \times 50$  (gráfico central) e em um domínio de  $100 \times 100$  sítios (gráfico à direita).

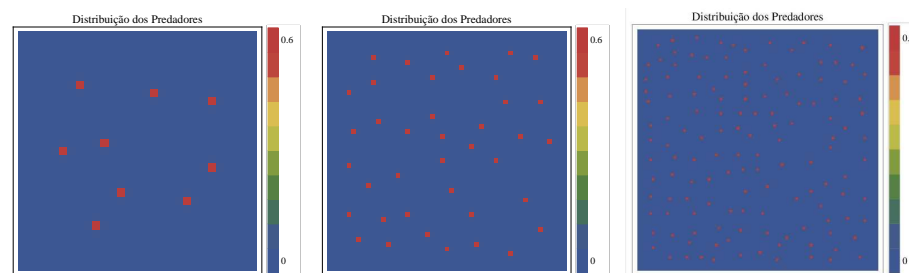


Figura 3.22: Distribuição espacial dos predadores para  $N = 6$  no tempo  $t = 1000$  em um domínio de  $30 \times 30$  (gráfico à esquerda), em um domínio  $50 \times 50$  (gráfico central) e em um domínio de  $100 \times 100$  sítios (gráfico à direita).

Observando as figuras (3.20), (3.21) e (3.22) notamos que o padrão espacial heterogêneo é preservado; observamos também que a concentração máxima em cada pico de densidade é a mesma independente das dimensões e que a densidade total das populações é proporcional ao número de sítios do domínio. Simulações similares para outros valores de  $N$  e diferentes dimensões de domínio corroboram estas observações. Portanto, estes resultados sugerem que o tamanho do domínio não é determinante na análise da dinâmica planta-herbívoros-predador proposta.

### 3.3.4 Processos de Invasão

Nesta seção, apresentamos algumas simulações realizadas com o intuito de analisar as condições de propagação dos herbívoros e predadores no habitat. Para isso, consideramos os mesmos valores usados anteriormente para os parâmetros da dinâmica vital, e tomamos como condição inicial as densidades das populações em torno do equilíbrio de coexistência das espécies com uma perturbação de 10%, sendo os herbívoros e predadores liberados somente nos 4 sítios centrais do domínio, e as plantas distribuídas em todo o domínio.

Para  $N = 1$  e  $N = 2$  observamos que a invasão do habitat ocorre na forma de uma frente de invasão com padrões espaciais heterogêneos atrás da frente (figuras 3.23 e 3.24). É possível notar que o processo de invasão é mais lento para o caso  $N = 2$ . Para diferenças maiores das escalas temporais, como  $N = 4, 5$  e  $6$ , as populações de herbívoros e predadores não conseguem se propagar pelo habitat, ficando confinadas em uma região no centro do habitat. As plantas, por sua vez, permanecem distribuídas homogêneas no espaço exceto na região ocupada pelos herbívoros e predadores, onde apresentam uma depressão na densidade (figuras 3.26 e 3.27).

Quando  $N = 1$ , a densidade total de plantas tem uma pequena redução em relação a densidade de equilíbrio, atingindo um total de 1871, e as densidades de herbívoros e predadores aumentam consideravelmente para 1033 e 325 indivíduos respectivamente, distribuídos em todo o habitat. Para  $N = 2$  ocorre um comportamento análogo, sendo 1703 a densidade total de plantas, 1360 a dos herbívoros e 277 a dos predadores (ver figura 3.25).

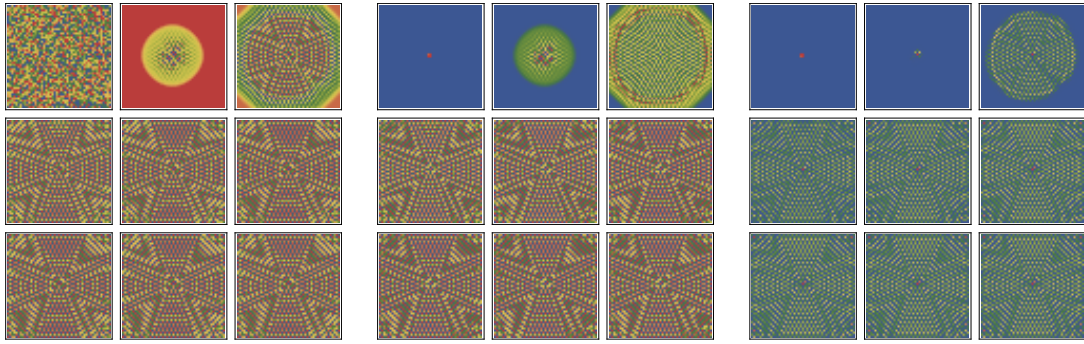


Figura 3.23: Distribuição espacial de plantas (gráfico à esquerda), de herbívoros (gráfico central) e de predadores (gráfico à direita) para  $N = 1$ , nos tempos 1, 50, 100, 200, 300, 500, 800, 900 e 1000.

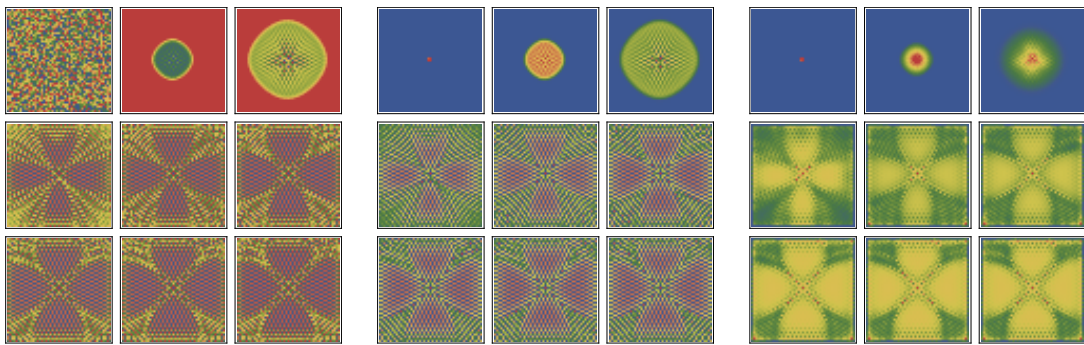


Figura 3.24: Distribuição espacial de plantas (gráfico à esquerda), de herbívoros (gráfico central) e de predadores (gráfico à direita) para  $N = 2$ , nos tempos 1, 50, 100, 200, 300, 500, 800, 900 e 1000.

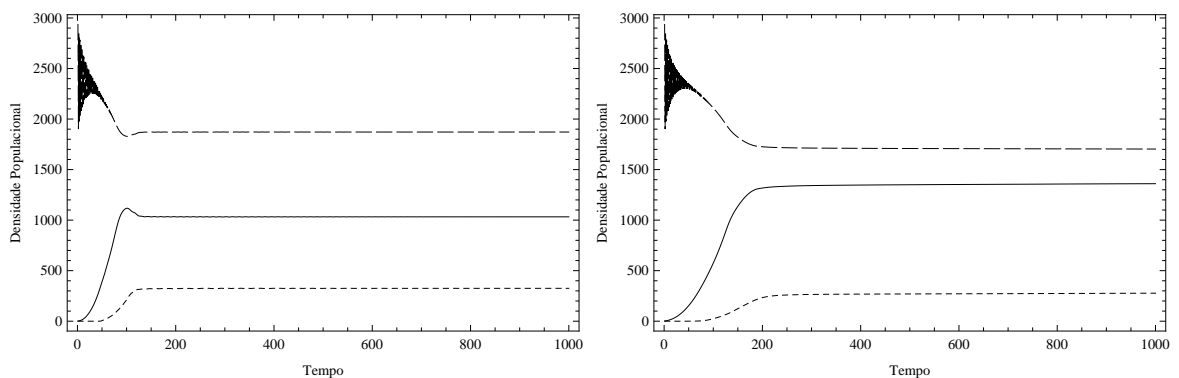


Figura 3.25: Densidade total de plantas (linha de tracejado maior), herbívoros (linha contínua) e predadores (linha de tracejado menor) para  $N = 1$  (gráfico à esquerda) e  $N = 2$  (gráfico à direita).

Fazendo a diferença entre as escalas maior, tal como  $N = 4, 5, 6$ , a densidade

das plantas se mantém alta, enquanto as densidades de herbívoros e predadores decresce na medida em que aumenta a diferença entre as escalas (figura 3.28). Para  $N = 6$  a densidade total de plantas converge para um valor aproximado de 2399, e as populações de herbívoros e predadores permanecem confinadas em pequenas densidades em uma região ainda menor do que aquela a qual foram liberados.

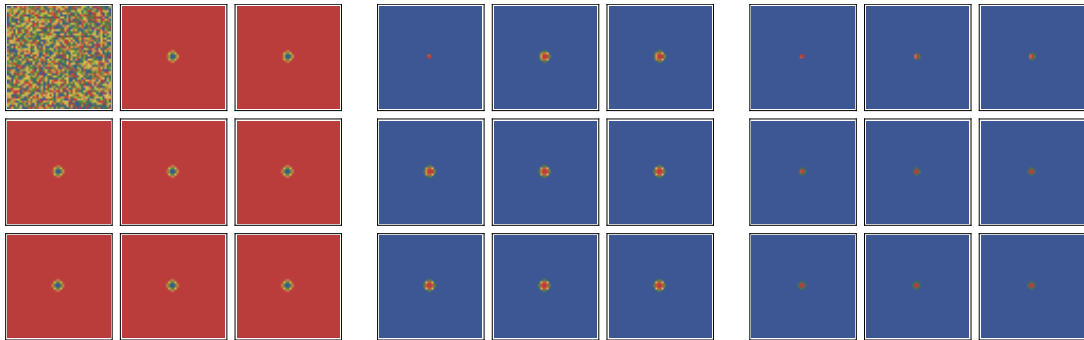


Figura 3.26: Distribuição espacial de plantas (gráfico à esquerda), de herbívoros (gráfico central) e de predadores (gráfico à direita) para  $N = 4$ , nos tempos 1, 50, 100, 200, 300, 500, 800, 900 e 1000.

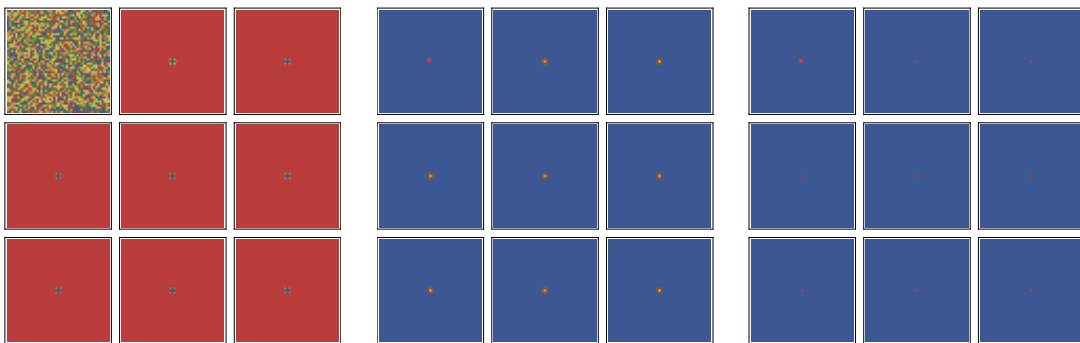


Figura 3.27: Distribuição espacial de plantas (gráfico à esquerda), de herbívoros (gráfico central) e de predadores (gráfico à direita) para  $N = 6$ , nos tempos 1, 50, 100, 200, 300, 500, 800, 900 e 1000.



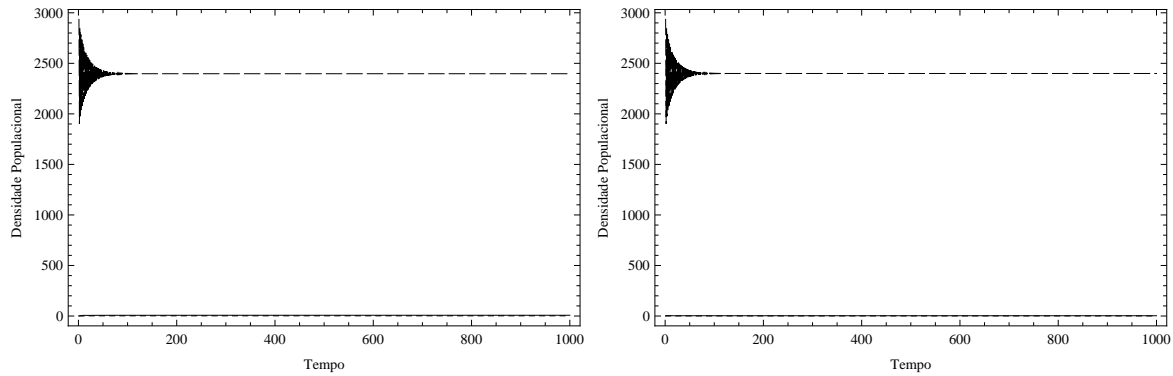


Figura 3.28: Densidade total de plantas (linha de tracejado maior), herbívoros (linha contínua) e predadores (linha de tracejado menor) para  $N = 4$  (gráfico à esquerda) e  $N = 6$  (gráfico à direita).

### 3.3.5 Comportamento em uma Vizinhança da Bifurcação de Neimark-Sacker

Com o objetivo de tornar a análise da dinâmica das populações mais ampla, tomamos variações para o parâmetro  $\eta$  e mantemos fixos os valores de  $\beta = 2$  e  $r = 1,95$ . Utilizamos como condição inicial, as populações distribuídas em todo o habitat com uma perturbação de 10% em torno do equilíbrio de coexistência. Escolhemos os valores de  $\eta$  próximos ao valor da bifurcação de Neimark-Sacker e também na região de ciclos limite.

Com  $\eta = 1,77$ , surgem padrões espaciais heterogêneos dinâmicos. Sendo que para  $N = 1$ , a densidade total das populações exibe oscilações irregulares de grande amplitude (figura 3.29); para  $N = 2$  e  $N = 4$ , a densidade total das populações converge aproximadamente para valores fixos (figura 3.30). Para  $N = 5$  e  $N = 6$  a densidade total das populações exibe comportamento oscilatório de pequena amplitude (figura 3.31). Observamos ainda que a densidade total de herbívoros e predadores aumenta, enquanto a densidade de plantas diminui para  $N = 2$ ; e para  $N = 6$  ocorre exatamente o comportamento oposto, isto é, a densidade de plantas aumenta enquanto a dos predadores e herbívoros diminui.

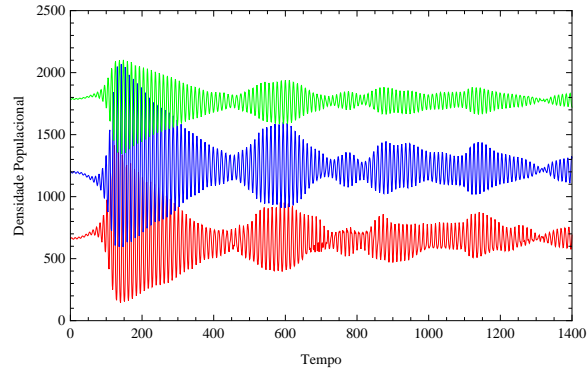


Figura 3.29: Densidade total de plantas (curva verde), herbívoros (curva azul) e predadores (curva vermelha) para  $N = 1$  com  $\eta = 1,77$ .

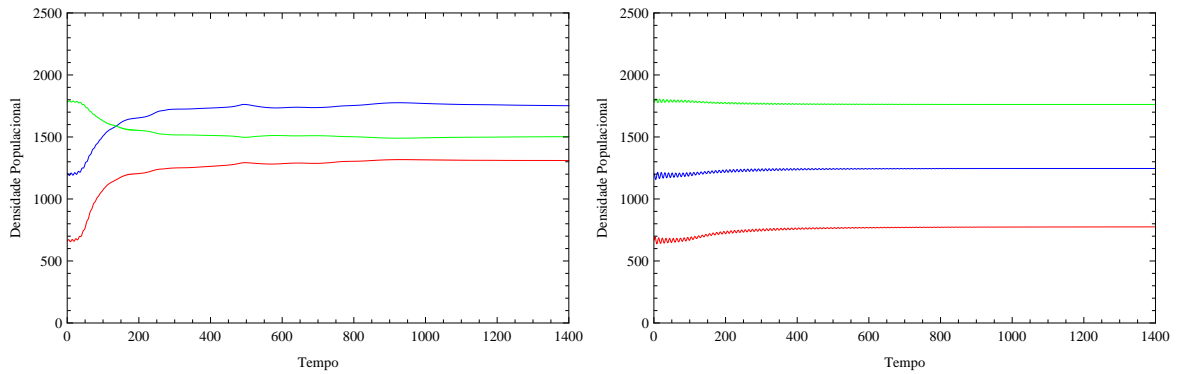


Figura 3.30: Densidade total de plantas (curva verde), herbívoros (curva azul) e predadores (curva vermelha) para  $N = 2$  (gráfico à esquerda) e  $N = 4$  (gráfico à direita) com  $\eta = 1,77$ .

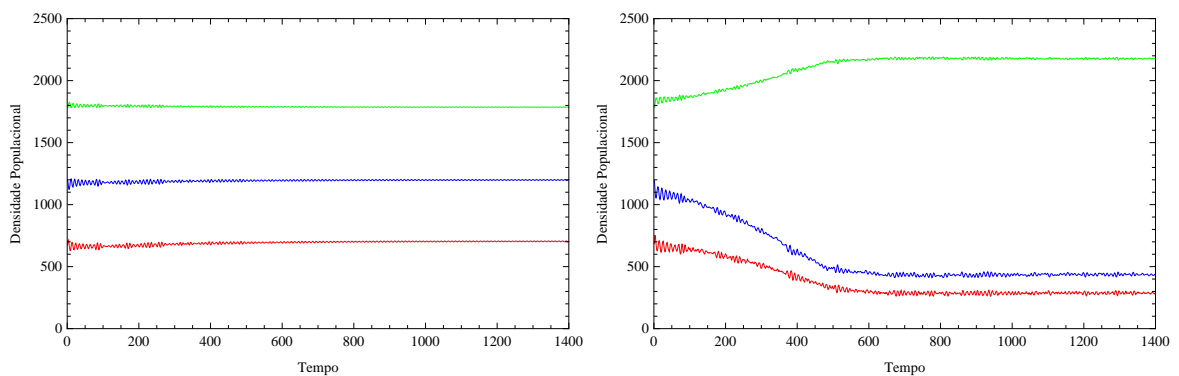


Figura 3.31: Densidade total de plantas (curva verde), herbívoros (curva azul) e predadores (curva vermelha) para  $N = 5$  (gráfico à esquerda) e  $N = 6$  (gráfico à direita) com  $\eta = 1,77$ .

Em relação a distribuição espacial, observa-se que para  $N = 1$  a distribuição

especial das populações se apresenta em forma de espirais (figura 3.32); para  $N = 2$  e  $N = 4$  as populações apresentam distribuições heterogêneas no espaço e no tempo (figuras 3.33 e 3.34), e para  $N = 6$  ocorre o confinamento das populações de herbívoros e predadores no centro do domínio (figura 3.35).

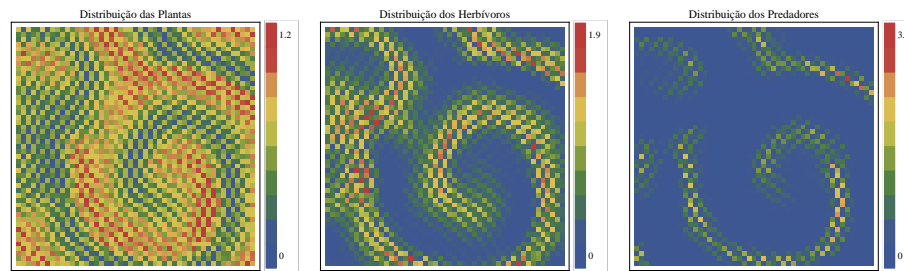


Figura 3.32: Distribuição espacial de plantas, herbívoros e predadores no tempo  $t = 1400$ , para  $N = 1$ , com  $\eta = 1,77$ .

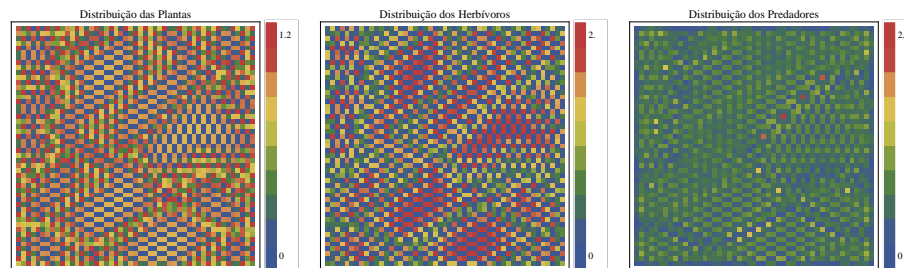


Figura 3.33: Distribuição espacial de plantas, herbívoros e predadores no tempo  $t = 1400$ , para  $N = 2$ , com  $\eta = 1,77$ .

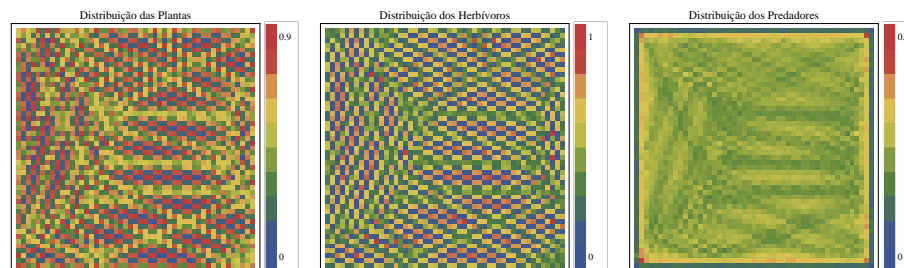


Figura 3.34: Distribuição espacial de plantas, herbívoros e predadores no tempo  $t = 1400$ , para  $N = 4$ , com  $\eta = 1,77$ .

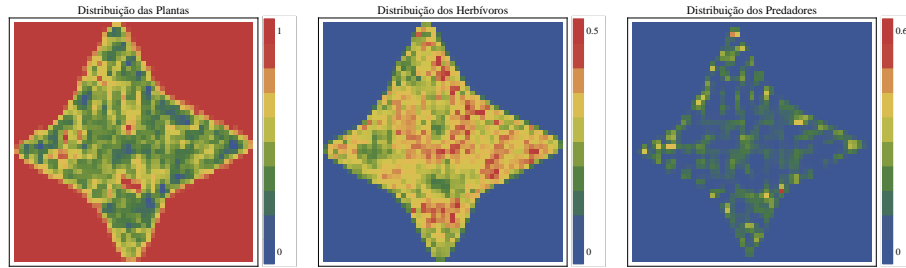


Figura 3.35: Distribuição espacial de plantas, herbívoros e predadores no tempo  $t = 1400$ , para  $N = 6$ , com  $\eta = 1,77$ .

Considerando  $\eta = 1,8$  (região de ciclos limite), também surgem padrões espaciais heterogêneos dinâmicos, onde a densidade total das populações para  $N = 2$  se aproxima de um valor fixo (figura 3.36), sendo que o total da população de plantas diminui, enquanto os herbívoros e predadores aumentam. Para  $N = 1$  e  $N = 4$ , as densidades exibem comportamento oscilatório de grande amplitude (figura 3.37), e para  $N = 5$  e  $N = 6$  ocorrem comportamentos oscilatórios de pequena amplitude (figura 3.38). Verificamos novamente que a densidade total de plantas aumenta e as de herbívoros e predadores diminuem quando  $N = 6$ .

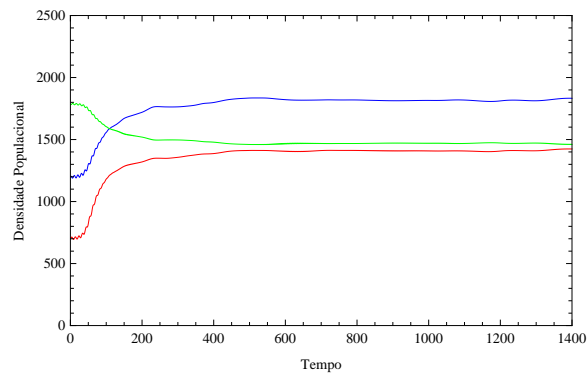


Figura 3.36: Densidade total de plantas (curva verde), herbívoros (curva azul) e predadores (curva vermelha) para  $N = 2$  com  $\eta = 1,8$ .

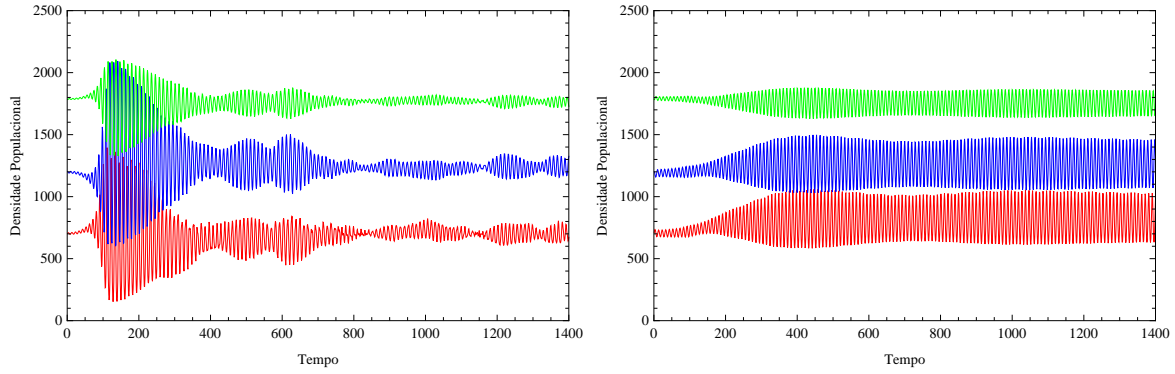


Figura 3.37: Densidade total de plantas (curva verde), herbívoros (curva azul) e predadores (curva vermelha) para  $N = 1$  (gráfico à esquerda) e  $N = 4$  (gráfico à direita) com  $\eta = 1, 8$ .

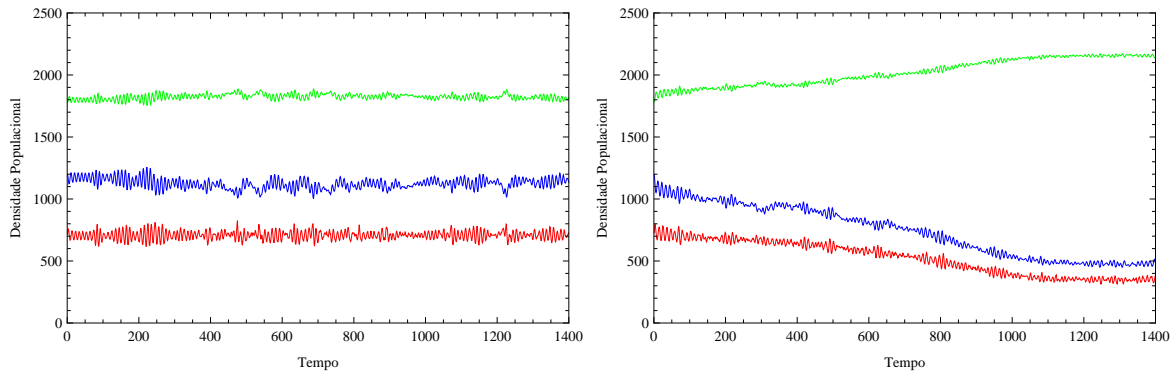


Figura 3.38: Densidade total de plantas (curva verde), herbívoros (curva azul) e predadores (curva vermelha) para  $N = 5$  (gráfico à esquerda) e  $N = 6$  no tempo (gráfico à direita) com  $\eta = 1, 8$ .

Similarmente ao caso anterior, para  $N = 1$ , a distribuição espacial das populações de herbívoros e predadores se apresenta na forma de espirais (figura 3.39); para  $N = 2$  e  $N = 4$ , as distribuições populacionais são heterogêneas no espaço e tempo (figuras 3.40 e 3.41). Para  $N = 6$ , verificamos a formação de uma região ocupada por herbívoros e predadores com densidades mais baixas de plantas (figura 3.42).

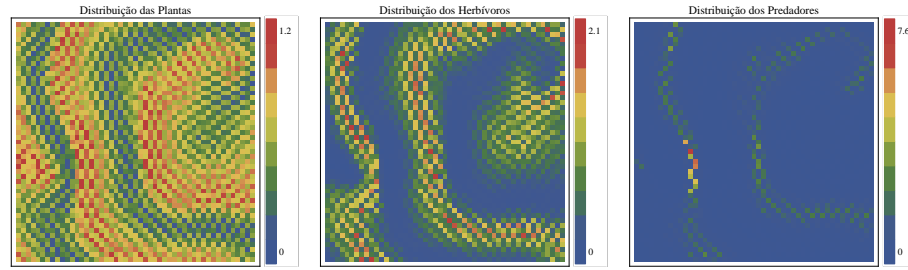


Figura 3.39: Distribuição espacial de plantas, herbívoros e predadores no tempo  $t = 1400$ , para  $N = 1$ , com  $\eta = 1, 8$ .

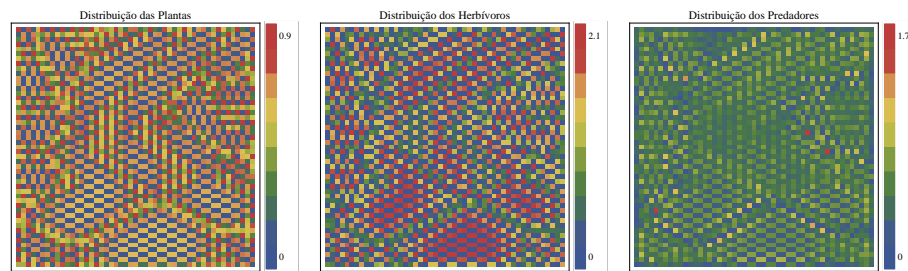


Figura 3.40: Distribuição espacial de plantas, herbívoros e predadores no tempo  $t = 1400$ , para  $N = 2$ , com  $\eta = 1, 8$ .

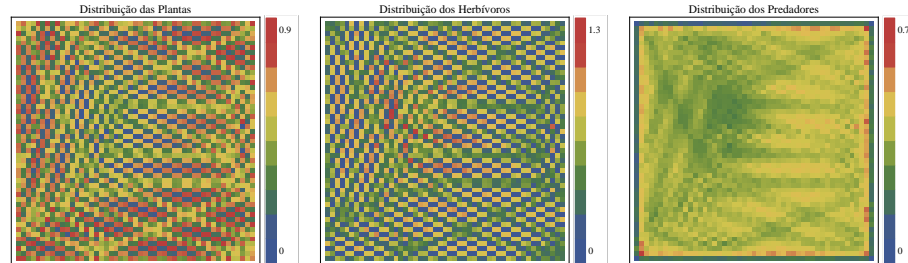


Figura 3.41: Distribuição espacial de plantas, herbívoros e predadores no tempo  $t = 1400$ , para  $N = 4$ , com  $\eta = 1, 8$ .

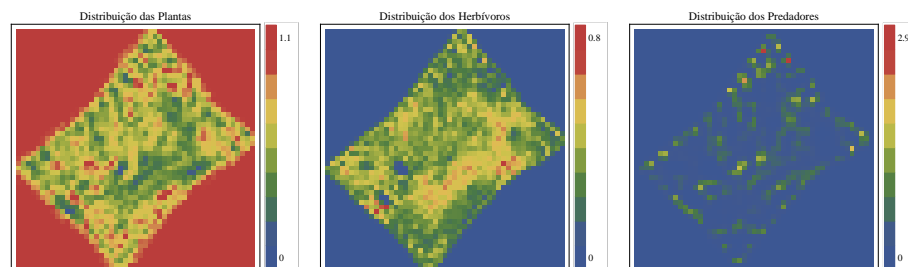


Figura 3.42: Distribuição espacial de plantas, herbívoros e predadores no tempo  $t = 1400$ , para  $N = 6$ , com  $\eta = 1, 8$ .

# CONCLUSÕES

Neste trabalho propomos um modelo discreto com estrutura espacial para a descrição de uma dinâmica planta-herbívoros-predador. A formulação matemática do modelo é feita utilizando Redes de Mapas Acoplados.

A característica principal do modelo é a presença de múltiplas escalas que permitem incorporar processos espaciais não-locais e diferentes escalas de tempo para o crescimento das espécies. Consideramos como geração padrão do sistema a unidade de tempo correspondente a dinâmica lenta e assumimos subgerações intermediárias nas quais acontecem os processos em uma escala rápida. Nesta escala rápida ocorre a agregação dos herbívoros e o movimento orientado dos predadores na procura dos herbívoros. Na escala lenta temos a movimentação dos herbívoros em relação à qualidade das plantas e os processos de nascimentos e mortes das espécies.

No estudo do modelo, especial atenção foi dada a formação de padrões espaço-temporais. Observamos a formação de padrões heterogêneos dinâmicos e estáveis. Os padrões heterogêneos estáveis ocorrem quando a diferença entre as escalas de movimentação é suficientemente grande ( $N \geq 4$ ), isto é, quando a movimentação de agregação é de longo alcance. As simulações mostraram que o controle da população de herbívoros pelos predadores é mais eficiente à medida que a diferença entre as escalas aumenta, resultado importante na escolha de predadores para o controle biológico de pragas em plantações.

Ao analisarmos processos de invasão a partir de uma pequena região inicialmente colonizada pelos herbívoros e predadores, verificamos o confinamento das espécies para valores de  $N \geq 3$ . As populações totais de herbívoros e predadores permanecem muito baixas. Para  $N = 1$  e  $2$ , as duas espécies invadem o habitat através de uma frente de onda reduzindo a densidade total das plantas.

Quando consideramos a dinâmica vital em uma vizinhança da bifurcação de Neimark-

Sacker, observamos efeitos estabilizantes de  $N$  sobre as oscilações das populações totais. Para  $N = 1$ , nesta região de oscilações, as populações totais oscilam de maneira irregular com amplitudes grandes e variáveis. Para valores maiores de  $N$  as oscilações são amortecidas. É importante notar que o controle biológico do herbívoro pelo predador ocorre para valores suficientemente grandes de  $N$  ( $N \geq 6$ ). Observamos também, que o comportamento de agregação dos herbívoros com seus coespecíficos pode ser prejudicial a esta população. Muitos fatores podem justificar esse resultado, como por exemplo, a diminuição do alimento gerado pelo alto consumo em uma determinada região.

Finalmente, destacamos que modelos de Redes de Mapas Acoplados, como o proposto nesta dissertação, permitem incluir múltiplas escalas de movimentação e reação levando em conta a história de vida das espécies.



# BIBLIOGRAFIA

ALLEN, L. J. S. **An introduction to Mathematical Biological.** Pearson Prentice Hall, Upper Saddle River-NJ, 2007.

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

de VRIES, G.; HILLEN, T.; LEWIS, M.; MÜLLER, J.; SCHÖNFISCH, B. **A Course in Mathematical Biology: Quantitative Modeling with Mathematical and Computational Methods.** SIAM, Philadelphia, 2006.

EDELSTEIN-KESHET, L. **Mathematical Models in Biology.** McGraw-Hill, New York, 1988.

GURNEY W. S. C.; VEITCH, A. R.; CRUICKSHANK, I.; MCGEACHIN, G. **Circles and Spirals: Population Persistence in a Spatially Explicit Predator-Prey Model.** Ecology, v.79, 2516-2530, 1998.

GUZMÁN, J. G. **Ecología Matemática. Tomo I : Modelos de tiempo discreto de poblaciones sin estructura.** Facultad de Ciencias Básicas y Matemáticas, Universidad Católica de Valparaíso, Chile, 1999.

KOT, M. **Discrete-time travelling waves: ecological examples.** J. Math. Biol., v. 30, 413-430, 1992.

KOT, M.; SHAFFER, W. M. **Discrete-Time Growth-Dispersal Models.** Mathema-

tical Biosciences, v.80, 109-136, 1986.

MAY, R. M. **Simple mathematical models with very complicated dynamics.** Nature, 261, 459-467, 1976.

MURRAY, J. D. **Mathematical Biology.** Springer-Verlag, Berlin, 1993.

NEUBERT, M. G.; KOT, M. **The subcritical collapse of Predator Populations in Discrete-Time Predator-Prey Models.** Mathematical Biosciences, 110, 45-66, 1992.

RODRIGUES, L. A. D. **O acaso e a decisão: modelos matemáticos para a dispersão populacional.** Tese de Doutorado, UNICAMP, Campinas-SP, 1998.

RODRIGUES, L. A. D.; SEIDEL, D. J.; MISTRO, D. C. **Padrões de Turing em um Sistema Presa-Predador.** Biomatemática, v.17, 65-72, 2007.

RODRIGUES, L. A. D.; VARIALE M. C.; GODOY W. A. C.; MISTRO D. C. **Spatio-temporal dynamics of an insect population in response to chemical substances.** Ecological Complexity, v.16, 51-58, 2013.

RODRIGUES, L. A. D.; MISTRO, D. C.; PETROVSKII, S. **Pattern Formation, Long-Term Transients, and Turing-Hopf Bifurcation in a Space-and Time-Discrete Predator-Prey System.** Bull. Math. Biol., 73, 1812-1840, 2011.

SHOVONLAL, R.; CHATTOPADHYAY, J. **The stability of ecosystems: A brief overview of the paradox of enrichment.** J. Biosci., v. 32(2), 421-428, 2007.

SILVA, O. D. **Fitotaxia e Agregação não local em um Sistema Planta Herbívoro.** Dissertação de Mestrado, UFSM, Santa Maria, 2013.

THACKER, J. R. M. **An Introduction to Arthropod Pest Control.** University Press, Cambridge, 2002.