

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

**Vagner Weide Rodrigues**

**INSTABILIDADE DIFUSIVA EM UM MODELO  
PRESA-PREDADOR GENERALISTA**

Santa Maria, RS

2017

Vagner Weide Rodrigues

**INSTABILIDADE DIFUSIVA EM UM MODELO PRESA-PREDADOR  
GENERALISTA**

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

Orientador: Prof. Dr. Luiz Alberto Díaz Rodrigues

Santa Maria, RS

2017

Ficha catalográfica elaborada através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Central da UFSM, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Weide Rodrigues, Vagner  
Instabilidade difusiva em um modelo presa-predador  
generalista / Vagner Weide Rodrigues.- 2017.  
94 p.; 30 cm

Orientador: Luiz Alberto Díaz Rodrigues  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa  
Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de  
Pós-Graduação em Matemática, RS, 2017

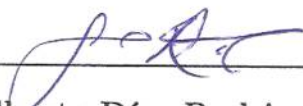
1. Formação de Padrões 2. Instabilidade Difusiva 3.  
Presa-predador 4. Predador generalista 5. Biomatemática  
I. Díaz Rodrigues, Luiz Alberto II. Título.

Vagner Weide Rodrigues

INSTABILIDADE DIFUSIVA EM UM MODELO PRESA-PREDADOR  
GENERALISTA

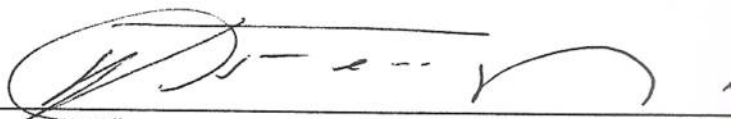
Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado da Pós-Graduação em Matemática, Área de Matemática Aplicada, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Matemática.

Aprovado em 26 de Janeiro de 2017:



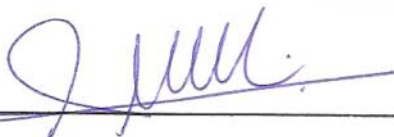
---

Luiz Alberto Díaz Rodrigues, Dr. (UFSM)  
(Presidente/Orientador)



---

Wilson Castro Ferreira Jr., Dr. (UNICAMP)



---

Alex Carlucci Rezende, Dr. (USP)

Santa Maria, RS

2017

## DEDICATÓRIA

*Aos meus pais, meus eternos orientadores*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, Iria de Fátima Weide Rodrigues e Rogenio Rodrigues, por todo apoio que me deram para concluir mais esta etapa da minha vida.

Ao meu irmão, Vinicius Weide Rodrigues, que sempre me auxiliou e me aconselhou nas decisões a serem tomadas durante o mestrado.

Ao professor Luiz Alberto Díaz Rodrigues, pela orientação, paciência, confiança e por tudo que me ensinou em Biomatemática.

À professora Diomar Cristina Mistro, pela disposição incondicional em colaborar para a construção deste trabalho.

Aos meus colegas do PPGMAT da UFSM, por serem fiéis companheiros durante esta caminhada. Mais do que amigos, vocês se tornaram minha segunda família.

À CAPES, pelo apoio financeiro.

*Poderia me dizer, por favor, que caminho devo tomar para sair daqui?*

*Isso depende bastante de onde você quer chegar – disse o Gato.*

*O lugar não me importa muito... – disse Alice.*

*Então não importa que caminho você vai tomar - disse o Gato.*

(Lewis Carroll)

## RESUMO

### INSTABILIDADE DIFUSIVA EM UM MODELO PRESA-PREDADOR GENERALISTA

AUTOR: Vagner Weide Rodrigues

ORIENTADOR: Luiz Alberto Díaz Rodrigues

Neste trabalho, investigamos a formação de padrões em um modelo de reação-difusão presa-predador generalista com fonte de alimento alternativa constante e resposta funcional Holling tipo III. O modelo local pode apresentar até seis equilíbrios, biestabilidade, ciclos limite e diversas bifurcações. Analisamos as condições de instabilidade difusiva e verificamos a distribuição espacial de presas e predadores em um habitat bidimensional com fronteira reflexiva. Investigamos o comportamento espacial para três combinações de parâmetros: Caso 1: equilíbrio de coexistência único; Caso 2: biestabilidade; e Caso 3: biestabilidade e ciclo limite. O trabalho está dividido da seguinte forma: no Capítulo 1, apresentamos a análise de estabilidade do modelo local; no Capítulo 2, inserimos a difusão no modelo e encontramos as condições de instabilidade difusiva; por fim, no Capítulo 3, realizamos diversas simulações numéricas a fim de investigar a distribuição espacial de presas e predadores.

**Palavras-chave:** Predador generalista. Instabilidade difusiva. Formação de padrões.



## ABSTRACT

### Diffusive instability in a generalist predator-prey system

AUTHOR: Vagner Weide Rodrigues

ADVISOR: Luiz Alberto Díaz Rodrigues

In this work, we investigate the pattern formation of a reaction-diffusion generalist predator-prey system with constant alternative food source and a Holling type III functional response. The local model can exhibit up to six equilibria, bistability, limit cycles and several bifurcations. We analyse diffusive instability conditions and verify the spatial distribution of preys and predators in a two-dimensional habitat with reflective zero-flux boundary conditions. We investigate the spatial behavior for three parameters combinations: Case 1: single coexistence equilibrium; Case 2: bistability; and Case 3: bistability and limit cycle. This work is divided as follows: in Chapter 1, we present the stability analysis of the local model; in Chapter 2, we consider the movement by diffusion and find diffusive instability conditions; lastly, in Chapter 3 we perform extensive numerical simulations in order to investigate the spatial distribution of preys and predators.

**Keywords:** Generalist predator. Diffusive instability. Pattern formation.

# SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO</b>	<b>9</b>
<b>1 MODELO PRESA-PREDADOR GENERALISTA</b>	<b>13</b>
1.1 INTRODUÇÃO . . . . .	13
1.2 O MODELO . . . . .	15
1.2.1 Análise dimensional . . . . .	16
1.3 ANÁLISE DE ESTABILIDADE . . . . .	19
1.4 BIFURCAÇÕES . . . . .	25
1.4.1 Caso 1 . . . . .	26
1.4.2 Caso 2 . . . . .	28
1.4.3 Caso 3 . . . . .	31
1.5 DISCUSSÃO . . . . .	34
<b>2 MODELO PRESA-PREDADOR GENERALISTA COM DIFUSÃO</b>	<b>36</b>
2.1 INTRODUÇÃO . . . . .	36
2.1.1 Equações de Reação-Difusão . . . . .	36
2.2 O MODELO . . . . .	38
2.3 FORMAÇÃO DE PADRÕES . . . . .	40
2.4 INTERPRETAÇÃO DAS CONDIÇÕES DE INSTABILIDADE DIFUSIVA	45
2.5 REGIÃO DE TURING-HOPF . . . . .	46
2.6 DISCUSSÃO . . . . .	47
<b>3 SIMULAÇÕES NUMÉRICAS</b>	<b>49</b>
3.1 INTRODUÇÃO . . . . .	49
3.2 CASO 1 . . . . .	51
3.2.1 Região de Instabilidade de Turing . . . . .	55

3.2.2	Região de Turing-Hopf . . . . .	60
3.3	CASO 2 . . . . .	63
3.3.1	Equilíbrio $E_1$ . . . . .	65
3.3.2	Equilíbrio $E_2$ . . . . .	68
3.4	CASO 3 . . . . .	69
3.4.1	Equilíbrio $E_1$ . . . . .	71
3.4.2	Equilíbrio $E_2$ . . . . .	74
3.5	DISCUSSÃO . . . . .	77
<b>CONCLUSÕES</b>		<b>80</b>
<b>BIBLIOGRAFIA</b>		<b>84</b>
<b>APÊNDICE A - MÉTODO DAS DIFERENÇAS FINITAS</b>		<b>88</b>

# INTRODUÇÃO

Interações presa-predador são de extrema importância na composição e na dinâmica de uma comunidade. Essas interações dependem principalmente do tipo de influência que uma espécie exerce sobre a outra. Em geral, na natureza faz-se a distinção entre predadores especialistas e generalistas. O primeiro alimenta-se apenas de um tipo de presa, de modo que na ausência desta ele se extingue. O segundo, por sua vez, possui mais do que uma fonte de alimento, não dependendo exclusivamente de uma única presa para sobreviver. Nas últimas décadas, os predadores generalistas têm recebido considerável atenção no contexto de invasões e controle biológico (Symondson et al., 2002; Magal et al., 2008; Crowder e Snyder, 2010).

A distinção entre predadores especialistas e generalistas se reflete imediatamente na formulação matemática de um modelo presa-predador. Para um predador generalista, a resposta funcional Holling tipo III parece ser mais adequada (Erbach et al., 2013). Entretanto, considerar apenas esta resposta funcional não é suficiente para garantir a hipótese de um predador generalista. É necessário que o predador possua alguma fonte de alimento alternativa para que, na ausência de determinada presa, ele consiga persistir no meio. Embora muitos modelos utilizem a resposta funcional tipo III, ainda assumem que o predador não sobrevive na ausência da presa, o que não é necessariamente verdadeiro com a hipótese de um predador generalista (Rosenzweig, 1971; Hesaaraki e Moghadas, 2001; Xu et al., 2004; Kar e Matsuda, 2007; Morozov e Petrovskii, 2009).

São poucos os estudos que analisam uma dinâmica presa-predador generalista com fonte adicional de alimento suposta constante para o predador. Spencer e Collie (1995), por exemplo, utilizaram um fator de crescimento linear para os predadores na ausência das presas e consideraram a resposta funcional Holling tipo III. Combinado com o termo quadrático de mortalidade, os predadores possuem crescimento logístico na ausência das presas. van Baalen et al. (2001), também, analisaram a mudança da escolha que um pre-

dador generalista faz entre uma presa e uma fonte de alimento alternativa assumida constante. Além destes, Magal et al. (2008) utilizaram o crescimento logístico para os parasitoides na ausência dos hospedeiros para analisar o controle biológico de pragas através de predadores generalistas, mas consideraram a resposta funcional tipo II ao invés da tipo III. Mais recentemente, Erbach et al. (2013) analisaram uma dinâmica presa-predador generalista com fonte de alimento alternativa constante e resposta funcional tipo III. Na ausência das presas, os predadores crescem segundo a função de Beverton-Holt combinada com um termo linear de mortalidade. O modelo proposto pode assumir até seis equilíbrios, biestabilidade, ciclos limites e diversas bifurcações.

Se poucos são os estudos que envolvem uma dinâmica presa-predador generalista com recurso de alimento alternativo, menos ainda são os que analisam a influência de um predador generalista em um sistema espacialmente distribuído (Magal et al., 2008; Kumari, 2013). Um estudo recente que analisa como um predador generalista pode influenciar na formação de padrões espaciais heterogêneos estáveis foi feito por Chakraborty (2015). Antes de entrarmos em detalhes sobre este último, falemos um pouco sobre o que vem a ser padrões espaciais.

A embriologia é uma parte da biologia que estuda a formação e desenvolvimento do embrião da fertilização até o nascimento. A morfogênese, parte da embriologia, estuda o desenvolvimento de padrões e formas. A maneira que este desenvolvimento é estabelecido ainda é desconhecido, bem como os mecanismos que produzem o padrão espacial necessário para especificar os vários órgãos a serem formados (Murray, 2003). Na natureza, estes padrões são facilmente observados em peles de animais. As manchas que aparecem na pele de certos felinos ou as listras de uma zebra, por exemplo, são padrões que emergem a partir de um processo de divisão e organização celular. Estas estruturas não estão restritas apenas às peles de animais, mas podem também ser observadas na maneira como determinada espécie está distribuída em certo habitat. Rietkerk e van de Koppel (2008) apresentam diversos exemplos de padrões espaciais em ecossistemas, tais como ecossistemas de regiões áridas, pantanais, savanas, bancos de mexilhões, recifes de corais, dentre outros.

O mecanismo de Turing (Turing, 1952) mostra que, sob condições adequadas, substâncias químicas que reagem e se movimentam podem conduzir a formação de padrões espaciais estacionários não homogêneos. Este mecanismo traz o princípio do ativador-

inibidor, o qual explica a formação de padrões em sistemas químicos e físicos, bem como para a morfogênese na biologia.

Chakraborty (2015) investigou como a presença de um predador generalista afeta a distribuição espacial das populações de presas e predadores. O autor considerou um sistema de reação-difusão presa-predador generalista com fonte de alimento alternativa constante e resposta funcional Holling tipo II. Na ausência dos predadores, as presas crescem segundo a função logística. Como há recursos adicionais de alimento para o predador, na ausência das presas, o predador possui um crescimento do tipo logístico. Além disso, os indivíduos se movimentam por difusão em um habitat bidimensional com fronteiras reflexivas. Chakraborty (2015) analisou o caso em que o modelo apresenta apenas um equilíbrio de coexistência. Para a região de instabilidade de Turing, padrões do tipo *cold spots*, *hot spots*, listras e combinações deles foram observados. Para parâmetros próximos à região de Turing-Hopf, o modelo exibiu um comportamento caótico no espaço e tempo.

Diante disto, o objetivo do nosso trabalho é investigar a formação de padrões em um modelo de reação-difusão presa-predador generalista com fonte de alimento alternativa constante e resposta funcional Holling tipo III. Como modelo local, tomamos aquele proposto por Erbach et al. (2013). Mais do que simplesmente analisar o caso em que o modelo apresenta apenas um equilíbrio de coexistência, estamos também interessados em examinar a distribuição espacial de presas e predadores para valores dos parâmetros que o modelo exhibe biestabilidade e ciclos limites. Para tanto, dividimos a dissertação nos seguintes capítulos:

No Capítulo 1, apresentamos o estudo do modelo presa-predador generalista sem movimentação e com resposta funcional Holling tipo III proposto por Erbach et al. (2013). No início da seção 1.3, apresentamos brevemente o conceito de solução de equilíbrio e o critério de estabilidade de Routh-Hurwitz para um sistema de duas equações. Em seguida, após verificarmos as posições relativas entre as duas nulóclinas, dividimos a análise de estabilidade do modelo em três casos de acordo com os parâmetros escolhidos. Para o estudo de cada caso, apresentamos o diagrama de bifurcação da população de presas e diversos planos de fase. O gráfico da população total de presas e predadores em função do tempo é também apresentado.

No Capítulo 2, iniciamos com uma breve introdução sobre modelos de reação-difusão. Em seguida, acrescentamos a movimentação por difusão em um domínio bidi-

mensional ao modelo estudado no Capítulo 1. Posteriormente, apresentamos o mecanismo de Turing e encontramos as condições para que o modelo exiba instabilidade difusiva. Encerramos o capítulo tratando de uma região de Turing-Hopf.

Reservamos o Capítulo 3 para as simulações numéricas. O objetivo deste capítulo é verificar os padrões espaciais heterogêneos estáveis obtidos para o modelo proposto. Para cada caso estudado no Capítulo 1, encontramos regiões dos parâmetros em que ocorre (ou não) instabilidade difusiva. Para verificar o tipo de padrão encontrado, consideramos um habitat bidimensional com fronteiras reflexivas. As soluções numéricas foram obtidas discretizando o sistema no tempo e no espaço através do esquema FTCS (*forward-time central-space*). Além dos gráficos da distribuição espacial de presas, apresentamos também gráficos da densidade de presas e predadores e da população total ao longo do tempo.

Por fim, é importante ser dito que, com exceção da Figura 1.16, todas as demais figuras apresentadas na dissertação foram confeccionadas pelo autor. Além disso, todos os gráficos, diagramas e simulações foram realizadas no *software* Mathematica 10.

# Capítulo 1

## MODELO PRESA-PREDADOR GENERALISTA

### 1.1 INTRODUÇÃO

De maneira geral, um sistema presa-predador pode ser expresso da forma

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dT} &= F(N) - G(N)P, \\ \frac{dP}{dT} &= Q(P) + CG(N)P,\end{aligned}\tag{1.1}$$

onde  $N$  e  $P$  denotam as densidades da população de presas e predadores, respectivamente. As funções  $F(N)$  e  $Q(P)$  representam a dinâmica das presas e dos predadores, respectivamente, na ausência da outra espécie. A predação é descrita pela resposta funcional  $G(N)$  que descreve o número de presas capturadas por predador por unidade de tempo, e a conversão da biomassa de presas em predadores, denotada pelo parâmetro  $C > 0$ .

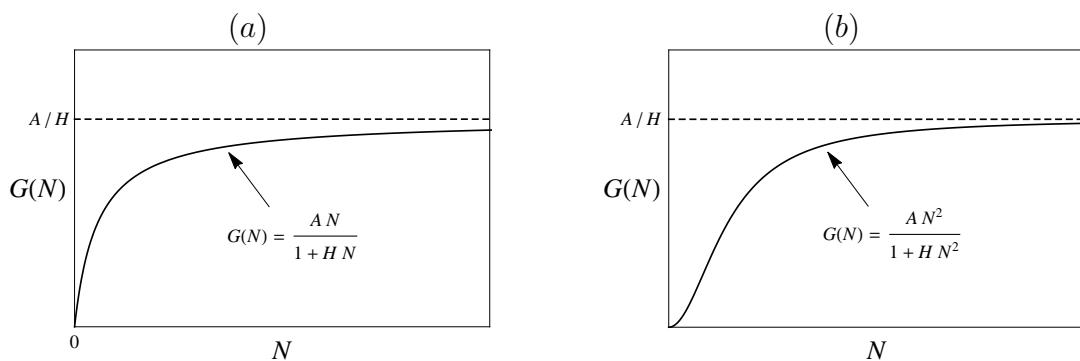
Uma das formas mais conhecidas para a função  $F$  é a logística (Murray, 2003), a qual descreve uma dinâmica dependente da densidades. A forma da função  $Q$ , por sua vez, depende do tipo de predador envolvido na dinâmica. Em geral, faz-se uma distinção entre predadores especialistas e generalistas. Predador especialista é aquele que depende exclusivamente de uma única espécie de presa para se alimentar, extinguindo-se quando na ausência desta. Por outro lado, um predador generalista possui uma ampla variedade de fontes de alimentos. Diante disso, para um predador especialista, tem-se  $Q(P) < 0$  para todo  $P$ , enquanto que para um predador generalista devemos ter  $Q(P) > 0$  de modo a



garantir sua sobrevivência mesmo na ausência da presa em questão (Erbach et al., 2013).

Além disso, há uma clara distinção entre a resposta funcional  $G$  de predadores especialistas e generalistas (Erbach et al., 2013). Geralmente, a resposta funcional Holling tipo II (Holling, 1959) é utilizada para predadores especialistas, enquanto que para predadores generalistas, o tipo III parece ser mais adequado. Esta distinção deve-se ao comportamento diferente de predadores generalistas e especialistas para baixas densidades de presas. A resposta funcional tipo II é uma função hiperbólica com saturação devido à saciedade do predador ou tempo de manuseio das presas (*handling time*). Por sua vez, a resposta funcional tipo III, além de considerar o *handling time*, descreve uma curva sigmoidal com baixa eficiência de captura em baixas densidades de presas. Esta resposta funcional é especialmente apropriada para predadores que necessitam encontrar presas suficientes para formar uma *search image* (Kot, 2001). Além disso, o formato da resposta funcional tipo III retrata o fenômeno conhecido como *prey switching*: para baixas densidades de presas, é mais vantajoso para o predador desistir de procurar por ela e concentrar-se em outra presa (Murdoch, 1969). A Figura 1.1 apresenta os gráficos das respostas funcionais Holling tipo II e III.

Figura 1.1: Gráfico da resposta funcional Holling (a) tipo II e (b) tipo III. Em ambas, leva-se em consideração a saciedade do predador ou tempo de manuseio das presas (*handling time*). Para o tipo III, há baixa eficiência de captura em baixas densidades de presas (Kot, 2001; Hassell, 2000). Os parâmetros  $A$  e  $H$  são positivos.



Neste capítulo, apresentamos o estudo de um modelo presa-predador generalista com resposta funcional tipo III proposto por Erbach et al. (2013). Além da análise de estabilidade local (Seção 1.3), apresentamos diversos planos de fase e diagramas de bifurcação para três casos estudados (Seção 1.4). Todos os passos da análise de estabilidade, bem como os diagramas de bifurcação para as presas, são similares e inspirados naqueles

apresentados em Erbach et al. (2013).

## 1.2 O MODELO

O modelo proposto por Erbach et al. (2013) descreve a dinâmica entre uma população de presas e uma população de predadores generalistas. A fonte de alimento alternativa do predador é considerada constante, de modo que o modelo apresenta duas equações, dadas por:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dT} &= RN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{AN^2P}{1 + HN^2}, \\ \frac{dP}{dT} &= \frac{BP}{1 + EP} - MP + C \frac{AN^2P}{1 + HN^2},\end{aligned}\tag{1.2}$$

onde  $N$  e  $P$  representam a população de presas e predadores, respectivamente.

Observamos que, na ausência dos predadores, as presas possuem uma dinâmica logística, sendo  $R$  a taxa de crescimento intrínseca e  $K$  a capacidade de suporte. Por sua vez, os predadores, na ausência das presas, assumem um crescimento do tipo Beverton-Holt combinado com o termo de mortalidade  $-MP$ . O parâmetro  $B$  denota a taxa máxima de reprodução per capita do predador enquanto que  $E$  indica a força da competição intraespecífica. A taxa de mortalidade do predador é dada por  $M$ . Na interação presa-predador é considerada uma resposta funcional Holling tipo III. Os parâmetros  $A$  e  $H$  representam a eficiência do predador e o tempo de manuseio (*handling time*) da presa pelo predador, respectivamente, e  $C$  denota a eficiência da conversão de biomassa de presas em predadores. Todos os parâmetros são positivos.

A dinâmica de Verhulst assumida pelas presas é bastante aplicada em estudos envolvendo dinâmica de populações (Edelstein-Keshet, 1988; Kot, 2001), de modo que não faremos maiores comentários a respeito do seu comportamento. Por outro lado, o crescimento dos predadores na ausência das presas, embora semelhante ao logístico, nos parece um menos comum e, portanto, vamos apresentá-lo com detalhes.

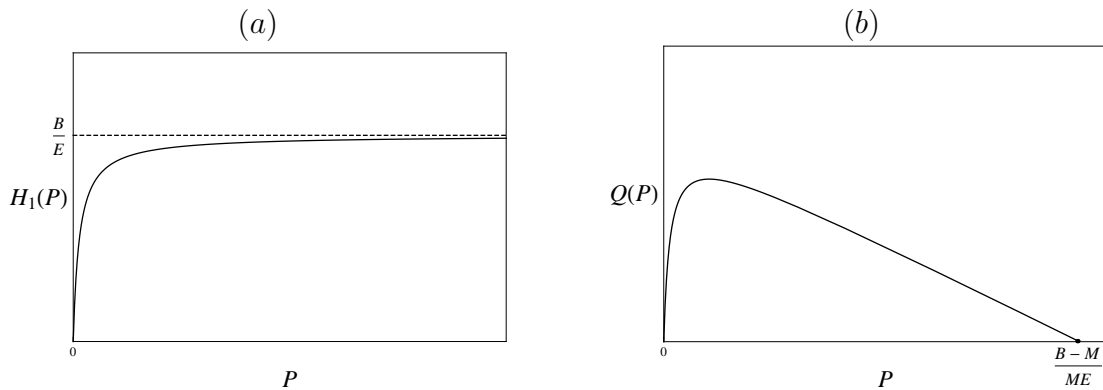
Seguindo a notação atribuída em (1.1) e comparando com o modelo (1.2), temos

$$Q(P) = H_1 - MP,\tag{1.3}$$

onde  $H_1 = \frac{BP}{1 + EP}$ .

O termo  $H_1$  dependente de  $P$  é conhecido como crescimento do tipo Beverton-Holt contínuo. Como todos os parâmetros são positivos, a função  $H_1$  é sempre crescente e, à medida que  $P$  cresce, ela se aproxima do valor  $B/E$ . A Figura 1.2a apresenta o gráfico de  $H_1$  para valores de  $B$  e  $E$  fixados.

Figura 1.2: (a) Gráfico da função  $H_1(P)$  (linha contínua) limitada pelo valor  $B/E$  (linha tracejada). (b) Gráfico da função  $Q(P)$ .



Adicionando, agora, o termo  $-MP$  a  $H_1$ , encontramos a função  $Q(P)$ , cujo comportamento é semelhante ao da logística (Figura 1.2b). Observe que, ao considerarmos  $B \leq M$ , o gráfico de  $Q(P)$  fica todo abaixo do eixo das abscissas (pelo menos para os valores em que  $P$  é positivo). Nestas circunstâncias, o predador deixa de ser generalista, já que  $Q < 0$ . Portanto, uma das condições para que o modelo (1.2) esteja de acordo com a hipótese de um predador generalista, é que tenhamos sempre  $B > M$ .

Embora sejam similares, as funções logística e  $Q$  têm suas próprias características. Enquanto a primeira possui dois parâmetros dimensionais ( $R$  e  $K$ ), a segunda carrega três parâmetros dimensionais em sua expressão ( $B$ ,  $E$  e  $M$ ). Na logística, a capacidade de suporte é explicitada e dada pelo coeficiente  $K$ , enquanto que em  $Q$ , a capacidade de suporte depende de todos os seus parâmetros. Além disso, a logística possui um eixo de simetria em  $N = K/2$ , de modo que as soluções apresentam um ponto de inflexão neste valor.

### 1.2.1 Análise dimensional

No estudo de modelos em dinâmica de populações, frequentemente nos deparamos com equações que carregam um grande número de parâmetros. Assim como as variáveis

dependente e independente, estes parâmetros são dimensionais, caracterizados por grandezas físicas, tais como tempo, massa e densidade. Em geral, quanto maior o número de parâmetros adimensionais envolvidos na dinâmica, mais complicada pode ser a sua análise. O número de parâmetros dimensionais do modelo pode ser reduzido através de um processo chamado de *adimensionalização*, ou seja, a escolha de unidades intrínsecas.

A adimensionalização é uma mudança de variáveis que torna as novas variáveis dependente e independente adimensionais. Uma das principais vantagens desse processo é a redução do número de parâmetros a grupos - também adimensionais - que determinam efetivamente a dinâmica do sistema. Além de simplificar o modelo, a adimensionalização pode revelar características antes despercebidas.

Para o nosso caso, além das variáveis  $N$ ,  $P$  e  $T$ , o modelo (1.2) possui oito parâmetros dimensionais. É razoável que façamos, portanto, a adimensionalização do modelo a fim de reduzir o número de parâmetros envolvidos.

O primeiro passo é verificar as dimensões de cada variável e parâmetro do modelo. Para o sistema (1.2), temos:

- $[N]$  = densidade de presas;
- $[P]$  = densidade de predadores;
- $[T]$  = tempo;
- $[R] = \frac{1}{[T]}$ ;
- $[K] = [N]$ ;
- $[A] = \frac{1}{[N] \cdot [P] \cdot [T]}$ ;
- $[H] = \frac{1}{[N]^2}$ ;
- $[B] = \frac{1}{[T]}$ ;
- $[E] = \frac{1}{[P]}$ ;
- $[M] = \frac{1}{[T]}$ ;
- $[C] = \frac{[P]}{[N]}$ .

O segundo passo é propor uma mudança de variáveis que torne as novas variáveis adimensionais. Para modelos mais simples, esta escolha pode ser facilmente obtida, de modo que as novas variáveis podem ser definidas como o produto de vários parâmetros. Porém, para modelos em que as equações possuem vários termos e uma quantidade considerável de parâmetros (como é no nosso caso), a adimensionalização pode se tornar um pouco mais trabalhosa. Vamos, aqui, seguir um método proposto por Edelstein-Keshet (1988) para encontrar uma mudança de variáveis adequada para o modelo que estamos estudando.

Sejam  $n$ ,  $p$  e  $t$  as novas variáveis adimensionais dadas por:

$$n = \frac{N}{\hat{n}}, \quad p = \frac{P}{\hat{p}} \quad \text{e} \quad t = \frac{T}{\hat{t}}. \quad (1.4)$$

Deste modo, temos

$$N = \hat{n}n \implies dN = \hat{n}dn; \quad (1.5)$$

$$P = \hat{p}p \implies dP = \hat{p}dp; \quad (1.6)$$

$$T = \hat{t}t \implies dT = \hat{t}dt. \quad (1.7)$$

Substituindo (1.5 – 1.7) em (1.2) e fazendo as devidas simplificações, encontramos

$$\begin{aligned} \frac{dn}{dt} &= \hat{t}Rn \left( 1 - \frac{\hat{n}n}{K} \right) - \frac{\hat{t}\hat{p}An^2p}{1 + H\hat{n}^2n^2}, \\ \frac{dp}{dt} &= \frac{\hat{t}Bp}{1 + Ep\hat{p}} - \hat{t}Mp + C \frac{\hat{t}\hat{n}^2An^2p}{1 + H\hat{n}^2n^2}. \end{aligned} \quad (1.8)$$

A escolha das escalas de medida não é arbitrária. No processo de adimensionação devemos escolher unidades intrínsecas do modelo para medir as variáveis dimensionais (Segel, 1972). Escolhendo

$$\hat{n} = K, \quad \hat{p} = \frac{R}{AK} \quad \text{e} \quad \hat{t} = \frac{1}{R} \quad (1.9)$$

como escalas de medida, escrevemos

$$n = \frac{N}{K}, \quad p = \frac{AKP}{R} \quad \text{e} \quad t = RT. \quad (1.10)$$

Isto significa que a nova população de presas  $n$  é medida com a unidade  $K$ , a população de predadores em unidades de  $R/(AK)$ , que corresponde a unidade de predador própria do modelo, e o tempo é medido na unidade intrínseca  $1/R$ .

Substituindo, agora, (1.9) em (1.8) e fazendo algumas simplificações, obtemos o modelo adimensional

$$\begin{aligned} \frac{dn}{dt} &= n(1 - n) - \frac{n^2p}{1 + an^2}, \\ \frac{dp}{dt} &= \frac{cp}{1 + qp} - ep + \frac{bn^2p}{1 + an^2}, \end{aligned} \quad (1.11)$$

onde  $a = HK^2$ ,  $b = (CAK^2)/R$ ,  $c = B/R$ ,  $q = (ER)/(AK)$  e  $e = M/R$ . Observe que  $a$ ,  $b$ ,

$c$ ,  $q$  e  $e$  são agrupamentos adimensionais dos antigos parâmetros dimensionais. O modelo (1.11) possui cinco parâmetros, enquanto que sua forma dimensional possui oito. Como  $B > M$ , tem-se  $c > e$ .

Por meio da adimensionalização, ficam evidentes certas características do modelo. A título de exemplo, notemos o parâmetro adimensional  $b$ , definido como a razão entre  $CAK^2$  e  $R$ . Tomar valores suficientemente altos de  $b$  em (1.11) é equivalente a considerar valores altos de  $A$ ,  $C$  e/ou  $K$  ou, alternativamente, diminuir  $R$  em (1.2). causa o mesmo efeito ao tomarmos valores altos de  $b$  em (1.11). Isto significa que mudanças qualitativas na dinâmica não ocorrem de maneira independente pela alteração de um parâmetro, mas sim pela variação dos adimensionais dos parâmetros. Na verdade, os parâmetros não desaparecem do modelo, mas ocorrem, agora, em combinações adimensionais.

De agora em diante, toda a análise de estabilidade do modelo dimensional (1.2) será feita a partir do modelo adimensional (1.11), pois ambos possuem comportamento qualitativo idêntico.

### 1.3 ANÁLISE DE ESTABILIDADE

A teoria envolvendo análise de estabilidade de sistemas dinâmicos é bastante desenvolvida em livros texto (de Vries et al., 2006; Allen, 2007; Strogatz, 1994; Murray, 2003). Por questão de brevidade, vamos nos deter apenas ao essencial para a análise do modelo em questão.

O conceito de solução de equilíbrio está associado à ausência de mudanças em um sistema em relação ao tempo. No contexto das equações diferenciais, dado um sistema de duas equações da forma

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= g(x, y),\end{aligned}\tag{1.12}$$

denominamos de *soluções de equilíbrio* (ou *pontos de equilíbrio*) as soluções constantes  $(x_1^*, x_2^*)$  que satisfazem  $f(x_1^*, x_2^*) = 0$  e  $g(x_1^*, x_2^*) = 0$ . Estas soluções constantes podem ser representadas como pontos no plano  $xy$  denominado de *plano de fase* das soluções do sistema. Elas são as interseções das chamadas *nulóclinas*, isto é, interseções das curvas  $\frac{dx}{dt} = 0$  ( $x$ -nulóclina) e  $\frac{dy}{dt} = 0$  ( $y$ -nulóclina)

Quanto à estabilidade, dizemos que uma solução de equilíbrio  $(x_1^*, x_2^*)$  é dita *estável*

“se soluções próximas a ela permanecem próximas”. Uma solução de equilíbrio é dita *instável* quando não é estável. Por fim, uma solução de equilíbrio  $(x_1^*, x_2^*)$  é dita *assintoticamente estável* se  $(x_1^*, x_2^*)$  é estável e todas as soluções suficientemente próximas de  $(x_1^*, x_2^*)$  convergem para  $(x_1^*, x_2^*)$ .

Em muitos casos podemos determinar a estabilidade de um ponto de equilíbrio linearizando o sistema (1.12). Sejam

$$\begin{aligned}x_1(t) &= x_1^* + z_1(t), \\x_2(t) &= x_2^* + z_2(t),\end{aligned}\tag{1.13}$$

onde  $z_1(t)$  e  $z_2(t)$  são pequenas perturbações para o ponto de equilíbrio. Denotando  $x^* = (x_1^*, x_2^*)$  e  $z = (z_1, z_2)$ , e expandindo por séries de Taylor  $\varphi = (f, g)$  em torno de  $(x_1^*, x_2^*)$ , obtemos

$$\varphi(x^* + z) = \varphi(x^*) + D\varphi(x^*) \cdot z + O(z^2),\tag{1.14}$$

onde

$$D\varphi(x_1^*, x_2^*) = \left( \begin{array}{cc} \frac{\partial f}{\partial x_1} & \frac{\partial f}{\partial x_2} \\ \frac{\partial g}{\partial x_1} & \frac{\partial g}{\partial x_2} \end{array} \right) \Big|_{(x_1, x_2) = (x_1^*, x_2^*)}\tag{1.15}$$

é a matriz Jacobiana de  $\varphi$  em  $(x_1^*, x_2^*)$ .

Substituímos (1.14) em (1.12) e ignoramos os termos de ordem superior  $O(z^2)$ .

Como

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= \frac{d}{dt}(x_1^* + z_1(t)) = \frac{dz_1}{dt}, \\ \frac{dx_2}{dt} &= \frac{d}{dt}(x_2^* + z_2(t)) = \frac{dz_2}{dt},\end{aligned}\tag{1.16}$$

e, além disso,  $\varphi(x^*) = 0$ , obtemos o sistema linearizado

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} z_1 \\ z_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x_1} & \frac{\partial f}{\partial x_2} \\ \frac{\partial g}{\partial x_1} & \frac{\partial g}{\partial x_2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} z_1 \\ z_2 \end{pmatrix},\tag{1.17}$$

o qual governa aproximadamente a dinâmica da perturbação  $(z_1, z_2)$ .

O polinômio característico da matriz  $J = D\varphi(x_1^*, x_2^*)$  é dado por

$$\lambda^2 - \text{tr}(J)\lambda + \det(J),\tag{1.18}$$

onde  $\text{tr}(J)$  e  $\det(J)$  são o traço e o determinante da matriz  $J$ , respectivamente.

O critério de *Routh-Hurwitz* e o Teorema de Poincaré-Lyapunov (Bassanezi e Ferreira Jr., 1988; Allen, 2007) dizem que uma solução de equilíbrio é assintoticamente estável se  $\text{tr}(J) < 0$  e  $\det(J) > 0$ . Além disso, uma solução de equilíbrio é instável se  $\text{tr}(J) > 0$  ou  $\det(J) < 0$ .

Para a análise de estabilidade do modelo (1.11), começamos, portanto, por encontrar as nulóclinas. Chamando

$$\begin{aligned} f(n, p) &= n(1 - n) - \frac{n^2 p}{1 + an^2}, \\ g(n, p) &= \frac{cp}{1 + qp} - ep + \frac{bn^2 p}{1 + an^2}, \end{aligned} \quad (1.19)$$

e fazendo  $f(n, p) = 0$ , temos

$$n(1 - n) - \frac{n^2 p}{1 + an^2} = 0, \quad (1.20)$$

$$n \left( (1 - n) - \frac{np}{1 + an^2} \right) = 0. \quad (1.21)$$

Assim, as  $n$ -nulóclinas são dadas por

$$n = 0 \quad \text{e} \quad f_1(n) = \frac{(1 + an^2)(1 - n)}{n}. \quad (1.22)$$

A função  $f_1$  é positiva para  $0 < n < 1$ , tem uma assíntota vertical em  $n = 0$  e uma raiz em  $n = 1$ . Quanto a sua inclinação, para  $a \leq 27$  ela é monótona decrescente, enquanto que para  $a > 27$  ela possui um ponto de mínimo e outro de máximo local (Morozov e Petrovskii, 2009). Além disso, há um ponto de inflexão em  $n = 1/\sqrt[3]{a}$  (Erbach et al., 2013).

Fazendo, agora,  $g(n, p) = 0$ , temos

$$\frac{cp}{1 + qp} - ep + \frac{bn^2 p}{1 + an^2} = 0, \quad (1.23)$$

$$p \left( \frac{c}{1 + qp} - e + \frac{bn^2}{1 + an^2} \right) = 0. \quad (1.24)$$

Portanto, as  $p$ -nulóclinas são dadas por

$$p = 0 \quad \text{e} \quad g_1(n) = \frac{1}{q} \left( \frac{c(1 + an^2)}{e(1 + an^2) - bn^2} - 1 \right). \quad (1.25)$$



A função  $g_1$  é sempre crescente. Para  $b < ae$ ,  $g_1$  é limitada e possui um ponto de inflexão em  $n = \sqrt{e/3(ae - b)}$ ; para  $b > ae$ , há uma assíntota vertical em  $n = \sqrt{e/(b - ae)}$  (Erbach et al., 2013).

As soluções de equilíbrio são as interseções das  $n$ -nulóclinas com as  $p$ -nulóclinas. Assim, além do equilíbrio trivial  $(0, 0)$ , há dois equilíbrios semitriviais:

$$(0, g_1(0)) = \left(0, \frac{c - e}{eq}\right) \quad (\text{extinção das presas}), \quad (1.26)$$

$$(f_1 = 0, 0) = (1, 0) \quad (\text{extinção dos predadores}). \quad (1.27)$$

Observe que o equilíbrio correspondente à extinção das presas sempre existe, pois  $c > e$ .

Por fim, o modelo também sempre apresenta pelo menos um equilíbrio de coexistência, dado pela intersecção de  $f_1$  e  $g_1$ . Fazendo  $f_1(n) = g_1(n)$ , encontramos um polinômio de grau cinco dado pela seguinte expressão:

$$a_5 n^5 + a_4 n^4 + a_3 n^3 + a_2 n^2 + a_1 n + a_0 = 0, \quad (1.28)$$

onde  $a_5 = aq(b - ae)$ ,  $a_4 = -aq(b - ae)$ ,  $a_3 = -b + ae - 2aqe + qb - c - ac$ ,  $a_2 = -q(b - ae)$ ,  $a_1 = e(1 - q)$  e  $a_0 = qe$ .

Dependendo da escolha dos valores dos parâmetros, o modelo pode apresentar mais dois equilíbrios de coexistência, possuindo, assim, seis equilíbrios ao total. A Figura 1.3 mostra as quatro possíveis formas das funções  $f_1$  e  $g_1$ .

Linearizando o sistema em torno do ponto de equilíbrio  $(n^*, p^*)$ , chegamos à matriz jacobiana dada por

$$J(n^*, p^*) = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}, \quad (1.29)$$

onde  $a_{11} = 1 - 2n^* - \frac{2n^*p^*}{(1 + an^{*2})^2}$ ,  $a_{12} = -\frac{n^{*2}}{1 + an^{*2}}$ ,  $a_{21} = \frac{2bn^*p^*}{(1 + an^{*2})^2}$  e  $a_{22} = \frac{bn^{*2}}{1 + an^{*2}} + \frac{c}{(1 + qp^*)^2} - e$ .

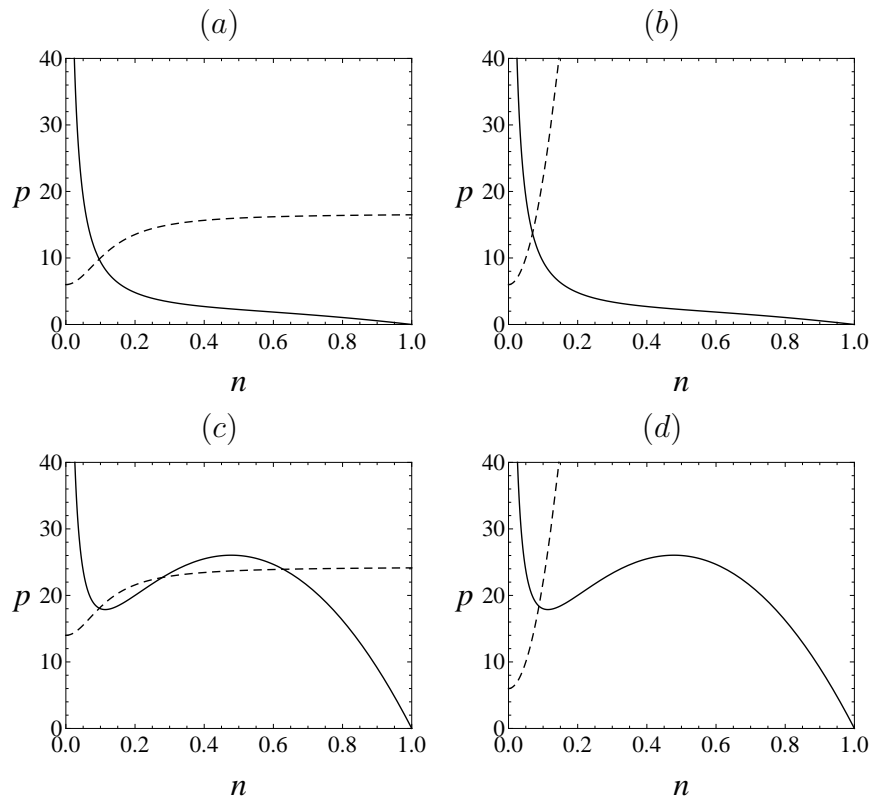
Analisemos, agora, a estabilidade de cada solução de equilíbrio.

Para o equilíbrio trivial  $(0, 0)$ , a matriz jacobiana  $J$  fica

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & c - e \end{pmatrix}. \quad (1.30)$$

Daí,  $\det(J) = c - e > 0$  e  $\text{tr}(J) = 1 + c - e > 0$  (pois  $c > e$ ). Logo, pelo critério de Routh-Hurwitz,  $(0, 0)$  é instável. Além disso, como (1.30) é uma matriz triangular, prontamente sabemos que os autovalores são os elementos da diagonal principal, sendo ambos positivos. Isso nos garante que  $(0, 0)$  é um nó instável.

Figura 1.3: Possíveis formas das nulóclinas do modelo (1.11). As linhas contínua e tracejada representam o gráficos de  $f_1$  e  $g_1$ , respectivamente. Em (a) e (b),  $f_1$  é decrescente ( $a \leq 27$ ) enquanto que em (c) e (d)  $f_1$  possui dois extremos locais ( $a > 27$ ). Além disso, em (a) e (c),  $g_1$  é limitada superiormente ( $b < ae$ ). Por outro lado, em (b) e (d)  $g_1$  é ilimitada e possui uma assíntota vertical ( $b > ae$ ).



Para o equilíbrio semitrivial  $(1, 0)$ , a matriz jacobiana é dada por

$$J(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{1}{1+a} \\ 0 & \frac{b}{1+a} + c - e \end{pmatrix}. \quad (1.31)$$

O determinante de  $J$  é

$$\det(J) = - \underbrace{\left( \frac{b}{1+a} + c - e \right)}_{>0} < 0. \quad (1.32)$$

Assim,  $(1, 0)$  é ponto de sela.

Para o equilíbrio semitrivial  $\left(0, \frac{c-e}{eq}\right)$ , temos

$$J\left(0, \frac{c-e}{eq}\right) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \frac{e(e-c)}{c} \end{pmatrix}. \quad (1.33)$$

Assim,  $\det(J) = \frac{e(e-c)}{c} < 0$  e, portanto,  $\left(0, \frac{c-e}{eq}\right)$  é também ponto de sela.

O fato do equilíbrio trivial ser nó instável e os dois equilíbrios semitrivais serem sempre selas indica que ambas as espécies podem crescer independentemente da presença uma da outra. Este resultado retrata as hipóteses do modelo. O predador pode persistir na ausência das presas desde que haja outra fonte de alimento ( $c > e$ ). Por outro lado, as presas podem crescer mesmo na presença do predador já que a predação em baixas densidades é pequena na resposta funcional tipo III.

Para analisar a estabilidade das soluções de equilíbrio de coexistência, Erbach et al. (2013) encontraram duas relações para as inclinações das nulóclinas com os elementos da matriz jacobiana, dadas por:

$$f'_1 = -a_{11}/a_{12}, \quad (1.34)$$

$$g'_1 = -a_{21}/a_{22}, \quad (1.35)$$

onde  $a_{ij}$  ( $i, j = 1, 2$ ) são os elementos da matriz jacobiana (1.29). Como  $g_1$  é sempre crescente ( $g'_1 > 0$ ) e  $a_{21}$  é sempre positivo, então da igualdade (1.35) temos  $a_{22} < 0$ .

Agora, da igualdade (1.34), como  $a_{12}$  é sempre negativo, concluimos que se  $f'_1 < 0$ , então  $a_{11} < 0$ . Assim, temos

$$\text{tr}(J) = a_{11} + a_{22} < 0, \quad (1.36)$$

$$\det(J) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0, \quad (1.37)$$

e, portanto, as condições do critério de Routh-Hurwitz são satisfeitas, de modo que o equilíbrio de coexistência é estável. Em outras palavras, podemos escrever este resultado da seguinte forma:

- **Conclusão 1:** Se a função  $f_1$  é decrescente, então o equilíbrio de coexistência é estável.

Observe que a Conclusão 1 não está restrita apenas ao caso em que  $f_1$  é sempre decrescente (Figuras 1.3a e 1.3b), mas para todas as situações em que o equilíbrio de coexistência ocorre onde esta tem inclinação negativa.

Agora, reescrevendo o determinante como

$$\det(J) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} \quad (1.38)$$

$$= a_{12}a_{22} \left( -\frac{a_{21}}{a_{22}} + \frac{a_{11}}{a_{12}} \right) \quad (1.39)$$

$$= a_{12}a_{22}(g'_1 - f'_1), \quad (1.40)$$

vemos que  $\det(J) < 0$  se, e somente se,  $f'_1 > g'_1$ . Temos, portanto, o seguinte resultado:

- **Conclusão 2:** O equilíbrio de coexistência é ponto de sela se, e somente se, a inclinação da  $f_1$  for maior que a inclinação da  $g_1$ .

Com isto, para o caso em que o modelo apresenta três equilíbrios de coexistência (Figura 1.3c), aquele com densidade de presas intermediária é ponto de sela.

Por fim, o equilíbrio de coexistência para o caso apresentado na Figura 1.3d pode ser estável ou instável, dependendo da escolha dos parâmetros.

## 1.4 BIFURCAÇÕES

“Mudanças qualitativas bruscas” no comportamento de um sistema dinâmico são denominadas bifurcações (Kot, 2001). Uma maneira de representar graficamente as diversas bifurcações de um sistema dinâmico é mostrar o comportamento das soluções em função de um parâmetro de interesse. Este tipo de gráfico é denominado *diagrama de bifurcação*. Nesta seção, vamos apresentar dinâmicas complexas observadas no modelo (1.11) através de diagramas de bifurcação e planos de fase. Para os casos em que  $a \leq 27$ , o equilíbrio de coexistência é sempre estável e, portanto, não há bifurcações. Sendo assim, vamos analisar apenas o caso em que  $a > 27$ . Para tanto, fixaremos os parâmetros  $a$ ,  $c$ ,  $q$  e  $e$  e tomaremos  $b$  como o parâmetro de controle. Erbach et al. (2013) comentam que, embora a escolha de  $b$  seja um tanto arbitrária, o sistema apresenta as mesmas bifurcações variando o parâmetro  $c$ . A análise será dividida em três conjuntos de parâmetros:

- Caso 1:  $a = 100$ ,  $c = 1$ ,  $q = 0,9$  e  $e = 0,5$  (único equilíbrio de coexistência),
- Caso 2:  $a = 100$ ,  $c = 1$ ,  $q = 0,1$  e  $e = 0,5$  (biestabilidade),

- Caso 3:  $a = 80$ ,  $c = 0,7$ ,  $q = 0,6$  e  $e = 0,1$  (biestabilidade e ciclo limite).

Todos os gráficos foram feitos no *software* Mathematica 10.

### 1.4.1 Caso 1

Para o primeiro caso, foram fixados os parâmetros  $a$ ,  $c$ ,  $q$  e  $e$  de modo que o modelo apresenta somente um equilíbrio de coexistência. Quando  $b$  é pequeno, a densidade de presas no equilíbrio é alta e, à medida em que  $b$  aumenta, a densidade diminui. Além disso, quando a inclinação de  $f_1$  é suficientemente grande, uma bifurcação de Hopf ocorre. O equilíbrio passa de foco estável para foco instável, dando origem a um ciclo limite estável. Para  $b$  muito grande, o equilíbrio ocorre novamente em uma região em que a  $n$ -nuloclina é decrescente ( $f'_1 < 0$ ), tornando-se novamente estável através de outra bifurcação de Hopf. A Figura 1.4 apresenta os planos de fase para diferentes valores de  $b$ . O diagrama de bifurcação para as presas é apresentado na Figura 1.5.

Figura 1.4: Planos de fase para diferentes valores de  $b$ . As linhas contínua (em preto) e tracejada representam o gráficos de  $f_1$  e  $g_1$ , respectivamente, enquanto que as linhas em cinza representam algumas soluções do sistema. Os pontos fechados indicam o equilíbrio estável e os pontos abertos o equilíbrio instável. (a)  $b = 48$ ; (b)  $b = 50$ ; (c)  $b = 55$ ; (d)  $b = 80$ .

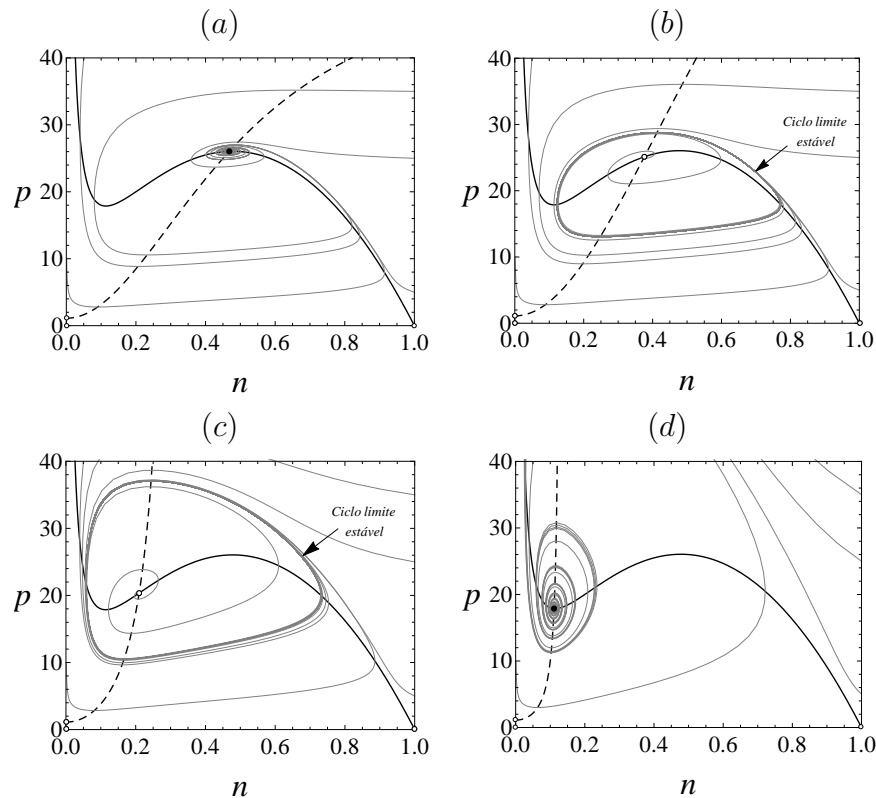
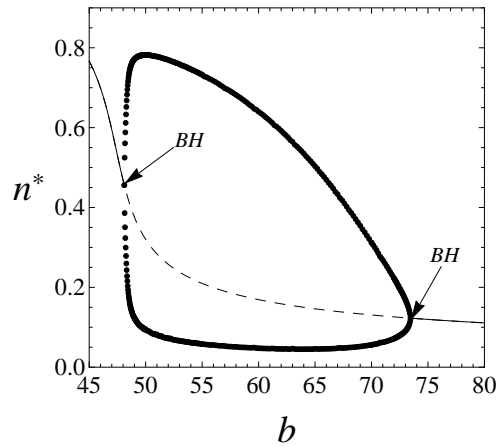
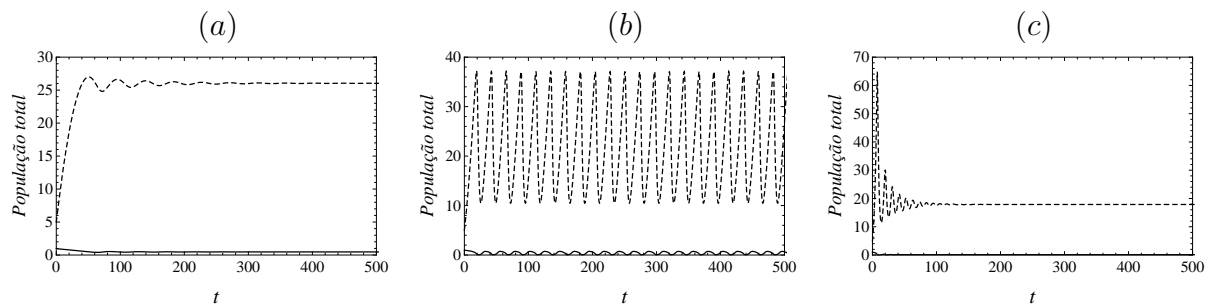


Figura 1.5: Diagrama de bifurcação para a população de presas em relação ao parâmetro  $b$ , para  $45 < b < 80$ . A linha contínua (tracejada) indica o equilíbrio de coexistência estável (instável). Os pontos pretos representam a densidade máxima e mínima de presas ao longo do ciclo limite estável. A sigla  $BH$  denota a bifurcação de Hopf.



A Figura 1.6 mostra a população total de presas e predadores ao longo do tempo para três valores distintos de  $b$ .

Figura 1.6: População total de presas (linha contínua) e predadores (linha tracejada) ao longo do tempo. Condição inicial:  $n_0 = 1$ ,  $p_0 = 5$ . (a)  $b = 48$ ; (b)  $b = 55$ ; (c)  $b = 80$ .



É importante destacar aqui que as bifurcações de Hopf não ocorrem exatamente quando os equilíbrios atingem os extremos da  $n$ -nulóclina, ou seja, quando a inclinação de  $f_1$  muda de sinal. Na verdade, existe uma pequena região para o parâmetro  $b$  em que o equilíbrio ocorre onde  $f'_1 > 0$  e mesmo assim é estável. Falaremos mais sobre esta região no Capítulo 3, pois ela será decisiva para a existência de instabilidade difusiva no modelo.

Em termos biológicos, como  $b = (CAK^2)/R$ , quando a taxa de predação ( $A$ ), a conversão de biomassa ( $C$ ) ou a capacidade de suporte ( $K$ ) são baixas, então o equilíbrio de coexistência é estável em altas densidades populacionais de presas. À medida que a taxa de predação aumenta, por exemplo, predador e presa iniciam um ciclo. Quando os

predadores são altamente eficientes, o equilíbrio de coexistência é estável para baixas densidades de presas.

### 1.4.2 Caso 2

Escolhemos, agora, os parâmetros  $a$ ,  $c$ ,  $q$  e  $e$  de modo que o modelo apresenta três equilíbrios de coexistência. Para valores baixos de  $b$ , há apenas um equilíbrio de coexistência com alta densidade de presas. À medida que  $b$  aumenta, mais dois equilíbrios surgem através de uma bifurcação *sela-nó*. Uma bifurcação *sela-nó* é o mecanismo básico pelo qual os pontos de equilíbrio aparecem e desaparecem. À medida que um parâmetro é variado, dois equilíbrios movem-se em direção um ao outro, colidem e, por fim, desaparecem (Strogatz, 1984). Devido à Conclusão 2, o equilíbrio intermediário é um ponto de sela. Ao aumentarmos ainda mais o valor de  $b$ , o equilíbrio com alta densidade de presas e o intermediário desaparecem em outra bifurcação *sela-nó*, enquanto que o equilíbrio com densidade mais baixa de presas permanece estável.

Figura 1.7: Planos de fase para diferentes valores de  $b$ . As linhas contínua (em preto) e tracejada representam o gráficos de  $f_1$  e  $g_1$ , respectivamente, enquanto que as linhas em cinza representam algumas soluções do sistema. Os círculos em preto indicam o equilíbrio estável e os círculos em branco o equilíbrio instável. (a)  $b = 20$ ; (b)  $b = 20, 8$ ; (c)  $b = 22, 5$ ; (d)  $b = 24$ .

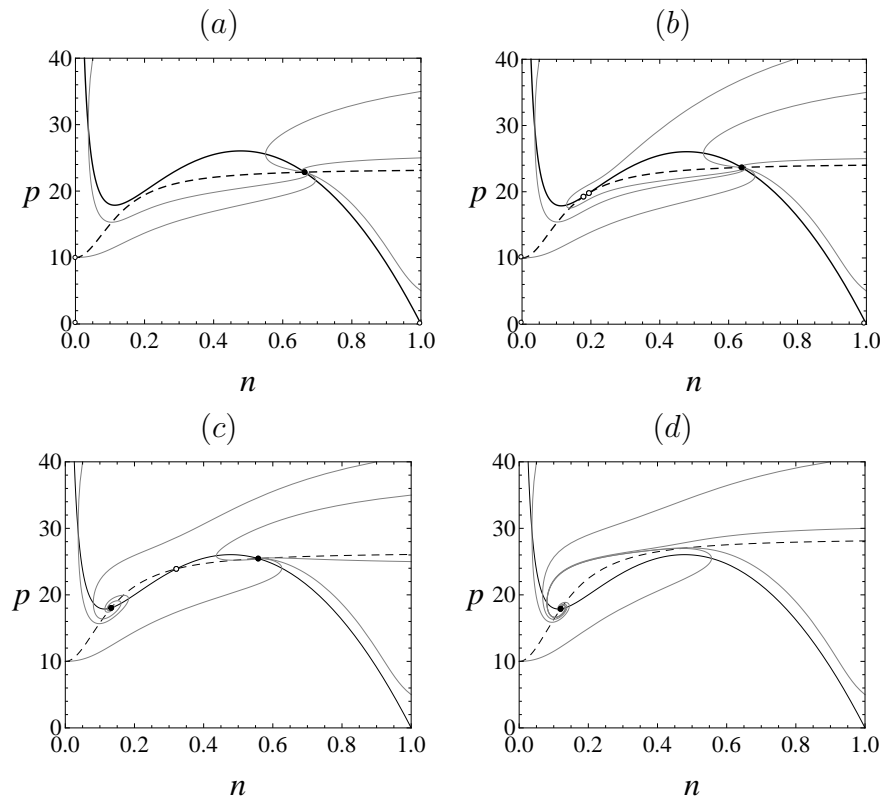
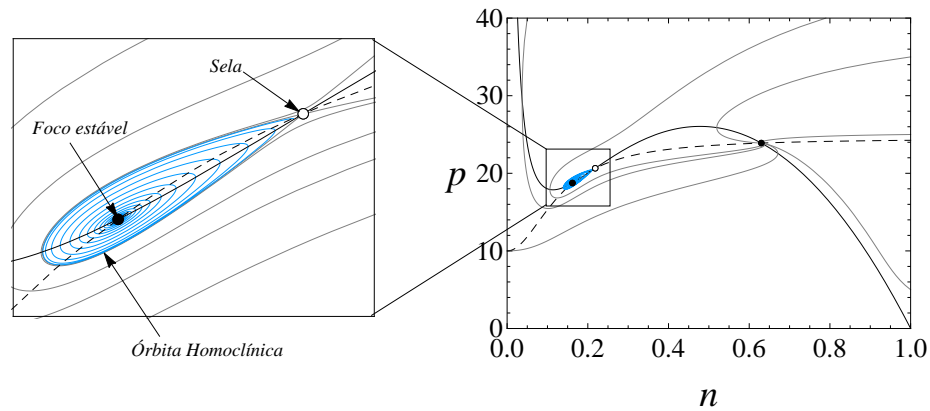


Figura 1.8: Plano de fase para  $b = 21,014$ . A linha em azul representa uma solução no interior da órbita homoclínica, convergindo para o equilíbrio estável.

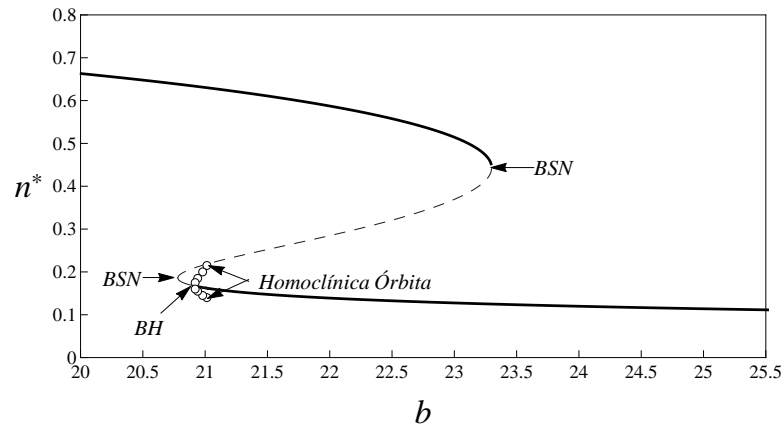


Uma característica interessante observada neste caso é o modo como surge o equilíbrio para baixas densidades de presas. Para o caso clássico de biestabilidade, este equilíbrio é estável e permanece assim para valores altos de  $b$ . Entretanto, neste caso ele é inicialmente instável, de modo que, à medida que aumentamos  $b$ , através de uma bifurcação de Hopf ele passa de foco instável para foco estável, e um ciclo limite instável surge em torno dele. Mais do que isso, se continuarmos aumentando o valor de  $b$ , observamos uma bifurcação homoclínica, ou seja, duas separatrizes da sela se conectam formando uma órbita homoclínica, e concomitantemente o ciclo limite cresce e desaparece nessa órbita. A Figura 1.7 apresenta os planos de fase para diferentes valores de  $b$ , enquanto que a Figura 1.8 mostra em detalhe a órbita homoclínica para  $b = 21,014$ . O correspondente diagrama de bifurcação é apresentado na Figura 1.9.

Além disso, a existência de biestabilidade causa o *efeito de histerese* (Strogatz, 1994). Este efeito é caracterizado por uma mudança abrupta de um equilíbrio estável com altas densidades para um equilíbrio estável com baixas densidades, e vice-versa. Para o nosso caso, supondo que começamos com o sistema no equilíbrio com densidade alta de presas e aumentamos o valor de  $b$ , ao atingir a bifurcação sela-nó o sistema “cai” bruscamente para o equilíbrio com densidade baixa de presas. Por outro lado, começando pelo equilíbrio com baixa densidade de presas e diminuimos o valor de  $b$ , quando o equilíbrio perde sua estabilidade o sistema “salta” para o equilíbrio com alta densidade de presas novamente. Em outras palavras, o caminho que o sistema percorre quando a densidade de presas diminui (aumenta  $b$ ) é diferente daquele quando a densidade

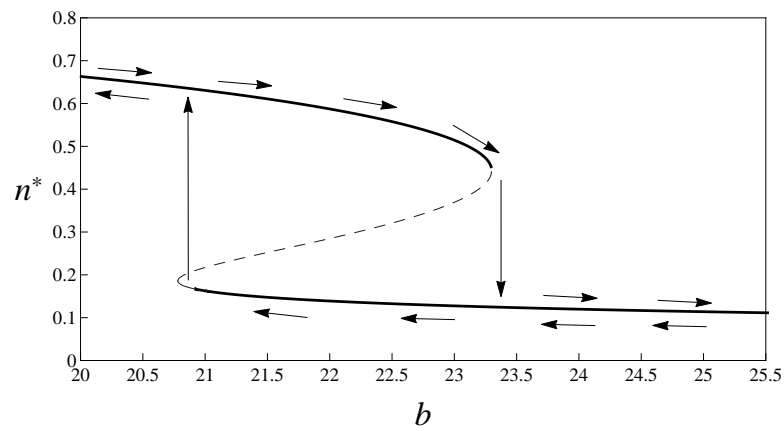


Figura 1.9: Diagrama de bifurcação da população das presas correspondente ao Caso 2. As linhas contínuas espessas representam os equilíbrios estáveis e a linha contínua mais fina o equilíbrio instável. A linha tracejada indica o ponto de sela. Os círculos em branco representam a densidade máxima e mínima de presas no ciclo limite instável.  $BH$  e  $BSN$  denotam a bifurcação de Hopf e a bifurcação sela-nó, respectivamente.



de presas aumenta (diminui  $b$ ). A Figura 1.10 ilustra este comportamento no diagrama de bifurcação. A Figura 1.11 mostra a população total de presas e predadores em função do tempo.

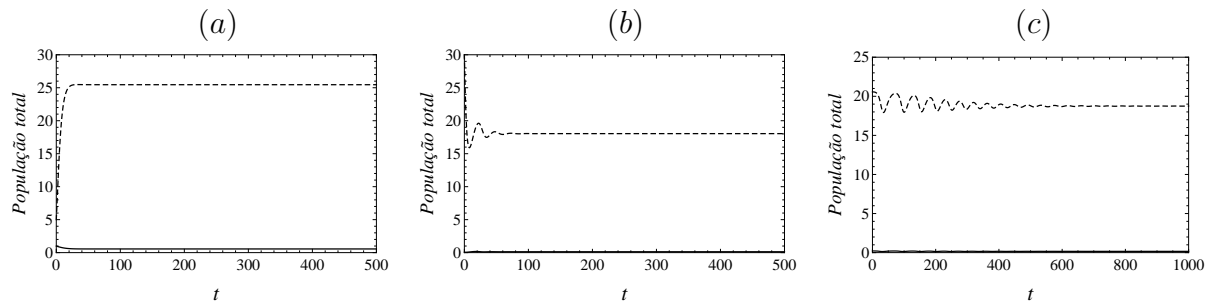
Figura 1.10: Diagrama de bifurcação das presas para o Caso 2. As flechas indicam o “caminho” que o sistema percorre quando aumentamos ou diminuímos o valor de  $b$ .



A interpretação biológica é semelhante àquela observada por Spencer e Collie (1995). Há dois equilíbrios de coexistência, um para altas densidades de presas se  $b$  é baixo e outro para baixas densidades de presas se  $b$  é alto. Além disso, há uma região de biestabilidade, de modo que a condição inicial determina para qual equilíbrio a solução irá convergir. Uma intervenção tal como retirada ou inserção de in-

divíduos pode conduzir o sistema a um ou outro equilíbrio. O que Spencer e Collie (1995) não observaram é que o sistema pode convergir para o equilíbrio de baixa densidade de presas de modo oscilatório (próximo à bifurcação de Hopf).

Figura 1.11: População total de presas (linha contínua) e predadores (linha tracejada) ao longo do tempo. (a)  $b = 22,5$ ,  $n_0 = 1$ ,  $p_0 = 5$ ; (b)  $b = 22,5$ ,  $n_0 = 0,1$ ,  $p_0 = 30$ ; (c)  $b = 21,014$ ,  $n_0 = 0,2154$ ,  $p_0 = 20,56$  (interior do ciclo limite instável).



### 1.4.3 Caso 3

Neste caso, escolhemos novamente parâmetros  $a$ ,  $c$ ,  $q$  e  $e$  de modo que o modelo apresenta três equilíbrios de coexistência. Diferente do Caso 2, desta vez o equilíbrio com alta densidade de presas sofre uma bifurcação de Hopf, tornando-se instável antes de desaparecer através de uma bifurcação sela-nó. A Figura 1.12 apresenta os planos de fase para diferentes valores de  $b$ .

A Figura 1.13 mostra em detalhes os ciclos limites instáveis que surgem ora em torno do equilíbrio para baixa densidade de presas e ora para alta densidade de presas. O correspondente diagrama de bifurcação é apresentado na Figura 1.14.

A Figura 1.15 apresenta a população total de presas e predadores para diferentes valores de  $b$ .

A fim de descrever a dinâmica, chamemos de  $E_1$ ,  $E_2$  e  $E_3$  os equilíbrios para densidades baixas, intermediárias e altas de presas, respectivamente.

Começemos por valores intermediários de  $b$ , onde  $E_1$  é instável e há um ciclo limite estável em torno dele. À medida que aumentamos  $b$ ,  $E_1$  torna-se estável através de uma bifurcação de Hopf, dando origem a um ciclo limite instável. Nesta situação, a condição inicial determina se a solução irá convergir para  $E_1$  ou para o ciclo limite estável. Ao aumentarmos ainda mais o valor de  $b$ , os ciclos limites desaparecem, restando apenas o

Figura 1.12: Planos de fase para diferentes valores de  $b$ . As linhas contínua (em preto) e tracejada representam os gráficos de  $f_1$  e  $g_1$ , respectivamente, enquanto que as linhas em cinza representam algumas soluções do sistema. Os círculos em preto indicam o equilíbrio estável e os círculos em branco o equilíbrio instável. (a)  $b = 3, 5$ ; (b)  $b = 4, 1$ ; (c)  $b = 4, 25$ ; (d)  $b = 4, 5$ .

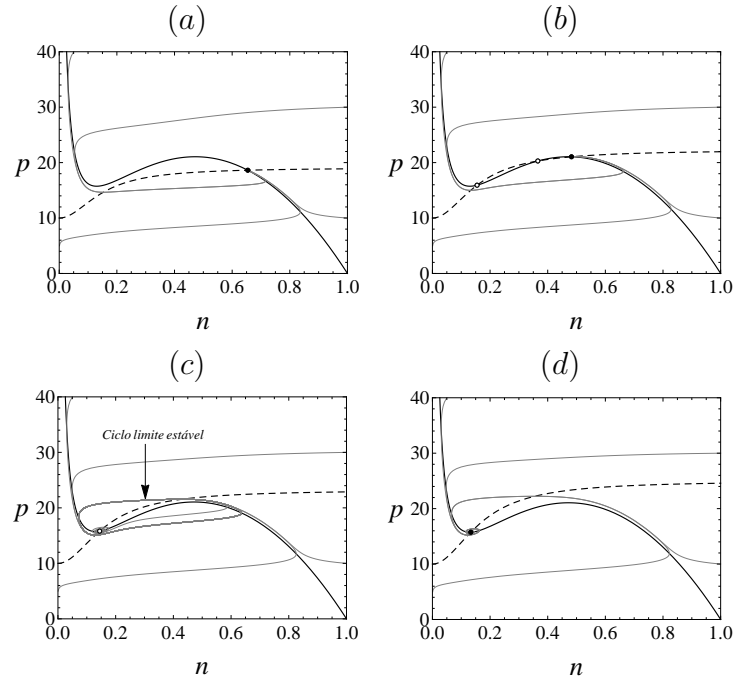
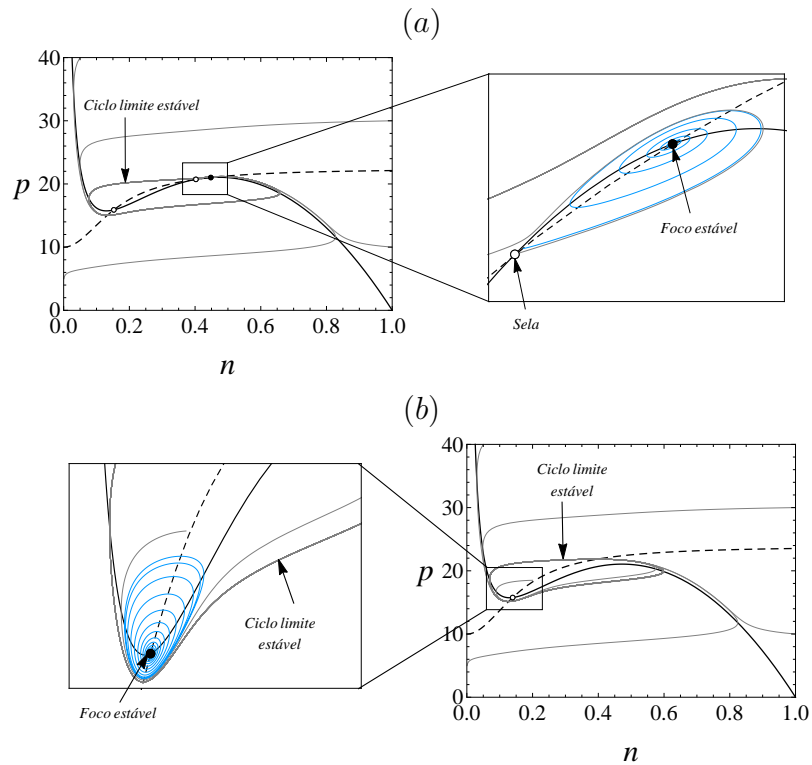


Figura 1.13: Planos de fase para (a)  $b = 4, 1272$  e (b)  $b = 4, 35$ . A linha em azul representa uma solução no interior do ciclo limite instável, convergindo para o equilíbrio estável.



equilíbrio  $E_1$  estável.

O caminho inverso é um pouco mais complicado. Diminuindo o valor de  $b$ , os equilíbrios  $E_2$  e  $E_3$  surgem através de uma bifurcação sela-nó. Neste momento, todos os equilíbrios são instáveis e circundados por um ciclo limite estável. Pela Conclusão 2,  $E_2$  é ponto de sela. Através de uma bifurcação de Hopf,  $E_3$  passa de foco instável para foco estável, dando origem a um ciclo limite instável. Este ciclo limite instável desaparece em uma órbita homoclínica formado com  $E_2$ . Diminuindo ainda mais o valor de  $b$ , o ciclo limite estável desaparece, permanecendo  $E_1$  instável,  $E_2$  ponto de sela e  $E_3$  estável. Por fim, para  $b$  ainda menor,  $E_1$  e  $E_2$  desaparecem através de uma bifurcação sela-nó, restando apenas  $E_3$  estável. A Figura 1.16 ilustra as bifurcações homoclínicas observadas no sistema.

Quanto à interpretação biológica, assim como no Caso 1, presa e predador coexistem de maneira estável para valores suficientemente altos ou baixos de  $b$ , mas não para valores intermediários. Uma das principais características para o Caso 3 é a biestabilidade entre o equilíbrio para baixas densidades de presas e um ciclo limite estável. Uma intervenção suficientemente grande pode conduzir o sistema do equilíbrio estável a oscilações periódicas de grande amplitude, ou vice-versa.

Figura 1.14: Diagrama de bifurcação da população das presas correspondente ao Caso 3. As linhas contínuas espessas representam os equilíbrios estáveis e a linha contínua mais fina o equilíbrio instável. A linha tracejada indica o ponto de sela. Os círculos em preto (branco) representam a densidade máxima e mínima de presas no ciclo limite estável (instável).  $BH$  e  $BSN$  denotam a bifurcação de Hopf e a bifurcação sela-nó, respectivamente.

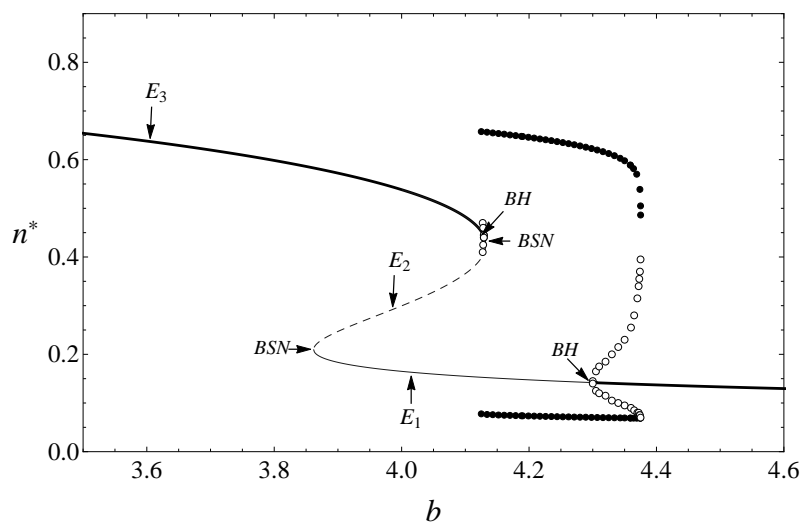


Figura 1.15: População total de presas (linha contínua) e predadores (linha tracejada) ao longo do tempo. (a)  $b = 4, 1$ ,  $n_0 = 1$ ,  $p_0 = 30$ ; (b)  $b = 4, 35$ ,  $n_0 = 1$ ,  $p_0 = 30$ ; (c)  $b = 4, 35$ ,  $n_0 = 0, 173$ ,  $p_0 = 15, 77$ .

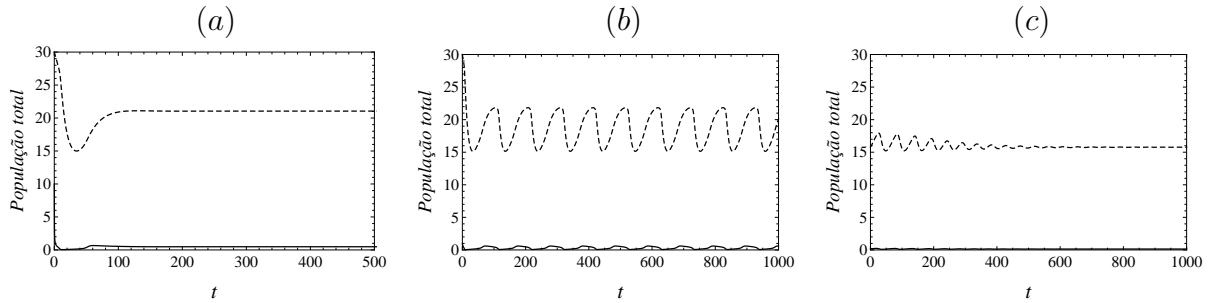
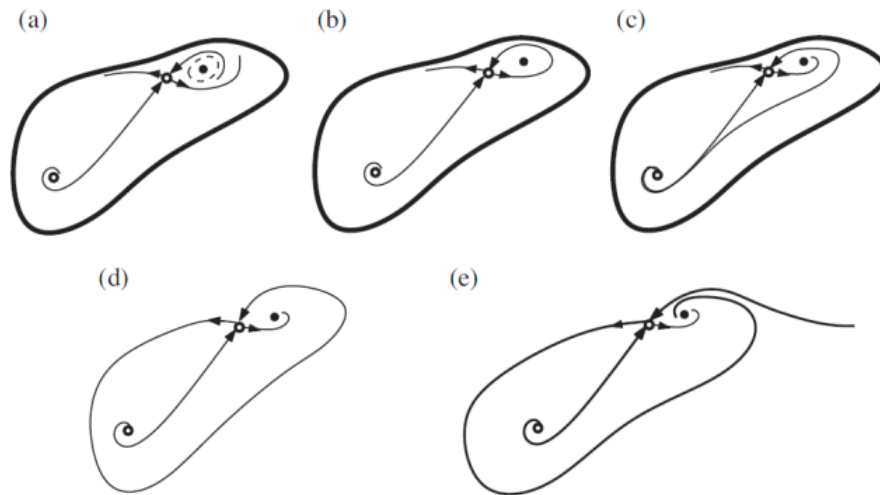


Figura 1.16: Ilustração das bifurcações homoclínicas no Caso 3. O valor de  $b$  decresce de (a) para (e). Em (a), o ciclo limite instável é retratado pela curva tracejada ( $b = 4, 128$ ). Em (b), duas separatrizes da sela se conectam formando uma órbita homoclínica ( $b \approx 4, 127249$ ). Em (c), há somente o ciclo limite estável ( $b = 4, 1245$ ) que desaparece por meio de uma bifurcação homoclínica apresentada em (d) ( $b \approx 4, 1242843$ ). Em (e), não há ciclos limites ( $b = 4, 12427$ ).



## 1.5 DISCUSSÃO

Erbach et al. (2013) modelaram uma dinâmica com uma presa e um predador generalista, assumindo uma fonte de alimento alternativa constante para o predador e resposta funcional Holling tipo III. O modelo revelou diversos comportamentos complexos que geralmente não são observados em modelos da forma (1.1) com resposta funcional tipo II ou III e  $Q < 0$ . Em particular, a biestabilidade entre um ciclo limite e um equilíbrio de coexistência são fenômenos inéditos que não ocorrem com  $Q < 0$ .

Além disso, observamos que um predador generalista pode reduzir significativa-

mente a densidade de presas abaixo de sua capacidade de suporte, contribuindo para o controle biológico.

É claro que na natureza, a dinâmica presa-predador é bem mais complexa do que um modelo bidimensional. Um prosseguimento neste trabalho seria, portanto, a inclusão de uma ou mais presas interagindo com o predador generalista. Por fim, Erbach et al. (2013) sugerem analisar padrões espaço-temporais no modelo (1.2) espacialmente distribuído.

# Capítulo 2

## MODELO PRESA-PREDADOR GENERALISTA COM DIFUSÃO

### 2.1 INTRODUÇÃO

#### 2.1.1 Equações de Reação-Difusão

Um dos motivos para se estudar modelos espacialmente estruturados é a heterogeneidade do meio. Na natureza, os recursos não estão homogeneamente distribuídos, de modo que podem existir regiões com condições favoráveis ou não para a sobrevivência da população. Na verdade, mesmo que o habitat seja homogêneo, existem indivíduos que possuem a capacidade de se movimentar de regiões com altas concentrações em direção a áreas desocupadas. Em muitos casos, esta habilidade de decidir para onde se movimentar pode dar origem a ondas de invasão. Além disso, espécies diferentes podem ter diferentes taxas de dispersão. Em modelos presa-predador, por exemplo, esta distinção é necessária para que ocorra a formação de padrões espaciais (Kot, 2001).

Equações de reação-difusão são uma importante classe de EDPs e adequadas para situações em que a dispersão populacional de determinada espécie deve ser levada em conta (de Vries et al., 2006).

Para o caso unidimensional, consideremos um intervalo  $(x, x + \Delta x)$ , com  $\Delta x > 0$ , e seja  $n(x, t)\Delta x$  o número de indivíduos localizados neste intervalo no tempo  $t$ . Sendo  $f(x, t)$  o fator de crescimento da população no intervalo  $(x, x + \Delta x)$  (*função fonte*) e  $J(x, t)$  o fluxo de indivíduos através das fronteiras (considerado da esquerda para a direita), então

a variação do número de indivíduos neste intervalo pode ser dada por

$$\frac{\partial}{\partial t}(n(x, t)\Delta x) = f(x, t)\Delta x + J(x, t) - J(x + \Delta x, t). \quad (2.1)$$

Dividindo ambos os lados da equação acima por  $\Delta x$ , obtemos

$$\frac{\partial n}{\partial t} = f(x, t) - \left( \frac{J(x + \Delta x, t) - J(x, t)}{\Delta x} \right). \quad (2.2)$$

Tomando o limite para  $\Delta x$  se aproximando de zero, encontramos a equação

$$\frac{\partial n}{\partial t} = f(x, t) - \frac{\partial J}{\partial x}, \quad (2.3)$$

chamada de *equação de conservação* unidimensional.

O próximo passo é escolher as funções fonte e fluxo de modo que melhor capturem o crescimento e o movimento da população a ser estudada. A função fonte pode assumir formas bastante conhecidas, como um fator de crescimento exponencial ou logístico. Por sua vez, a função fluxo pode depender da maneira como os indivíduos de uma população se movimentam.

Um dos mais importantes mecanismos de transporte utilizado em sistemas biológicos é o *fluxo difusivo* (Edelstein-Keshet, 1988). Em muitas situações, células, bactérias, substâncias químicas e animais se movimentam de maneira aleatória. Quando um movimento irregular microscópico resulta em uma movimentação regular macroscópica, podemos entender este mecanismo como um processo difusivo (Murray, 2003).

O fluxo difusivo segue a *lei de Fick*, a qual determina que o fluxo é proporcional ao gradiente e na direção contrária ao de maior concentração:

$$J(x, t) = -D \frac{\partial n(x, t)}{\partial x}. \quad (2.4)$$

O valor  $D > 0$  é chamado de *coeficiente de difusão* e está associado à mobilidade dos indivíduos. Substituindo (2.4) em (2.3), obtemos a equação de conservação unidimensional com fluxo difusivo para  $D$  constante:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + f. \quad (2.5)$$



Estendendo esta análise para o caso bidimensional, a equação de conservação é dada por

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \left( \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) + f. \quad (2.6)$$

Neste capítulo, tomamos o modelo proposto por Erbach et al., (2013) e acrescentamos a movimentação por difusão em um domínio bidimensional com fronteiras reflexivas. Após chegar à uma possível adimensionalização para o novo modelo, passamos a investigar as condições para que ocorra a formação de padrões espaciais heterogêneos estáveis.

## 2.2 O MODELO

O modelo proposto é um sistema de reação-difusão com uma presa e um predador generalista na presença de uma fonte de alimento alternativa constante. A dinâmica é descrita da seguinte forma:

$$\begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial T} &= RN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{AN^2P}{1 + HN^2} + D_1 \left( \frac{\partial^2 N}{\partial X^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial Y^2} \right), \\ \frac{\partial P}{\partial T} &= \frac{BP}{1 + EP} - MP + C \frac{AN^2P}{1 + HN^2} + D_2 \left( \frac{\partial^2 P}{\partial X^2} + \frac{\partial^2 P}{\partial Y^2} \right), \end{aligned} \quad (2.7)$$

onde  $N(X, Y, T)$  e  $P(X, Y, T)$  denotam a densidade de presas e predadores, respectivamente, no ponto  $(X, Y) \in \mathbb{R}^2$  no tempo  $T \geq 0$ . Todos os parâmetros de reação ( $A, B, C, E, H, K, M$  e  $R$ ) assumem os mesmos significados do modelo (1.2) que apresentamos no Capítulo 1, enquanto que  $D_1$  e  $D_2$  representam os coeficientes de difusão das presas e dos predadores, respectivamente. Desconsiderando a movimentação ( $D_1 = D_2 = 0$ ), o modelo (2.7) torna-se idêntico ao estudado no Capítulo 1.

A fim de reduzir o número de parâmetros, vamos adimensionalizar o modelo (2.7) através de uma mudança de variáveis. Neste momento, devemos optar entre dois caminhos distintos. No primeiro, adimensionalizamos o modelo local tal qual fizemos no Capítulo 1, resultando em (1.11), e mantemos o espaço e os coeficientes de difusão dimensionais. Deste modo, ficaríamos com sete parâmetros ao todo (cinco de reação e dois de difusão). Uma das vantagens desta modificação é permanecer com os coeficientes de difusão explícitos no modelo, embora o número de parâmetros restantes seja maior. No segundo caminho, adimensionalizamos não só o modelo local, mas também o espaço e os coeficientes de difusão. Assim, ficaríamos com seis parâmetros ao todo (cinco de reação e um de difusão).

Neste caso, o coeficiente de movimentação resultante seria a razão entre os coeficientes de difusão.

É importante deixar claro aqui que não se trata de um caminho certo e de um errado, mas sim do mais adequado. Ghorai e Poria (2016), por exemplo, seguiram pelo primeiro caminho e mantiveram as variáveis e parâmetros relacionados ao espaço na análise de padrões de Turing induzidos por difusão cruzada em um modelo presa-predador. Por outro lado, Morozov e Petrovskii (2009) utilizaram a segunda abordagem para analisar a formação de padrões espaciais para o modelo (2.7) com  $B = 0$ . Em ambos os trabalhos, os autores tomaram o caminho que lhes pareceu mais conveniente aos seus propósitos.

Uma vez que já realizamos a análise local do modelo (2.7) no Capítulo 1, estudando as inúmeras bifurcações que o modelo apresenta à medida que o parâmetro  $b$  é variado, é razoável mantermos  $b$  como um dos parâmetros de controle para análise da dinâmica espacial, mantendo os demais parâmetros de reação fixados. Deste modo, devemos escolher  $D_1$  ou  $D_2$  como o segundo parâmetro a ser variado. Entretanto, optar por um destes dois e manter o outro fixo nos parece bastante restritivo, podendo omitir, mais tarde, certas características do modelo. Portanto, tomar a razão  $D_1/D_2$  aparenta ser o mais adequado, uma vez que pode tornar a análise mais flexível. Sendo assim, optaremos por adimensionalizar todas as variáveis do modelo, inclusive o espaço e os coeficientes de difusão.

Embora por este caminho a adimensionalização pareça ser mais complicada, o processo segue os mesmos moldes feitos no Capítulo 1 com algumas poucas modificações.

Sejam  $n$ ,  $p$ ,  $t$ ,  $x$  e  $y$  as novas variáveis adimensionais dadas por:

$$n = \frac{N}{\hat{n}}, \quad p = \frac{P}{\hat{p}}, \quad t = \frac{T}{\hat{t}}, \quad x = \frac{X}{\hat{x}} \quad e \quad y = \frac{Y}{\hat{y}}. \quad (2.8)$$

Substituindo no sistema (2.7) e fazendo algumas simplificações, encontramos

$$\begin{aligned} \frac{\partial n}{\partial t} &= \hat{t}Rn \left(1 - \frac{\hat{n}n}{K}\right) - \frac{\hat{t}\hat{n}\hat{p}An^2p}{1 + H\hat{n}^2n^2} + \frac{\hat{t}D_1}{\hat{n}}\nabla^2 N, \\ \frac{\partial p}{\partial t} &= \frac{\hat{t}Bp}{1 + E\hat{p}\hat{p}} - \hat{t}Mp + C \frac{\hat{t}\hat{n}^2An^2p}{1 + H\hat{n}^2n^2} + \frac{\hat{t}D_2}{\hat{p}}\nabla^2 P, \end{aligned} \quad (2.9)$$

onde

$$\nabla^2 N = \frac{1}{\hat{x}^2} \left( n \frac{\partial^2 \hat{n}}{\partial \hat{x}^2} + 2 \frac{\partial n}{\partial x} \frac{\partial \hat{n}}{\partial x} + \hat{n} \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} \right) + \frac{1}{\hat{y}^2} \left( n \frac{\partial^2 \hat{n}}{\partial \hat{y}^2} + 2 \frac{\partial n}{\partial y} \frac{\partial \hat{n}}{\partial y} + \hat{n} \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right), \quad (2.10)$$

$$\nabla^2 P = \frac{1}{\hat{x}^2} \left( p \frac{\partial^2 \hat{p}}{\partial \hat{x}^2} + 2 \frac{\partial p}{\partial x} \frac{\partial \hat{p}}{\partial x} + \hat{p} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} \right) + \frac{1}{\hat{y}^2} \left( p \frac{\partial^2 \hat{p}}{\partial \hat{y}^2} + 2 \frac{\partial p}{\partial y} \frac{\partial \hat{p}}{\partial y} + \hat{p} \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} \right). \quad (2.11)$$

Escolhendo as unidades intrínsecas já utilizadas  $\hat{n} = K$ ,  $\hat{p} = R/(AK)$ ,  $\hat{t} = 1/R$ , substituindo em (2.9) e fazendo as devidas simplificações, temos

$$\begin{aligned} \frac{\partial n}{\partial t} &= n(1-n) - \frac{n^2 p}{1+an^2} + \frac{D_1}{R} \left( \frac{1}{\hat{x}^2} \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{1}{\hat{y}^2} \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right), \\ \frac{\partial p}{\partial t} &= \frac{cp}{1+qp} - ep + \frac{bn^2 p}{1+an^2} + \frac{D_2}{R} \left( \frac{1}{\hat{x}^2} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{1}{\hat{y}^2} \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} \right), \end{aligned} \quad (2.12)$$

onde  $a = HK^2$ ,  $b = (CAK^2)/R$ ,  $c = B/R$ ,  $q = (ER)/(AK)$  e  $e = M/R$ . Escolhendo  $\hat{x} = \hat{y} = \sqrt{D_2/R}$  e substituindo em (2.12), chegamos ao modelo adimensional dado por

$$\begin{aligned} \frac{\partial n}{\partial t} &= n(1-n) - \frac{n^2 p}{1+an^2} + D \left( \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right), \\ \frac{\partial p}{\partial t} &= \frac{cp}{1+qp} - ep + \frac{bn^2 p}{1+an^2} + \left( \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} \right). \end{aligned} \quad (2.13)$$

onde  $n = N/K$ ,  $p = (AKP)/R$ ,  $x = X(D_2/R)^{-\frac{1}{2}}$ ,  $y = Y(D_2/R)^{-\frac{1}{2}}$  e  $D = D_1/D_2$ .

O modelo (2.13) agora contém somente seis parâmetros, contra dez em sua forma dimensional. Cabe salientar, também, que a escolha de  $\hat{x} = \hat{y} = \sqrt{D_2/R}$  não é única.

## 2.3 FORMAÇÃO DE PADRÕES

O mecanismo de Turing (Turing, 1952) mostra que, sob condições adequadas, substâncias químicas que reagem e se difundem podem conduzir à formação de padrões espaciais estacionários não homogêneos. Os processos considerados por Turing foram a difusão clássica de Fick e a interação entre as espécies descrita pela lei de ação das massas.

A difusão clássica é uma descrição macroscópica ou populacional do movimento microscópico aleatório das espécies (Segel, 1984). Este processo resulta em um movimento da população a partir de regiões de maiores concentrações para regiões com menores concentrações, isto é, apresenta um efeito estabilizante que leva a uma distribuição espacial uniforme. Surpreendentemente, o mecanismo de Turing mostra que o comportamento di-

fusivo de duas espécies interagindo pode reverter a tendência homogeneizadora da difusão.

A lei de ação das massas estabelece que a reação entre duas espécies ocorre a uma taxa proporcional aos encontros dos indivíduos. Estes encontros, por sua vez, acontecem a uma taxa proporcional ao produto das suas concentrações. A ideia básica de Turing foi supor que o sistema sem difusão tem um estado estacionário homogêneo estável e determinar sob que condições a inclusão da difusão pode desestabilizar o estado uniforme. Esta quebra de estabilidade provocada pela difusão é conhecida por *instabilidade difusiva*. É importante observar que a instabilidade da solução estacionário uniforme não garante que o sistema deve evoluir para um padrão espacial heterogêneo estável.

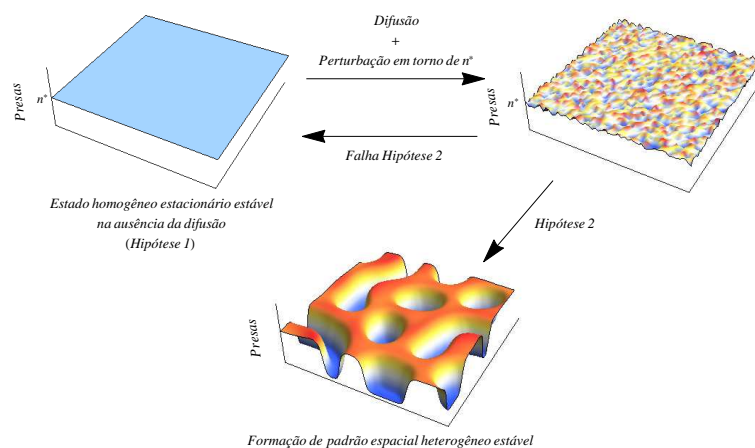
Segel e Jackson (1972) aplicaram a teoria de Turing em um sistema presa-predador e identificaram que uma interação entre ativação de curta distância e inibição de longo alcance é fundamental na formação de padrões de Turing. Uma descrição mais detalhada e geral deste princípio de ativador-inibidor pode ser encontrada em Rietkerk e van de Koppel (2008).

Em resumo, a instabilidade de Turing consiste em duas hipóteses:

1) Inicialmente, na ausência da difusão, o sistema deve exibir um estado homogêneo estacionário (isto é, constante no espaço e no tempo) estável e

2) Na presença da difusão, o estado homogêneo estacionário torna-se instável para pequenas perturbações, podendo ocorrer a formação de padrões heterogêneos espaciais estáveis. A Figura 2.1 mostra um esquema que ilustra o mecanismo de Turing.

Figura 2.1: Esquema da instabilidade de Turing. Inicialmente o modelo apresenta um estado homogêneo estacionário estável na ausência da difusão. Na presença da difusão, aplica-se uma perturbação em torno deste estado. Se a difusão torna este estado instável, então há a formação de padrões heterogêneos estáveis. Caso contrário, o modelo retorna para o estado homogêneo inicial.



O objetivo aqui é verificar analiticamente as condições para que ocorra a formação de padrões para o modelo (2.13).

Pelo que estudamos no Capítulo 1, é evidente que o modelo (2.13) exibe um estado homogêneo estacionário estável na ausência da difusão, satisfazendo a primeira hipótese da instabilidade difusiva. O que precisamos agora é que a difusão desestabilize este estado homogêneo estacionário para pequenas perturbações, de modo que a segunda hipótese seja também satisfeita.

Seja, portanto,  $E^* = (n^*, p^*)$  um estado estacionário homogêneo estável solução do sistema (2.13). Para analisar a estabilidade de  $E^*$ , escrevemos

$$n = n^* + \varepsilon(x, y, t), \quad (2.14)$$

$$p = p^* + \delta(x, y, t), \quad (2.15)$$

onde  $\varepsilon(x, y, t)$  e  $\delta(x, y, t)$  são pequenas perturbações. Substituindo (2.14 - 2.15) em (2.13) e linearizando o sistema em torno de  $E^*$ , obtemos

$$\begin{aligned} \frac{\partial \varepsilon}{\partial t} &= a_{11}\varepsilon + a_{12}\delta + D \left( \frac{\partial^2 \varepsilon}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \varepsilon}{\partial y^2} \right), \\ \frac{\partial \delta}{\partial t} &= a_{21}\varepsilon + a_{22}\delta + \left( \frac{\partial^2 \delta}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \delta}{\partial y^2} \right), \end{aligned} \quad (2.16)$$

onde  $a_{ij}$ ,  $i, j = 1, 2$ , são os elementos da matriz jacobiana (1.29).

Assim como Segel e Jackson (1972), consideramos a solução do sistema (2.16) da forma

$$\varepsilon(x, y, t) = \alpha_1 \cos(k_1 x + k_2 y) e^{\lambda t}, \quad (2.17)$$

$$\delta(x, y, t) = \alpha_2 \cos(k_1 x + k_2 y) e^{\lambda t}, \quad (2.18)$$

onde  $\alpha_i$ ,  $k_i$  ( $i = 1, 2$ ) e  $\lambda$  são constantes. Substituímos (2.17 - 2.18) em (2.16) e após algumas contas encontramos o seguinte sistema:

$$\begin{aligned} (a_{11} - Dk^2 - \lambda)\alpha_1 + a_{12}\alpha_2 &= 0, \\ a_{21}\alpha_1 + (a_{22} - k^2 - \lambda)\alpha_2 &= 0, \end{aligned} \quad (2.19)$$

onde  $k^2 = k_1^2 + k_2^2$ . Para obtermos uma perturbação não nula, devemos ter

$$\det \begin{pmatrix} a_{11} - Dk^2 - \lambda & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - k^2 - \lambda \end{pmatrix} = 0, \quad (2.20)$$

o que implica em

$$\lambda = \frac{\gamma}{2} \pm \frac{\sqrt{\gamma^2 - 4\Delta}}{2}, \quad (2.21)$$

onde  $\gamma = a_{11} + a_{22} - (D + 1)k^2$  e  $\Delta = (a_{11} - Dk^2)(a_{22} - k^2) - a_{12}a_{21}$ . Assim, as soluções (2.17) e (2.18) decaem com o tempo se, e somente se,  $Re(\lambda) < 0$ . Em outras palavras, o sistema (2.13) é estável se, e somente se,  $\gamma < 0$  e  $\Delta > 0$ , isto é,

$$a_{11} + a_{22} - (D + 1)k^2 < 0, \quad (2.22)$$

$$(a_{11} - Dk^2)(a_{22} - k^2) - a_{12}a_{21} > 0. \quad (2.23)$$

Observe que para  $k = 0$ , as desigualdades (2.22) e (2.23) tornam-se

$$a_{11} + a_{22} < 0, \quad (2.24)$$

$$a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0. \quad (2.25)$$

Estas duas condições já são satisfeitas desde que assumimos a existência de um estado homogêneo estacionário estável  $E^*$  na ausência da difusão.

Agora, ao violar (2.22) ou (2.23), o estado homogêneo estacionário torna-se instável a pequenas perturbações na presença da difusão, satisfazendo a segunda hipótese da instabilidade difusiva. Mas a desigualdade (2.22) é sempre verdadeira, pois  $a_{11} + a_{22} < 0$  e  $D > 0$ . Portanto, a desigualdade (2.23) é a única que pode ser violada.

Expandindo a expressão (2.23) e invertendo a desigualdade, encontramos  $H(k^2)$  dada por

$$H(k^2) = Dk^4 - (Da_{22} + a_{11})k^2 + a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} < 0. \quad (2.26)$$

A função  $H(k^2)$  é quadrática e seu gráfico é uma parábola com concavidade voltada para cima (pois  $D > 0$ ). Como estamos procurando por um valor  $k^2 > 0$  de modo que  $H(k^2) < 0$ , é necessário que

$$Da_{22} + a_{11} > 0. \quad (2.27)$$

Além disso, o mínimo de  $H$  é dado por

$$H(k_{mín}^2) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} - \frac{(Da_{22} + a_{11})^2}{4D}, \quad (2.28)$$

onde  $k_{mín}^2 = \frac{Da_{22} + a_{11}}{2D}$ .

Para satisfazer a desigualdade (2.26) é suficiente que  $H$  assuma valor negativo no seu ponto de mínimo. Portanto, fazendo  $H(k_{mín}^2) < 0$  obtemos a última condição para a instabilidade difusiva:

$$(Da_{22} + a_{11})^2 - 4D(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) > 0. \quad (2.29)$$

Em resumo, de (2.24), (2.25), (2.27) e (2.29), as condições para a instabilidade de Turing são:

$$a_{11} + a_{22} < 0, \quad (2.30)$$

$$a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0, \quad (2.31)$$

$$Da_{22} + a_{11} > 0, \quad (2.32)$$

$$(Da_{22} + a_{11})^2 - 4D(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) > 0. \quad (2.33)$$

As duas primeiras condições garantem a existência de um estado homogêneo estacionário estável na ausência da difusão (hipótese 1), enquanto que as outras duas garantem que na presença da difusão este estado é instável, conduzindo o sistema a padrões heterogêneos espaciais estáveis (hipótese 2).

Expandindo a última desigualdade, encontramos a expressão:

$$\begin{aligned} & \left[ D \left( \frac{bn^{*2}}{1 + an^{*2}} + \frac{c}{(1 + qp^*)^2} - e + 1 - 2n^* - \frac{2n^*p^*}{(1 + an^{*2})^2} \right) \right]^2 \\ -4D & \left[ \left( 1 - 2n^* - \frac{2n^*p^*}{(1 + an^{*2})^2} \right) \left( \frac{bn^{*2}}{1 + an^{*2}} + \frac{c}{(1 + qp^*)^2} - e \right) \right. \\ & \quad \left. - \left( -\frac{n^{*2}}{1 + an^{*2}} \right) \left( \frac{2bn^*p^*}{(1 + an^{*2})^2} \right) \right] > 0. \quad (2.34) \end{aligned}$$

## 2.4 INTERPRETAÇÃO DAS CONDIÇÕES DE INSTABILIDADE DIFUSIVA

Da matriz jacobiana (1.29), observemos inicialmente que  $a_{12} = \frac{\partial f}{\partial p} < 0$  e  $a_{21} = \frac{\partial g}{\partial n} > 0$ , o que retrata o fato da predação ser de fato prejudicial para a presa e benéfica para o predador.

Além disso, como já havíamos concluído através da relação (1.35), o elemento  $a_{22} = \frac{\partial g}{\partial p}$  é sempre negativo. Isso significa que os predadores inibem sua própria taxa de formação. Chamamos a espécie de predadores, portanto, de inibidora.

Por outro lado, a condição (2.32) só pode ser satisfeita se  $a_{11} = \frac{\partial f}{\partial n}$  for positivo (pois  $a_{22} < 0$ ). Em outras palavras, existe a possibilidade da ocorrência de instabilidade de Turing quando as presas promovem ou ativam a sua própria formação. Neste caso, dizemos que a espécie de presas é ativadora.

Sendo assim, para que ocorra instabilidade de Turing, os sinais dos elementos da matriz jacobiana devem ser da seguinte forma:

$$J = \begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix}. \quad (2.35)$$

Quando isso ocorre, chamamos o modelo (2.13) de sistema *ativador-inibidor* (Edelstein-Keshet, 1988).

Na verdade, Segel e Jackson (1972) afirmam que duas espécies interagindo que apresentam instabilidade difusiva devem obrigatoriamente assumir o formato de um sistema do tipo ativador-inibidor ou do tipo *realimentação positiva* (quando  $a_{12} > 0$  e  $a_{21} < 0$ ).

Além disso, como  $D = D_1/D_2$ , podemos rescrever a desigualdade (2.32) como:

$$\frac{D_1}{D_2} a_{22} + a_{11} > 0. \quad (2.36)$$

Se  $D_1 = D_2$ , então  $a_{22} + a_{11} > 0$ , contrariando a condição (2.30). Portanto, para a instabilidade difusiva os coeficientes de difusão das presas e dos predadores devem ser diferentes, ou seja,  $D \neq 1$ .



Mais do que isso, ainda da desigualdade (2.36), temos

$$\frac{D_2}{D_1} > \frac{|a_{22}|}{|a_{11}|} > 1. \quad (2.37)$$

A desigualdade mais à direita deve-se à condição  $a_{11} + a_{22} < 0$ , sendo  $a_{11} > 0$ . Assim,  $D_2 > D_1$ . Em outras palavras, a difusibilidade dos predadores (espécie inibidora) deve ser maior que a difusibilidade das presas (espécie ativadora).

## 2.5 REGIÃO DE TURING-HOPF

Vimos até agora que a região de instabilidade difusiva é determinada pelas condições (2.30 - 2.33), de modo que as duas primeiras desigualdades garantem a existência de um estado homogêneo estacionário estável na ausência da difusão. Em outras palavras, as desigualdades (2.30) e (2.31) estabelecem que o ponto de equilíbrio de coexistência é localmente estável.

Como vimos no Capítulo 1, o modelo (1.11) exhibe bifurcações de Hopf, de modo que o equilíbrio de coexistência perde sua estabilidade dando lugar a oscilações periódicas (ciclos limites). Para os valores dos parâmetros em que isto ocorre, pelo menos uma das duas primeiras condições de instabilidade difusiva é violada. Embora isso ocorra, as duas últimas condições ainda podem ser satisfeitas. O espaço dos parâmetros em que o modelo exhibe localmente soluções periódicas e as desigualdades (2.32) e (2.33) são verificadas é chamado de região de *Turing-Hopf*.

Muitos estudos envolvendo formação de padrões em dinâmicas presa-predador têm bastante interesse no comportamento que o modelo exhibe na vizinhança de uma região de Turing-Hopf. Em geral, espera-se que, para valores dos parâmetros tomados próximos da fronteira desta região, o sistema exiba padrões irregulares e caos.

Baurmann et al. (2007), por exemplo, analisaram a formação de padrões na vizinhança da região de Turing-Hopf para o modelo de Rosenzweig-McArthur com difusão. Neste caso, além de observar padrões irregulares e comportamento caótico, o modelo apresentou padrões do tipo *hot spots*, *cold spots* e listras. Ainda, para certos valores dos parâmetros, o modelo convergiu para um estado homogêneo diferente daquele do equilíbrio de coexistência.

Além disso, Rodrigues et al. (2011) analisaram a formação de padrões em um mo-

delo presa-predador via Rede de Mapas Acoplados. Para parâmetros tomados no interior da região de Turing-Hopf encontrada, verificaram diferentes comportamentos. Para os coeficientes de dispersão correspondentes à bifurcação mais um, observou-se uma distribuição espacial irregular, porém estacionária no tempo. Neste caso, após um transiente oscilatório, a população total converge para um valor fixo à medida que o tempo aumenta. Por outro lado, para coeficientes de dispersão correspondentes à bifurcação menos um, a população total permaneceu oscilando no tempo. A distribuição espacial também oscila entre dois tipos de padrões, cuja estrutura é semelhante à um tabuleiro de xadrez, alternando entre sítios com presença e ausência de indivíduos.

Mais recentemente, Chakraborty (2015) analisou uma dinâmica presa-predador generalista com resposta funcional Holling tipo II. Para valores dos parâmetros próximos da fronteira da região de Turing-Hopf, o modelo exibiu comportamento caótico. Entretanto, a condição inicial mostrou-se decisiva na distribuição espacial nas primeiras gerações: para certa perturbação, há a formação de uma única espiral, enquanto que para outra, quatro espirais são observadas. À medida que o tempo aumenta, essas espirais se “quebram” e o modelo apresenta um comportamento caótico.

Por fim, é preciso dizer que existem estudos mais aprofundados em relação à região de Turing-Hopf (Meixner et al. 1997; Ricard et al. 2009), porém, entrar em mais detalhes foge do escopo deste trabalho. Uma vez que o modelo (1.11) apresenta ciclos limites, uma região de Turing-Hopf é esperada. A abordagem que fizemos até então sobre esta região é suficiente para que possamos prosseguir a análise.

## 2.6 DISCUSSÃO

Neste capítulo, além de propor o modelo de reação-difusão dado por (2.7), encontramos as condições analíticas para que ocorra a formação de padrões espaciais heterogêneos estáveis. A complexidade da desigualdade (2.34), por exemplo, mostra que é intratável encontrar de maneira explícita as regiões para determinados parâmetros (em particular, para  $b$  e  $D$ ) em que ocorra instabilidade difusiva. Mais do que simplesmente encontrar essas regiões, nos desperta também a curiosidade sobre os tipos de padrões que o modelo exhibe. Isto requer o uso de recursos computacionais.

Portanto, o próximo capítulo é destinado às simulações numéricas. A partir das

condições (2.30 - 2.33), é possível encontrar as regiões dos parâmetros em que há a formação de padrões e, em seguida, através de métodos numéricos para a solução de equações diferenciais parciais, determinar a configuração espacial da espécie de presas e predadores em um habitat pré-definido.

# Capítulo 3

## SIMULAÇÕES NUMÉRICAS

### 3.1 INTRODUÇÃO

No capítulo anterior, vimos que o modelo (2.13) apresenta instabilidade difusiva quando as seguintes desigualdades são satisfeitas:

$$a_{11} + a_{22} < 0, \quad (3.1)$$

$$a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0, \quad (3.2)$$

$$Da_{22} + a_{11} > 0, \quad (3.3)$$

$$(Da_{22} + a_{11})^2 - 4D(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) > 0, \quad (3.4)$$

com  $a_{ij}$ ,  $i, j = 1, 2$ , elementos da matriz jacobiana (1.29) e  $D = D_1/D_2$ . Neste capítulo, vamos determinar, para cada caso estudado no Capítulo 1, os valores dos parâmetros que satisfazem as desigualdades acima.

Em princípio, todos os casos podem apresentar instabilidade difusiva. Entretanto, notamos uma sutileza atrelada à inclinação da  $n$ -nulóclina e à desigualdade (3.3) que nos permite não só excluir imediatamente um dos casos, como também nos facilita o estudo dos demais.

No Capítulo 1, estabelecemos duas relações entre a inclinação das nulóclinas com os elementos da matriz jacobiana, dadas por:

$$f' = -a_{11}/a_{12}, \quad (3.5)$$

$$g' = -a_{21}/a_{22}, \quad (3.6)$$

onde  $f'$  e  $g'$  representam a inclinação da  $n$ - e da  $p$ -nulóclina, respectivamente. Através das igualdades acima, foi possível concluir que se  $f' < 0$ , então o equilíbrio de coexistência é sempre estável, independentemente da forma que a  $p$ -nulóclina assume (Conclusão 1). Isto nos garante a validade das desigualdades (3.1) e (3.2), ou seja, garantimos a existência de um estado homogêneo estacionário estável.

Entretanto, quando passamos a analisar a condição (3.3), supondo ainda  $f' < 0$ , notamos que esta nunca é satisfeita. De fato, se  $f' < 0$ , então obrigatoriamente devemos ter  $a_{11} < 0$ , pois  $a_{12}$  é sempre negativo. Além disso, já havíamos concluído que  $a_{22} < 0$ . Assim, temos  $a_{11} < 0$ ,  $a_{22} < 0$  e  $D > 0$ . Logo,  $Da_{22} + a_{11} < 0$ . Ou seja, se  $f' < 0$ , a desigualdade (3.3) é violada e, portanto, não ocorre instabilidade difusiva. Em outras palavras, segundo o que estudamos na Seção 2.4 do Capítulo 2, se  $a_{11}$  for negativo, então o modelo deixa de ser um sistema ativador-inibidor e, portanto, não exibe instabilidade difusiva.

Este resultado nos isenta de analisar o caso em que  $a \leq 27$ , pois nessa circunstância a  $n$ -nulóclina é sempre decrescente. Mais do que isso, através dele é possível restringir a pesquisa por regiões de instabilidade de Turing: para todos os valores dos parâmetros em que o equilíbrio de coexistência ocorre onde  $f' < 0$ , a condição (3.3) é automaticamente violada, excluindo a possibilidade de formação de padrões.

Portanto, passaremos a analisar os casos em que  $a > 27$ , separando a análise nos mesmos três conjuntos de parâmetros estudados no Capítulo 1:

- Caso 1:  $a = 100$ ,  $c = 1$ ,  $q = 0,9$  e  $e = 0,5$ ,
- Caso 2:  $a = 100$ ,  $c = 1$ ,  $q = 0,1$  e  $e = 0,5$ ,
- Caso 3:  $a = 80$ ,  $c = 0,7$ ,  $q = 0,6$  e  $e = 0,1$ .

Para cada caso, mantidos os parâmetros  $a$ ,  $c$ ,  $q$  e  $e$  fixados, nosso objetivo é o de encontrar regiões para os parâmetros  $b$  e  $D$  em que ocorra a formação de padrões espaciais heterogêneos estáveis. Para tanto, realizamos extensas simulações numéricas em um habitat bidimensional  $\Omega = [0; 12,5] \times [0; 12,5] \subset \mathbb{R}^2$  com fronteiras reflexivas. Para resolver o sistema, discretizamos o modelo no tempo e no espaço utilizando o esquema FTCS (*forward-time central-space*), o qual apresentamos em maior detalhe no Apêndice A. Tomamos como passo do espaço  $\Delta x = \Delta y = 0,25$  e o passo do tempo  $\Delta t = 0,01$ . Todas as simulações foram feitas no *software* Mathematica 10.

## 3.2 CASO 1

No Capítulo 1, ao estudarmos o Caso 1 para o modelo não espacial (1.11), além de encontrarmos intervalos para o parâmetro  $b$  em que o único equilíbrio de coexistência é estável, observamos a existência de ciclos limites estáveis para valores intermediários de  $b$ . Agora, nosso foco está em encontrar regiões para os parâmetros  $b$  e  $D$  de modo que as condições para que ocorra instabilidade de Turing sejam satisfeitas. Além disso, uma vez que o modelo apresenta ciclos limites estáveis para este caso, uma região de Turing-Hopf é esperada.

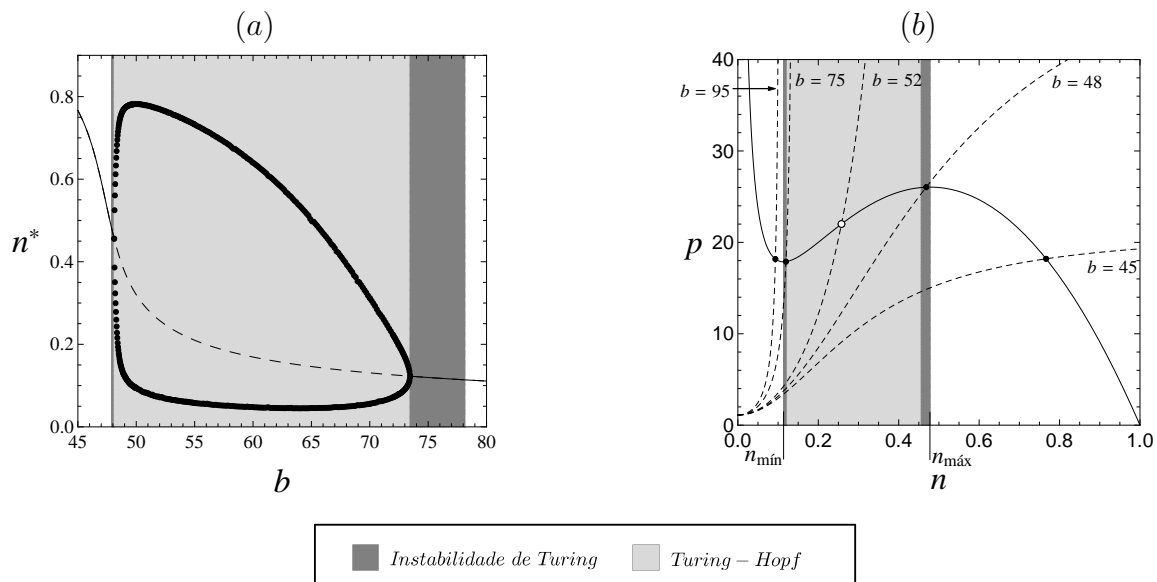
Embora nossa primeira intuição seja a construção imediata de um diagrama bidimensional  $b \times D$  de modo a encontrar as regiões no plano em que as condições (3.1 - 3.4) sejam válidas, é conveniente que façamos, primeiramente, a fim de restringir e facilitar a nossa busca por tais regiões, uma análise mais minuciosa sobre para quais valores de  $b$  é possível que ocorra (ou não) instabilidade de Turing. Tal análise será feita com o auxílio do diagrama de bifurcação para este caso e o plano de fase para diferentes valores de  $b$  (Figura 3.1). Diferente do diagrama da Figura 1.5 do Capítulo 1, desta vez o diagrama de bifurcação apresentado na Figura 3.1a foi dividido em três regiões (branca, cinza escuro e cinza claro), destacando intervalos para o parâmetro  $b$  em que possivelmente ocorra instabilidade de Turing ou uma região de Turing-Hopf. Analisemos, portanto, o que ocorre em cada uma dessas regiões.

Começando para valores de  $b$  na região branca à esquerda da Figura 3.1a ( $45 \leq b \leq 47,91$ ), observamos que o equilíbrio de coexistência é estável com densidades altas de presas  $e$ , à medida que aumentamos  $b$ , a densidade diminui. Para estes valores de  $b$ , o equilíbrio ocorre em uma região em que a  $n$ -nuloclina é decrescente (a Figura 3.1b apresenta um exemplo do plano de fase para  $b = 45$ ). Embora este equilíbrio seja estável nesta região (Capítulo 1), pelo que argumentamos na introdução deste capítulo, a condição (3.3) é violada e a possibilidade da existência de instabilidade difusiva é descartada. Isto irá ocorrer até que o equilíbrio atinja o máximo local da  $n$ -nuloclina, para  $b \cong 47,91$ .

Situação semelhante ocorre para valores altos de  $b$ , de modo que o equilíbrio de coexistência novamente está em uma região em que a  $n$ -nuloclina é decrescente. Desta vez, isto ocorre a partir do momento em que o equilíbrio atinge o mínimo local da  $n$ -nuloclina, para  $b \cong 78,24$  (a Figura 3.1b mostra um exemplo do plano de fase para  $b = 95$ ). Concluimos, assim, que se  $b \leq 47,91$  ou  $b \geq 78,24$ , então o equilíbrio de coexistência

ocorre em uma região em que a  $n$ -nulóclina é decrescente e, portanto, o modelo não apresenta instabilidade de Turing, já que a condição (3.3) não é satisfeita. Estas regiões estão representadas em branco no diagrama de bifurcação e no plano de fase da Figura 3.1.

Figura 3.1: (a) Diagrama de bifurcação para a população de presas em relação ao parâmetro  $b$ , para  $45 < b < 80$ . A linha contínua (tracejada) indica o equilíbrio de coexistência estável (instável). Os círculos pretos representam a densidade máxima e mínima de presas ao longo do ciclo limite estável. (b) Plano de fase para diferentes valores de  $b$ . A linha contínua (tracejada) é o gráfico da  $n$ -nulóclina ( $p$ -nulóclina). Os círculos pretos (brancos) indicam o equilíbrio de coexistência estável (instável). Os valores  $n_{mín}$  e  $n_{máx}$  representam as abscissas dos pontos de mínimo e máximo local da  $n$ -nulóclina, respectivamente. Para ambas as imagens, segue a mesma legenda para as regiões em branco, cinza claro e cinza escuro.



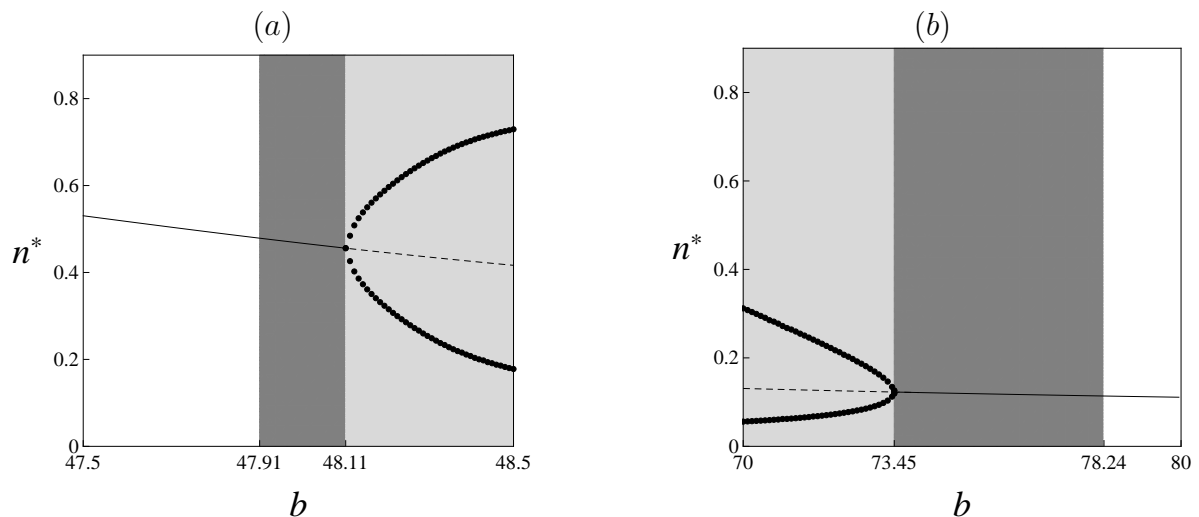
Passemos, agora, a analisar o intervalo do parâmetro  $b$  em que o equilíbrio de coexistência ocorre em uma região em que a  $n$ -nulóclina é crescente ( $n_{mín} < n^* < n_{máx}$ ). Como comentamos anteriormente, já sabemos que o equilíbrio atinge o máximo local da  $n$ -nulóclina para  $b \cong 47,91$ . Entretanto, encontramos um pequeno intervalo para o parâmetro  $b$  acima do valor 47,91 ( $47,91 \lesssim b \lesssim 48,11$ ) em que o equilíbrio de coexistência ocorre em uma região da  $n$ -nulóclina crescente e, mesmo assim, é estável. Deste modo, pela equação (3.5),  $a_{11}$  é positivo e, portanto, existe determinado intervalo para o parâmetro  $D$  em que a desigualdade (3.3) é satisfeita. Isto sugere a possibilidade de existência de uma região de instabilidade difusiva. A Figura 3.1b mostra um exemplo do plano de fase para  $b$  exatamente nesta região ( $b = 48$ ).

Por conseguinte, verificamos se o mesmo poderia ocorrer para valores de  $b$  abaixo de 78,24 (quando o equilíbrio atinge o mínimo local da  $n$ -nulóclina). De fato, encontramos

um intervalo de  $b$  relativamente maior ( $73,45 \lesssim b \lesssim 78,24$ ) em que o equilíbrio de coexistência é estável e ocorre onde a  $n$ -nulóclina é crescente, de modo que a condição (3.3) possa novamente ser válida para determinados valores do parâmetro  $D$ . A Figura 3.1b mostra um exemplo de nulóclinas no plano de fase para  $b$  nesta região ( $b = 75$ ).

Concluimos, portanto, que para  $47,91 \lesssim b \lesssim 48,11$  ou  $73,45 \lesssim b \lesssim 78,24$ , além do equilíbrio ser estável, a desigualdade (3.3) é satisfeita para determinados valores do parâmetro  $D$  e, portanto, há possibilidade de ocorrer instabilidade de Turing nestes intervalos. As regiões em cinza escuro do diagrama de bifurcação e do plano de fase da Figura 3.1 representam estas regiões. A Figura 3.2 destaca estas regiões no diagrama de bifurcação.

Figura 3.2: As imagens (a) e (b) apresentam, em detalhe, o diagrama da Figura 3.1a para  $47,5 < b < 48,5$  e  $70 < b < 80$ , respectivamente.



Por fim, para  $48,11 \lesssim b \lesssim 73,45$ , o equilíbrio de coexistência é instável e um ciclo limite estável surge em torno dele. Nesta região, representada em cinza claro na Figura 3.1, embora o equilíbrio seja instável, a desigualdade (3.3) é satisfeita para determinados valores de  $D$ , sugerindo uma possível região de Turing-Hopf.

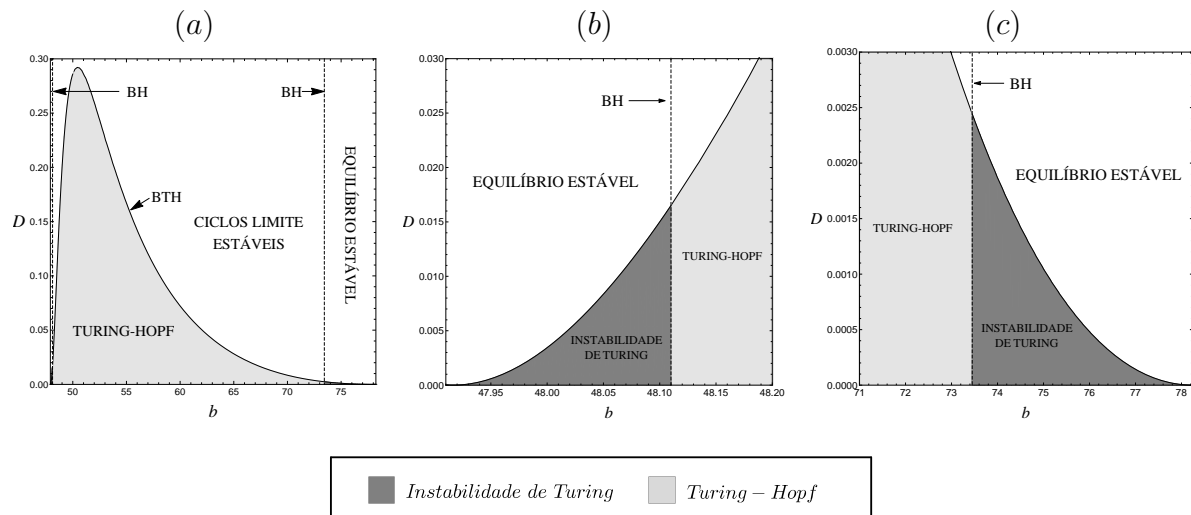
Através desta análise mais cuidadosa que acabamos de fazer, conseguimos restringir o intervalo para o parâmetro  $b$  em que há a possibilidade da ocorrência de instabilidade de Turing ou de uma região de Turing-Hopf. Na verdade, o que fizemos até então foi analisar para quais valores de  $b$  as condições (3.1 - 3.3) são válidas, restando satisfazer apenas a desigualdade (3.4). O próximo passo é, finalmente, a construção do diagrama  $b \times D$ , para  $47,91 \lesssim b \lesssim 78,24$ . Neste ponto, o leitor poderia questionar se não existe uma restrição para os valores de  $D$  tal qual encontramos para  $b$ . Ora, pelo que argumentamos na Seção



2.4 do Capítulo 2, o coeficiente de difusão dos predadores deve ser maior que o das presas ( $D_2 > D_1$ ) para que ocorra instabilidade de Turing. Portanto, uma vez que  $D = D_1/D_2$ , a única condição que podemos inferir é  $0 < D < 1$ .

Juntando todos os dados que coletamos até agora, construímos o diagrama  $b \times D$  e destacamos cada uma das regiões que estudamos anteriormente (Figura 3.3a). Observamos a existência de uma região de instabilidade de Turing (em cinza escuro) quase que imperceptível nas extremidades do diagrama. Para valores de  $b$  e  $D$  tomados dentro desta região, as desigualdades (3.1 - 3.4) são todas satisfeitas, garantindo a formação de padrões espaciais heterogêneos estáveis no modelo. As Figuras 3.3b e 3.3c mostram estas regiões em detalhes. Por outro lado, para valores de  $b$  e  $D$  tomados na região em cinza claro, pelo menos uma das condições (3.1) ou (3.2) é violada (já que o equilíbrio de coexistência é instável), mas as desigualdades (3.3) e (3.4) são ainda satisfeitas, o que caracteriza uma região de Turing-Hopf.

Figura 3.3: Região de instabilidade de Turing (cinza escuro) e Turing-Hopf (cinza claro) no plano  $b \times D$ . As linhas pontilhadas indicam uma bifurcação de Hopf (onde o equilíbrio de coexistência perde sua estabilidade dando lugar a soluções periódicas). A Figura (a) apresenta o diagrama para  $47,91 < b < 78,24$ , enquanto que as Figuras (b) e (c) apresentam o diagrama para  $47,91 < b < 48,20$  e  $71 < b < 78,24$ , respectivamente. BH: Bifurcação de Hopf; BTH: Bifurcação de Turing-Hopf.



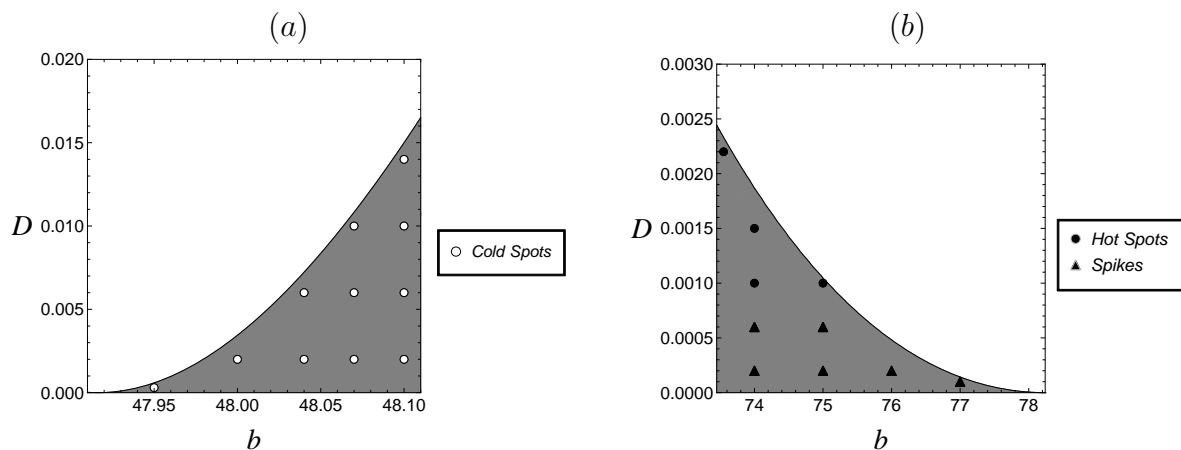
Por fim, é importante ressaltar que estas regiões em cinza escuro e cinza claro nos diagramas da Figura 3.3 estão intimamente relacionadas com as que destacamos no diagrama de bifurcação e no plano de fase da Figura 3.1. Na verdade, todas as nossas hipóteses em relação aos intervalos do parâmetro  $b$  em que poderia ocorrer instabilidade de Turing ou uma região de Turing-Hopf foram confirmadas.

Agora que já construímos o diagrama da Figura 3.3a, vamos tomar valores de  $b$  e  $D$  no interior de cada uma das regiões que encontramos e analisar o comportamento espacial do modelo. A fim de garantir uma análise mais completa, para cada região tomamos diversos valores de  $b$  e  $D$  e caracterizamos (nos diagramas, de acordo com as legendas) cada ponto correspondente com o tipo de padrão encontrado. Além disso, para cada simulação, rodamos um número suficiente de iterações até termos certeza de que um padrão heterogêneo estável fosse atingido. Para todas as simulações realizadas para este caso, tomamos como condição inicial uma perturbação aleatória de até 10% em torno do equilíbrio.

### 3.2.1 Região de Instabilidade de Turing

Iniciaremos analisando a região de instabilidade de Turing. Em ambas as regiões de bifurcação de Turing (Figura 3.4), garantimos a existência de um estado homogêneo estacionário estável (desigualdades (3.1) e (3.2)) e, ao aplicarmos uma pequena perturbação heterogênea em torno deste equilíbrio, espera-se a formação de um padrão heterogêneo estável (desigualdades (3.3) e (3.4)).

Figura 3.4: Diversos valores de  $b$  e  $D$  tomados no interior das regiões de instabilidade de Turing (cinza escuro). Na região ilustrada em (a), foram encontrados padrões do tipo *Cold Spots*. Por outro lado, na região ilustrada em (b), padrões do tipo *Hot Spots* e *Spikes* foram observados.



Para parâmetros na região ilustrada na Figura 3.4a, observamos o aparecimento de padrões do tipo *Cold Spots*. Este tipo de configuração espacial se caracteriza por apresentar áreas isoladas com baixas concentrações da população, enquanto que nas demais regiões do habitat a população se mantém em níveis mais altos. As Figuras 3.5 e 3.6 apre-

sentam, respectivamente, a distribuição espacial de presas e predadores para  $b = 48,07$  e  $D = 0,002$  em diversas gerações. Observe que os *cold spots* aparecem nas mesmas regiões do habitat para ambas as espécies, de modo que a distribuição espacial entre elas é semelhante.

Há, porém, uma característica na configuração espacial dos predadores que está de acordo com a hipótese deste ser generalista. O gráfico da Figura 3.7 mostra um corte na linha central do habitat passando exatamente por dentro de um *cold spot*. É possível observar que a densidade de presas no interior do *cold spot* é próxima de zero, enquanto que, na mesma região, a população de predadores permanece em níveis altos. Creditamos esta diferença de comportamento à fonte de alimento alternativa que o predador possui, garantindo a este permanecer em densidades mais altas mesmo na ausência das presas. Este comportamento foi observado em todas as simulações realizadas.

Figura 3.5: Distribuição espacial de presas nos tempos  $t = 0$ ,  $t = 30$ ,  $t = 50$ ,  $t = 60$ ,  $t = 1000$  e  $t = 2000$ , de (a) a (f), respectivamente, para  $b = 48,07$  e  $D = 0,002$ .

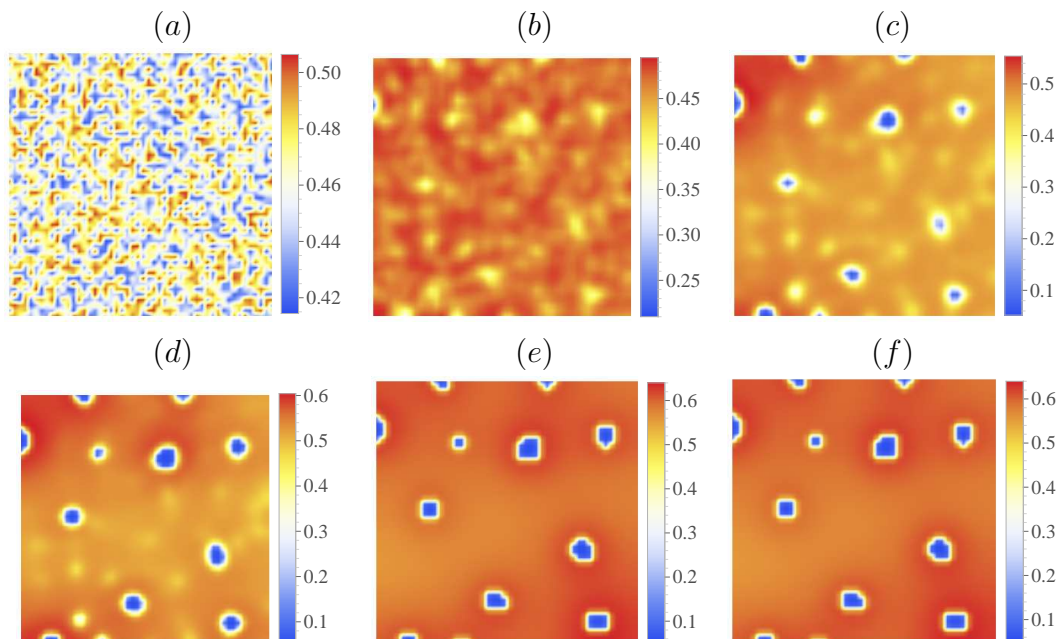


Figura 3.6: Distribuição espacial de predadores nos tempos  $t = 0$ ,  $t = 30$ ,  $t = 50$ ,  $t = 60$ ,  $t = 1000$  e  $t = 2000$ , de (a) a (f), respectivamente, para  $b = 48,07$  e  $D = 0,002$ .

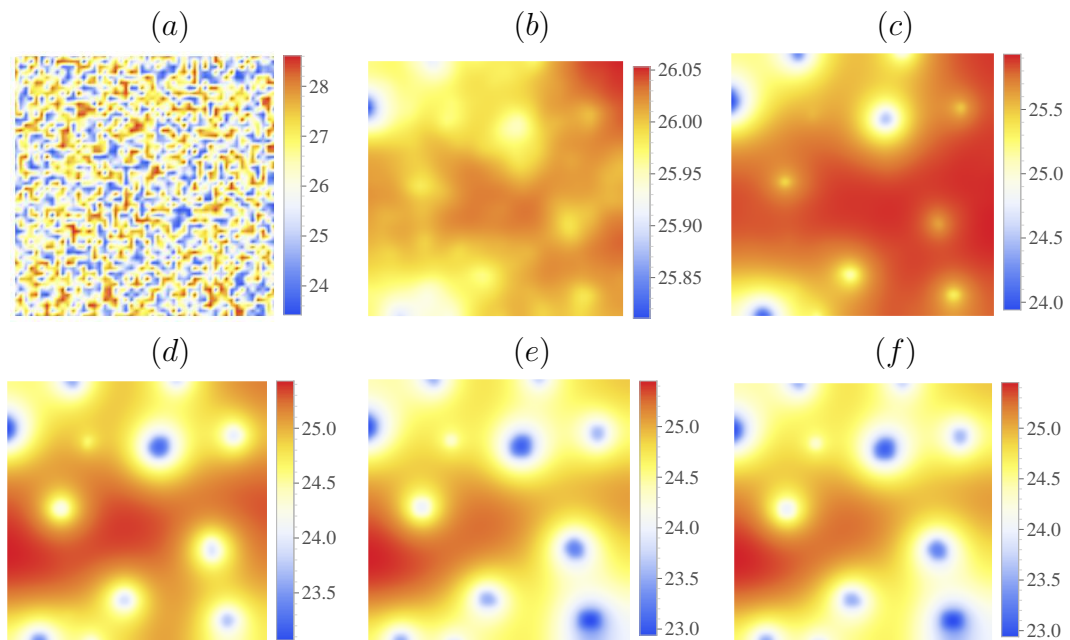
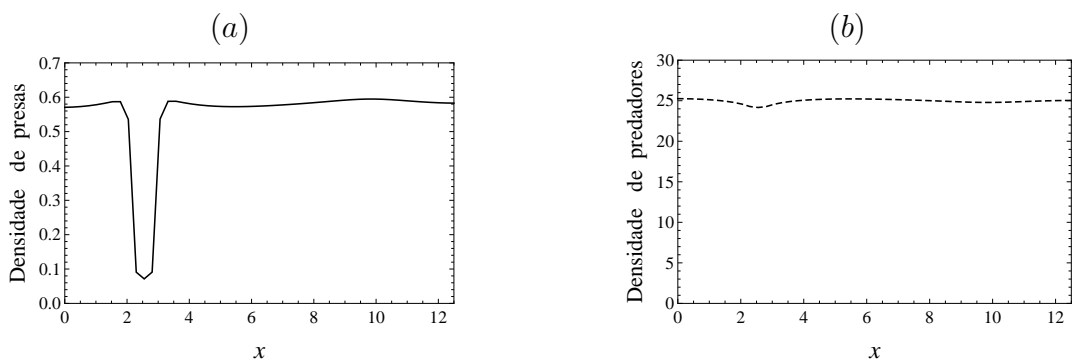
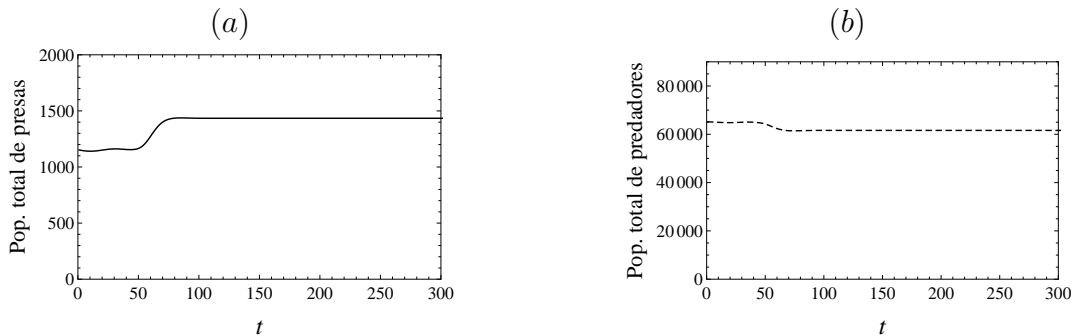


Figura 3.7: Densidade populacional na linha central do habitat no tempo  $t = 2000$ . Em (a), a linha contínua representa a densidade de presas, enquanto que em (b), a linha tracejada representa a densidade de predadores. Em ambos os gráficos, nas proximidades da coordenada  $x = 2,5$ , observamos uma queda na população caracterizando um *cold spot*.



A Figura 3.8 apresenta a população total de presas (linha contínua) e predadores (linha tracejada) ao longo do tempo. Um olhar mais de perto nas primeiras gerações revela uma característica interessante da dinâmica. Observamos que, aproximadamente a partir do tempo  $t = 60$ , a população total de presas cresce rapidamente para um novo valor, enquanto que a população total de predadores tem um decréscimo. É aproximadamente neste intervalo de tempo em que tem início a formação dos *cold spots* (Figura 3.5d e Figura 3.6d), modificando significativamente a distribuição espacial de ambas as espécies.

Figura 3.8: População total de presas (linha contínua) e predadores (linha tracejada) ao longo do tempo. Em (a) e (b), população total de presas e predadores, respectivamente, nas primeiras gerações.



Por sua vez, na região de instabilidade de Turing ilustrada na Figura 3.4b, observamos um comportamento diferente do anterior. Para determinadas combinações dos parâmetros no interior da região, houve a formação de *Hot Spots* para as presas, caracterizados pela formação de áreas isoladas com maior concentração de indivíduos. Ainda, para menores valores de  $D$ , notamos formação de picos de alta densidade populacional distribuídos de maneira irregular por todo habitat, enquanto que nas demais regiões a população permanece em níveis mais baixos. À primeira vista, o padrão formado parece ser também do tipo *Hot Spots*. Entretanto, acreditamos ser mais razoável classificá-lo como *Spikes* devido aos picos observados. Este tipo de padrão já havia sido observado por Rodrigues et al. (2011) em um modelo presa-predador discreto para uma região dos parâmetros de instabilidade difusiva.

A Figura 3.9 apresenta a distribuição espacial de presas para quatro diferentes pontos tomados no interior da região de instabilidade de Turing ilustrada na Figura 3.4b. Enquanto que as presas estão mais presentes no interior dos picos ou dos *hot spots*, os predadores permanecem distribuídos quase que uniformemente por todo habitat, embora sejam levemente mais abundantes nas regiões em que há maior densidade de presas. Omitimos a distribuição espacial dos predadores justamente por não ficar visível este comportamento, mas nas Figuras 3.10 e 3.11 apresentamos os gráficos da densidade de presas e predadores correspondentes à distribuição espacial apresentada na Figura 3.9a e 3.9d, respectivamente.

Figura 3.9: Distribuição espacial de presas no tempo  $t = 1000$  para  $b = 74$  e (a)  $D = 0,0002$ ; (b)  $D = 0,0006$ ; (c)  $D = 0,001$ ; (d)  $D = 0,0015$ .

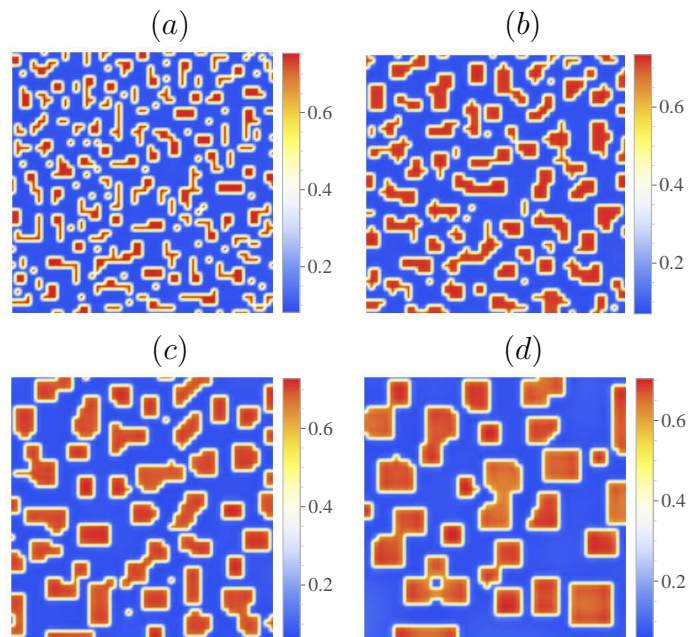


Figura 3.10: Gráficos da densidade de (a) presas e (b) predadores para  $b = 74$ ,  $D = 0,0002$  no tempo  $t = 1000$ .

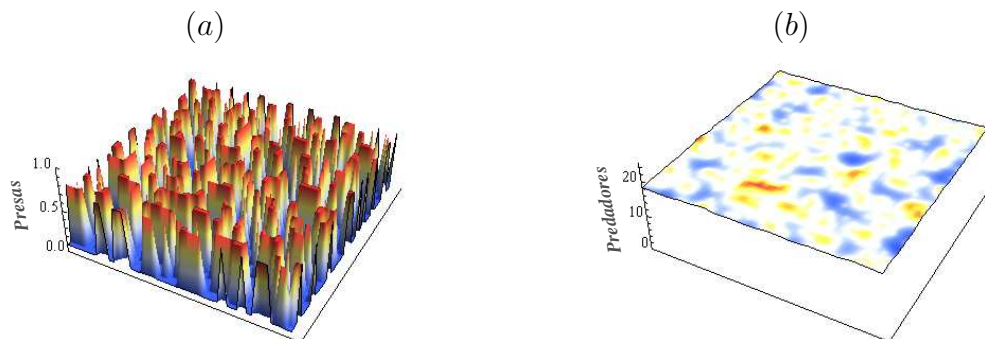
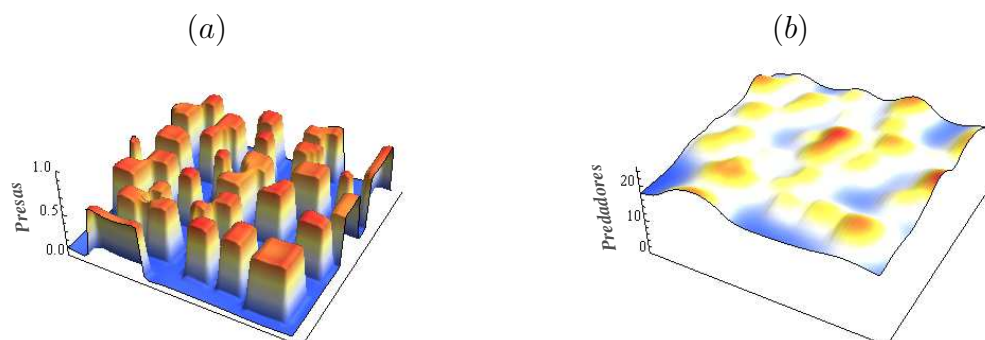


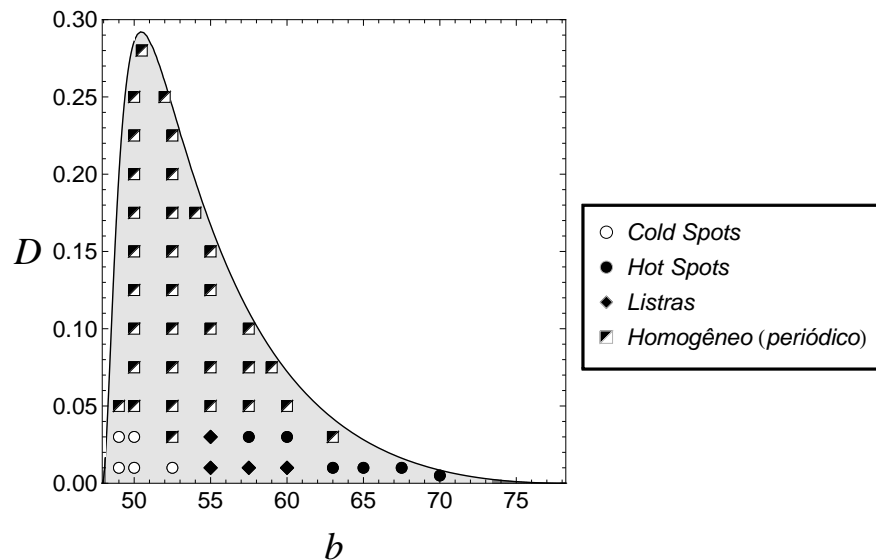
Figura 3.11: Gráficos da densidade de (a) presas e (b) predadores para  $b = 74$  e  $D = 0,0015$ .



### 3.2.2 Região de Turing-Hopf

Por fim, vamos analisar a região de Turing-Hopf encontrada. A Figura 3.12 mostra todos os pontos tomados dentro desta região, de modo que é possível observar o aparecimento de diferentes tipos de padrão. Fixado  $D = 0,01$ , para valores baixos de  $b$  há a formação de *Cold Spots* e, à medida que aumentamos  $b$ , passamos por uma transição de *Cold Spots* para padrões do tipo Listras e, por fim, de Listras para *Hot Spots*. A Figura 3.13 mostra a configuração espacial final para todos os pontos em que  $D = 0,01$ .

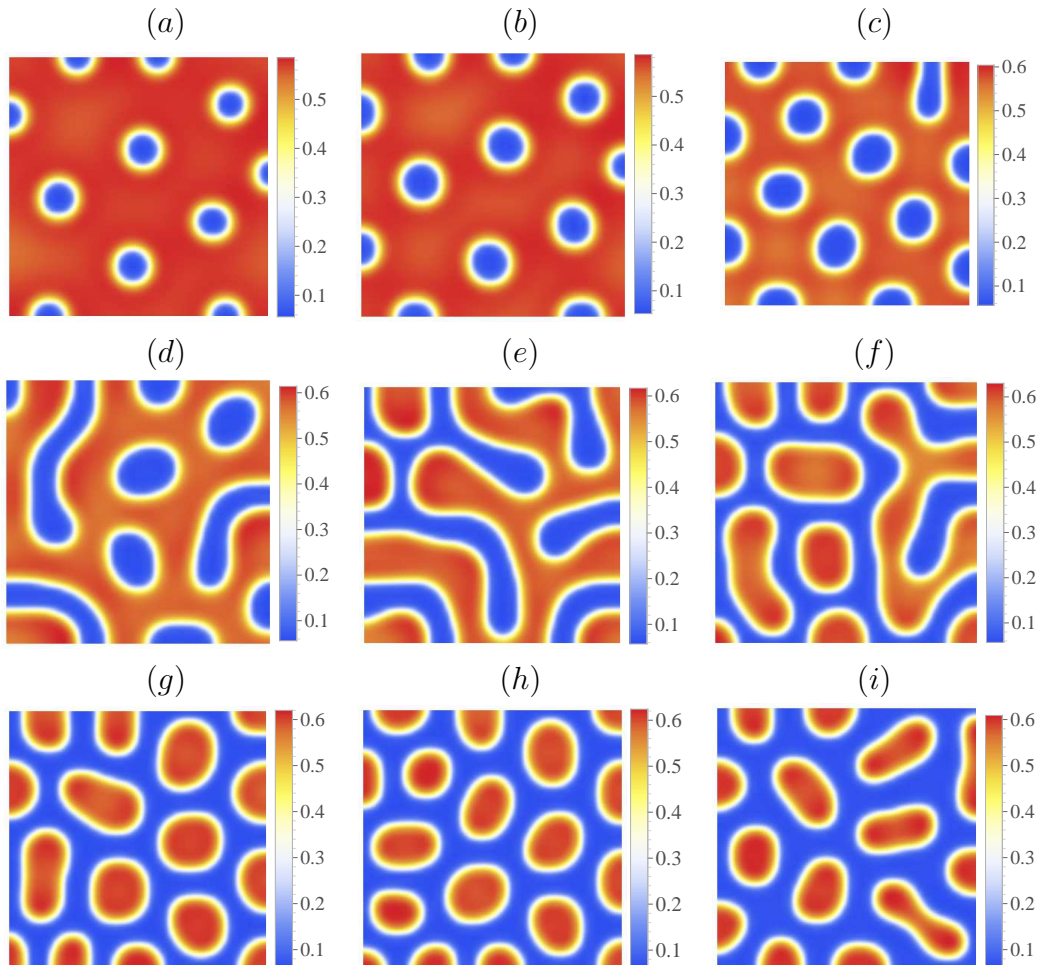
Figura 3.12: Pontos tomados no interior da região de Turing-Hopf (cinza claro).



Uma das características desta região é a de não termos a garantia de que sempre haverá a formação de padrões heterogêneos estáveis para pontos tomados no seu interior. Observamos isto quando tomamos pontos para valores maiores de  $D$ . Nestes casos, ambas as espécies (após certo tempo decorrido) distribuem-se de forma homogênea por todo o habitat. Entretanto, este estado não é estável, de modo que a população possui um comportamento oscilatório no tempo e uniforme no espaço. Ao analisarmos a população total em um ponto, observamos que os valores obtidos são exatamente aqueles atingidos no ciclo limite encontrado no modelo sem difusão. Baurmann et al. (2007) observaram comportamento semelhante a este para o modelo presa-predador de Rosenzweig-McArthur com difusão em uma região de Turing-Hopf. Porém, eles apenas comentam que as populações permanecem homogêneas distribuídas no habitat e constantes, de modo que não há oscilações periódicas.



Figura 3.13: Distribuição espacial de presas para valores dos parâmetros no interior da região de Turing-Hopf. (a)  $b = 49$ ; (b)  $b = 50$ ; (c)  $b = 52,5$ ; (d)  $b = 55$ ; (e)  $b = 57,5$ ; (f)  $b = 60$ ; (g)  $b = 63$ ; (h)  $b = 65$ ; (i)  $b = 67,5$ . Para todas as simulações fixamos  $D = 0,01$ .



Para verificar este comportamento oscilatório no tempo e homogêneo no espaço, construímos um tipo de gráfico que relaciona o plano de fase com a densidade de indivíduos em cada ponto do domínio. Vamos, a seguir, explicar a sua construção.

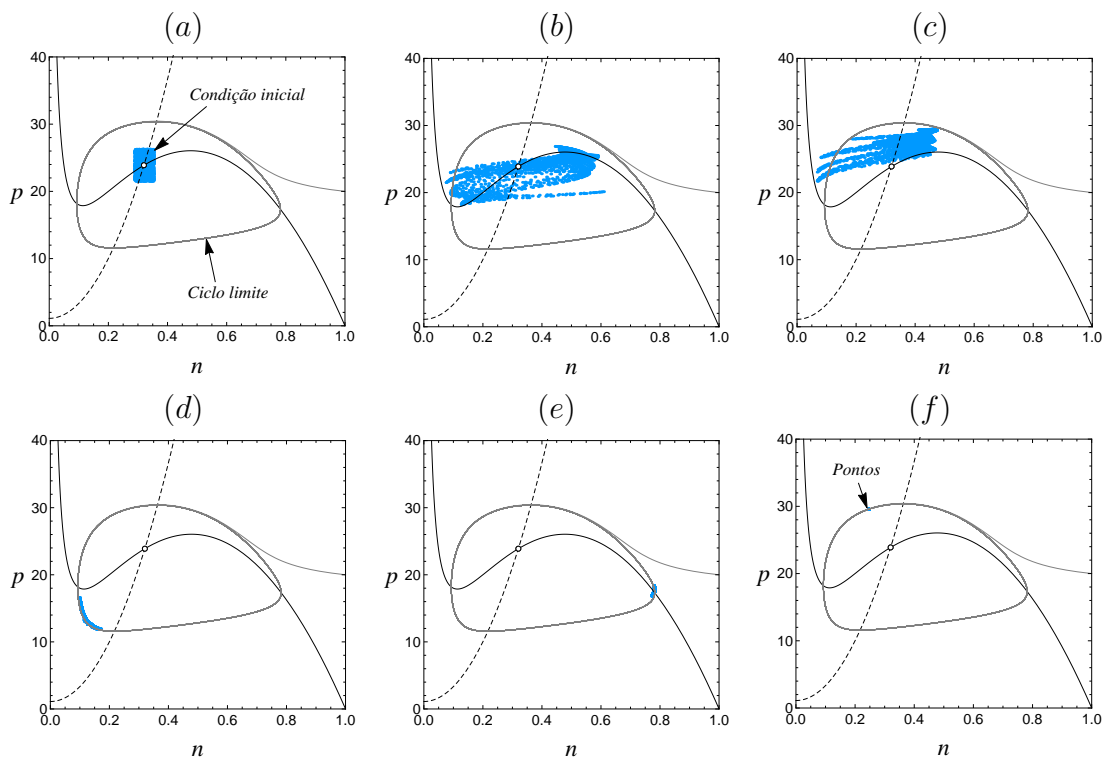
Seja  $(n(t), p(t))_{i,j}$  o par ordenado que indica a densidade de presas ( $n$ ) e predadores ( $p$ ) no ponto da discretização  $(i, j)$ , com  $1 \leq i, j \leq 50$ , no tempo  $t$ . Para cada  $t$ , plotamos os pares  $(n(t), p(t))_{i,j}$  no plano de fase. Como o habitat está discretizado em um total de 2500 pontos, então para cada iteração, 2500 pontos são plotados no plano de fase.

A Figura 3.14 mostra estes gráficos para diferentes tempos, fixados  $b = 50$  e  $D = 0,05$  no interior da região de Turing-Hopf. Nestes gráficos, cada ponto azul representa a densidade populacional em um ponto do domínio. Em  $t = 0$  (Figura 3.14a), os pontos azuis estão agrupados em torno do equilíbrio instável, o que ilustra a perturbação de no máximo 10% em torno do equilíbrio. À medida que o tempo passa, os pontos azuis



se espalham pelo plano de fase, representando a variação da densidade populacional de presas e predadores em cada ponto do domínio (Figura 3.14b e c). Para valores de  $t$  ainda maiores, os pontos azuis começam a se agrupar nos valores do ciclo limite estável previsto no modelo local (Figura 3.14d e e). Por fim, todos os pontos azuis assumem coordenadas iguais e permanecem oscilando segundo a trajetória do ciclo limite (Figura 3.14f). Quando isto ocorre, ambas as espécies estão distribuídas homogeneamente por todo o habitat, mas oscilam periodicamente assumindo os valores do ciclo limite estável.

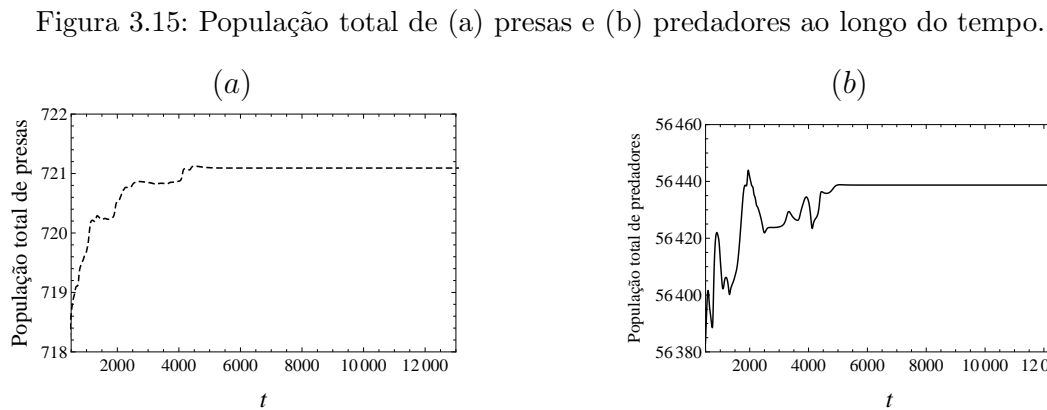
Figura 3.14: Plano de fase com a densidade de presas e predadores (pontos em azul) em cada ponto do domínio em (a)  $t = 0$ , (b)  $t = 50$ , (c)  $t = 100$ , (d)  $t = 140$ , (e)  $t = 150$  e (f)  $t = 350$ , com  $b = 50$  e  $D = 0,05$ . A linha contínua (tracejada) representa a  $n$ -nulóclina ( $p$ -nulóclina). A linha em cinza representa uma solução do sistema sem movimentação.



Através destes gráficos, é possível verificar a variação da densidade populacional ao longo do tempo em todos os pontos do habitat em um único plano. Em outras palavras, conseguimos analisar o comportamento local e global ao mesmo tempo. Podemos, assim, concluir que presa e predador oscilam de maneira homogênea e periódica assumindo exatamente os valores do ciclo limite estável previsto no modelo local. Falaremos mais sobre estes gráficos no Caso 2.

Além disso, observamos que na região de Turing-Hopf o sistema leva mais tempo

para chegar a um padrão heterogêneo estável do que numa região de instabilidade de Turing, de modo que a população total possui longos transientes antes de se estabilizar. A Figura 3.15 mostra a população total em relação ao tempo para o padrão da Figura 3.13h.



Por fim, embora não conseguimos obter uma justificativa analítica para os diferentes comportamentos encontrados (*Cold Spots*, *Hot Spots*, Listras e Homogêneo periódico no tempo), sugerimos que o valor de  $D$ , para pontos dentro da região de Turing-Hopf, deve ser suficientemente pequeno para que ocorra a formação de padrões. Em outras palavras, como  $D = D_1/D_2$ , o predador deve se movimentar muito mais rápido do que a presa para que ocorra a formação de padrões heterogêneos estáveis em uma região de Turing-Hopf.

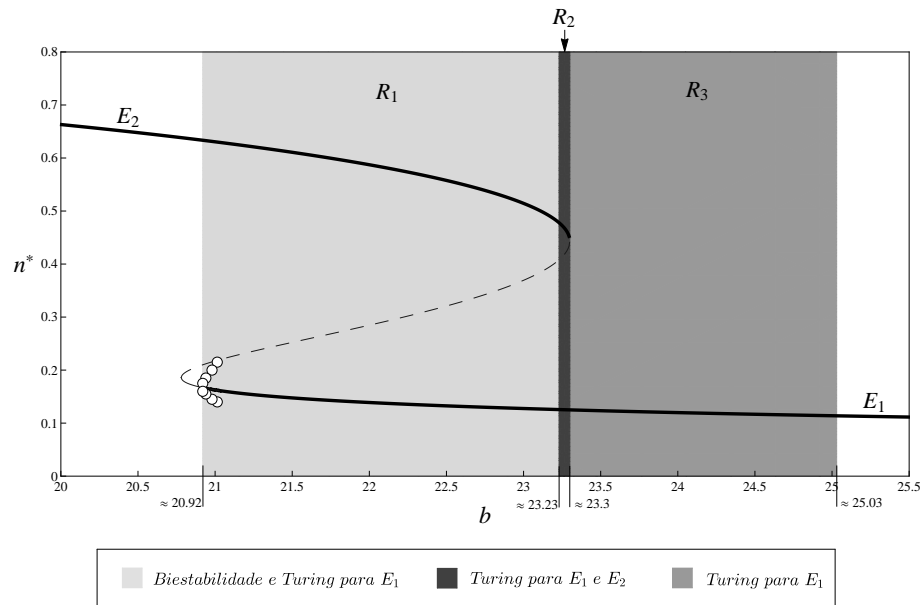
### 3.3 CASO 2

No Capítulo 1, ao estudarmos o Caso 2, verificamos que o modelo local (1.11) apresenta biestabilidade para  $20,92 \lesssim b \lesssim 23,3$ . Isto significa que, para o modelo com difusão, existem dois estados estacionários homogêneos estáveis que podem dar origem a padrões heterogêneos estáveis quando sujeitos a pequenas perturbações. Surge, assim, a curiosidade não só sobre o tipo de padrão que pode emergir do sistema em uma região de biestabilidade, mas também sobre os efeitos que um equilíbrio pode ter sobre o outro e a maneira como afeta a distribuição espacial resultante.

Cabe ressaltar que não há garantia alguma de que, para valores dos parâmetros em que ocorre biestabilidade, padrões heterogêneos estáveis podem ser observados, mesmo satisfazendo todas as condições da instabilidade difusiva. Portanto, realizamos diversas simulações numéricas a fim de verificar o comportamento do sistema neste caso.

Começamos observando o diagrama de bifurcação para o Caso 2, dando destaque às regiões em que as condições (3.1 - 3.4) podem ou não ser satisfeitas. A Figura 3.16 ilustra o diagrama de bifurcação em relação ao parâmetro  $b$ , onde pode ser observado que para um intervalo de  $b$ , o sistema exibe biestabilidade. A partir de agora, denotaremos por  $E_1$  o equilíbrio de coexistência estável para baixas densidades de presas e de  $E_2$  para altas densidades de presas.

Figura 3.16: Diagrama de bifurcação para a população de presas em relação ao parâmetro  $b$ , para  $20 < b < 25,5$ . As linhas contínuas espessas representam os equilíbrios estáveis, enquanto que a linha mais fina representa o equilíbrio instável. A linha tracejada indica o equilíbrio de sela. Além disso, os círculos representam os valores máximos e mínimos da população de presas no ciclo limite instável.

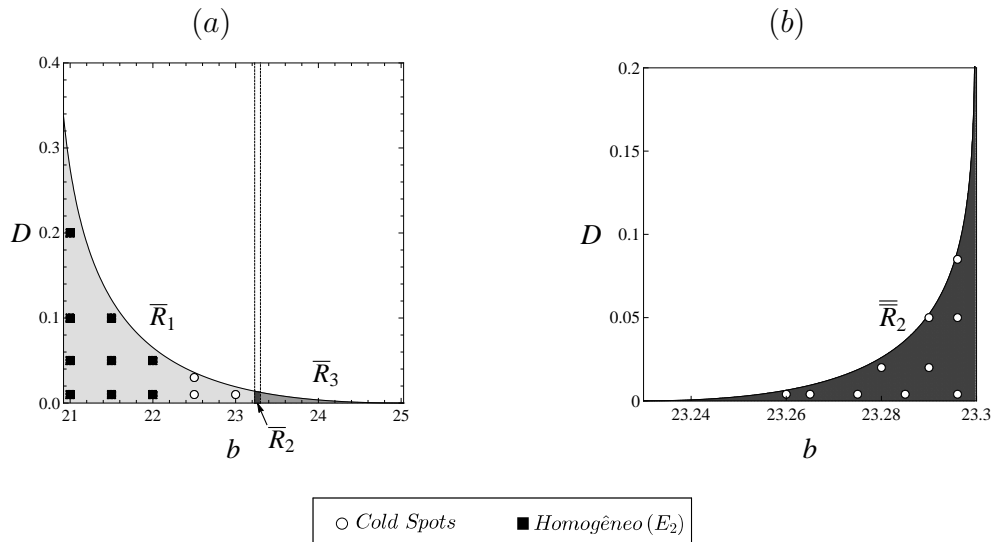


Para  $b \lesssim 20,92$ , apenas o equilíbrio  $E_2$  é estável, localizado onde a  $n$ -nulóclina tem inclinação negativa e, portanto, a desigualdade (3.3) não é satisfeita. Para  $20,92 \lesssim b \lesssim 23,23$  (intervalo  $R_1$ ), o modelo apresenta biestabilidade, mas as condições de instabilidade difusiva só são satisfeitas para o equilíbrio  $E_1$ . Isto acontece porque  $E_2$  ainda ocorre onde a  $n$ -nulóclina é decrescente. Quando  $23,23 \lesssim b \lesssim 23,3$ , todas as condições de instabilidade difusiva são satisfeitas para ambos os equilíbrios (intervalo  $R_2$ ). Para  $23,3 \lesssim b \lesssim 25,03$ , o modelo exibe apenas o equilíbrio  $E_1$  e as condições de instabilidade difusiva são satisfeitas. Por fim, para  $b \gtrsim 25,03$ , o equilíbrio  $E_1$  ocorre onde a  $n$ -nulóclina tem inclinação negativa, violando novamente a condição (3.3).

Uma vez que o modelo exibe biestabilidade, aplicamos a condição (3.4) para construir dois diagramas  $b \times D$ : um para  $E_1$  e outro para  $E_2$ . Para cada intervalo  $R_i$  ( $i = 1, 2, 3$ )

de  $b$  (Figura 3.16 em que as condições de Turing são satisfeitas, obtemos, no espaço de parâmetros  $b \times D$ , uma região  $\bar{R}_i$  para o equilíbrio  $E_1$  e  $\bar{\bar{R}}_i$  para o equilíbrio  $E_2$ . A Figura 3.17 apresenta os diagramas que mostram também os pontos para os quais foram realizadas simulações numéricas e identificados na legenda de acordo com o tipo de padrão observado. Em particular, as regiões  $\bar{R}_2$  e  $\bar{R}_3$  para o equilíbrio  $E_1$  (Figura 3.17a) são relativamente pequenas e, por isso, os pontos tomados no interior de cada uma delas não estão plotados no diagrama.

Figura 3.17: (a) Diagrama  $b \times D$  para o equilíbrio  $E_1$ . O diagrama está dividido nas mesmas regiões da Figura 3.16. (b) Diagrama  $b \times D$  para o equilíbrio  $E_2$ . As condições de instabilidade difusiva para  $E_2$  são satisfeitas apenas na região  $\bar{\bar{R}}_2$  e, por isso, apenas esta é mostrada no diagrama. Em (a) e (b), também estão destacados os pontos tomados no interior de cada região, seguindo a respectiva legenda conforme a distribuição espacial observada.



Nas próximas subseções, apresentamos a distribuição espacial das presas para  $b$  e  $D$  tomados no interior de cada uma das regiões.

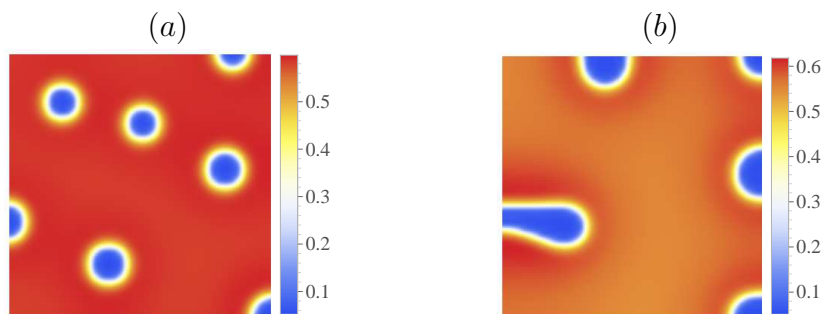
### 3.3.1 Equilíbrio $E_1$

#### Região $\bar{R}_1$

A região  $\bar{R}_1$  corresponde a valores dos parâmetros  $b$  e  $D$  em que ocorre biestabilidade e há instabilidade de Turing para  $E_1$ . Para as simulações realizadas com valores de  $b$  e  $D$  no interior da região  $\bar{R}_1$ , consideramos uma perturbação de no máximo 10% em torno de  $E_1$ .

Para todos os pontos tomados no interior desta região, foram observados dois comportamentos distintos. Para valores mais altos de  $b$  próximos à região  $\overline{R}_2$ , há a formação de padrões do tipo *cold spots* (Figura 3.18).

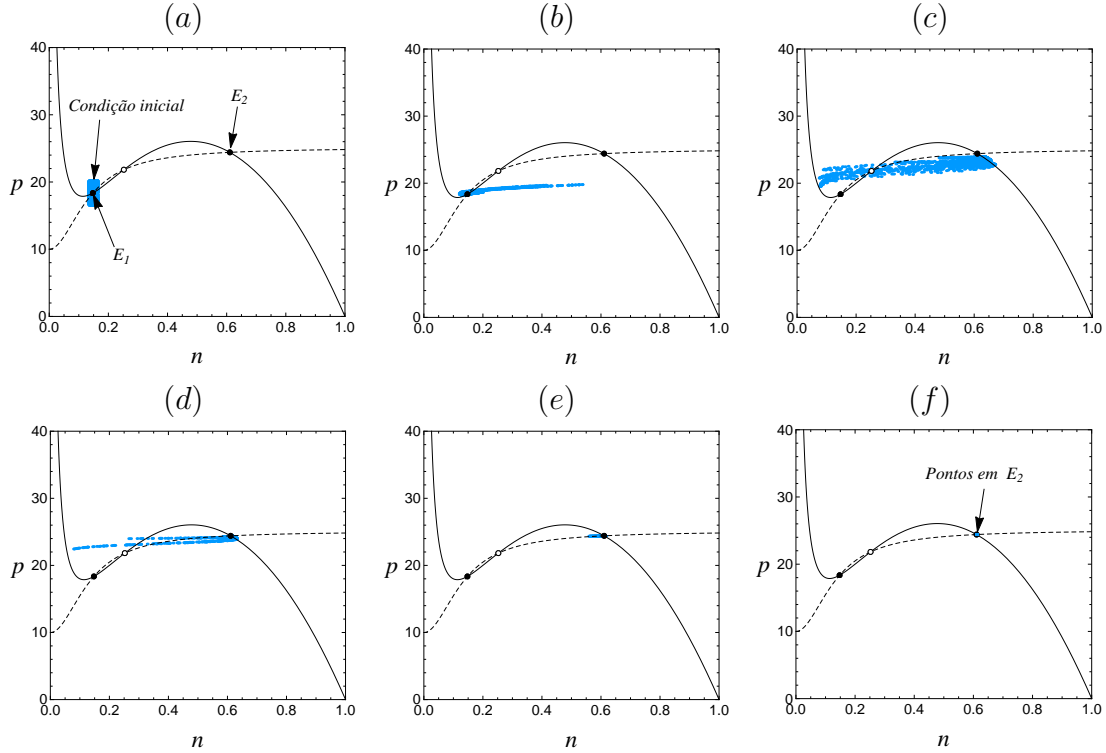
Figura 3.18: Distribuição espacial de presas para parâmetros na região  $\overline{R}_1$  no tempo  $t = 5000$ . (a)  $b = 22,5$  e  $D = 0,01$ ; (b)  $b = 23$  e  $D = 0,01$ .



Para valores mais baixos de  $b$  no intervalo  $(21; 23, 23)$ , o sistema converge para o equilíbrio  $E_2$ , de modo que os indivíduos ficam distribuídos de maneira homogênea por todo habitat. Isto revela um comportamento interessante da dinâmica do modelo com movimentação. Para valores adequados de  $b$  e  $D$ , ao tomar uma pequena perturbação em torno de  $E_1$ , o sistema “salta” para  $E_2$ , quebrando o fenômeno de histerese, antes observado para o modelo não-espacial. Na ausência de dispersão, o sistema só retornaria do equilíbrio  $E_1$  para o equilíbrio  $E_2$  para  $b \lesssim 20,92$ . No entanto, ao incluir a dispersão, o salto para  $E_2$  é possível mesmo para  $20,92 \lesssim b \lesssim 22$  e condição inicial na bacia de atração de  $E_1$ .

Podemos verificar este comportamento através dos gráficos que relacionam o plano de fase com a densidade populacional em cada ponto do habitat (Figura 3.19). Cada ponto azul representa um ponto do domínio. Para  $t = 0$ , os pontos estão agrupados em torno do equilíbrio  $E_1$  (perturbação de no máximo 10%). Na ausência da dispersão, todos os pontos convergiriam para  $E_1$ . Entretanto, ao incluir a dispersão, os pontos convergem para o equilíbrio  $E_2$ , mesmo em uma região de instabilidade difusiva para  $E_1$ .

Figura 3.19: Plano de fase com a densidade de presas e predadores (pontos em azul) em cada ponto do domínio em (a)  $t = 0$ , (b)  $t = 60$ , (c)  $t = 100$ , (d)  $t = 120$ , (e)  $t = 140$  e (f)  $t = 200$ , com  $b = 21,5$  e  $D = 0,05$ . A linha contínua (tracejada) representa a  $n$ -nulóclina ( $p$ -nulóclina).

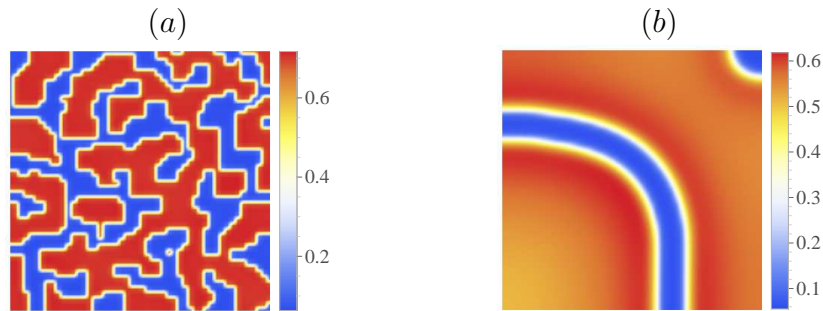


### Região $\bar{R}_2$

A região  $\bar{R}_2$  corresponde a valores dos parâmetros  $b$  e  $D$  em que ocorre biestabilidade e as condições de instabilidade difusiva são satisfeitas tanto para  $E_1$  quanto para  $E_2$ . Para pontos no interior desta região, fizemos uma perturbação de no máximo 1% em torno de  $E_1$ . A Figura 3.20 mostra dois padrões observados na região  $\bar{R}_2$ .

O motivo de termos tomado uma perturbação de no máximo 1% em torno do equilíbrio  $E_1$  (ao invés de 10%, como na região  $\bar{R}_1$ ) é para que em nenhum ponto do habitat a condição inicial esteja na bacia de atração de  $E_2$ . Na verdade, diversas perturbações foram testadas em torno dos equilíbrios em uma região de biestabilidade, mas os resultados sugerem que a perturbação não altera o tipo de padrão a ser observado.

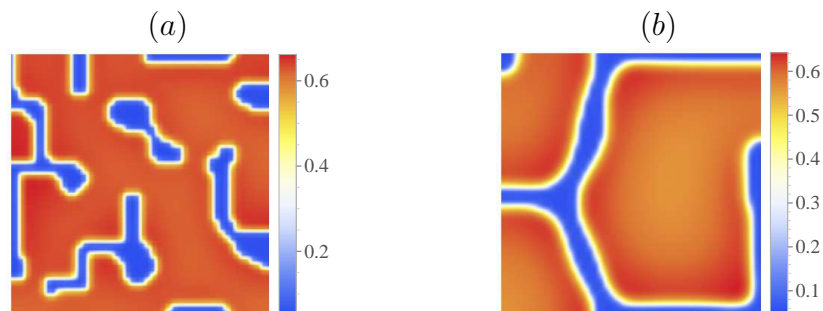
Figura 3.20: Distribuição espacial de presas para parâmetros na região  $\overline{R}_2$ . (a)  $b = 23, 24$ ,  $D = 0, 001$  e  $t = 3000$ ; (b)  $b = 23, 27$ ,  $D = 0, 012$  e  $t = 10000$ .



### Região $\overline{R}_3$

Por fim, na região  $\overline{R}_3$  há somente o equilíbrio  $E_1$  e todas as condições de instabilidade difusiva são satisfeitas. Consideramos nesta região uma perturbação de até 10% em torno de  $E_1$ . A Figura 3.21 mostra dois padrões observados para valores de  $b$  e  $D$  no interior de  $\overline{R}_3$ .

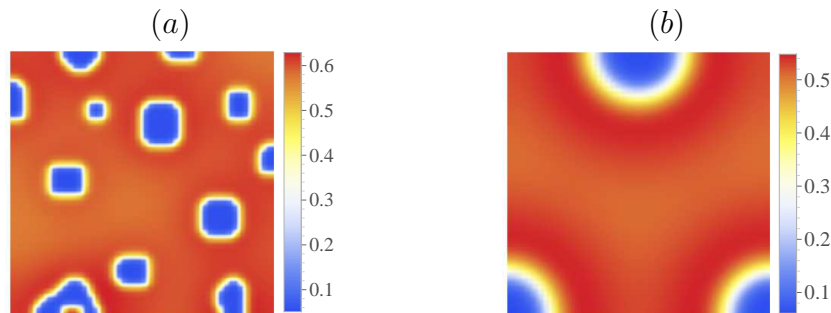
Figura 3.21: Distribuição espacial de presas para parâmetros na região  $\overline{R}_3$ . (a)  $b = 23, 5$ ,  $D = 0, 003$  e  $t = 2000$ ; (b)  $b = 23, 5$ ,  $D = 0, 008$  e  $t = 15000$ .



### 3.3.2 Equilíbrio $E_2$

Para o equilíbrio  $E_2$ , as condições de instabilidade difusiva são satisfeitas apenas na região  $\overline{\overline{R}}_2$ . Para todas as simulações nesta região, fizemos uma perturbação de até 10% em torno de  $E_2$ . Observamos a formação de padrões do tipo *cold spots* para todos os pontos tomados no interior de  $\overline{\overline{R}}_2$ . A Figura 3.22 mostra dois padrões obtidos nesta região.

Figura 3.22: Distribuição espacial de presas para parâmetros na região  $\overline{R_2}$ . (a)  $b = 23,296$ ,  $D = 0,004$  e  $t = 2000$ ; (b)  $b = 23,29$ ,  $D = 0,05$  e  $t = 3000$ .



### 3.4 CASO 3

O Caso 3 apresenta uma dinâmica mais complexa quando comparada aos dois casos anteriores. Diferente do Caso 2, o Caso 3 não possui um intervalo para o parâmetro  $b$  em que ocorra biestabilidade. Entretanto, há a formação de um ciclo limite estável, o que possibilita a existência de uma região de Turing-Hopf.

A fim de fazermos uma análise completa deste caso, devemos encontrar todos os intervalos para o parâmetro  $b$  em que mudanças qualitativas ocorrem no modelo e, a partir delas, verificar se há ou não a formação de padrões. Uma das dificuldades do Caso 3 é que ele possui um total de seis intervalos a serem analisados com comportamentos qualitativos diferentes. Embora os resultados sugiram que não há uma distinção significativa nos padrões observados em cada região, por questão de completude apresentamos com detalhes toda a análise realizada.

A Figura 3.23 mostra o diagrama de bifurcação para o Caso 3 dividido em seis intervalos de  $b$ , conforme a legenda. Vamos chamar de  $E_1$  o equilíbrio de coexistência para baixas densidades de presas e  $E_2$  para altas densidades de presas.

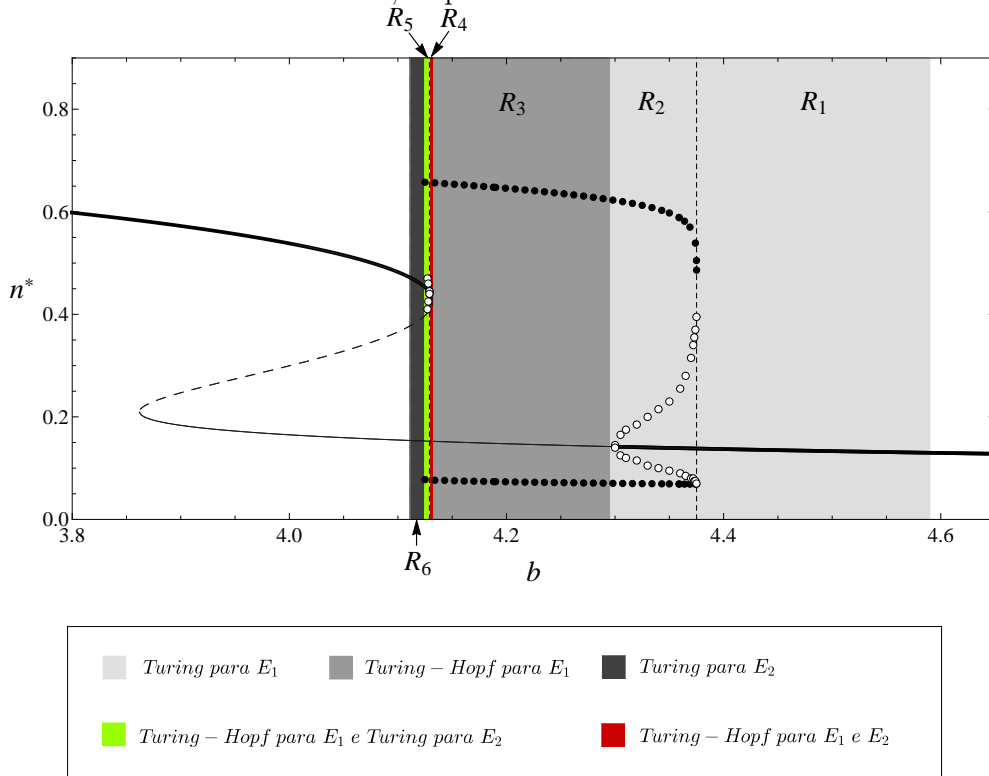
Nos intervalos  $R_1$  e  $R_2$  há somente o equilíbrio  $E_1$  estável. A única diferença entre estas duas regiões é o fato de que em  $R_2$  o equilíbrio  $E_1$  é circundado por dois ciclos limites: um instável de amplitude menor e outro estável de amplitude maior. Em ambas as regiões, todas as condições de instabilidade difusiva são satisfeitas. Portanto, há instabilidade de Turing para  $E_1$  em  $R_1$  e  $R_2$ . Ressaltamos que, embora  $E_1$  seja circundado por um ciclo limite estável em  $R_2$ , seria incorreto dizer que há Turing-Hopf neste intervalo, já que  $E_1$  é estável.

Em  $R_3$ , o equilíbrio  $E_1$  torna-se instável e o ciclo limite estável permanece em torno



dele. As condições (3.3) e (3.4) ainda são satisfeitas, caracterizando  $\overline{R}_3$  como uma região de Turing-Hopf.

Figura 3.23: Diagrama de bifurcação para a população de presas em relação ao parâmetro  $b$ , para  $3, 8 < b < 4, 65$ . As linhas contínuas espessas representam os equilíbrios estáveis, enquanto que a linha mais fina representa o equilíbrio instável. A linha tracejada indica o equilíbrio de sela. Os círculos em preto e branco representam os valores máximos e mínimos da população de presas no ciclo limite estável e instável, respectivamente.



Em  $R_4$ , todos os equilíbrios são instáveis e existe um ciclo limite estável. Tanto para  $E_1$  quanto para  $E_2$ , as condições (3.3) e (3.4) são ainda satisfeitas, de modo que há Turing-Hopf em  $R_4$  para ambos os equilíbrios.

Em  $R_5$ , o equilíbrio  $E_1$  continua sendo instável, mas  $E_2$  torna-se estável. O ciclo limite estável ainda existe. Para  $E_1$ , as condições (3.3) e (3.4) são válidas, enquanto que para  $E_2$ , além destas, valem também (3.1) e (3.2). Portanto, para  $E_1$ ,  $\overline{R}_5$  é uma região de Turing-Hopf; para  $E_2$ ,  $\overline{R}_5$  é uma região de instabilidade de Turing.

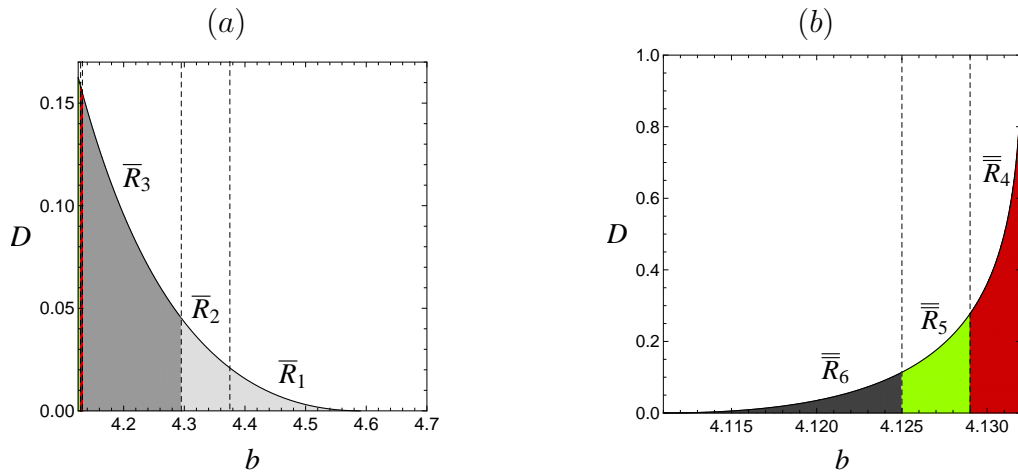
Por fim, em  $R_6$ , o ciclo limite estável desaparece, permanecendo  $E_1$  instável e  $E_2$  estável. As condições de instabilidade difusiva são satisfeitas apenas para  $E_2$ .

É importante deixar claro que optamos por dividir a análise nestas seis regiões para que pudéssemos verificar o efeito (caso exista) na distribuição espacial quando o modelo possui mais do que simplesmente um equilíbrio estável, mas também ciclos limites instáveis

e estáveis ou outro equilíbrio de coexistência que satisfaça as condições de instabilidade difusiva.

Assim como no Caso 2, construímos dois diagramas  $b \times D$ , um para  $E_1$  e outro para  $E_2$ , que estão apresentados na Figura 3.24.

Figura 3.24: (a) Diagrama  $b \times D$  para o equilíbrio  $E_1$ . (b) Diagrama  $b \times D$  para o equilíbrio  $E_2$ . Os diagramas estão divididos nas mesmas regiões que aparecem na Figura 3.23.



Vamos, a partir de agora, tomar pontos no interior de cada região encontrada e analisar a distribuição espacial dos indivíduos.

### 3.4.1 Equilíbrio $E_1$

#### Regiões $\bar{R}_1$ e $\bar{R}_2$

A Figura 3.25 apresenta as regiões  $\bar{R}_1$  e  $\bar{R}_2$  no diagrama  $b \times D$  em maiores detalhes. Os pontos tomados no interior de cada região para simulação também estão representados no diagrama.

Para os pontos tomados no interior de  $\bar{R}_1$ , consideramos uma perturbação de até 10% em torno do equilíbrio  $E_1$ . Para todos os pontos testados na região  $\bar{R}_1$ , o modelo exhibe padrões heterogêneos estáveis bastante irregulares, de modo que fica difícil defini-los. Portanto, para estes casos, vamos apenas chamá-los de padrões heterogêneos. A Figura 3.26 (a e b) mostra dois padrões obtidos para a região  $\bar{R}_1$ .

Para  $b$  e  $D$  tomados no interior de  $\bar{R}_2$ , foi considerada uma perturbação de no máximo 1% em torno de  $E_1$ . A Figura 3.26 (c e d) apresenta a distribuição espacial das presas para dois pontos no interior de  $R_2$ .

Figura 3.25: Regiões  $\bar{R}_1$  e  $\bar{R}_2$  no diagrama  $b \times D$  para o equilíbrio  $E_1$ .

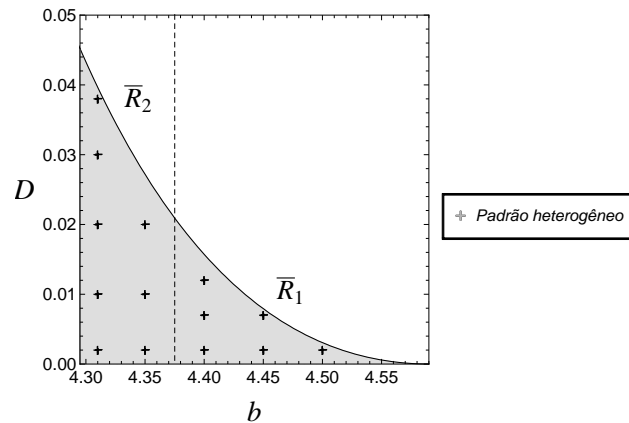
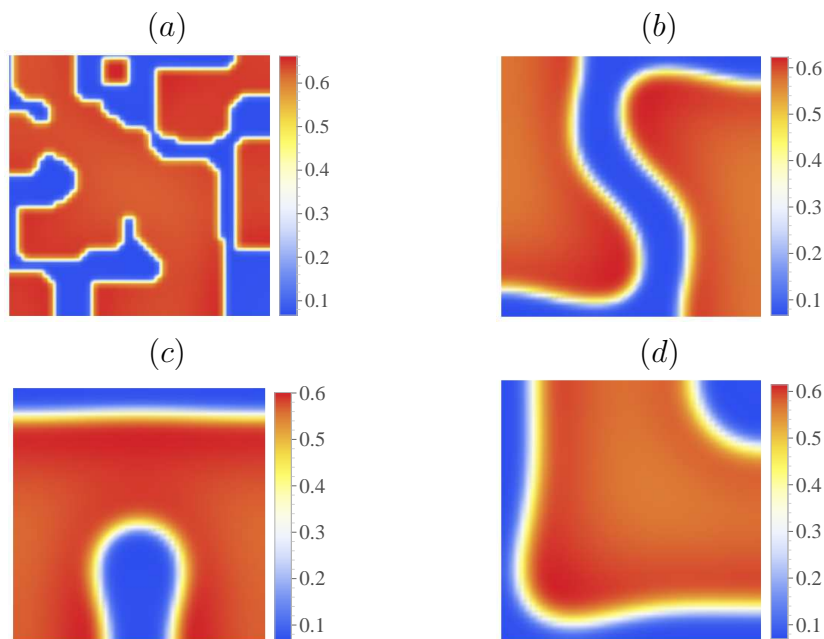


Figura 3.26: Em (a) e (b), distribuição espacial de presas para parâmetros no interior da região  $\bar{R}_1$ . Em (c) e (d), distribuição espacial de presas para parâmetros no interior da região  $\bar{R}_2$ . Parâmetros: (a)  $b = 4,45$ ,  $D = 0,002$  e  $t = 5000$ ; (b)  $b = 4,4$ ,  $D = 0,012$  e  $t = 10000$ ; (c)  $b = 4,31$ ,  $D = 0,02$  e  $t = 20000$ ; (d)  $b = 4,31$ ,  $D = 0,03$  e  $t = 10000$ .



### Região $\bar{R}_3$

A Figura 3.27 apresenta a região  $\bar{R}_3$  do diagrama  $b \times D$  em detalhes, com os pontos testados e devidamente identificados conforme a legenda. Para todas as simulações realizadas nesta região, consideramos uma perturbação de no máximo 1% em torno de  $E_1$ .

A região  $\bar{R}_3$  é uma região de Turing-Hopf para o equilíbrio  $E_1$ . Para valores baixos

de  $D$  no intervalo  $0 < D < 0,2$ , o modelo converge para padrões heterogêneos estáveis. Entretanto, para valores altos de  $D$  neste mesmo intervalo, a população oscila no tempo e permanece uniforme no espaço, atingindo os valores do ciclo limite estável que existe em torno de  $E_1$ . Este comportamento já havia sido observado no Caso 1 para valores dos parâmetros em uma região de Turing-Hopf. A Figura 3.28 mostra dois padrões obtidos para parâmetros em  $\bar{R}_3$ .

Figura 3.27: Região  $\bar{R}_3$  no diagrama  $b \times D$  para o equilíbrio  $E_1$ .

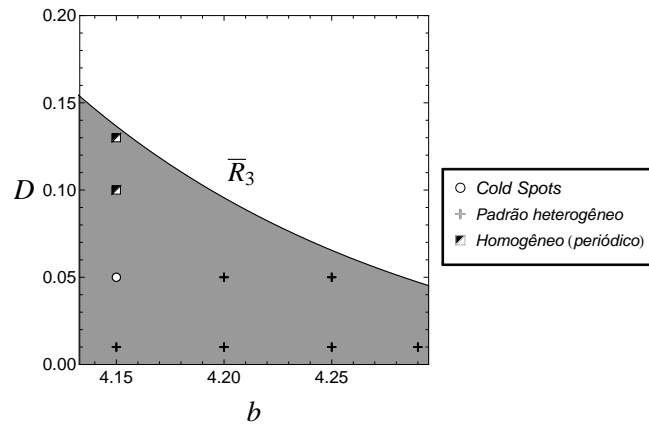
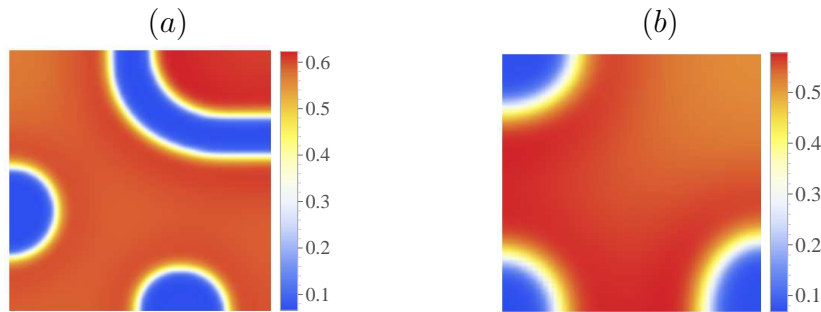


Figura 3.28: Distribuição espacial de presas para parâmetros no interior da região  $\bar{R}_3$ . (a)  $b = 4,25$ ,  $D = 0,01$  e tempo  $t = 15000$ ; (b)  $b = 4,15$ ,  $D = 0,05$  e tempo  $t = 7000$ .

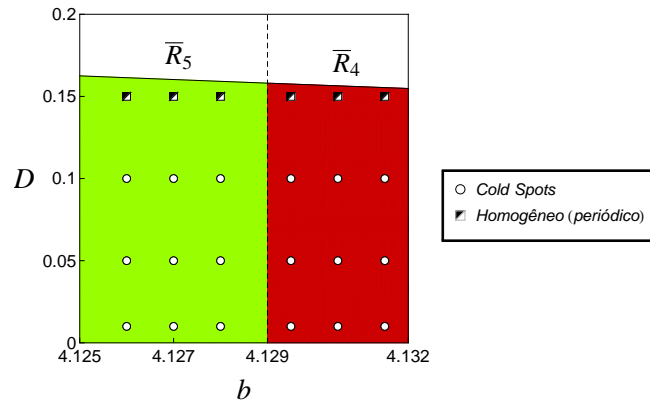


### Regiões $\bar{R}_4$ e $\bar{R}_5$

As regiões  $\bar{R}_4$  e  $\bar{R}_5$  são regiões de Turing-Hopf para  $E_1$ . A Figura 3.30 mostra as regiões  $\bar{R}_4$  e  $\bar{R}_5$  em maiores detalhes no diagrama  $b \times D$ , bem como os pontos testados no interior de cada região.

Para todas as simulações, consideramos uma perturbação de no máximo 1% em torno de  $E_1$ . Para valores baixos de  $D$  no intervalo  $0 < D < 0,2$ , obtivemos padrões do tipo

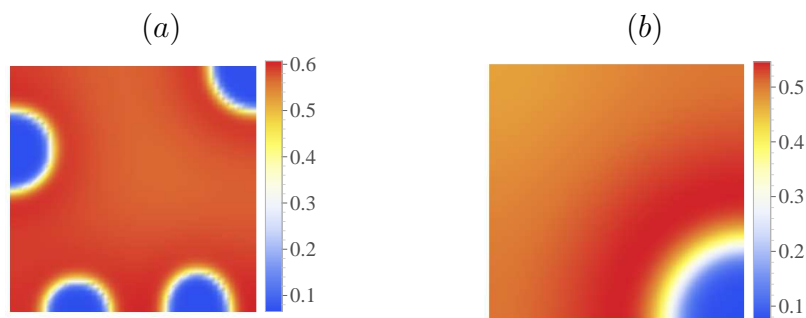
Figura 3.29: Regiões  $\bar{R}_4$  e  $\bar{R}_5$  no diagrama  $b \times D$  para o equilíbrio  $E_1$ .



*cold spots* em ambas as regiões. Além disso, assim como foi observado anteriormente, uma vez que  $\bar{R}_4$  e  $\bar{R}_5$  são regiões de Turing-Hopf, para valores altos de  $D$  neste mesmo intervalo, não há a formação de padrões heterogêneos estáveis, de modo que a população possui um comportamento oscilatório no tempo e uniforme no espaço, assumindo os valores do ciclo limite estável.

A Figura 3.30 apresenta dois padrões observados para parâmetros nas regiões  $\bar{R}_4$  e  $\bar{R}_5$ .

Figura 3.30: (a) Distribuição espacial de presas para parâmetros no interior da região  $\bar{R}_4$  no tempo  $t = 45000$ , com  $b = 4,1305$  e  $D = 0,01$ . (b) Distribuição espacial de presas para parâmetro no interior de região  $\bar{R}_5$  no tempo  $t = 3000$ , com  $b = 4,128$  e  $D = 0,1$ .



### 3.4.2 Equilíbrio $E_2$

#### Região $\bar{\bar{R}}_4$

A região  $\bar{\bar{R}}_4$  é uma região de Turing-Hopf para  $E_2$ . A Figura 3.31 mostra em detalhes a região  $\bar{\bar{R}}_4$  no diagrama  $b \times D$  para o equilíbrio  $E_2$ . Os pontos testados no

interior desta região são também mostrados. Para todas as simulações, foi considerada uma perturbação de no máximo 1% em torno de  $E_2$ .

Para valores baixos de  $D$  no intervalo  $0 < D < 1$ , observamos padrões do tipo *cold spots*. A Figura 3.32 mostra dois padrões obtidos nesta região.

Além disso, assim como para  $E_1$ , a região  $\overline{\overline{R}}_4$  é uma região de Turing-Hopf para  $E_2$  e, novamente, para valores altos de  $D$  no intervalo  $0 < D < 1$  a população converge para o ciclo limite estável, passando a oscilar periódica e homogeneamente.

Figura 3.31: Região  $\overline{\overline{R}}_4$  do diagrama  $b \times D$  para o equilíbrio  $E_2$ .

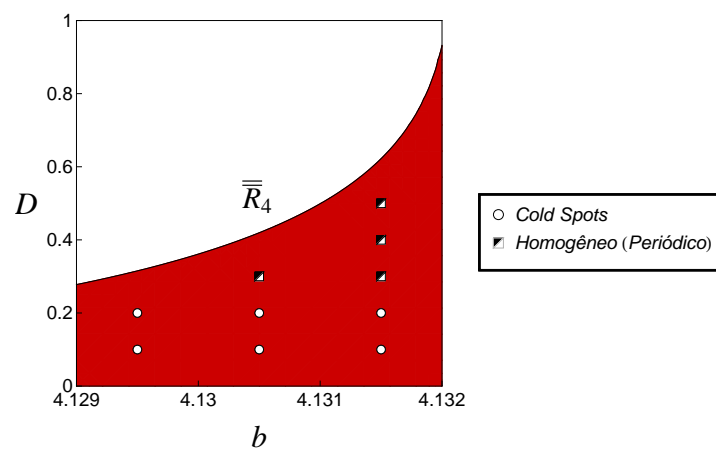
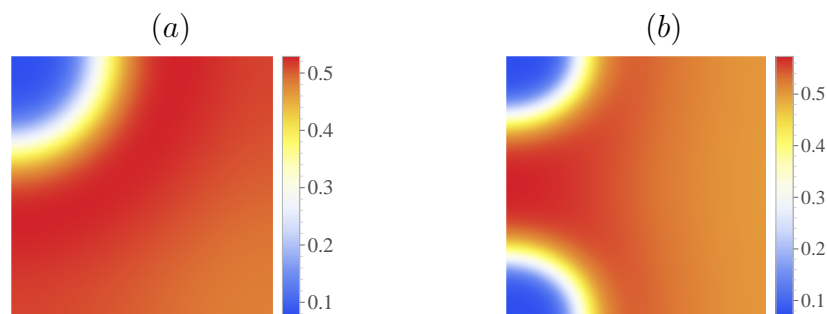


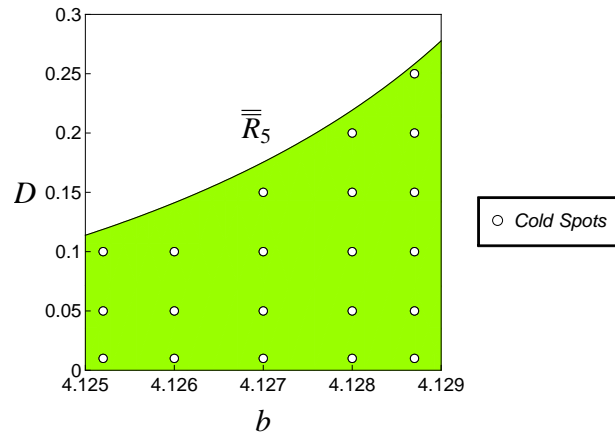
Figura 3.32: Distribuição espacial de presas para parâmetros no interior da região  $\overline{\overline{R}}_4$ . (a)  $b = 4,1305$ ,  $D = 0,1$  e  $t = 15000$ ; (b)  $b = 4,1315$ ,  $D = 0,1$  e  $t = 15000$ .



### Região $\overline{\overline{R}}_5$

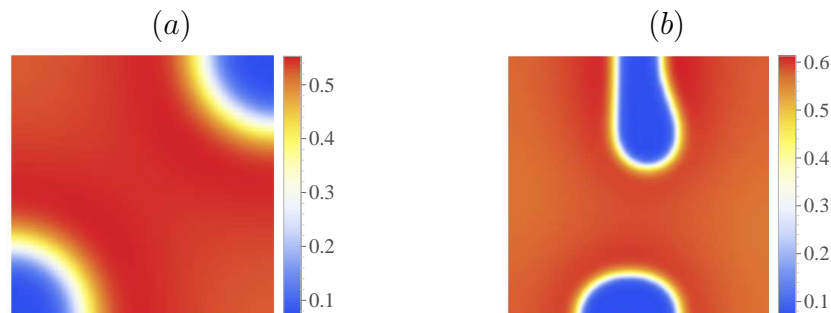
A região  $\overline{\overline{R}}_5$  é uma região de instabilidade de Turing para  $E_2$ . Portanto, padrões heterogêneos espaciais estáveis são esperados. A Figura 3.33 mostra o diagrama  $b \times D$  para a região  $\overline{\overline{R}}_5$ . Para todas as simulações, consideramos uma perturbação de no máximo 1% em torno de  $E_2$ .

Figura 3.33: Região  $\overline{\overline{R}}_5$  do diagrama  $b \times D$  para o equilíbrio  $E_2$ .



Para todos os pontos testados no interior de  $\overline{\overline{R}}_5$ , obtivemos padrões do tipo *cold spots*. Na Figura 3.34, apresentamos dois padrões observados.

Figura 3.34: Distribuição espacial de presas para parâmetros no interior da região  $\overline{\overline{R}}_5$ . (a)  $b = 4,1252$ ,  $D = 0,1$  e  $t = 5000$ ; (b)  $b = 4,127$ ,  $D = 0,01$  e  $t = 20000$ .



### Região $\overline{\overline{R}}_6$

A região  $\overline{\overline{R}}_6$  é uma região de instabilidade de Turing para  $E_2$ . A Figura 3.35 mostra esta região no diagrama  $b \times D$  em detalhes. Para todas as simulações, consideramos uma perturbação de no máximo 10% em torno de  $E_2$ . A Figura 3.36 mostra dois padrões obtidos para parâmetros na região  $\overline{\overline{R}}_6$ .

Figura 3.35: Região  $\overline{\overline{R}}_6$  do diagrama  $b \times D$  para o equilíbrio  $E_2$ .

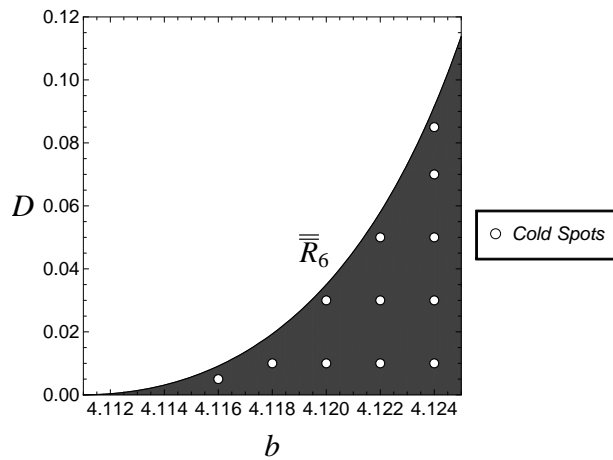
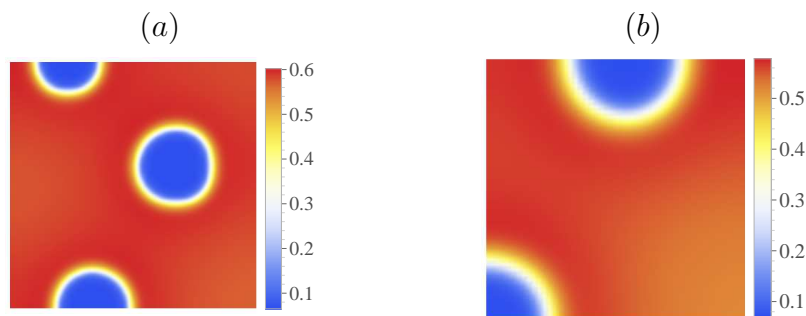


Figura 3.36: Distribuição espacial de presas para parâmetros no interior da região  $\overline{\overline{R}}_6$ . (a)  $b = 4,118$ ,  $D = 0,01$  e  $t = 15000$ ; (b)  $b = 4,122$ ,  $D = 0,05$  e  $t = 7000$ .



### 3.5 DISCUSSÃO

Neste capítulo, apresentamos os diversos resultados das simulações numéricas para diferentes casos. Para obter a solução do sistema (2.13), discretizamos o modelo no tempo e no espaço utilizando o esquema FTCS e definimos um habitat  $\Omega = [0; 12, 5] \times [0; 12, 5] \subset \mathbb{R}^2$  com fronteiras reflexivas. A escolha deste habitat é um tanto arbitrária, mas os tipos de padrões não são diferentes quando tomamos um habitat maior. Em todas as simulações, fixamos os parâmetros  $a$ ,  $c$ ,  $q$  e  $e$ , tomando  $b$  e  $D$  como parâmetros de controle.

O Caso 1 pode ser considerado o mais simples de todos, visto que o modelo local apresenta apenas um equilíbrio de coexistência. Encontramos duas regiões de instabilidade de Turing no plano  $b \times D$ . Para a região mais à esquerda, padrões do tipo *cold spots*



foram observados; para a região mais à direita, encontramos padrões do tipo *hot spots* e *spikes*. Além disso, o modelo apresenta uma região de Turing-Hopf para valores intermediários de  $b$ . Para esta região, encontramos um comportamento bastante diversificado: *cold spots*, listras, *hot spots* e homogêneo periódico. Este último, em particular, é bastante interessante, já que o sistema não exibe padrões heterogêneos estáveis. Presa e predador ficam distribuídos homogeneamente por todo habitat e oscilam nos valores do ciclo limite estável previsto para o modelo local. Concluimos este caso sugerindo que, em uma região de Turing-Hopf, para que ocorra a formação de padrões espaciais, o predador deve se movimentar muito mais rápido que as presas.

O Caso 2, por sua vez, pode exibir até dois equilíbrios de coexistência estáveis e não prevê a formação de ciclos limites. Dividimos a análise deste caso em três intervalos para o parâmetro  $b$  ( $R_1$ ,  $R_2$  e  $R_3$ ). Em  $R_1$ , o modelo apresenta biestabilidade entre os equilíbrios  $E_1$  e  $E_2$ , mas é apenas para  $E_1$  que as condições de instabilidade de Turing são satisfeitas. O comportamento mais surpreendente nesta região aparece quando, ao fazermos pequenas perturbações em torno de  $E_1$ , o sistema converge para  $E_2$ , de modo que os indivíduos ficam distribuídos homogeneamente pelo habitat. Nestas circunstâncias, o efeito da histerese é quebrado. Em  $R_2$ , o modelo ainda apresenta biestabilidade, mas desta vez as condições de instabilidade de Turing são satisfeitas para ambos os equilíbrios. Aplicando uma perturbação em torno de  $E_1$ , obtivemos padrões semelhantes a listras; para  $E_2$ , encontramos padrões do tipo *cold spots*. Em  $R_3$ , há somente o equilíbrio  $E_1$  e as condições de instabilidade difusiva são verificadas. Padrões parecidos com listras foram observados.

Por fim, a análise para o Caso 3 foi dividida em seis intervalos para o parâmetro  $b$ . Em  $R_1$  e  $R_2$ , o modelo exibe apenas o equilíbrio  $E_1$  e as condições de instabilidade de Turing são satisfeitas. Embora em  $R_2$  há um ciclo limite estável em torno do equilíbrio, este parece não ter efeito algum sobre a distribuição espacial dos indivíduos. Em ambos os intervalos, o modelo exibe padrões heterogêneos estáveis. As regiões  $\overline{R}_3$ ,  $\overline{R}_4$  e  $\overline{R}_5$  são regiões de Turing-Hopf para  $E_1$ . Para valores suficientemente altos de  $D$  nestas regiões, obtivemos comportamento semelhante àquele observado na região de Turing-Hopf para o Caso 1: as densidades populacionais oscilam periódica e homogeneamente nos valores do ciclo limite estável previsto no modelo local. Notemos que o mesmo ocorre para a região  $\overline{\overline{R}}_4$  para o equilíbrio  $E_2$ . Por fim, para parâmetros no interior das regiões  $\overline{\overline{R}}_5$  e  $\overline{\overline{R}}_6$  para o

equilíbrio  $E_2$ , o modelo apresenta padrões do tipo *cold spots*.

Em resumo, nossos resultados sugerem que em casos em que o modelo exibe mais de um equilíbrio de coexistência, a distribuição espacial dos indivíduos poderá sofrer algum efeito somente quando em uma região de biestabilidade (Caso 2, intervalo  $R_1$ ). Além disso, em regiões de Turing-Hopf, para valores suficientemente altos de  $D$  o modelo converge para o ciclo limite estável, de modo que não há formação de padrões heterogêneos estáveis (Caso 1 e Caso 3).

# CONCLUSÕES

Compreender as interações entre indivíduos de diferentes espécies é essencial para a compreensão da dinâmica em uma comunidade. O papel que cada espécie assume na natureza afeta diretamente o modelo matemático. Em particular, a distinção entre predadores especialistas e generalistas aparece explicitamente na formulação matemática de modelos presa-predador. A resposta funcional Holling tipo III, por exemplo, parece mais adequada para predadores generalistas. Na verdade, um dos mecanismos que podem dar origem a uma resposta funcional da forma sigmoideal é a alternância entre fontes de alimentos alternativas (van Baalen et al., 2001), sendo esta alternância típica de um predador generalista. Além disso, a persistência do predador na ausência de determinada presa deve ser garantida em um modelo com tal hipótese.

Iniciamos este trabalho com o estudo de um modelo local presa-predador generalista com fonte de alimento alternativa constante e resposta funcional Holling tipo III, proposto por Erbach et al. (2013). O modelo exibiu uma dinâmica bastante complexa e não vista em outros modelos que utilizaram resposta funcional Holling tipo II, por exemplo. A biestabilidade entre um equilíbrio de coexistência e um ciclo limite é um fenômeno peculiar do modelo proposto. Uma vez que este modelo possui um comportamento diversificado, julgamos bastante apropriado tomá-lo como base para verificar a formação de padrões espaciais que podem emergir de uma dinâmica presa-predador generalista, incluindo os casos de biestabilidade.

Para tanto, consideramos que os indivíduos se movimentam por difusão em um habitat bidimensional e chegamos ao modelo de reação-difusão (2.7). A adimensionalização que propomos permitiu reduzir o número de parâmetros de dez para seis, comparado ao modelo original. Em seguida, obtivemos as condições analíticas para que o modelo exiba instabilidade difusiva. Verificamos, por fim, a formação de padrões espaço-temporais para cada um dos três casos estudados no Capítulo 1.

Para isto, definimos um habitat bidimensional  $\Omega = [0; 12, 5] \times [0; 12, 5] \subset \mathbb{R}^2$  com fronteiras reflexivas. Para resolver o sistema de EDPs, através do esquema FTCS discretizamos o modelo no tempo e no espaço com passo  $\Delta t = 0,01$  e  $\Delta x = \Delta y = 0,25$ , respectivamente. Embora pareçam arbitrários, estes valores foram tomados de maneira a garantir uma aproximação razoável com um tempo de simulação viável. Em geral, a resolução de EDPs via FTCS pode ser demorada. Somado a isto, para certos casos o sistema exhibe longos transientes antes de chegar a um padrão heterogêneo estável. Para os padrões obtidos na região de Turing-Hopf para o Caso 1, por exemplo, resolvemos o sistema até  $t = 20000$  para termos certeza que não haveria mais mudanças a partir dali. Como  $\Delta t = 0,01$ , isto significa que para estas simulações, foram feitas um total de  $2 \times 10^6$  iterações.

No Capítulo 3, apresentamos os resultados das simulações realizadas. Para todos os casos que o modelo exibiu a formação de padrões heterogêneos estáveis, observamos que as distribuições espaciais de presas e predadores são semelhantes. Entretanto, os predadores parecem permanecer em altas densidades mesmo em regiões com baixas densidades de presas. Os gráficos de densidade das Figuras 3.10 e 3.11, por exemplo, ilustram este comportamento. Isto é bastante razoável em um modelo presa-predador generalista, afinal o predador possui o recurso alternativo de alimento, permitindo persistir no meio mesmo na ausência da presa em questão. Na verdade, o modelo local já apresentava um comportamento deste tipo: mesmo para o equilíbrio de coexistência para baixas densidades de presas, os predadores se mantinham em níveis mais altos. Esta discrepância não é vista em modelos que consideram um predador especialista (Banerjee e Petrovskii, 2011).

Analizamos também a formação de padrões espaciais em uma região de biestabilidade. Em princípio, para que ocorra instabilidade difusiva é preciso que tenhamos, inicialmente, um estado homogêneo estacionário estável. Entretanto, uma das curiosidades era se um segundo estado estável, diferente do primeiro, poderia afetar significativamente na distribuição espacial dos indivíduos. Sob condições adequadas, fazer uma pequena perturbação em torno de um ou de outro equilíbrio poderia levar a formação de padrões espaciais distintos. Surpreendentemente, observamos que, para determinados valores dos parâmetros em uma região de instabilidade difusiva para o equilíbrio com baixas densidades de presas, o sistema convergiu para o outro equilíbrio estável, de modo que as densidades de presas e predadores ficaram homogêneamente distribuídas por todo habi-

tat. Além de não observarmos a formação de padrões heterogêneos para estes valores dos parâmetros (embora em uma região de instabilidade difusiva), verificamos que a difusão pode ser capaz de “quebrar” o efeito de histerese observado no modelo sem movimentação.

Além da biestabilidade entre dois equilíbrios, o modelo também apresenta uma região de biestabilidade entre um equilíbrio e um ciclo limite. Esperávamos que, de alguma forma, este ciclo limite afetasse a distribuição espacial dos indivíduos. Diversas perturbações em torno do equilíbrio de coexistência foram testadas e, para todas elas, o modelo convergiu para um padrão heterogêneo estável. Embora contrário a nossa intuição, o ciclo limite parece não ter efeito algum sobre a distribuição espacial dos indivíduos em uma região de instabilidade difusiva.

Para todas as regiões de Turing-Hopf encontradas, verificamos que para valores suficientemente altos de  $D$  dentro da região, o modelo não exhibe padrões heterogêneos estáveis. Neste caso, as densidades de presas e predadores são oscilatórias no tempo e uniformes no espaço, atingindo os valores do ciclo limite estável previsto para o modelo local. Baurmann et al. (2007) analisaram a distribuição espacial em uma região de Turing-Hopf para o modelo presa-predador especialista de Rosenzweig-McArthur com um termo quadrático de mortalidade. Embora tenham observado a formação de padrões do tipo *cold spots*, *hot spots* e listras nesta região, não observaram o comportamento oscilatório no tempo e homogêneo no espaço que o modelo que estudamos apresenta. Na verdade, eles verificaram que para determinada combinação dos parâmetros no interior da região de Turing-Hopf, o modelo não exibiu a formação de padrões heterogêneos estáveis, mas convergia para um estado homogêneo estável diferente do equilíbrio de coexistência previsto no modelo local.

Uma das principais diferenças entre o modelo estudado e o proposto por Chakraborty (2015) é a resposta funcional. Embora ele tenha considerado um sistema presa-predador generalista, optou pela resposta funcional Holling tipo II ao invés da III. Ao analisar a instabilidade difusiva, ele também encontrou uma região de Turing-Hopf, mas não testou valores dos parâmetros no interior desta para verificar a distribuição espacial dos indivíduos. Entretanto, para valores dos parâmetros próximos à fronteira e no exterior da região de Turing-Hopf, ele observou um comportamento caótico. Apesar de termos realizado diversas simulações na fronteira da região de Turing-Hopf para o modelo, não observamos caos espaço-temporal.

Por fim, é evidente que à medida que vamos incorporando mais hipóteses em um modelo a fim de aproximarmos cada vez mais da realidade, a análise vai se tornando mais complexa. É claro que um sistema de duas equações está longe de representar a vida real na natureza, onde há muito mais que interações entre duas espécies. O nosso trabalho não tem o objetivo de suprimir todas as perguntas acerca de formação de padrões em um sistema presa-predador generalista, tampouco de sugerir que o modelo estudado é o mais adequado para retratar tal dinâmica. Na verdade, o nosso estudo é apenas um pequeno passo em busca da compreensão do papel que um predador generalista pode desempenhar na natureza. Além disso, esperamos que este trabalho possa servir como um estímulo para prosseguir os estudos em direção a este assunto, que embora tenha se tornado mais frequente nas últimas décadas, ainda merece muito mais atenção.

# REFERÊNCIAS

ALLEN, L. J. S. **An Introduction to Mathematical Biology**. New Jersey: Pearson Prentice Hall, 2007. 349 p.

BANERJEE, M.; PETROVSKII, S. **Self-organised spatial patterns and chaos in a ratio-dependent predator-prey system**. *Theor. Ecol.*, n. 4, p. 37-53, 2011.

BAURMANN, M., GROSS, T., FEUDEL, U. **Instabilities in spatially extended predator-prey systems: spatio-temporal patterns in the neighborhood of Turing-Hopf bifurcations**. *J. Theor. Biol.*, n. 245, p. 220-229, 2007.

BASSANEZI, R. C.; FERREIRA JR., W. C. **Equações Diferenciais e Aplicações**. Harbra: São Paulo, 1988.

CHAKRABORTY, S. **The influence of generalist predator in spatially extended predator-prey systems**. *Ecological Complexity*, n. 23, p. 50-60, 2015.

CROWDER, D. W., SNYDER, W. E. **Eating their way to the top? Mechanisms underlying the success of invasive generalist predators**. *Biol. Invas.*, n. 12, p. 2857-2876, 2010.

de VRIES, G., HILLEN, T., LEWIS, M., MULLER, J., SCHOENFISCH, B.: **A Course in Mathematical Biology: Quantitative Modelling with Mathematical and Computational Methods**. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, 2006.

EDELSTEIN-KESHET, L.: **Mathematical Models in Biology**. New York: Random House, 1988. 587 p.

ERBACH, A., LUTSCHER, F., SEO, G. **Bistability and limit cycles in generalist predator-prey dynamics**. *Ecological Complexity*, n. 14, p. 48-55, 2013.

GHORAI, S., PORIA, S. **Turing patterns induced by cross-diffusion in a predator-prey system in presence of habitat complexity**. *Chaos, Solitons and Fractal*, n. 91, p. 421-429, 2016.

HASSELL, M.P.: **The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions**. OUP Oxford, 2000.

HESAARAKI, M., MOGHADAS, S. M. **Existence of limit cycles for predator-prey systems with a class of functional responses**. *Ecol. Model.*, n. 142, p. 1-9, 2001.

HOLLING, C.S. **The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly**. *Canadian Entomologist*, n. 91, p. 293-320, 1959.

KAR, T. K., MATSUDA, H. **Global dynamics and controllability of a harvested prey-predator system with Holling type III functional response**. *Nonlinear Anal. Hybrid Syst.*, n. 1, p. 59-62, 2007.

KOT, M.: **Elements of Mathematical Ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 453 p.

KUMARI, N. **Pattern formation in spatially extended tritrophic food chain model systems: generalist versus specialist top predator**. *ISRN Biomath.*, 12 p., 2013.

MAGAL, C., COSNER, C. G., RUAN, S., CASAS, J. **Control of invasive hosts by generalist parasitoids**. *Mathematical Medicine and Biology*, n. 25, p. 1-20, 2008.



MEIXNER, M., de WIT, A., BOSE, S., SCHOLL, E. **Generic spatiotemporal dynamics near codimension-two Turing-Hopf bifurcations.** Phys. Rev. E, n. 55, p. 6690-6697, 1997.

MOROZOV, A., PETROVSKII, S. **Excitable population dynamic, biological control failure, and spatiotemporal pattern formation in a model ecosystem.** Bulletin of Mathematical Biology, n. 71, p. 863-887, 2009.

MURDOCH, W.W. **Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations.** Ecological Monographs, n. 39, p. 335-354, 1969.

MURRAY, J. D.: **Mathematical Biology: I. An Introduction.** 3 ed. Springer-Verlag, 2003. 551 p.

RICARD, M. R., & MISCHLER, S. **Turing instabilities at Hopf bifurcation.** J. Nonlinear Sci., n. 19, p. 467-496, 2009.

RIETKERK, M., van de KOPPEL, J. **Regular pattern formation in real ecosystems.** Trends in Ecology & Evolution, v. 23, n. 3, p. 113-176, 2008.

RODRIGUES, L. A. D., MISTRO, D. C., PETROVSKII, S. **Pattern formation, long-term transients, and the Turing-Hopf bifurcation in a space- and time-discrete predator-prey system.** Bull Math Biol, n. 73, p. 1812-1840, 2011.

ROSENZWEIG, M. L. **Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time.** Science, n. 171, p. 385-387, 1971.

SEGEL, L. A., **Simplification and Scaling.** SIAM Review, v. 14, n. 4, p. 547-571, 1972.

SEGEL, L. A., JACKSON, J. L. **Dissipative structure: An explanation and**

**an ecological example.** J. Theor. Biol., n. 37, p. 545-559, 1972.

SEGEL, L. A.: **Modeling dynamic phenomena in molecular and cellular biology.** Cambridge University Press, 1984.

SKELLAM, J. G. **Random dispersal in theoretical populations.** Biometrika, n. 38, p. 196-218, 1951.

SPENCER, P.D., COLLIE, J.S. **A simple predator-prey model of exploited marine fish populations incorporating alternative prey.** ICES Journal of Marine Science, n. 53, p. 615-628, 1995.

SPERANDIO, D., MENDES, J. T., SILVE, L. H. M.: **Cálculo Numérico.** 2. ed. São Paulo: Pearson Education do Brasil, 2014.

STROGATZ, S. H.: **Nonlinear Dynamics and Chaos.** Addison-Wesley Publishing Company, 1994. 498 p.

SYMONDSON, W. O. C., SUNDERLAND, K. D., GREENSTONE, M. H. **Can generalist predators be effective biocontrol agents?** Annu. Rev. Entomol., n. 47, p. 561-594, 2002.

TURING, A. M. **The chemical basis of morphogenesis.** Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, n. 237, p. 37-72, 1952.

van BAALEN, M., KRIVAN, V., van RIJN, P. C. J., SABELIS, M. W. **Alternative food, switching predators, and the persistence of predator-prey systems.** American Naturalist, n. 157, p. 512-524, 2001.

XU, R., CHEN, L., CHAPLAIN, M. **Persistence and global stability in a delayed predator-prey system with Holling-type functional response.** ANZIAM J., n. 46, p. 121-141, 2004.

# APÊNDICE A - MÉTODO DAS DIFERENÇAS FINITAS

Seja  $f(x)$  uma função e  $\Delta x > 0$ . Vamos fazer a expansão por séries de Taylor para a função  $f$  em torno de um ponto  $x_0$  à direita e à esquerda de  $x_0$ , respectivamente:

$$f(x_0 + \Delta x) = f(x_0) + \frac{df}{dx}(x_0)\Delta x + \frac{1}{2!} \frac{d^2 f}{dx^2}(x_0)\Delta x^2 + \frac{1}{3!} \frac{d^3 f}{dx^3}(x_0)\Delta x^3 + \dots, \quad (3.7)$$

$$f(x_0 - \Delta x) = f(x_0) - \frac{df}{dx}(x_0)\Delta x + \frac{1}{2!} \frac{d^2 f}{dx^2}(x_0)\Delta x^2 - \frac{1}{3!} \frac{d^3 f}{dx^3}(x_0)\Delta x^3 + \dots, \quad (3.8)$$

onde  $\Delta x^n = (\Delta x)^n$ . Isolando a primeira derivada de (3.7) e (3.8), temos

$$\frac{df}{dx}(x_0) = \frac{f(x_0 + \Delta x) - f(x_0)}{\Delta x} - \frac{1}{2!} \frac{d^2 f}{dx^2}(x_0)\Delta x - \frac{1}{3!} \frac{d^3 f}{dx^3}(x_0)\Delta x^2 + \dots, \quad (3.9)$$

$$\frac{df}{dx}(x_0) = \frac{f(x_0) - f(x_0 - \Delta x)}{\Delta x} + \frac{1}{2!} \frac{d^2 f}{dx^2}(x_0)\Delta x - \frac{1}{3!} \frac{d^3 f}{dx^3}(x_0)\Delta x^2 + \dots. \quad (3.10)$$

Obtemos, assim, duas aproximações para a primeira derivada de  $f$  em  $x_0$ :

$$\frac{df}{dx}(x_0) \approx \frac{f(x_0 + \Delta x) - f(x_0)}{\Delta x}, \quad (3.11)$$

$$\frac{df}{dx}(x_0) \approx \frac{f(x_0) - f(x_0 - \Delta x)}{\Delta x}. \quad (3.12)$$

A aproximação dada por (3.11) é chamada *diferença finita progressiva* e a (3.12) é chamada *diferença finita regressiva*. Pelas equações (3.9) e (3.10) é possível notar que o erro destas aproximações é da ordem  $\Delta x$ .

Somando (3.9) e (3.10), temos

$$\frac{df}{dx}(x_0) = \frac{f(x_0 + \Delta x) - f(x_0 - \Delta x)}{2\Delta x} - \frac{d^3 f}{3! dx^3}(x_0)\Delta x^2 - \frac{d^5 f}{5! dx^5}(x_0)\Delta x^4 - \dots, \quad (3.13)$$

resultando em uma outra aproximação para a primeira derivada de  $f$  em  $x_0$ :

$$\frac{df}{dx}(x_0) = \frac{f(x_0 + \Delta x) - f(x_0 - \Delta x)}{2\Delta x}. \quad (3.14)$$

Esta última aproximação é chamada de *diferença finita centrada*. Uma vez que o erro é da ordem  $\Delta x^2$ , ela é uma melhor aproximação do que as aproximações progressiva e regressiva.

Observe que se subtrairmos (3.9) de (3.10) e isolarmos a derivada segunda, obtemos

$$\frac{d^2 f}{dx^2}(x_0) = \frac{f(x_0 + \Delta x) + f(x_0 - \Delta x) - 2f(x_0)}{\Delta x^2} - \frac{2}{4!} \frac{d^4 f}{dx^4}(x_0) \Delta x^2 - \frac{2}{6!} \frac{d^6 f}{dx^6}(x_0) \Delta x^4 - \dots \quad (3.15)$$

Esta última igualdade resulta em uma aproximação para a derivada segunda em  $x_0$  (chamada de diferença finita centrada para a derivada segunda), dada por

$$\frac{d^2 f}{dx^2}(x_0) = \frac{f(x_0 + \Delta x) + f(x_0 - \Delta x) - 2f(x_0)}{\Delta x^2}, \quad (3.16)$$

cujo erro é da ordem  $\Delta x^2$ .

Para o caso bidimensional, isto é, tomando uma função  $f(x, y)$  e  $\Delta x, \Delta y > 0$ , seguimos o mesmo procedimento para encontrar as aproximações da derivada primeira e segunda em um ponto  $(x_0, y_0)$ .

Consideremos, agora, uma função  $f(x, y, t)$  e  $\Delta x, \Delta y, \Delta t > 0$ . Através do esquema FTCS (*forward-time, central space*) aproximamos a derivada parcial de primeira ordem no tempo por uma diferença finita progressiva, enquanto que as derivadas parciais de segunda ordem no espaço são aproximadas por uma diferença finita centrada. Assim, para um ponto  $(x_0, y_0, t_k)$ , temos

$$\frac{\partial f}{\partial t}(x_0, y_0, t_k) = \frac{f(x_0, y_0, t_k + \Delta t) - f(x_0, y_0, t_k)}{\Delta t}, \quad (3.17)$$

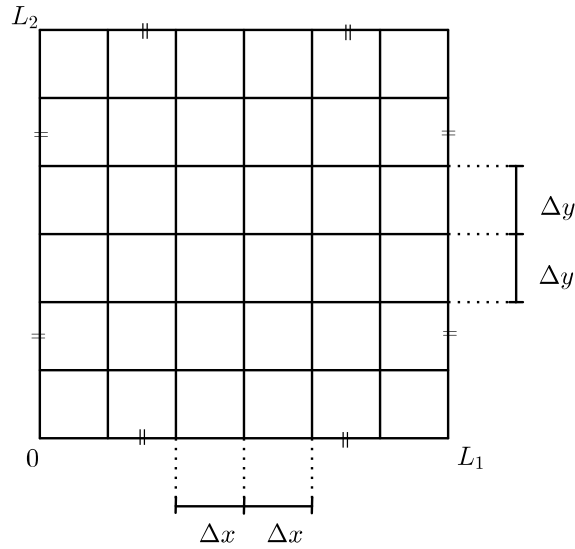
$$\frac{\partial^2 f}{\partial x^2}(x_0, y_0, t_k) = \frac{f(x_0 + \Delta x, y_0, t_k) - 2f(x_0, y_0, t_k) + f(x_0 - \Delta x, y_0, t_k)}{\Delta x^2}, \quad (3.18)$$

$$\frac{\partial^2 f}{\partial y^2}(x_0, y_0, t_k) = \frac{f(x_0, y_0 + \Delta y, t_k) - 2f(x_0, y_0, t_k) + f(x_0, y_0 - \Delta y, t_k)}{\Delta y^2}. \quad (3.19)$$

No caso bidimensional, as variáveis dependentes e os parâmetros das equações são calculados em uma malha de pontos distribuídos em duas direções ( $x$  e  $y$ ). Definiremos esta malha por  $\Omega = [0, L_1] \times [0, L_2]$ . Em seguida, dividimos o intervalo  $[0, L_1]$  em  $n_1$

subintervalos de mesmo comprimento  $\Delta x = L_1/n_1$ . O mesmo fizemos para o intervalo  $[0, L_2]$ , o qual é dividido em  $n_2$  subintervalos de mesmo comprimento  $\Delta y = L_2/n_2$ . A Figura 3.37 apresenta esta malha dividida nestes subintervalos.

Figura 3.37: Malha bidimensional



Da mesma forma, dividimos o intervalo de tempo  $[0, T]$  em  $m$  subintervalos de mesmo comprimento  $\Delta t = T/m$ .

Definindo  $x_0 = 0, x_1 = \Delta x, x_2 = 2\Delta x, \dots, x_{n_1-1} = (n_1 - 1)\Delta x, x_{n_1} = L_1, y_0 = 0, y_1 = \Delta y, y_2 = 2\Delta y, \dots, y_{n_2-1} = (n_2 - 1)\Delta y, y_{n_2} = L_2$  e  $t_0 = 0, t_1 = \Delta t, t_2 = 2\Delta t, \dots, t_{m-1} = (m - 1)\Delta t$  e  $t_m = T$ , então podemos reescrever as equações (3.17), (3.18) e (3.19) como

$$\frac{\partial f}{\partial t}(x_i, y_j, t_k) = \frac{f(x_i, y_j, t_k + \Delta t) - f(x_i, y_j, t_k)}{\Delta t}, \quad (3.20)$$

$$\frac{\partial^2 f}{\partial x^2}(x_i, y_j, t_k) = \frac{f(x_i + \Delta x, y_j, t_k) - 2f(x_i, y_j, t_k) + f(x_i - \Delta x, y_j, t_k)}{\Delta x^2}, \quad (3.21)$$

$$\frac{\partial^2 f}{\partial y^2}(x_i, y_j, t_k) = \frac{f(x_i, y_j + \Delta y, t_k) - 2f(x_i, y_j, t_k) + f(x_i, y_j - \Delta y, t_k)}{\Delta y^2}. \quad (3.22)$$

Para o modelo que estudamos no Capítulo 2, a equação das presas é dada por

$$\frac{\partial n}{\partial t} = F + D_1 \left( \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right), \quad (3.23)$$

sendo  $F$  a função fonte e  $D_1$  o coeficiente de difusão das presas. Vamos denotar

$F(x_i, y_j, t_k) = F_{i,j}^k$  e  $n(x_i, y_j, t_k) = n_{i,j}^k$ . Supondo um habitat quadrado ( $L_1 = L_2$ ) e  $\Delta s^2 = \Delta x^2 = \Delta y^2$  e substituindo as desigualdades (3.20), (3.21) e (3.22) em (3.23), tem-se

$$\frac{n_{i,j}^{k+1} - n_{i,j}^k}{\Delta t} = F_{i,j}^k + D_1 \left( \frac{n_{i+1,j}^k + n_{i-1,j}^k + n_{i,j+1}^k + n_{i,j-1}^k - 4n_{i,j}^k}{\Delta s^2} \right). \quad (3.24)$$

Isolando  $n_{i,j}^{k+1}$ , encontramos

$$n_{i,j}^{k+1} = \Delta t F_{i,j}^k + (1 - 4\sigma_1)n_{i,j}^k + \sigma_1(n_{i+1,j}^k + n_{i-1,j}^k + n_{i,j+1}^k + n_{i,j-1}^k), \quad (3.25)$$

onde  $\sigma_1 = D_1 \frac{\Delta t}{\Delta s^2}$ .

Analogamente, encontramos a expressão  $p_{i,j}^{k+1}$  para os predadores:

$$p_{i,j}^{k+1} = \Delta t Q_{i,j}^k + (1 - 4\sigma_2)p_{i,j}^k + \sigma_2(p_{i+1,j}^k + p_{i-1,j}^k + p_{i,j+1}^k + p_{i,j-1}^k), \quad (3.26)$$

onde  $Q$  é a função fonte dos predadores,  $D_2$  o coeficiente de difusão dos predadores e  $\sigma_2 = D_2 \frac{\Delta t}{\Delta s^2}$ .

Um dos aspectos importantes do cálculo numérico é manter o “controle” dos erros de arredondamento e truncamento. Dada uma sequência de operações, é importante ter a noção de como o erro se propaga ao longo das operações subsequentes. Se a propagação não é significativa, diz-se que o problema é estável numericamente. Do contrário, se o problema é sensível a “pequenas perturbações”, isto é, um erro de arredondamento cometido, por exemplo, em determinada etapa leva, ao final das operações, a um resultado absurdo se comparado ao resultado esperado, tem-se, então, uma situação de instabilidade numérica (Sperandio et al., 2014).

Supondo  $\Delta x = \Delta y$ , para assegurar estabilidade devemos ter

$$\sigma_1, \sigma_2 \leq 0,25. \quad (3.27)$$