

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

Poliana Kenderli Pacini Selau

**MODELOS DISCRETOS PARA DINÂMICA
HOSPEDEIRO-PARASITOIDE-PREDADOR**

**Santa Maria, RS
2019**

Poliana Kenderli Pacini Selau

**MODELOS DISCRETOS PARA DINÂMICA
HOSPEDEIRO-PARASITOIDE-PREDADOR**

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

Orientadora: Profa. Dra. Diomar Cristina Mistro

**Santa Maria, RS
2019**

Selau, Poliana Kenderli
MODELOS DISCRETOS PARA DINÂMICA HOSPEDEIRO
PARASITOIDE-PREDADOR / Poliana Kenderli Selau.- 2019.
78 p.; 30 cm

Orientadora: Diomar Cristina Mistro
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de
Pós-Graduação em Matemática, RS, 2019

1. Equações a Diferenças 2. Redes de Mapas Acoplados 3.
Biestabilidade 4. Hospedeiro-Parasitoide-Predador I.
Mistro, Diomar Cristina II. Título.

Poliana Kenderli Pacini Selau

**MODELOS DISCRETOS PARA DINÂMICA
HOSPEDEIRO-PARASITOIDE-PREDADOR**

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

Aprovado em 17 de outubro de 2019:



Diomar Cristina Mistro
(Presidenta/ Orientadora)



Maria Cristina Varriale (UFRGS)



Vanderlei Manica (UFSM)

Santa Maria, RS
2019

Aos meus pais, irmãos, noivo, amigos e afilhados.

Agradecimentos

A realização deste trabalho só foi possível pois tive ao meu lado pessoas que me apoiaram e incentivaram muito. Agradeço a todos que, de alguma forma, contribuíram nessa caminhada. Em especial, agradeço:

- ao meu amigo e noivo Gabriel Pereira Nunes, por toda ajuda, incentivo, paciência e amor;
- aos meus professores e amigos, Diomar Cristina Mistro e Luiz Alberto Díaz Rodrigues, por todos os ensinamentos e conselhos. Vocês são referência de conduta profissional e pessoal para mim;
- aos meus pais, Marilene Pacini Selau e Roberto de Souza Selau, por todo o incentivo e apoio nessa caminhada, por sempre acreditarem em mim;
- aos meus irmão por se preocuparem e cuidar de mim;
- aos meus amigos e colegas, em especial às minhas amigas Juliana Pedrotti e Stephanie Abé por todo o incentivo, todas as risadas, as conversas, os conselhos, pelas palavras de consolo e apoio quando eu achava que nada daria certo, por comemorar junto comigo por cada pequeno passo que foi dado, enfim, por sempre estarem comigo.
- ao meu amigo Marcelo Rossato por todas as discussões envolvendo Biomatemática, pelas contribuições que fizeste e todo o incentivo que me deste. Muito grata!
- às minhas primas, pois mesmo distantes se fizeram presentes de alguma forma em momentos de necessidade.
- à CAPES pelo apoio financeiro, muito obrigada.

Tem coisa que a gente só dá valor quando perde!

-Lak

Resumo

Modelos Discretos para Dinâmica Hospedeiro-Parasitoide-Predador

AUTOR: Poliana Kenderli Pacini Selau

ORIENTADOR: Diomar Cristina Mistro

Neste trabalho, formulamos modelos discretos, do tipo Redes de Mapas Acoplados, para analisar a dinâmica local e espaço-temporal de sistemas hospedeiro-parasitoide-predador. Em um primeiro modelo consideramos que as três espécies se reproduzem na mesma escala de tempo; assim, a dinâmica é descrita por sistema de três equações a diferenças. No segundo modelo, assumimos que a escala de reprodução do predador é muito mais lenta que as escalas de reprodução da espécie do hospedeiro e do parasitoide. Com a densidade do predador constante, a dinâmica pode ser descrita por um sistema de duas equações a diferenças. Para cada um dos modelos, construímos uma versão levando em consideração a ordem dos eventos de crescimento do recurso, predação, parasitismo e crescimento das populações de consumidores. Em todos os modelos propostos, o crescimento da população de hospedeiros está de acordo com a função de Beverton-Holt e a resposta funcional Holling tipo III descreve o parasitismo e a predação. Além disso, os dois consumidores são considerados especialistas. Através de simulações numéricas, observamos a existência de múltiplos estados de equilíbrio estáveis, além de soluções periódicas. Finalmente, incluímos a variável espacial e estudamos a dinâmica espaço-temporal dos dois modelos (sem ordem de eventos). Obtivemos padrões espaciais homogêneos e heterogêneos, dependendo dos parâmetros da dinâmica e da movimentação. As previsões do modelo com as três espécies não sofreram alterações com a inclusão do espaço. Para o modelo em que a densidade do predador é constante, obtivemos distribuição heterogênea das populações gerada pela existência de três equilíbrios concomitantemente estáveis.

Palavras-chaves: Equações a Diferenças, Redes de Mapas Acoplados, Biestabilidade, Hospedeiro-Parasitoide-Predador

Abstract

Discrete Models for Host-Parasitoid-Predator Dynamics

AUTHOR: Poliana Kenderli Pacini Selau

ADVISOR: Diomar Cristina Mistro

In this work, we formulate discrete models, described by Difference Equations and Coupled Map Lattices, in order to analyze the local and spatio-temporal dynamics of host-parasitoid-predator dynamics. We firstly consider that the three species reproduce in the same time scale so that the dynamics is described by three difference equations. In the second model, we assume that the predator time scale for reproduction is much slower than the time scale for reproduction of the host and parasitoid species. In this way, the predator density is constant and the dynamics can be modelled in terms of two difference equations. We analyze the order of the events of host reproduction, predation, parasitism and consumers growth for both models. All the proposed models assume the Beverton-Holt function for host growth and Holling type III functional response for parasitism and predation; both consumers are considered specialists. By means of numerical simulations, we found biestability and triestability, besides finding periodic solutions. We finally introduced the spatial variable and studied the spatio-temporal dynamics. We obtained homogeneous as well as heterogeneous spatial distribution. The three species local model forecasts regarding the species persistence are maintained by the corresponding spatial model. For the model in which the predator density is constant, the spatial model produces heterogeneous distributions generated by three simultaneously stable equilibria.

Keywords: Difference equations, Coupled Map Lattices, Host-parasitoid-predator dynamics, Biestability

Sumário

| | | |
|------------|--|-----------|
| 1 | INTRODUÇÃO | 11 |
| 2 | DINÂMICA LOCAL | 13 |
| 2.1 | Dinâmica Beverton-Holt | 13 |
| 2.2 | Resposta Funcional | 15 |
| 2.3 | Dinâmica Hospedeiro-Parasitoide-Predador | 18 |
| 2.3.1 | Simulações Numéricas | 21 |
| 2.3.2 | Efeito Hydra | 26 |
| 2.3.3 | Paradoxo do enriquecimento | 26 |
| 2.4 | Dinâmica Hospedeiro-Parasitoide-Predador com Ordem de Eventos | 28 |
| 2.4.1 | Simulações Numéricas | 31 |
| 2.5 | População de Predadores Constante | 38 |
| 2.5.1 | Simulação numéricas | 40 |
| 2.5.1.1 | Estabilidade de P_1 , P_2 e P_3 | 41 |
| 2.5.1.2 | Estabilidade de P_4 | 42 |
| 2.5.1.3 | Biestabilidade | 45 |
| 2.6 | População de Predadores Constante com Ordem de Eventos | 45 |
| 2.6.1 | Simulações numéricas | 49 |
| 2.6.1.1 | Estabilidade de P_1 , P_2 e P_3 | 49 |
| 2.6.1.2 | Estabilidade de P_4 | 51 |
| 3 | REDES DE MAPAS ACOPLADOS | 55 |
| 3.1 | RMA para interação de três espécies | 56 |
| 3.2 | RMA Hospedeiro-Parasitoide-Predador Tradicional | 58 |
| 3.2.1 | Simulações | 58 |
| 3.3 | RMA para Dinâmica Hospedeiro-Parasitoide e Predador Constante | 66 |
| 3.3.1 | Simulações | 66 |
| 4 | CONCLUSÃO | 73 |
| | REFERÊNCIAS | 77 |

1 Introdução

Agrotóxicos têm sido utilizados em larga escala para combater pragas e doenças que atacam as lavouras, garantindo a produtividade de diversas culturas. Entretanto, o uso desses defensivos agrícolas causa grandes prejuízos ao meio ambiente (contaminação de solos e mananciais) e à saúde da população, causando, aproximadamente, 200 mil mortes por ano por intoxicações, conforme recente relatório da ONU (UNITED NATIONS GENERAL ASSEMBLY, 2017). Diante dos problemas expostos, faz-se necessário buscar novas formas de controle para populações de pragas.

A utilização de inimigos naturais surge como uma importante alternativa para o controle das populações de pragas, pois, muitas vezes, eles podem auxiliar a diminuir o número de indivíduos dessas populações. Logo, para o uso de inimigos naturais como forma de controle deve-se entender, primeiramente, a dinâmica dessas espécies, ou seja, como se dá seu crescimento, como elas interagem e quais são os efeitos que uma espécie tem sobre a outra.

Modelos matemáticos podem auxiliar a descrever a dinâmica de espécies biológicas, ajudando assim, em alguns casos, a resolver problemas, como por exemplo, controle de pragas em plantações sem a necessidade de utilizar métodos experimentais, os quais, em geral, são mais onerosos e demandam mais tempo. Neste trabalho utilizamos modelos matemáticos discretos, do tipo Redes de Mapas Acoplados, para estudar a dinâmica de três espécies: um recurso e dois consumidores. A população considerada recurso refere-se à população de uma praga que ataca uma determinada cultura, enquanto as populações de consumidores são seus inimigos naturais: uma espécie de parasitoide e uma espécie de predador.

A maioria dos modelos que descrevem a dinâmica dessas populações consideram que todos os eventos (reprodução, predação, consumo, etc) ocorrem concomitantemente. No entanto, dependendo das espécies envolvidas na dinâmica, eles podem ocorrer em diferentes momentos do ciclo de vida das espécies. É o caso das populações que apresentam vários estágios de vida, como por exemplo, ovo, larva, pupa e adulto. Neste sentido, no presente trabalho, vamos considerar que a população recurso é uma espécie que apresenta diferentes estágios de vida: ovo, larva, pupa e adulto; um dos consumidores é um parasitoide de larvas do recurso enquanto o outro consumidor, preda a espécie recurso. Desta forma, a espécie recurso é hospedeiro e presa concomitantemente, razão pela qual, vamos designá-la por hospedeiro ou presa de acordo com a conveniência.

Desenvolvemos dois modelos: o primeiro considera que as três espécies apresentam crescimento na mesma escala de tempo de modo que a dinâmica deve ser descrita por

três equações; no segundo modelo, supomos que a população de predadores cresce em uma escala muito mais lenta que as outras duas espécies e, dessa forma, sua densidade é aproximadamente constante na escala de tempo de reprodução da presa e do parasitoide. Por este motivo, o segundo modelo pode ser descrito por duas equações a diferenças. Para cada modelo, estudamos os efeitos da ordem dos eventos de crescimento, predação e parasitoidismo. Para o crescimento da espécie recurso, adotamos o crescimento de *Beverton-Holt* e usamos uma resposta funcional tipo III para descrever a predação e o parasitoidismo.

Utilizamos modelos que consideram o tempo uma variável discreta, Equações a Diferenças, pois são mais adequadas quando as espécies apresentam reprodução em etapas de tempo bem determinadas, neste sentido, uma etapa de tempo é equivalente a uma geração da espécie recurso. Além disso, supondo que o espaço seja marcadamente discreto, a formulação mais adequada a ser utilizada é a de Redes de Mapas Acoplados.

Este trabalho está estruturado da seguinte forma: no Capítulo 2, propomos e analisamos os modelos para a dinâmica sem estrutura espacial enquanto no Capítulo 3, analisamos a dinâmica espaço-temporal, através de Redes de Mapas Acoplados, dos modelos propostos. Em cada uma dessas seções são realizadas simulações numéricas usando o *software Mathematica 10.0* para o estudo dos modelos. A discussão dos resultados é apresentada nas Conclusões.

2 Dinâmica Local

Vamos apresentar neste capítulo modelos que descrevem a dinâmica populacional de três espécies que interagem: uma espécie considerada recurso e dois consumidores. Mais especificamente, vamos considerar como recurso uma espécie de inseto hospedeiro com estágios de ovo, larva, pupa e adulto. Como consumidores, uma espécie de parasitoide que oviposita nas larvas do hospedeiro e uma espécie que preda os hospedeiros (adultos e/ou larvas). Os modelos propostos são considerados modelos de competição por exploração. Diferentemente do modelo clássico Lotka-Volterra no qual a competição se dá por interferência direta dos competidores, nos modelos de competição por exploração, duas espécies exploram um mesmo recurso (KOT, 2001).

Na seção 2.1 vamos apresentar e resolver o modelo de *Beverton-Holt*, que descreve o crescimento populacional da espécie recurso e na seção 2.2 é apresentado a resposta funcional de Holling, que descreve as interações da espécie recurso com as espécies consumidoras. Nas seções 2.3 e 2.4, vamos estudar modelos que consideram que as três espécies se reproduzem na mesma escala de tempo, de modo serão necessárias três equações para descrever a dinâmica. Nas seções 2.5 e 2.6 analisamos modelos que consideram que os predadores dos hospedeiros se reproduzem numa escala muito mais lenta (como por exemplo, uma espécie de pássaros). Assim, na escala de reprodução de hospedeiros e parasitoides, a população de predadores pode ser considerada constante. Deste modo, o modelo fica reduzido a um sistema com duas espécies, descrito por um sistema de duas equações.

2.1 Dinâmica Beverton-Holt

Um modelo discreto para dinâmica de uma única população é composto por uma equação a diferenças da forma

$$x_{t+1} = f(x_t)x_t, \quad (2.1)$$

onde x_t indica a densidade da população na geração t e f é uma função não linear que representa a fração de crescimento per capita por geração.

Para descrever o crescimento populacional dos hospedeiros, na ausência de consumidores, escolhemos o modelo de *Beverton-Holt*. Este modelo considera, implicitamente, uma competição intra-específica de larvas (ESKOLA et al., 2007).

Para a dedução do modelo de *Beverton-Holt* vamos considerar o tempo contínuo durante a etapa de maturação das larvas. Consideramos x_t o número de indivíduos adultos da população de hospedeiros antes da etapa reprodutiva e $L(\tau)$ é o número de larvas no instante τ , onde $\tau \in \mathbb{R}$ e está restrito ao intervalo de maturação, $0 \leq \tau \leq T$.

Desta forma, $L(0) = bx_t$, onde b é a taxa de nascimento per capita, representa o número de larvas descendentes da população x_t . No final da etapa de maturação, as larvas que sobreviverem à competição intra-específica, darão origem à população de adultos no tempo $t + 1$. Isto é, $L(T) = x_{t+1}$.

Desta forma, a dinâmica de jovens durante a etapa de maturação, é modelada por uma equação diferencial que leva em conta a competição entre larvas, ou seja,

$$\frac{dL}{d\tau} = -\gamma L^2. \quad (2.2)$$

onde γ é a taxa de competição entre as larvas.

Usando o método de separação de variáveis chegamos a:

$$L(\tau) = \frac{1}{\gamma\tau + C_1}, \quad (2.3)$$

onde C_1 é uma constante de integração. Usando as condições em $\tau = 0$ e $\tau = T$, obtemos:

$$x_{t+1} = \frac{bx_t}{1 + b\gamma T x_t}. \quad (2.4)$$

Fazendo $b\gamma T = \frac{\lambda-1}{k}$ e $\lambda = b$, obtemos a equação a diferenças conhecida como equação de *Beverton-Holt*:

$$x_{t+1} = \frac{\lambda x_t}{1 + (\lambda - 1) \frac{x_t}{k}}, \quad (2.5)$$

onde $k > 0$ é a capacidade suporte dos hospedeiros e $\lambda > 1$ é o fator de crescimento intrínseco. Portanto, a fração de crescimento per capita, $\frac{x_{t+1}}{x_t}$, para o modelo de *Beverton-Holt* é:

$$f(x_t) = \frac{\lambda}{1 + (\lambda - 1) \frac{x_t}{k}}. \quad (2.6)$$

Apesar de ser uma equação não-linear, podemos encontrar a solução explícita do modelo de *Beverton-Holt* através da mudança de variável $x_t = \frac{1}{u_t}$. A equação (2.5) é transformada na seguinte equação de primeira ordem linear não-homogênea:

$$u_{t+1} = \frac{u_t}{\lambda} + A, \quad (2.7)$$

com $A = \frac{\lambda-1}{\lambda k}$. Dado um valor inicial u_0 podemos encontrar recursivamente os valores de u_t ,

$$\begin{aligned} u_1 &= \frac{1}{\lambda} u_0 + A, \\ u_2 &= \frac{1}{\lambda^2} u_0 + A\left(\frac{1}{\lambda} + 1\right), \\ u_3 &= \frac{1}{\lambda^3} u_0 + A\left(\frac{1}{\lambda^2} + \frac{1}{\lambda} + 1\right), \\ &\vdots \\ u_t &= \frac{1}{\lambda^t} u_0 + A\left(\frac{1}{\lambda^{t-1}} + \dots + \frac{1}{\lambda^2} + \frac{1}{\lambda} + 1\right). \end{aligned} \quad (2.8)$$

Substituindo $A = \frac{\lambda-1}{\lambda k}$ e $(\frac{1}{\lambda^{t-1}} + \dots + \frac{1}{\lambda^2} + \frac{1}{\lambda} + 1) = \frac{1-\frac{1}{\lambda^t}}{\frac{\lambda-1}{\lambda}}$ obtemos:

$$u_t = \frac{1}{\lambda^t} u_0 + \frac{1}{k} \left(1 - \frac{1}{\lambda^t}\right). \quad (2.9)$$

Voltando para a variável original e rearranjando, chegamos a,

$$x_t = \frac{k}{1 + \left(\frac{k}{x_0} - 1\right)\lambda^{-t}}. \quad (2.10)$$

Se fizermos $\lambda = e^R$, obtemos exatamente a solução do modelo logístico contínuo $\frac{dN}{dt} = RN(1 - \frac{N}{k})$ com $N(0) = x_0$. Por este motivo, o modelo de *Beverton-Holt* é considerado o modelo discreto correspondente ao modelo logístico contínuo. Isto significa que os valores de x_t se sobrepõem à curva solução do modelo logístico contínuo. Além disso, o modelo discreto de *Beverton-Holt* apresenta apenas um equilíbrio de persistência que é estável para todos os valores dos parâmetros. Em particular, os p -ciclos e caos observados no modelos de Ricker e logístico discretos, não ocorrem para o modelo de *Beverton-Holt*.

2.2 Resposta Funcional

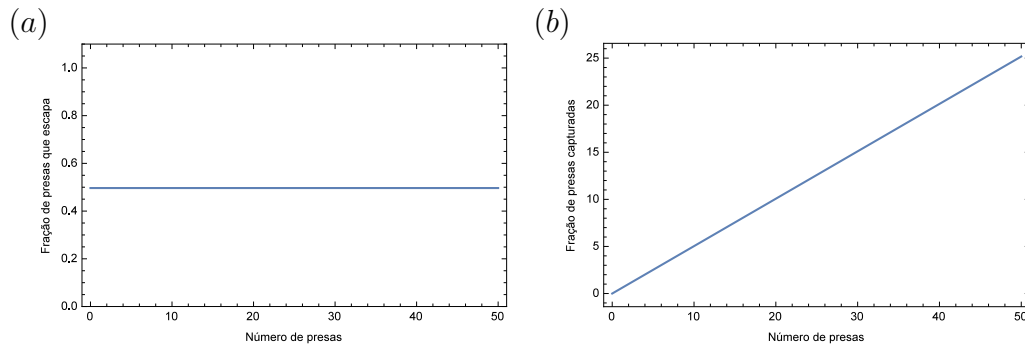
Em modelos contínuos, a resposta funcional é definida como a taxa de presas capturadas por predador, por unidade de tempo (KOT,2001). Ou seja, é o termo que representa a interação entre presas e predadores. Holling (1966) definiu três tipos de respostas funcionais, as respostas funcionais do tipo I, II e III. Em modelos discretos, a predação é descrita em termos da "fração da população recurso que escapa da predação" e da "fração da população recurso que é predada". No entanto, estas "frações" devem manter as características qualitativas da correspondente resposta funcional.

Para descrever a resposta funcional no modelo discreto, consideramos x_t a densidade da população recurso e z_t a densidade de consumidor.

A resposta funcional tipo I considera uma relação linear entre o número de presas capturadas por predador, por unidade de tempo, e a densidade de presas. Nicholson and Bailey (1952) descreveram a fração de presas que escapa da predação por $g(z_t) = e^{-sz_t}$, onde s é a eficiência da busca do predador pela presa. Portanto, a fração de presas capturadas é $(1 - g(z_t))$ e $x_t(1 - g(z_t))$ representa o número de presas predada. Seguem ilustrados na Figura 1, a fração de presas que escapa de um predador e o número de presas que é capturada por um predador de acordo com a expressão proposta por Nicholson-Bailey e que caracteriza uma resposta funcional do tipo I.

Por sua vez, muitas espécies de predadores apresentam um efeito de saturação de consumo. Nestes casos, diferentemente da resposta funcional do tipo I, a fração de presas

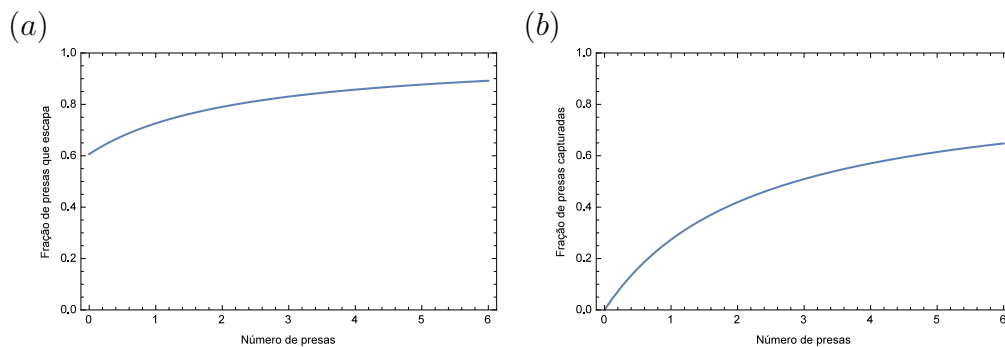
Figura 1 – (a) Fração de presas que escapa de um predador e^{-s} e (b) Número de presas capturadas $x(1 - e^{-s})$, com $s = 0,7$.



Fonte: Elaborado pela autora.

capturadas por predador não aumenta linearmente com a população de presas em virtude do tempo em que o predador permanece manuseando e digerindo cada presa (KOT, 2001). Para estes tipos de predadores, a fração de presas que escapa da predação pode ser dada por $g(x_t, z_t) = e^{-\frac{a_1}{1+e_1^2 x_t}}$ (HASSELL, 2000) e o número de presas capturadas, com a resposta funcional do tipo II é $x_t(1 - g(x_t, z_t))$. A Figura 2 mostra a fração de presas que escapa de um predador e o número de presas capturadas por predador:

Figura 2 – (a) Fração de presas que escapa de um predador $g(x_t) = e^{-\frac{a_1}{1+e_1^2 x_t}}$ e (b) Número de presas capturadas por predador $x(1 - e^{-\frac{a_1}{1+e_1^2 x_t}})$, com $e_1 = 0,75$ e $a_1 = 0,5$.



Fonte: Elaborado pela autora.

Muitas espécies de predadores têm dificuldade em predar quando a densidade de presas está muito baixa. Isto pode se dar por uma dificuldade que o predador apresenta em encontrar as presas. Segundo Kot (2001), a resposta funcional Holling do tipo III assume que em baixa disponibilidade de presas, o número de presas capturadas por predador é baixo e em densidades intermediárias ocorre um aumento do número de presas predadas, quando o predador reconhece a abundância da presa, um fenômeno conhecido como "*prey switching*". Além disso, essa resposta funcional considera que o predador também apresenta uma saturação de predação. Este tipo de comportamento pode ser representado pela função $g(x_t) = e^{-\frac{a_1 x_t}{1+(e_1 x_t)^2}}$.

Neste trabalho, para descrever o parasitoidismo e a predação, adotamos a resposta

funcional *Holling* tipo III para ambos consumidores. Vamos fixar y_t como a densidade de parasitoides e z_t , a densidade de predadores. Para representar as frações de hospedeiros que escapam do parasitoidismo e predação temos: $g_1(x_t, y_t)$ e $g_2(x_t, z_t)$. Desta forma, $1 - g_1(x_t, y_t)$ e $1 - g_2(x_t, z_t)$ descrevem as frações de hospedeiros parasitadas e predadas por y_t parasitoides e z_t predadores, respectivamente. Logo, propomos a seguinte forma para a fração de hospedeiros que não é parasitada por y_t parasitoides:

$$g_1(x_t, y_t) = e^{\left(\frac{-a_1 x_t y_t}{1+(e_1 x_t)^2}\right)}, \quad (2.11)$$

onde $\frac{1}{e_1}$ é a densidade de hospedeiros para a qual a fração que é parasitada ($1 - g_1(x, 1)$) por um parasitoide é máxima, ou seja, $\frac{1}{e_1}$ é a densidade mínima que escapa de um parasitoide. Por sua vez, $\frac{a_1}{e_1^2}$ é a densidade máxima de hospedeiros que são parasitados por um parasitoide. Isto é, $\lim_{x \rightarrow +\infty} x(1 - g_1(x, 1)) = \frac{a_1}{e_1^2}$.

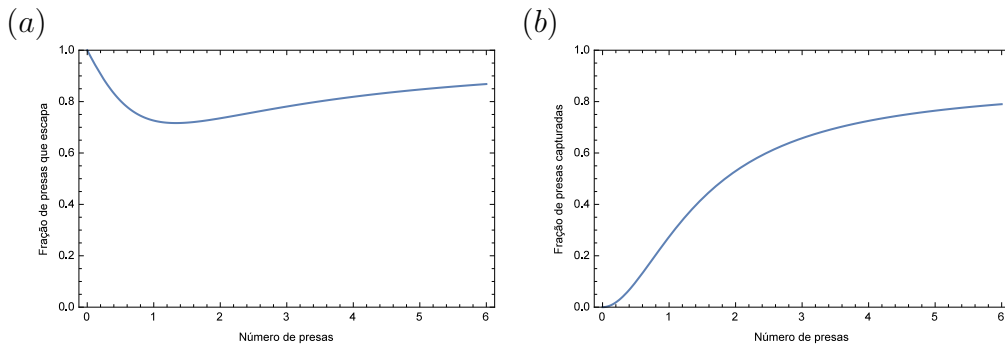
Analogamente, a fração de hospedeiros que escapa de predação $g_2(x_t, z_t)$ é dada por

$$g_2(x_t, z_t) = e^{\left(\frac{-a_2 x_t z_t}{1+(e_2 x_t)^2}\right)}, \quad (2.12)$$

onde $\frac{1}{e_2}$ é a densidade de hospedeiros para a qual a fração que é predada ($1 - g_2(x, 1)$) por um predador é máxima, ou seja, $\frac{1}{e_2}$ é a densidade mínima que escapa de um predador. Enquanto, $\frac{a_2}{e_2^2}$ é a densidade máxima de hospedeiros que são predados por um predador. Isto é, $\lim_{x \rightarrow +\infty} x(1 - g_2(x, 1)) = \frac{a_2}{e_2^2}$.

A Figura 3 (a) e (b) ilustra $g_1(x_t, y_t)$ e $x_t(1 - g_1(x_t, y_t))$, respectivamente. A função $g_2(x_t, z_t)$ apresenta o mesmo comportamento qualitativo.

Figura 3 – (a) Fração de presas que escapam $g_1(x, 1)$ e (b) Número de presas capturadas por predador $x(1 - g_1(x, 1))$, com $e_1 = 0,75$ e $a_1 = 0,5$.



Fonte: Elaborado pela autora.

De uma maneira geral, os modelos de dinâmica de populações consideram que todos os eventos (reprodução, predação, etc) ocorrem ao mesmo tempo. No entanto, dependendo das espécies envolvidas, eles podem ocorrer em diferentes momentos do ciclo de vida das espécies. Vamos considerar, neste capítulo, as ideias de Weide (2018) para formular um modelo que contemple a ordem com que ocorrem os diferentes processos envolvidos na dinâmica das três espécies.

Vamos apresentar quatro modelos, o modelo desenvolvido na seção 2.3 descreve a dinâmica das três espécies sem considerar ordem de eventos, ou seja, de forma tradicional. O modelo apresentado na seção 2.4 representa a mesma interação das três espécies, mas considerando os seguintes eventos: predação dos hospedeiros adultos, consumo destes hospedeiros, reprodução dos hospedeiros, parasitismo dos hospedeiros em estágio de larva e crescimento dos parasitoides. O modelo apresentado na seção 2.5 descreve a dinâmica das três espécies, considerando a população de predadores de hospedeiros adultos constante, de forma convencional, enquanto que o modelo exposto na seção 2.6 descreve a mesma dinâmica entre as espécies considerando os seguintes eventos: a predação dos hospedeiros adultos, a reprodução dos hospedeiros, o parasitismo e a eclosão dos parasitoides.

2.3 Dinâmica Hospedeiro-Parasitoide-Predador

O modelo tradicional considera que os eventos de crescimento, predação e parasitismo ocorrem simultaneamente. Os predadores consomem hospedeiros adultos e as larvas de hospedeiros que podem conter ovos de parasitoides ou não. Os parasitoides, neste caso, podem ovipositar em lagartas cujos adultos já foram predados. Isto é, um hospedeiro adulto pode pôr ovos (que serão parasitados) e em seguida, ser predado por predadores de indivíduos adultos.

Um modelo discreto tradicional para descrever a dinâmica hospedeiro-parasitoide-predador é dado por:

$$\begin{cases} x_{t+1} = x_t f(x_t) g_1(x_t, y_t) g_2(x_t, z_t) \\ y_{t+1} = B_1 x_t (1 - g_1(x_t, y_t)) \\ z_{t+1} = B_2 x_t (1 - g_2(x_t, z_t)), \end{cases} \quad (2.13)$$

onde B_1 é o número de ovos viáveis depositados em um hospedeiro e B_2 é o fator de crescimento da população de predadores resultante da predação de x_t hospedeiros. Isto é, B_2 é o fator de conversão de hospedeiros em predadores. Na ausência de predadores e parasitoides a dinâmica da população recurso é descrita conforme o modelo apresentado na seção 2.1. As funções f , g_1 e g_2 são dadas por (2.6), (2.11) e (2.12), respectivamente.

A fim de trabalhar com os grupos de parâmetros relevantes para a dinâmica, vamos adimensionalizar o modelo. Para isso, introduzimos as variáveis adimensionais $n_t = e_2 x_t$, $p_t = \frac{e_2}{B_1} y_t$ e $w_t = \frac{a_2}{e_2} z_t$ e obtemos o seguinte modelo adimensional:

$$\begin{cases} n_{t+1} = n_t F(n_t) G_2(n_t, w_t) G_1(n_t, p_t) \\ p_{t+1} = n_t (1 - G_1(n_t, p_t)) \\ w_{t+1} = \mu_2 n_t (1 - G_2(n_t, w_t)), \end{cases} \quad (2.14)$$

onde $\mu_2 = \frac{B_2 a_2}{e_2^2}$. As funções $F(n_t)$, $G_1(n_t, p_t)$ e $G_2(n_t, w_t)$ são dadas por:

$$\begin{aligned} F(n_t) &= \frac{\lambda}{1 + (\lambda - 1) \frac{n_t}{\alpha_2}}, \\ G_1(n_t, p_t) &= e^{\left(\frac{-\mu_1 n_t p_t}{1 + \alpha_1 (n_t)^2} \right)}, \\ G_2(n_t, w_t) &= e^{\left(\frac{-n_t w_t}{1 + (n_t)^2} \right)}, \end{aligned} \quad (2.15)$$

com $\mu_1 = \frac{B_1 a_1}{e_2^2}$, $\alpha_1 = \left(\frac{e_1}{e_2} \right)^2$ e $\alpha_2 = e_2 k$.

Os pontos de equilíbrio são soluções constantes, ou seja, devem satisfazer $n_{t+1} = n_t = \bar{n}$, $p_{t+1} = p_t = \bar{p}$ e $w_{t+1} = w_t = \bar{w}$. Logo, o sistema (2.14) apresenta cinco pontos de equilíbrio:

- $P_1 = (0, 0, 0)$, extinção das três espécies;
- $P_2 = (\alpha_2, 0, 0)$, sobrevivência do hospedeiro;
- $P_3 = (\bar{n}, 0, \bar{w})$, extinção do parasitoide;
- $P_4 = (\bar{n}, \bar{p}, 0)$, extinção do predador;
- $P_5 = (\bar{n}, \bar{p}, \bar{w})$, coexistência das espécies.

Dada a complexidade das equações que compõem o sistema, não é possível encontrar explicitamente os pontos de equilíbrio P_3 , P_4 e P_5 mas, é possível encontrar algumas condições de existência dos pontos P_3 e P_4 . A estabilidade destes três pontos foi verificada através dos diagramas de bifurcações. Para os pontos de equilíbrio P_1 e P_2 , é possível obter as condições analíticas de estabilidade.

A matriz Jacobiana do sistema, obtida através do *software Mathematica 10*, calculada no ponto equilíbrio P_1 é:

$$J(P_1) = \begin{bmatrix} \lambda & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

cujos autovalores são $r_1 = r_2 = 0$ e $r_3 = \lambda$. Portanto, P_1 nunca é estável, pois $\lambda > 1$.

Para o ponto de equilíbrio P_2 , a matriz Jacobiana é dada por:

$$J(P_2) = \begin{bmatrix} \frac{1}{\lambda} & -\frac{\mu_1 \alpha_2^2}{1 + \alpha_1 \alpha_2^2} & -\frac{\alpha_2^2}{1 + \alpha_1 \alpha_2^2} \\ 0 & \frac{\mu_1 \alpha_2^2}{1 + \alpha_1 \alpha_2^2} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\mu_2 \alpha_2^2}{1 + \alpha_1 \alpha_2^2} \end{bmatrix}$$

cujos autovalores são os elementos da diagonal principal, uma vez que a matriz é triangular superior. Desta forma, para que P_2 seja estável devemos ter:

- 1) $\lambda > 1$;
- 2) $\alpha_2^2(\mu_1 - \alpha_1) < 1$;
- 3) $\alpha_2^2(\mu_2 - \alpha_1) < 1$.

Vamos apresentar agora as condições de existência do ponto de equilíbrio P_4 . Ao supor $\bar{w} = 0$, o sistema (2.14) se reduz a,

$$\begin{cases} \bar{n} = \bar{n}F(\bar{n})G_1(\bar{n}, \bar{p}) \\ \bar{p} = \bar{n}(1 - G_1(\bar{n}, \bar{p})). \end{cases} \quad (2.16)$$

Da primeira equação do sistema (2.16) obtemos as duas igualdades:

$$\frac{1}{\lambda} + \frac{(\lambda-1)\bar{n}}{\lambda\alpha_2^2} = e^{\frac{-\mu_1\bar{n}\bar{p}}{1+\alpha_1^2}} \quad \text{e} \quad \ln\left(\frac{1}{\lambda} + \frac{(\lambda-1)\bar{n}}{\lambda\alpha_2^2}\right) = -\frac{\mu_1\bar{n}\bar{p}}{1+\alpha_1^2}. \quad (2.17)$$

Substituindo as igualdades (2.17) na segunda equação do sistema (2.16) obtemos:

$$-\frac{\mu_1\bar{n}^2}{1 + \alpha_1\bar{n}^2} \left(1 - \frac{1}{\lambda} - \frac{(\lambda-1)}{\lambda\alpha_2}\bar{n}\right) = \ln\left(\frac{1}{\lambda} + \frac{(\lambda-1)}{\lambda\alpha_2}\bar{n}\right) \quad (2.18)$$

Sabemos que o lado direito de (2.18) é negativo pela segunda igualdade em (2.17). De onde constatamos que

$$\left(1 - \frac{1}{\lambda} - \frac{(\lambda-1)}{\lambda\alpha_2}\bar{n}\right) \geq 0. \quad (2.19)$$

Concluimos assim, que a igualdade (2.18) é somente verdadeira se $\bar{n} \leq \alpha_2$.

Para que ocorra existência do ponto de equilíbrio P_4 , a equação (2.18) precisa ser contemplada. Desta forma, estamos interessados em encontrar condições necessárias para garantir um ponto de intersecção não nulo entre a curva do lado direito e do lado esquerdo da igualdade (2.18). A Figura 4 expõe ambas curvas.

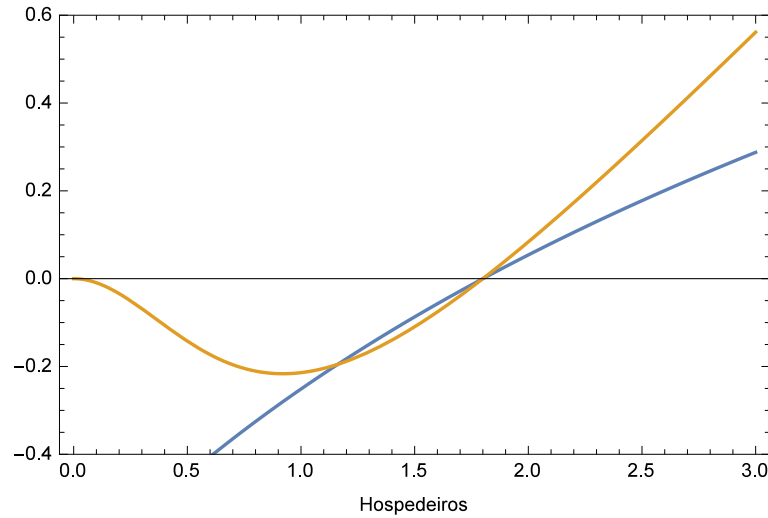
Para o grupo de parâmetros utilizados na confecção da Fig. 4, há dois pontos de intersecção entre as duas curvas, um ponto onde ambas curvas se anulam, ou seja,

$$\frac{1}{\lambda} - \frac{(\lambda-1)}{\lambda\alpha_2}\bar{n} = 1 \Rightarrow \bar{n} = \alpha_2. \quad (2.20)$$

e o segundo ponto, o qual queremos garantir a existência.

Para garantir a existência do segundo ponto de intersecção, é necessário que a derivada da curva laranja (correspondente à expressão à esquerda em (2.18)) calculada

Figura 4 – Curva laranja representa o lado esquerdo da igualdade (2.18) e a curva azul representa o lado direito da igualdade, com $\lambda = 2$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_1 = 1,84$ e $\alpha_1 = 1,0764$.



Fonte: Elaborado pela autora.

no ponto $\bar{n} = \alpha_2$ seja maior que a derivada da curva azul (correspondente à expressão à direita em (2.18)) neste ponto. Logo, a seguinte desigualdade deve ser satisfeita,

$$\frac{\lambda - 1}{\lambda \alpha_2} < \frac{\mu_1 (\lambda - 1) \alpha_2}{\lambda (1 + \alpha_1 \alpha_2^2)}.$$

Isto é,

$$1 < \frac{\alpha_2^2 \mu_1}{1 + \alpha_1 \alpha_2^2}. \quad (2.21)$$

Portanto a condição (2.21) deve ser cumprida para garantirmos a existência do ponto de equilíbrio P_4 . De forma similar podemos encontrar as condições de existência do ponto P_3 .

2.3.1 Simulações Numéricas

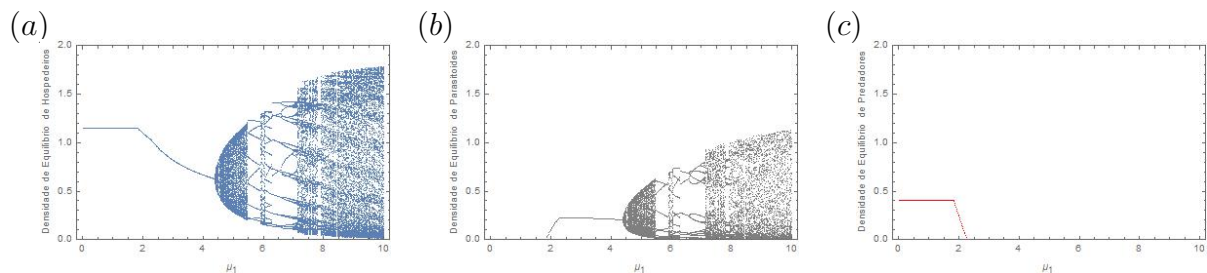
Nesta subseção vamos apresentar os diagramas de bifurcação das soluções do sistema (2.14) em relação aos parâmetros μ_1 , μ_2 , λ e α_2 . Para melhor compreensão dos resultados vamos apresentar a seguir, na Tabela 1, os significados e as interpretações biológicas de cada parâmetro.

Tabela 1 – Significado dos parâmetros

| Parâmetros | Significado |
|------------|---|
| μ_1 | Aumentar μ_1 resulta em aumentar a densidade de hospedeiros parasitada. |
| μ_2 | Aumentar μ_2 significa aumentar a densidade de hospedeiros capturadas por predador, por unidade de tempo. |
| λ | λ é o fator de crescimento intrínseco do hospedeiro. |
| α_2 | Aumentar α_2 significa aumentar a capacidade suporte do hospedeiro k e/ou aumentar a fração de hospedeiros que escapa da predação. |

Apresentamos na Figura 5, os diagramas de bifurcação referentes às populações de hospedeiros, parasitoides e predadores em relação ao parâmetro μ_1 . Nestes diagramas podemos visualizar a existência e a estabilidade dos pontos de equilíbrio P_3 , P_4 , P_5 para $\mu_1 < 4,5$ aproximadamente. Quando $\mu_1 > 4,5$ o diagrama indica oscilações, p -ciclos e caos para hospedeiros e parasitoides enquanto os predadores vão à extinção para $\mu_1 > 2,3$ aproximadamente.

Figura 5 – Diagramas de bifurcação do sistema (2.14) em relação ao parâmetro μ_1 para (a) hospedeiros, (b) parasitoides e (c) predador, com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_2 = 1,94$ e $\lambda = 2$.

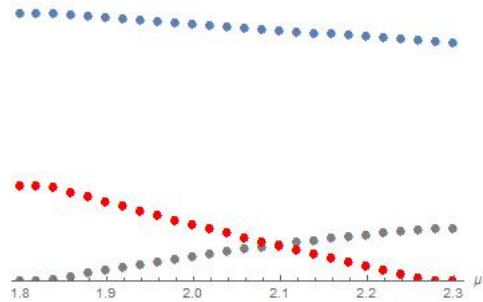


Fonte: Elaborado pela autora.

A região de coexistência das três espécies é difícil de ser visualizada nos diagramas ilustrados acima, mas restringindo μ_1 ao intervalo $(1,8; 2,3)$ é possível visualizar a região de coexistência das espécies, como mostra a Figura 6. Isto é, o equilíbrio P_5 existe quando $1,8 \lesssim \mu_1 \lesssim 2,3$ com o grupo de parâmetros utilizados.

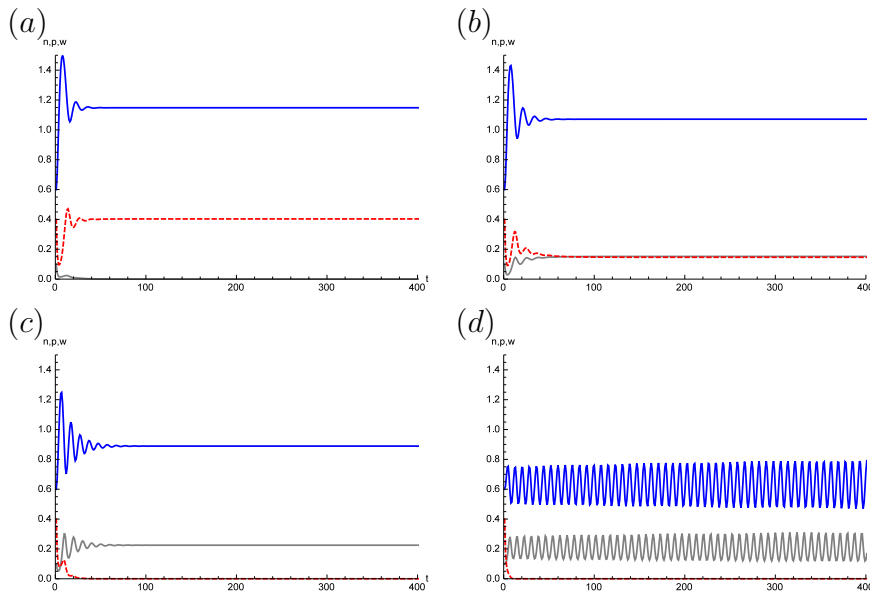
Na Figura 7, ilustramos as soluções do sistema (2.14) para diferentes valores de μ_1 , onde podemos visualizar os pontos de equilíbrio P_3 , P_4 e P_5 . Além disso, podemos observar soluções oscilantes na Figura 7 (d) para as populações de hospedeiros e parasitoides. As soluções em azul, cinza e vermelho representam os hospedeiros, parasitoides e predadores, respectivamente.

Figura 6 – Região do parâmetro μ_1 em que se observa coexistência das três espécies com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_2 = 1,94$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

Figura 7 – Soluções do sistema (2.14) para (a) $\mu_1 = 1,7$, (b) $\mu_1 = 2,1$, (c) $\mu_1 = 2,7$ e (d) $\mu_1 = 4,5$, com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_2 = 1,94$ e $\lambda = 2$.



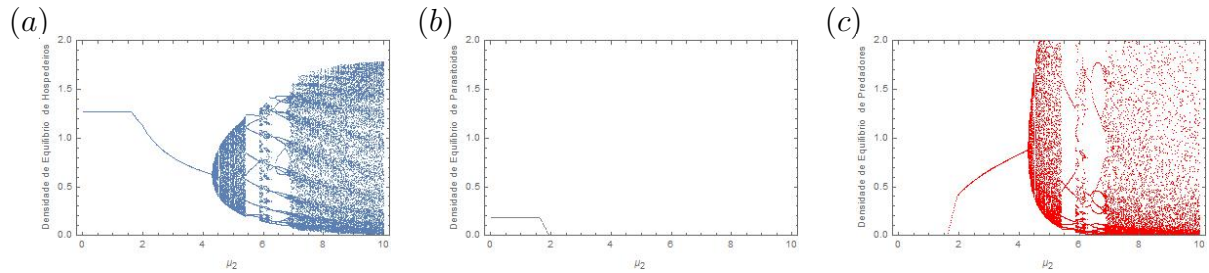
Fonte: Elaborado pela autora.

Como podemos observar no gráfico (a) da Figura 7, quando $\mu_1 = 1,7$ somente o parasitoides vai para a extinção, ou seja, o sistema tende ao ponto de equilíbrio P_3 . No gráfico (b), no qual $\mu_1 = 2,1$, observamos a existência de P_5 , o ponto de coexistência das três espécies. Já no gráfico (c), para $\mu_1 = 2,7$ observamos P_4 , ponto de extinção do predador. Por fim, no gráfico (d), quando $\mu_1 = 4,5$, verificam-se soluções periódicas da população de hospedeiros e parasitoides, enquanto o predador vai para a extinção.

A seguir, vamos apresentar na Figura 8 os diagramas de bifurcação em relação ao parâmetro μ_2 . Nestes diagramas observamos a existência dos pontos de equilíbrio P_3 , P_4 e P_5 para $\mu_2 < 4,3$. Para $\mu_2 > 4,3$ os diagramas indicam soluções periódicas, p -ciclos, e caos para as populações de hospedeiros e predadores.

O diagrama (c) da Figura 8, foi apresentado nesta escala a fim de comparação com os demais diagramas. Apresentamos o mesmo diagrama em escala maior na Figura

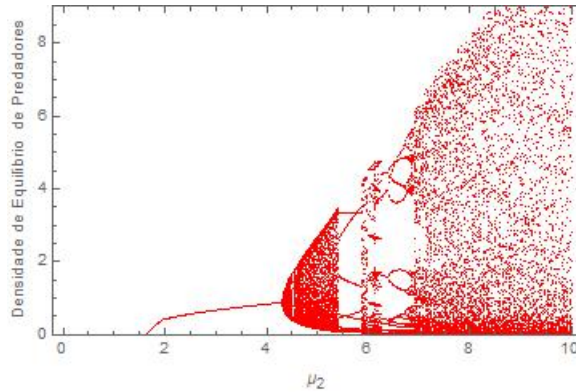
Figura 8 – Diagramas de bifurcação do sistema (2.14) em relação ao parâmetro μ_2 para (a) hospedeiros, (b) parasitoides e (c) predadores, com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_1 = 1,84$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

9, para melhor visualização.

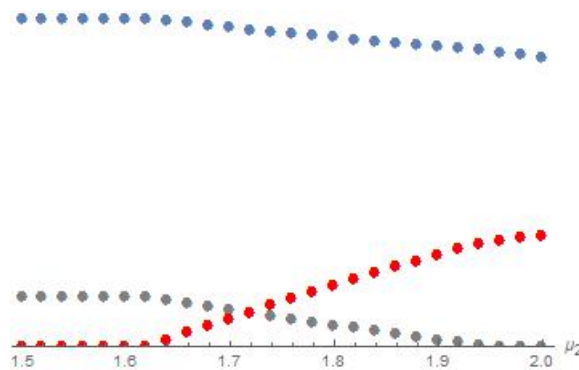
Figura 9 – Diagrama de bifurcação do predador em relação a μ_2 com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_1 = 1,84$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

A Figura 10 apresenta a região do parâmetro μ_2 em que se observa a coexistência das espécies.

Figura 10 – Região do parâmetro μ_2 em que se observa coexistência das três espécies com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_1 = 1,84$ e $\lambda = 2$.

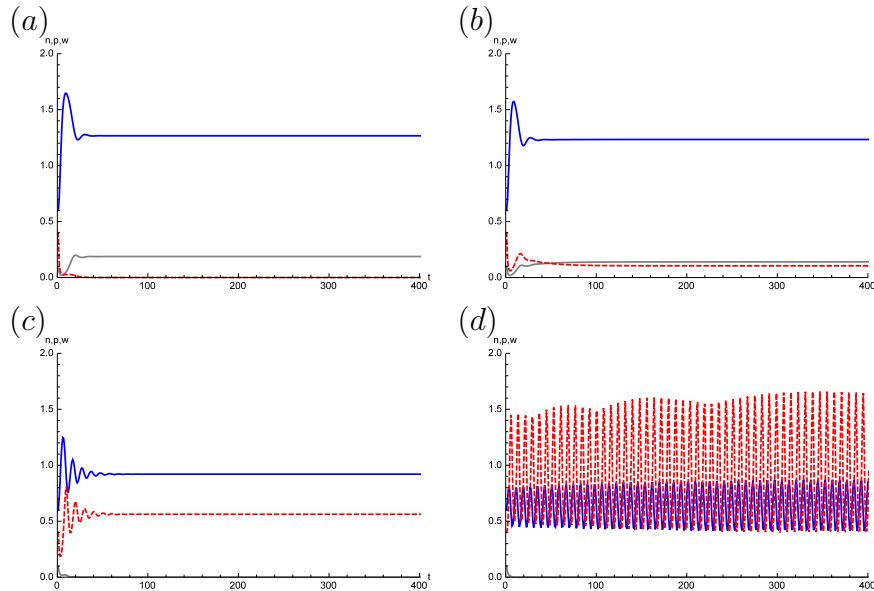


Fonte: Elaborado pela autora.

Na Figura 11, expomos as soluções do sistema (2.14) para quatro valores distintos de μ_2 . As soluções em azul, cinza e vermelho referem-se aos hospedeiros, parasitoides e

predadores, respectivamente.

Figura 11 – Soluções do sistema (2.14) para (a) $\mu_2 = 1, 4$, (b) $\mu_2 = 1, 7$, (c) $\mu_2 = 2, 5$ e (d) $\mu_2 = 4, 5$, com $\alpha_1 = 1, 0764$, $\alpha_2 = 1, 8$, $\mu_1 = 1, 84$ e $\lambda = 2$.

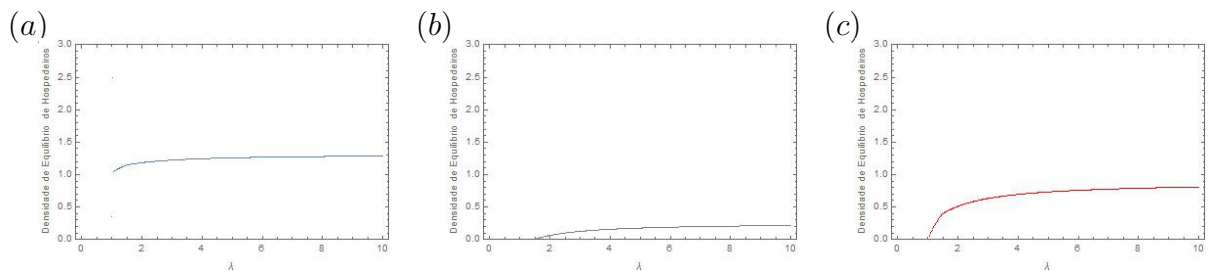


Fonte: Elaborado pela autora.

No gráfico (a) da Figura 11, no qual $\mu_2 = 1, 4$, o predador vai para a extinção. Já no gráfico (b) as três espécies coexistem. No gráfico (c) o parasitoide vai para a extinção. Por fim, no gráfico (d) os hospedeiros e predadores apresentam soluções periódicas enquanto os parasitoides vão para a extinção.

Apresentamos na Figura 12 os diagramas de bifurcação em relação ao parâmetro λ para as populações de (a) hospedeiros, (b) parasitoides e (c) predadores. Nestes diagramas é possível verificar os pontos de equilíbrio P_3 para λ entre o intervalo $(1; 1, 5)$ e P_5 para $\lambda > 1, 5$.

Figura 12 – Diagramas de bifurcação do sistema (2.14) em relação ao parâmetro λ para (a) hospedeiros, (b) parasitoides e (c) predadores, com $\alpha_1 = 1, 0764$, $\alpha_2 = 1, 8$, $\mu_1 = 1, 84$ e $\mu_2 = 1, 94$.

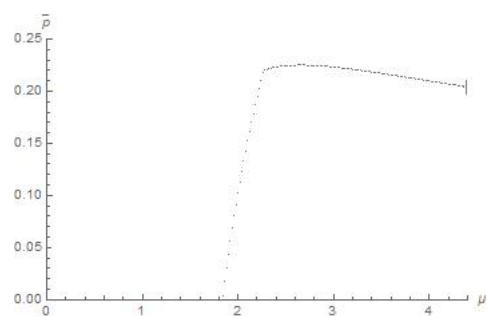


Fonte: Elaborado pela autora.

2.3.2 Efeito Hydra

O efeito hydra consiste em um fenômeno não intuitivo, o qual revela um aumento na população média do parasitoide em consequência da diminuição do fator de sobrevivência do mesmo (SIEBER; HILKER, 2012; SCHRÖDER et al., 2014). O diagrama de bifurcação em relação a μ_1 (parâmetro diretamente proporcional a B_1 , que representa o número de ovos viáveis depositados por parasitoide) ilustrado na Figura 13 revela que diminuindo μ_1 de 4,3 para 2 aproximadamente, ou seja, aumentando a mortalidade do parasitoide, a população de parasitoides apresenta um leve aumento.

Figura 13 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.14) em relação ao parâmetro μ_1 com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_2 = 1,94$ e $\lambda = 2$.

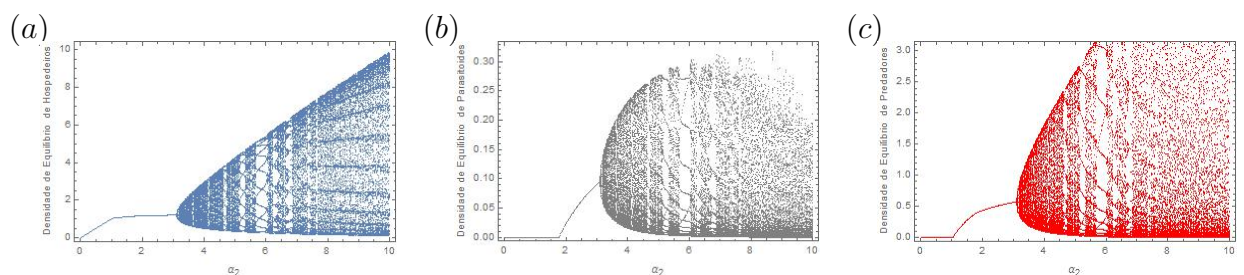


Fonte: Elaborado pela autora.

2.3.3 Paradoxo do enriquecimento

O paradoxo do enriquecimento retrata uma desestabilização de um estado estacionário de um ecossistema em consequência do aumento da capacidade suporte dos recursos (ROSENZWEIG, 1971). A Figura 14 mostra os diagramas de bifurcação em relação a α_2 (parâmetro diretamente proporcional à capacidade suporte dos hospedeiros - k), onde o diagrama (a) representa os hospedeiros, enquanto os parasitoides são representados pelo diagrama (b) e os predadores pelo (c).

Figura 14 – Diagramas de bifurcação do sistema (2.14) em relação ao parâmetro α_2 para (a) hospedeiros, (b) parasitoides e (c) predadores, com $\alpha_1 = 1,0764$, $\mu_2 = 1,94$, $\mu_1 = 1,84$ e $\lambda = 2$.



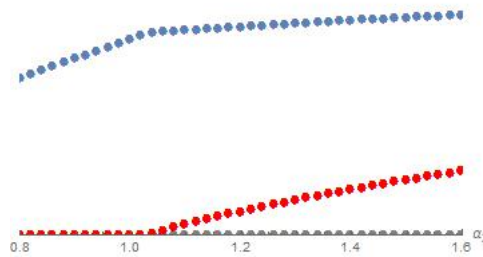
Fonte: Elaborado pela autora.

Diferentemente dos outros diagramas ilustrados anteriormente os diagramas expostos na Figura 14 não apresentam o ponto de equilíbrio P_4 , mas, não podemos concluir

que este ponto não existe. Somente podemos concluir que este ponto de equilíbrio não é estável. Além disso, os diagramas em relação ao parâmetro α_2 apresentam uma grande região de coexistência das espécies, ao contrário dos diagramas em relação aos demais parâmetros que expõem regiões menores de coexistência das três espécies.

A Figura 15 mostra os valores de α_2 para qual o ponto de equilíbrio P_3 , ou seja, a coexistência dos hospedeiros e predadores se torna estável, para este grupo de parâmetros.

Figura 15 – Região do parâmetro α_2 em que se observa o surgimento do ponto de equilíbrio P_4 para $\alpha_1 = 1,0764$, $\mu_1 = 1,84$, $\mu_2 = 1,94$ e $\lambda = 2$.

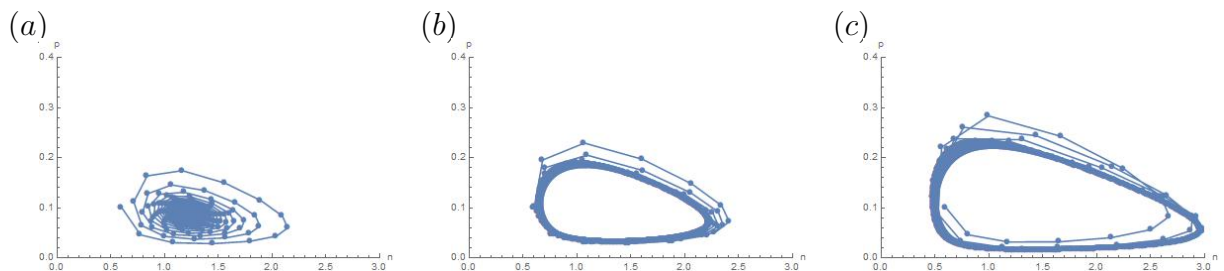


Fonte: Elaborado pela autora.

Nos diagramas ilustrados nas Figuras 14 observa-se a ocorrência do paradoxo do enriquecimento. Quando $\alpha_2 = 3,1$, há desestabilização do ponto de equilíbrio $P_5 = (\bar{n}, \bar{p}, \bar{w})$, e o surgimento de uma bifurcação de *Neimark-Sacker*, que é caracterizada pela desestabilização de um equilíbrio para o surgimento de soluções periódicas (KOT, 2001).

Os planos de fase das Figuras 16 e 17 mostram o surgimento de ciclos limites conforme aumentamos α_2 de 3 para 4. Além disso, os planos de fase apontam que conforme aumentarmos o valor de α_2 , as soluções vão se tornando mais próximas do eixo n . Isso indica que uma pequena perturbação pode levar as espécies para a extinção desde que estas populações estejam próximas do zero.

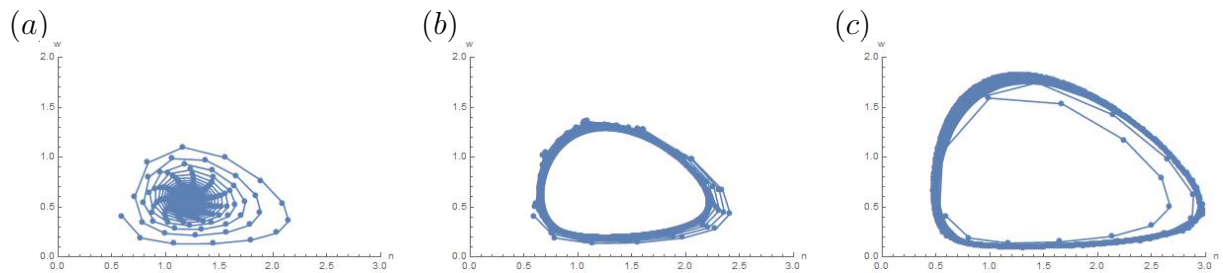
Figura 16 – Planos de fase de hospedeiros (n) e parasitoides (p) com (a) $\alpha_2 = 3$, (b) $\alpha_2 = 3,5$ e (c) $\alpha_2 = 4$, para $\alpha_1 = 1,0764$, $\mu_2 = 1,94$, $\mu_1 = 1,84$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

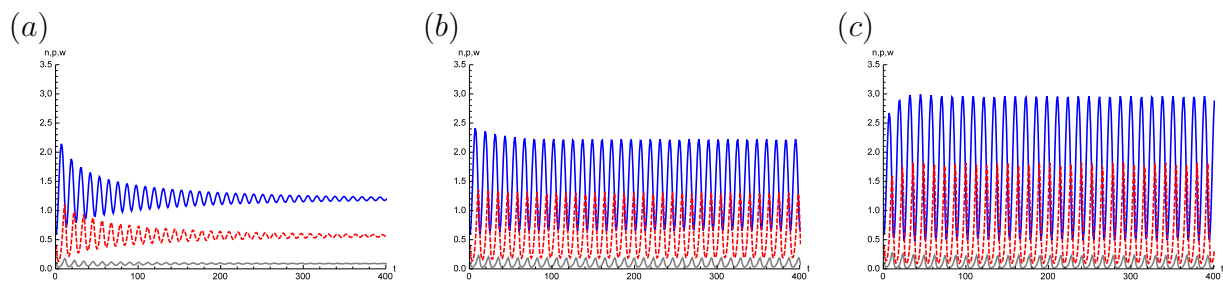
A Figura 18 mostra as soluções para as três espécies para (a) $\alpha_2 = 3$, (b) $\alpha_2 = 3,5$ e (c) $\alpha_2 = 4$. Em azul, cinza e vermelho, as soluções dos hospedeiros, parasitoides e predadores, respectivamente.

Figura 17 – Planos de fase de hospedeiros (n) e predador (w) com (a) $\alpha_2 = 3$, (b) $\alpha_2 = 3,5$ e (c) $\alpha_2 = 4$, para $\alpha_1 = 1,0764$, $\mu_2 = 1,94$, $\mu_1 = 1,84$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

Figura 18 – Soluções do sistema (2.14) para (a) $\alpha_2 = 3$, (b) $\alpha_2 = 3,5$ e (c) $\alpha_2 = 4$, com $\alpha_1 = 1,0764$, $\mu_2 = 1,94$, $\mu_1 = 1,84$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

A seguir, vamos desenvolver um modelo similar a este, mas considerando ordem de eventos.

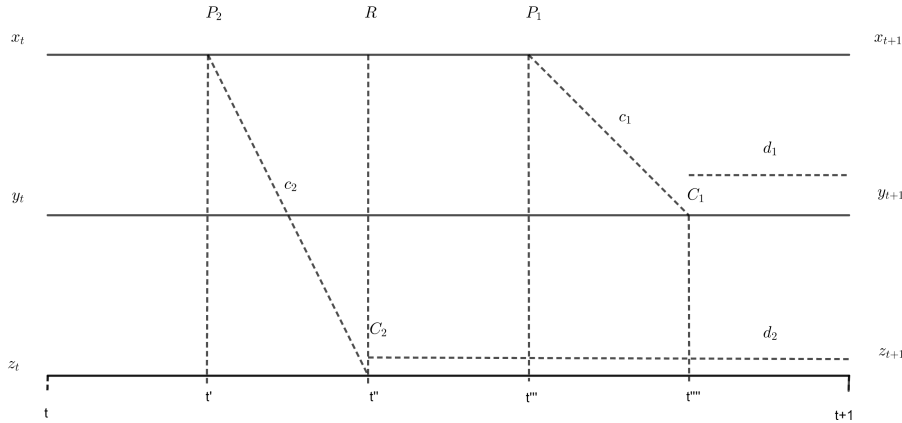
2.4 Dinâmica Hospedeiro-Parasitoide-Predador com Ordem de Eventos

O modelo apresentado nessa seção também é composto por três espécies, x_t representa o número de hospedeiros adultos na geração t , o número de parasitoides na geração t é descrito por y_t e, z_t descreve o número de predadores de hospedeiros adultos na geração t . Além disso, vamos considerar os seguintes cinco eventos, nesta ordem:

- I - Predação dos hospedeiros adultos;
- II - Consumo dos hospedeiros adultos pelos predadores;
- III - Reprodução dos hospedeiros;
- IV - Oviposição dos parasitoides sobre as larvas do hospedeiro;
- V - Eclosão dos parasitoides.

Seguindo as ideias de Weide e colaboradores (2019), para considerarmos os eventos acima mencionados, vamos dividir cada etapa de tempo em cinco subetapas e aplicar a função correspondente a cada evento, como mostra o esquema apresentado na Figura 19.

Figura 19 – Sequência de eventos entre o instante t e $t + 1$.



Fonte: Elaborado pela autora.

Diferentemente do modelo estudado na seção 2.3, o modelo com a ordem de eventos acima considera que os predadores consomem somente os hospedeiros adultos enquanto os parasitoides somente ovipositam sobre as lagartas.

Em t' ocorre o evento I, no qual somente a população de presas é alterada. Como já citado, $g_2(x_t, z_t)$ dada por (2.12) descreve a fração de hospedeiros que sobrevive à predação. Ao final da etapa t' temos:

$$\begin{cases} x_{t'} = x_t g_2(x_t, z_t) \\ y_{t'} = y_t \\ z_{t'} = z_t. \end{cases} \quad (2.22)$$

Observe que a fração g_2 depende do número de presas adultas e do número de predadores na geração t .

Os eventos II e III ocorrem simultaneamente em t'' . Assim, somente a população de parasitoides não sofre alteração. Além disso, a função f descreve o crescimento populacional dos hospedeiros. Logo, f , dada em (2.6), depende do número de hospedeiros adultos que sobreviveram à predação. Portanto, temos:

$$\begin{cases} x_{t''} = x_{t'} f(x_{t'}) \\ y_{t''} = y_{t'} = y_t \\ z_{t''} = c_2 x_{t'} (1 - g_2(x_t, z_t)), \end{cases} \quad (2.23)$$

onde $1 - g_2(x_t, z_t)$ é a fração de indivíduos que são predados e c_2 é a constante de conversão do número de hospedeiros em predadores.

Em t''' ocorre o parasitismo (IV), logo, somente o número de hospedeiros é modificado. Denotamos a fração de indivíduos que sobrevive ao parasitismo por $g_1(x_{t''}, y_{t''})$, definida em (2.11). Assim, ao final de t''' temos:

$$\begin{cases} x_{t'''} = x_{t''} g_1(x_{t''}, y_{t''}) \\ y_{t'''} = y_{t''} = y_{t'} = y_t \\ z_{t'''} = z_{t''}. \end{cases} \quad (2.24)$$

O último evento ocorre em t'''' , a eclosão dos parasitoides:

$$\begin{cases} x_{t''''} = x_{t'''} \\ y_{t''''} = c_1 x_{t'''} (1 - g_1(x_{t'''}, y_{t'''})) \\ z_{t''''} = z_{t'''} = z_{t''}, \end{cases} \quad (2.25)$$

onde $1 - g_1(x_{t'''}, y_{t'''})$ é a fração de indivíduos que são parasitados e c_1 representa o número médio de ovos viáveis ovipositados em cada hospedeiro.

Por fim, no tempo $t + 1$, a população de hospedeiros permanece a mesma e a população de parasitoides e predadores é composta por aqueles que sobrevivem às mortes naturais, ou seja,

$$\begin{cases} x_{t+1} = x_{t''''} \\ y_{t+1} = d_1 y_{t''''} \\ z_{t+1} = d_2 z_{t''''}. \end{cases} \quad (2.26)$$

Utilizando as equações (2.23) até a (2.26) podemos deduzir o seguinte modelo:

$$\begin{cases} x_{t+1} = x_{t''''} = x_{t'''} = x_{t''} g_1(x_{t''}, y_{t''}) = x_{t'} f(x_{t'}) g_1(x_{t'} f(x_{t'}), y_t) \\ y_{t+1} = d_1 y_{t''''} = d_1 c_1 x_{t'''} (1 - g_1(x_{t'''}, y_{t'''})) = d_1 c_1 x_{t'} f(x_{t'}) (1 - g_1(x_{t'} f(x_{t'}), y_t)) \\ z_{t+1} = d_2 z_{t''''} = d_2 z_{t'''} = d_2 c_2 x_t (1 - g_2(x_t, z_t)). \end{cases} \quad (2.27)$$

Finalmente, usando (2.22) temos:

$$\begin{cases} x_{t+1} = x_t g_2(x_t, z_t) f(x_t g_2(x_t, z_t)) g_1(x_t g_2(x_t, z_t) f(x_t g_2(x_t, z_t)), y_t) \\ y_{t+1} = B_1 x_t g_2(x_t, z_t) f(x_t g_2(x_t, z_t)) (1 - g_1(x_t g_2(x_t, z_t) f(x_t g_2(x_t, z_t)), y_t)) \\ z_{t+1} = B_2 x_t (1 - g_2(x_t, z_t)) \end{cases} \quad (2.28)$$

onde $B_1 = d_1 c_1$ e $B_2 = d_2 c_2$ são os fatores de crescimento do parasitoide e do predador, respectivamente.

Com o objetivo de trabalhar com os grupos de parâmetros relevantes para a dinâmica, vamos adimensionalizar o sistema. Introduzindo as variáveis $n_t = e_2 x_t$, $p_t = \frac{e_2}{B_1} y_t$ e

$w_t = \frac{a_2}{e_2} z_t$, obtemos o seguinte modelo adimensional:

$$\begin{cases} n_{t+1} = n_t G_2(n_t, w_t) F(n_t G_2(n_t, w_t)) G_1(G_2(n_t, w_t) F(n_t G_2(n_t, w_t)) n_t, p_t) \\ p_{t+1} = n_t G_2(n_t, w_t) F(n_t G_2(n_t, w_t)) (1 - G_1(G_2(n_t, w_t) F(n_t G_2(n_t, w_t)) n_t, p_t)) \\ w_{t+1} = \mu_2 n_t (1 - G_2(n_t, p_t)) \end{cases} \quad (2.29)$$

onde $\mu_2 = \frac{B_2 a_2}{e_2^2}$. Além disso, as funções $F(n_t)$, $G_2(n_t, w_t)$ e $G_1(n_t, p_t)$ são dadas por:

$$\begin{aligned} F(n_t) &= \frac{\lambda}{1 + (\lambda - 1) \frac{n_t}{\alpha_2}} \\ G_2(n_t, w_t) &= e^{\left(\frac{-n_t w_t}{1 + (n_t)^2} \right)} \\ G_1(n_t, p_t) &= e^{\left(\frac{-\mu_1 n_t p_t}{1 + \alpha_1 (n_t)^2} \right)}. \end{aligned} \quad (2.30)$$

onde $\mu_1 = \frac{B_1 a_1}{e_2^2}$, $\alpha_1 = \left(\frac{e_1}{e_2} \right)^2$ e $\alpha_2 = e_2 k$.

O sistema (2.29) apresenta cinco pontos de equilíbrio:

- $P_1 = (0, 0, 0)$, extinção das três espécies;
- $P_2 = (\alpha_2, 0, 0)$, sobrevivência do hospedeiros;
- $P_3 = (\bar{n}, 0, \bar{w})$, extinção do parasitoide;
- $P_4 = (\bar{n}, \bar{p}, 0)$, extinção do predador;
- $P_5 = (\bar{n}, \bar{p}, \bar{w})$, coexistência das espécies.

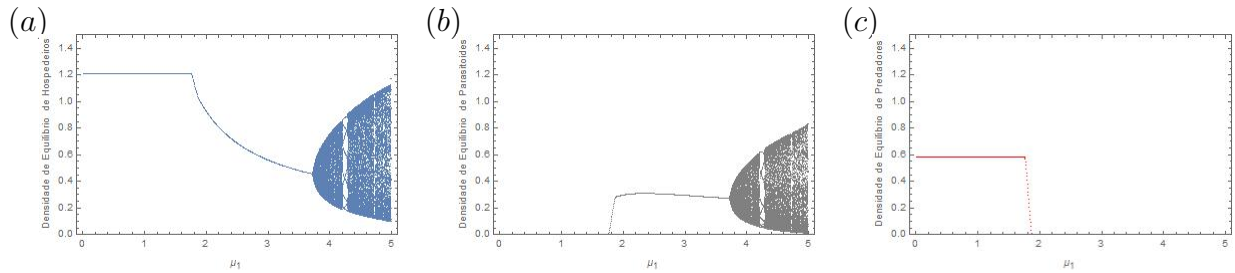
Do mesmo modo que o modelo anterior, não é possível encontrar os pontos de equilíbrio P_3 , P_4 e P_5 explicitamente. A existência destes equilíbrios pode ser verificada através de diagramas de bifurcações.

2.4.1 Simulações Numéricas

A seguir, vamos apresentar os diagramas de bifurcação em relação aos parâmetros μ_1 , μ_2 , λ e α_2 . Como a adimensionalização do modelo apresentado na seção 2.3 é a mesma que foi utilizada no sistema (2.29) os parâmetros adimensionais tem os mesmos significados apresentados na tabela 1.

Os diagramas de bifurcação das soluções de equilíbrio do sistema (2.29) em relação a μ_1 , apresentados na Figura 20, expõem a existência dos pontos de equilíbrio P_3 , P_4 e P_5 . Para $0 < \mu_1 < 1,76$ o equilíbrio P_3 é estável. O equilíbrio de coexistência P_5 é estável para $1,76 < \mu_1 < 1,88$ enquanto P_4 é estável para $1,88 < \mu_1 < 3,7$. Quando $\mu_1 > 3,7$ o sistema apresenta oscilações para as populações de hospedeiros e predadores.

Figura 20 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.29) em relação ao parâmetro μ_1 para (a) hospedeiros, (b) parasitoides e (c) predadores, com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_2 = 1,94$ e $\lambda = 2$.

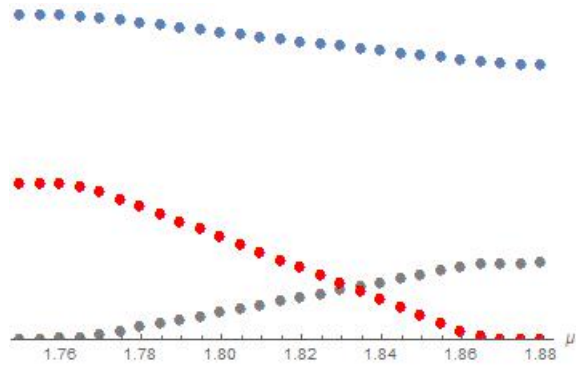


Fonte: Elaborado pela autora.

O diagrama de bifurcação em relação a μ_1 ilustrado na Figura 20 (b) aponta a ocorrência do efeito hydra, pois diminuindo μ_1 de 3,8 até 2,2 aproximadamente, o que significa aumentar a mortalidade do parasitoide, a população de parasitoides apresenta um leve aumento.

A coexistência das espécies não fica perceptível nos diagramas acima, mas quando μ_1 está restringido ao intervalo (1,75; 1,88) observamos uma região de coexistência das três espécies, como mostra a Figura 21. A população de hospedeiros é representada pelos pontos em azul, os parasitoides são representados pelos pontos em cinza e os predadores pelos pontos em vermelho.

Figura 21 – Região do parâmetro μ_1 em que se observa coexistência das três espécies com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_2 = 1,94$ e $\lambda = 2$.



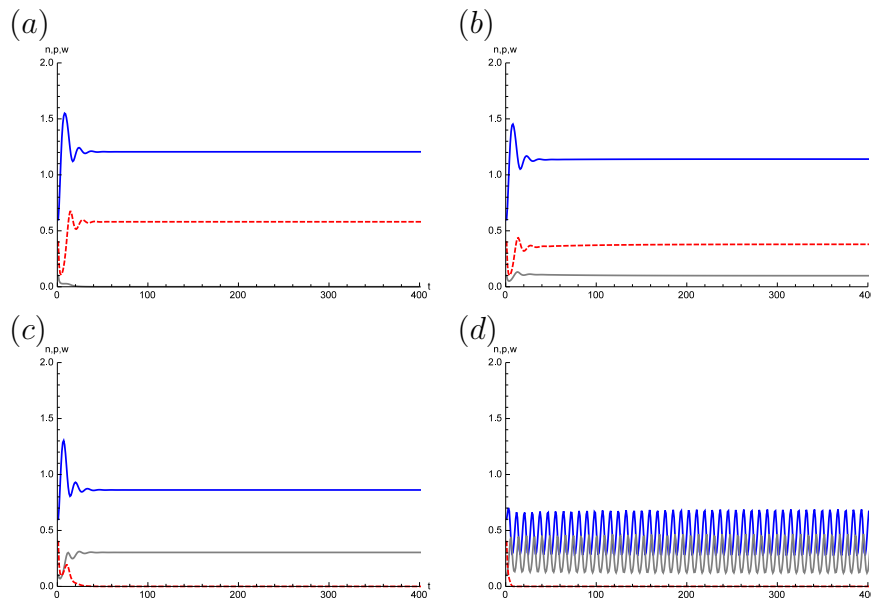
Fonte: Elaborado pela autora.

As Figuras 6 e 21, onde estão expostas as regiões de coexistência das três espécies para os modelos da seção 2.3 e seção 2.4 em relação ao parâmetro μ_1 , respectivamente, apontam uma região de coexistência maior no modelo convencional do que no modelo que considera uma ordem para os eventos. Além disso, o modelo com ordem para os eventos apresenta coexistência para valores mais baixos de μ_1 que o modelo tradicional. Enquanto que o modelo convencional somente apresenta coexistência quando $\mu_1 = 1,8$ aproximadamente, o modelo com ordem de eventos apresenta coexistência das três espécies

quando $\mu_1 = 1,77$ aproximadamente.

A Figura 22 mostra as soluções do sistema (2.29) para quatro valores diferentes do parâmetro μ_1 : (a) $\mu_1 = 1,5$, (b) $\mu_1 = 1,8$, (c) $\mu_1 = 2,1$ e (d) $\mu_1 = 3,9$, onde podemos visualizar as soluções de equilíbrio P_3 , P_4 e P_5 . As soluções em azul, cinza e vermelho representam hospedeiros, parasitoides e predadores, respectivamente.

Figura 22 – Soluções do sistema (2.29) para (a) $\mu_1 = 1,5$, (b) $\mu_1 = 1,8$, (c) $\mu_1 = 2,1$ e (d) $\mu_1 = 3,9$, com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_2 = 1,94$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

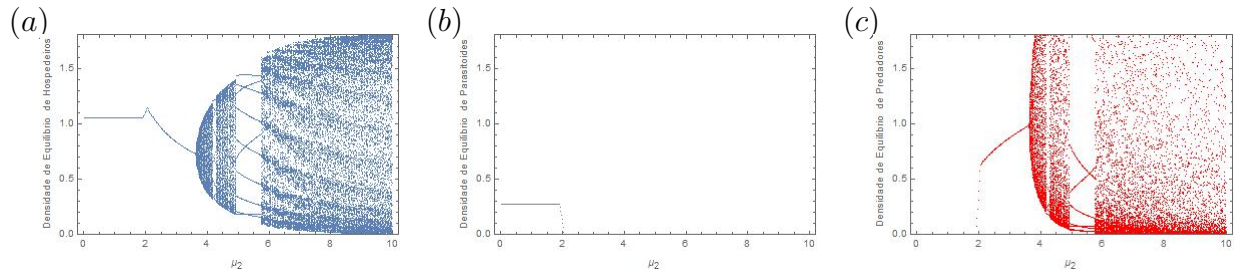
Notamos na Figura 22 (a), quando $\mu_1 = 1,5$, que a população de parasitoides vai para a extinção. Quando $\mu_1 = 1,8$, em (b), há coexistência das três espécies. No gráfico (c), no qual $\mu_1 = 2,1$, o predador vai para a extinção. Finalmente, quando $\mu_1 = 3,9$, a população de hospedeiros e parasitoides oscilam enquanto a população de predadores de hospedeiros adultos vai para a extinção.

Os diagramas de bifurcação das soluções de equilíbrio do sistema (2.29) em relação a μ_2 , apresentados na Figura 23, também mostram a existência dos pontos de equilíbrio P_3 , P_4 e P_5 , bem como os intervalos de μ_2 em que cada equilíbrio é estável. Além disso, quando $\mu_2 > 3,5$ os diagramas (a) e (c) indicam a existência de soluções periódicas, p -ciclos e caos para populações de hospedeiros e predadores.

Para melhor visualização do diagrama de bifurcação da população de predadores, a Figura 24 mostra o mesmo em escala maior.

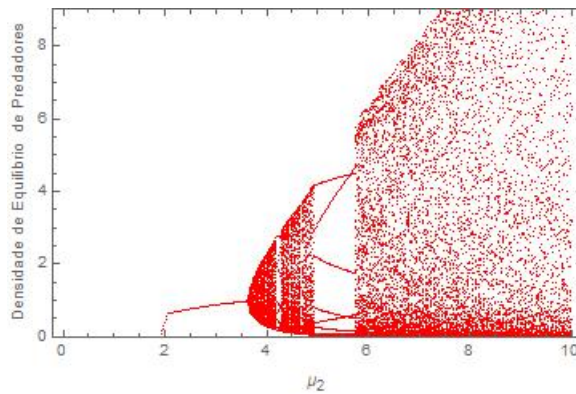
De forma similar aos diagramas de bifurcação em relação a μ_1 , é difícil visualizar a existência do ponto de equilíbrio $P_5 = (\bar{n}, \bar{p}, \bar{w})$ na Figura 23. Somente quando restringimos μ_2 ao intervalo $(1,9; 2,1)$ observamos a coexistência das três espécies, como mostra a Figura 25.

Figura 23 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.29) em relação ao parâmetro μ_2 para (a) hospedeiros, (b) parasitoides e (c) predadores, com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_1 = 1,84$ e $\lambda = 2$.



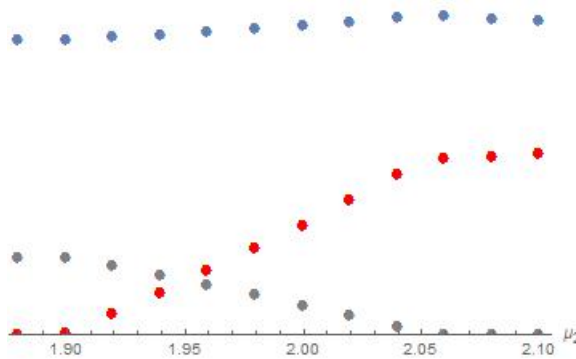
Fonte: Elaborado pela autora.

Figura 24 – Diagrama de bifurcação em relação a μ_2 para a população de predadores, com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_1 = 1,84$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

Figura 25 – Região do parâmetro μ_2 em que se observa coexistência das três espécies com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_1 = 1,84$ e $\lambda = 2$.

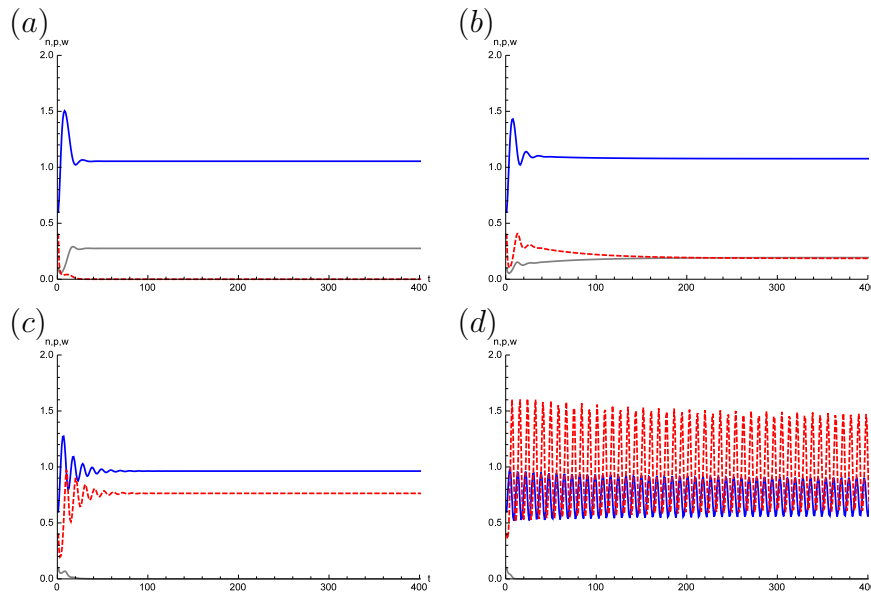


Fonte: Elaborado pela autora.

Na Figura 26 apresentamos as soluções do sistema (2.29) para quatro valores diferentes de μ_2 : (a) $\mu_2 = 1,5$, (b) $\mu_2 = 1,95$, (c) $\mu_2 = 2,5$ e (d) $\mu_2 = 3,7$. As soluções em azul, cinza e vermelho representam os hospedeiros, parasitoides e predadores, respectivamente.

A solução ilustrada na Figura 26 (a) aponta a extinção da população de predadores

Figura 26 – Soluções do sistema (2.29) para (a) $\mu_2 = 1,5$, (b) $\mu_2 = 1,95$, (c) $\mu_2 = 2,5$ e (d) $\mu_2 = 3,7$, com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_1 = 1,84$ e $\lambda = 2$.

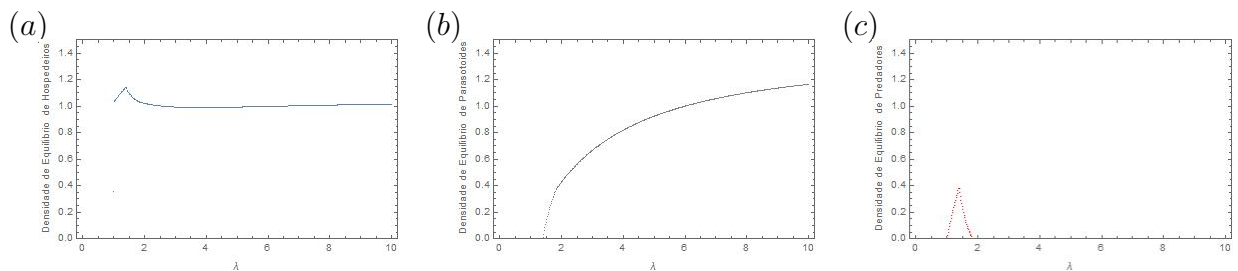


Fonte: Elaborado pela autora.

de adultos. Por sua vez, quando $\mu_2 = 1,95$, o gráfico (b) mostra a coexistência das três espécies. A solução em (c) indica a ocorrência do ponto de equilíbrio P_3 , onde somente o parasitoide vai para a extinção. No gráfico (d), a população de hospedeiros e predadores de hospedeiros adultos oscilam enquanto a população de parasitoide vai para a extinção.

Agora, vamos apresentar na Figura 27 os diagramas de bifurcações para (a) hospedeiros, (b) parasitoides e (c) predadores, em relação ao parâmetro λ . Nestes diagramas é possível verificar a ocorrência dos pontos P_3 , P_4 e P_5 . Além disso, podemos perceber que a população de predadores vai para a extinção, o que não ocorre no modelo apresentado na seção 2.3, como mostra a Figura 12 (c).

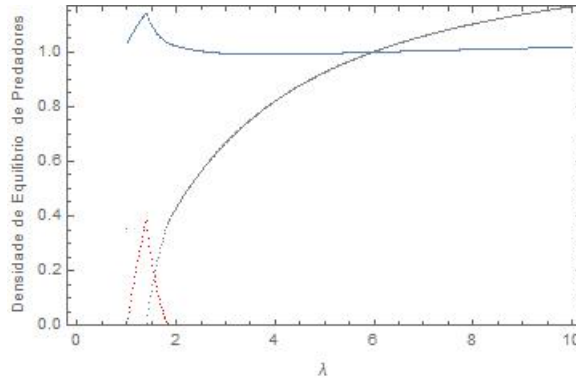
Figura 27 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.29) em relação ao parâmetro λ para (a) hospedeiros, (b) parasitoides e (c) predadores, com $\alpha_1 = 1,0764$, $\mu_2 = 1,94$, $\mu_1 = 1,84$ e $\alpha_2 = 2,5$.



Fonte: Elaborado pela autora.

A Figura 28 ilustra os diagramas de bifurcação de (azul) hospedeiros, (cinza) parasitoides e (vermelho) predadores juntos, para melhor visualização dos valores de λ em que ocorrem os pontos P_3 , P_4 e P_5 .

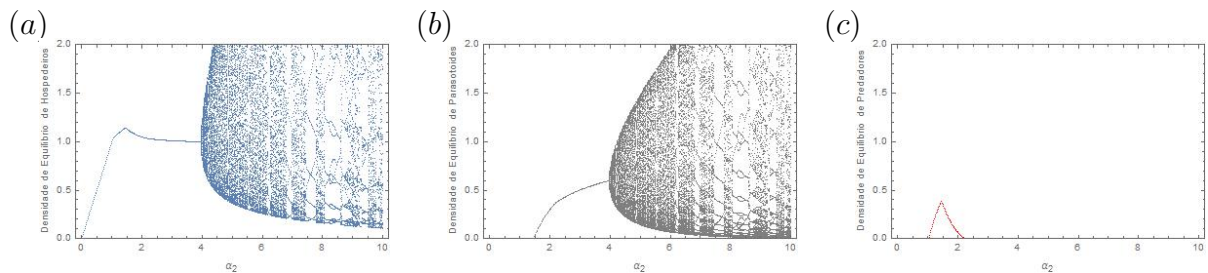
Figura 28 – Diagramas de bifurcação do sistema (2.29) em relação ao parâmetro λ , com $\alpha_1 = 1,0764$, $\mu_2 = 1,94$, $\mu_1 = 1,84$ e $\alpha_2 = 2,5$.



Fonte: Elaborado pela autora.

Na Figura 29 estão ilustrados os diagramas de bifurcação dos equilíbrios do sistema (2.29) em relação a α_2 , onde os pontos em azul representam os hospedeiros, os parasitoides são representados pelos pontos em cinza e os pontos em vermelho ilustram os predadores.

Figura 29 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.29) em relação ao parâmetro α_2 para (a) hospedeiros, (b) parasitoides e (c) predadores, com $\alpha_1 = 1,0764$, $\mu_2 = 1,94$, $\mu_1 = 1,84$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

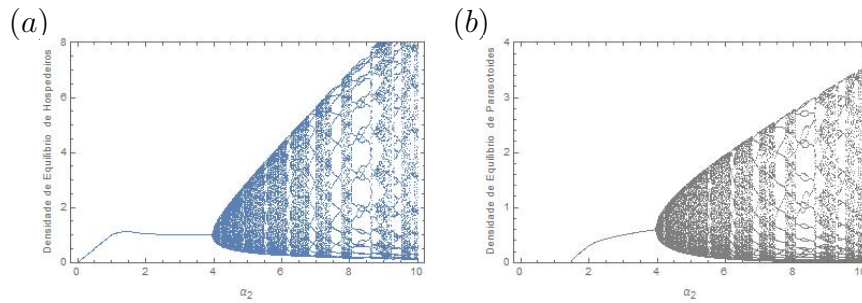
A comparação da Figura 29 com a Figura 14 mostra que a coexistência das três espécies é mais difícil quando consideramos a ordem dos eventos. Para $\alpha_2 \gtrsim 2$, o modelo com ordem de eventos prevê a extinção dos predadores de hospedeiros adultos. Aumentar α_2 significa aumentar a fração de hospedeiros que escapa da predação.

Para melhor visualização dos diagramas (a) e (b) da Figura 29, a Figura 30 apresenta os mesmos diagramas em escala maior.

Não é possível perceber a coexistência das três espécies nos diagramas ilustrados na Figura 29, mas restringindo α_2 a $1,4 \leq \alpha_2 \leq 2,3$ podemos observar uma pequena região de coexistência das espécies, como mostra a Figura 31.

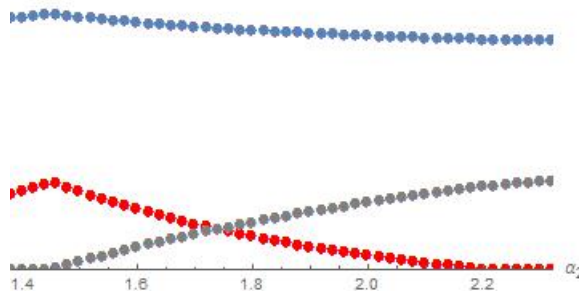
Analogamente ao primeiro modelo, os diagramas ilustrado na Figuras 29 apontam a ocorrência do fenômeno do paradoxo do enriquecimento. Quando $\alpha_2 = 4$, em que ocorre a desestabilização do ponto de equilíbrio $P_4 = (\bar{n}, \bar{p}, 0)$ e o surgimento de uma bifurcação de *Neimark-Sacker*.

Figura 30 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.29) em relação ao parâmetro α_2 para (a) hospedeiros e (b) parasitoides, com $\alpha_1 = 1,0764$, $\mu_2 = 1,94$, $\mu_1 = 1,84$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

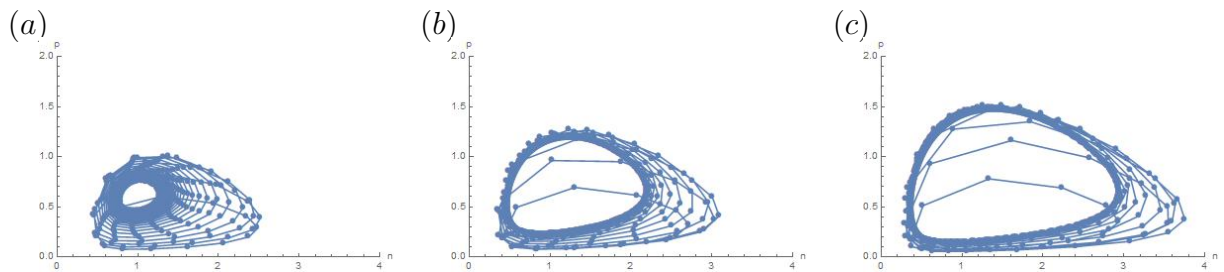
Figura 31 – Região do parâmetro α_2 em que se observa coexistência das três espécies com $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_2 = 1,94$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

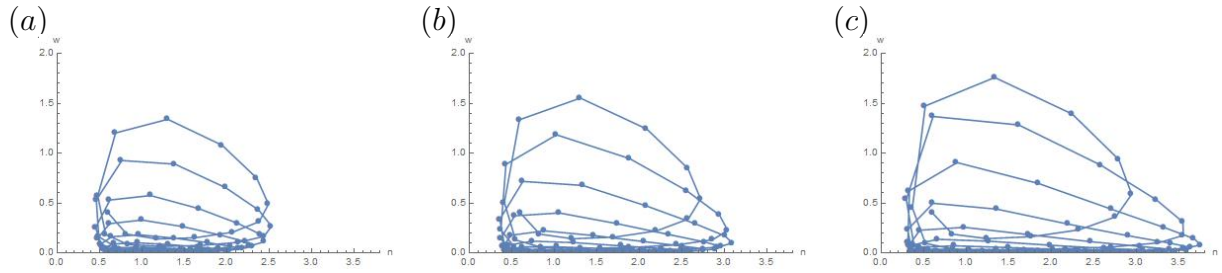
Os planos de fase das Figuras 32 e 33 mostram o surgimento de ciclos limites conforme aumentamos α_2 de 4 para 5. Além disso, os planos de fase apontam que conforme aumentarmos o valor de α_2 , as soluções vão se tornando mais próximas do eixo n .

Figura 32 – Plano de fase de hospedeiros (n) e parasitoides (p) com $\alpha_2 = 4$, $\alpha_2 = 4,5$ e $\alpha_2 = 5$ nesta ordem, onde $\alpha_1 = 1,0764$, $\mu_1 = 1,84$, $\mu_2 = 1,94$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

Figura 33 – Plano de fase de hospedeiros (n) e predador (w) com $\alpha_2 = 4$, $\alpha_2 = 4,5$ e $\alpha_2 = 5$ nesta ordem, onde $\alpha_1 = 1,0764$, $\mu_1 = 1,84$, $\mu_2 = 1,94$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

2.5 População de Predadores Constante

Os modelos apresentados nas seções 2.5 e 2.6, diferentemente dos modelos anteriores, consideram a população de predadores de hospedeiros constante. Uma justificativa, seria a expectativa de vida do predador de hospedeiro ser muito superior à expectativa de vida do hospedeiro e do parasitoide. Isto significa que, na escala de tempo de reprodução dos hospedeiros e parasitoides, a população de predadores pode ser considerada constante. Logo, o sistema fica reduzido a duas equações, uma referente ao hospedeiro e outra ao parasitoide com a população de predadores considerada indiretamente. Como na terceira e quarta seções, vamos apresentar primeiramente o modelo convencional e, na seção 2.6 vamos desenvolver o modelo considerando uma ordem para os eventos.

O modelo é composto por x_t , que representa o número de hospedeiros na geração t e y_t , que descreve o número de parasitoides na geração t . As frações de hospedeiros que escapam do parasitismo e da predação também são descritas, respectivamente, por $g_1(x_t, y_t)$ e por $g_2(x_t, \theta)$ dadas em (2.11) e (2.12), respectivamente, onde σ é o número constante de predadores de hospedeiros. A função que descreve o crescimento per capita dos hospedeiros f , é dada por (2.6). Dessa maneira, propomos o modelo:

$$\begin{cases} x_{t+1} = x_t f(x_t) g_1(x_t, y_t) g_2(x_t, \sigma) \\ y_{t+1} = B_1 x_t (1 - g_1(x_t, y_t)), \end{cases} \quad (2.31)$$

onde B_1 é o número de ovos viáveis depositados em um hospedeiro.

Como σ é uma constante, g_2 depende somente de x_t . Logo, para simplificarmos a notação vamos adotar $a_2 \sigma = q_2$. Assim temos:

$$g_2(x_t, \sigma) = e^{\left(\frac{-a_2 x_t \sigma}{1 + (e_2 x_t)^2}\right)} = e^{\left(\frac{-q_2 x_t}{1 + (e_2 x_t)^2}\right)} = g_2(x_t). \quad (2.32)$$

Através de uma adimensionalização é possível encontrar os grupos de parâmetros relevantes para a dinâmica das espécies. Introduzimos as variáveis adimensionais, $n_t = \frac{1}{k} x_t$

e $p_t = \frac{1}{B_1 k} y_t$ para obter o seguinte modelo adimensional:

$$\begin{cases} n_{t+1} = n_t F(n_t) G_2(n_t) G_1(n_t, p_t) \\ p_{t+1} = n_t (1 - G_1(n_t, p_t)). \end{cases} \quad (2.33)$$

As funções $F(n_t)$, $G_1(n_t, p_t)$ e $G_2(n_t)$ são dadas por:

$$\begin{aligned} F(n_t) &= \frac{\lambda}{1 + (\lambda - 1)n_t} \\ G_1(n_t, p_t) &= e^{\left(\frac{-\mu_1 n_t p_t}{1 + \alpha_1 (n_t)^2}\right)} \\ G_2(n_t) &= e^{\left(\frac{-\mu_2 n_t}{1 + \alpha_2 (n_t)^2}\right)}, \end{aligned} \quad (2.34)$$

onde $\mu_1 = a_1 k^2 B_1$, $\mu_2 = q_2 k$, $\alpha_1 = (e_1 k)^2$ e $\alpha_2 = (e_2 k)^2$.

O sistema (2.33) apresenta, pelo menos, cinco pontos de equilíbrio:

- $P_0 = (0, 0)$, extinção das duas espécies;
- $P_1 = (\bar{n}_1, 0)$, extinção do parasitoide e baixa densidade de hospedeiros;
- $P_2 = (\bar{n}_2, 0)$; extinção do parasitoide e média densidade de hospedeiros;
- $P_3 = (\bar{n}_3, 0)$; extinção do parasitoide e alta densidade de hospedeiros;
- $P_4 = (\bar{n}, \bar{p})$, coexistência das espécies.

A existência do ponto de equilíbrio P_4 foi verificada através dos diagramas de bifurcação do sistema. Para o ponto de equilíbrio P_0 é possível obter as condições analíticas de estabilidade.

A matriz Jacobiana do sistema, obtida através do *software Mathematica 10*, calculada no ponto de equilíbrio P_0 é:

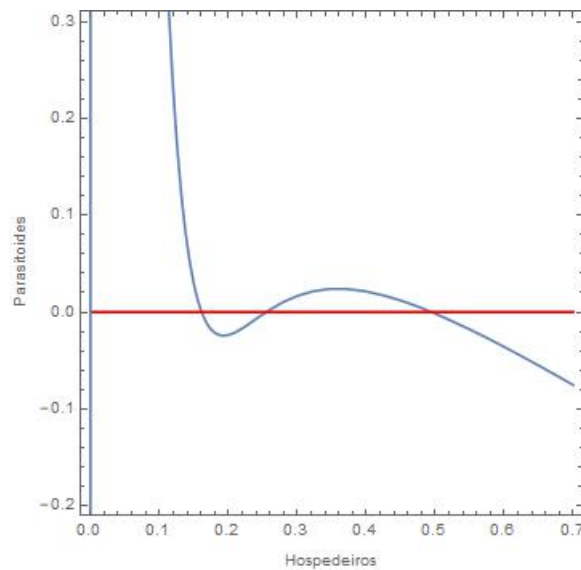
$$J(P_0) = \begin{bmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$

cujos autovalores são $r_1 = 0$ e $r_2 = \lambda$. Desta forma, P_0 nunca é estável, pois $\lambda > 1$.

Apesar de não ser possível obter os equilíbrios de extinção dos parasitoides e de coexistência analiticamente, encontramos numericamente três equilíbrios em que somente os hospedeiros sobrevivem e um equilíbrio de coexistência.

Na ausência dos parasitoides, os hospedeiros apresentam uma dinâmica bastante complexa. A ocorrência de dois equilíbrios estáveis, P_1 e P_3 , cria bacias de atração, de modo que, as condições iniciais determinam o equilíbrio a ser atingido. A Figura 34 ilustra

Figura 34 – Curvas em azul representam as funções $\bar{n} = 0$ e $G_2(\bar{n})F(\bar{n})G_1(\bar{n}, \bar{p}) = 1$. Curva em vermelho representa a função $\bar{p} = 0$ com $\alpha_2 = 49,9$, $\lambda = 2,05$, $\mu_2 = 8$, $\mu_1 = 1,5$ e $\alpha_1 = 1$.



Fonte: Elaborado pela autora.

os pontos de equilíbrios P_0 , P_1 , P_2 e P_3 (para $\alpha_2 = 49,9$, $\lambda = 2,05$, $\mu_2 = 8$, $\mu_1 = 1,5$ e $\alpha_1 = 2$) que correspondem às intersecções das curvas $\bar{n} = 0$, $\bar{p} = 0$ e $G_2(\bar{n})F(\bar{n})G_1(\bar{n}, \bar{p}) = 1$.

Como podemos perceber, há três pontos de intersecção, além do ponto $(0,0)$ entre as curvas ilustradas na Figura 34, logo temos três pontos de equilíbrio não triviais para os hospedeiros (P_1 , P_2 e P_3) na ausência do parasitoíde. Como veremos, P_1 e P_3 são estáveis enquanto P_2 é instável.

2.5.1 Simulação numéricas

Esta subseção está dividida em três subseções, na primeira investigamos a estabilidade de P_1 , P_2 e P_3 , na segunda subseção estudamos a estabilidade do ponto de equilíbrio P_4 e na terceira subseção apresentamos um diagrama de bifurcações com biestabilidade. Para melhor compreensão dos resultados apresentados a seguir, na Tabela 2, os significados e as interpretações biológicas de cada parâmetro.

Tabela 2 – Significado dos parâmetros.

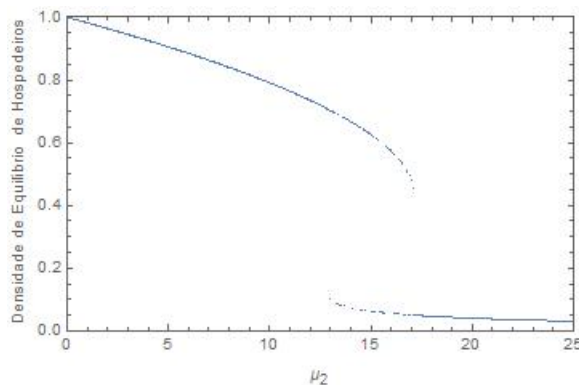
| Parâmetros | Significado |
|------------|---|
| μ_1 | Aumentar μ_1 significa aumentar o número de ovos viáveis depositados em um hospedeiro e(ou) significa aumentar a densidade de hospedeiros parasitada. |
| μ_2 | Aumentar μ_2 significa aumentar a densidade de hospedeiros capturadas por predador, por unidade de tempo. |
| λ | λ é o fator de crescimento intrínseco dos hospedeiros. |
| α_2 | Aumentar α_2 significa diminuir a fração de hospedeiros capturados por predador. |

2.5.1.1 Estabilidade de P_1 , P_2 e P_3

Apresentamos nesta subseção diagramas de bifurcação do modelo para conjuntos de parâmetros em que P_4 não existe.

A Figura 35 ilustra o diagrama de bifurcação de hospedeiros em relação a μ_2 com $\alpha_1 = 120$, $\alpha_2 = 110$, $\lambda = 2,05$ e $\mu_1 = 15$. Na Figura 35, vemos que aumentos em μ_2 diminuem a densidade de hospedeiros até que, para $\mu_2 \approx 12$, surge um outro equilíbrio P_1 , de baixa densidade para hospedeiros. Quando $\mu_2 \approx 17$, o equilíbrio P_3 de alta densidade de hospedeiros desaparece e apenas o equilíbrio de baixa densidade continua a existir. O equilíbrio P_2 , instável, não é observável. Este é o cenário característico do fenômeno de histerese em que o sistema apresenta o equilíbrio P_3 e abruptamente cai para o equilíbrio P_1 à medida que um parâmetro (μ_2 neste caso) é variado. Uma vez atingido o equilíbrio P_1 , diminuindo μ_2 não resulta em retorno do sistema a P_3 quando $\mu_2 \approx 17$. Para que as soluções tendam a P_3 , é necessário que μ_2 seja menor do que 12, neste caso. Esta falta de reversibilidade do sistema à medida que o parâmetro varia é chamada de histerese (STROGATZ, 1994) e pode representar verdadeiras catástrofes do ponto de vista das aplicações.

Figura 35 – Diagrama de bifurcação em relação a μ_2 do sistema (2.33), com $\mu_1 = 15$, $\lambda = 2,05$, $\alpha_2 = 110$ e $\alpha_1 = 120$

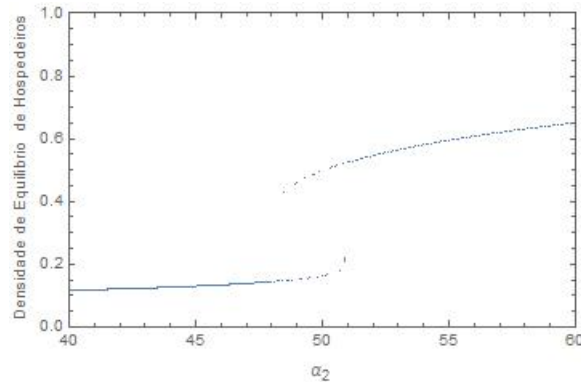


Fonte: Elaborado pela autora.

A Figura 36 mostra o comportamento das soluções de equilíbrio em função de

α_2 , parâmetro que regula a densidade máxima de captura de hospedeiros pelo predador. Neste caso, também podemos observar a formação de histerese à medida que α_2 aumenta. Diminuindo a predação, surge o equilíbrio P_3 em $\alpha_2 \approx 48$. O equilíbrio P_1 é observado até $\alpha_2 \approx 51$. Vale ressaltar que a Figura 36 apresenta o diagrama de bifurcação a partir do $\alpha_2 = 40$, para melhor visualização da histerese.

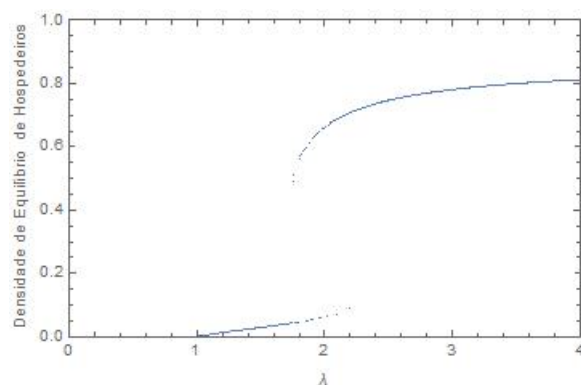
Figura 36 – Diagrama de bifurcação em relação a α_2 do sistema (2.33), com $\mu_1 = 1,5$, $\lambda = 2,05$, $\mu_2 = 8$ e $\alpha_1 = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

O diagrama de bifurcação dos hospedeiros em relação a λ , ilustrado na Figura 37, permite visualizar os equilíbrios P_1 e P_3 , ambos estáveis. Para $1,7 \lesssim \lambda \lesssim 2,1$, P_1 e P_3 existem e são estáveis concomitantemente. Assim, a densidade assintótica de hospedeiros depende da condição inicial.

Figura 37 – Diagrama de bifurcação em relação a λ do sistema (2.33), com $\mu_1 = 1,5$, $\alpha_1 = 2$, $\mu_2 = 15$ e $\alpha_2 = 120$.



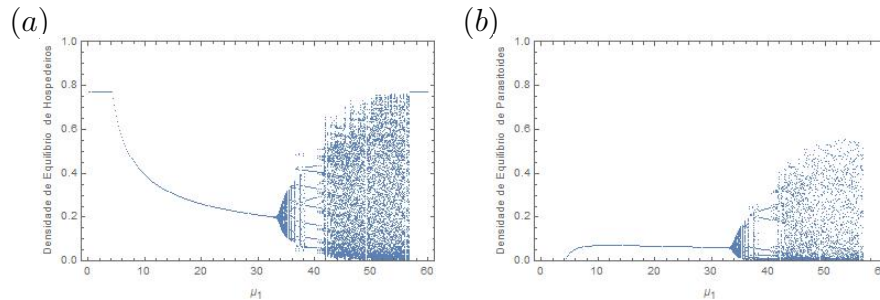
Fonte: Elaborado pela autora.

2.5.1.2 Estabilidade de P_4

Nesta subseção vamos apresentar os diagramas de bifurcação do sistema (2.33) em relação aos parâmetros μ_1 , μ_2 e α_2 para conjuntos de parâmetros que apresentam a existência e estabilidade do ponto P_4 .

Os diagramas ilustrados na Figura 38 mostram a população de equilíbrio de: (a) hospedeiros e (b) parasitoides, com relação a μ_1 . Podemos observar, nos diagramas ilustrados na Figura 38, quando $\mu_1 \lesssim 4,25$ o ponto de equilíbrio $P_1 = (\bar{n}_1, 0)$ é estável. Já quando $\mu_1 > 4,25$, as soluções tendem ao equilíbrio de coexistência. Para $\mu_1 > 33$ os diagramas apontam soluções oscilantes, p -ciclos e caos.

Figura 38 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.33) em relação ao parâmetro μ_1 para (a) hospedeiros e (b) parasitoides, com $\alpha_1 = 2,56$, $\mu_2 = 1$, $\alpha_2 = 8,96$ e $\lambda = 2$.



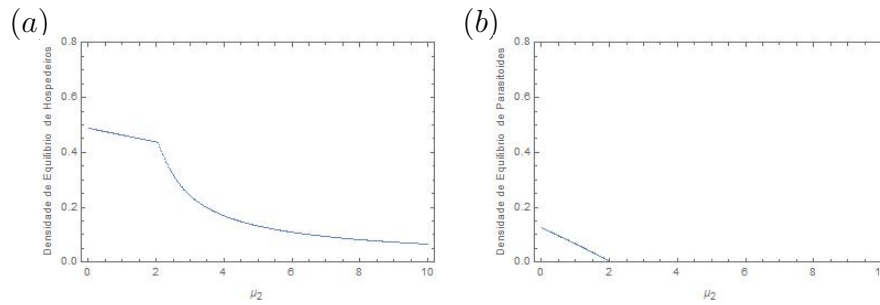
Fonte: Elaborado pela autora.

Aumentar o parâmetro μ_1 significa aumentar a fração de hospedeiros que são parasitados. Neste sentido observamos uma diminuição na densidade dos hospedeiros conforme aumentamos μ_1 e um aumento da população de parasitoides. Neste sentido observa-se, na dinâmica natural, a eficiência do parasitoide como controlador da população de hospedeiros (pragas).

Seguem, na Figura 39, os diagramas de bifurcação de (a) hospedeiros e (b) parasitoides em relação a μ_2 . Notamos, quando $\mu_2 < 2$, as soluções do sistema (2.33) tendem ao ponto de equilíbrio P_4 , de coexistência das duas espécies. Já quando $\mu_2 > 2$ somente o hospedeiro sobrevive. Observamos uma diminuição da população de hospedeiros mesmo quando a população de parasitoides está extinta. Isto ocorre pois o parâmetro μ_2 é diretamente proporcional ao parâmetro $q_2 = a_1\sigma$ onde σ é o número de predadores. Logo, na dinâmica local, podemos concluir que o predador apresenta papel relevante no controle da população de hospedeiros. Além disso, um aumento na predação de hospedeiros pode provocar a extinção dos parasitoides.

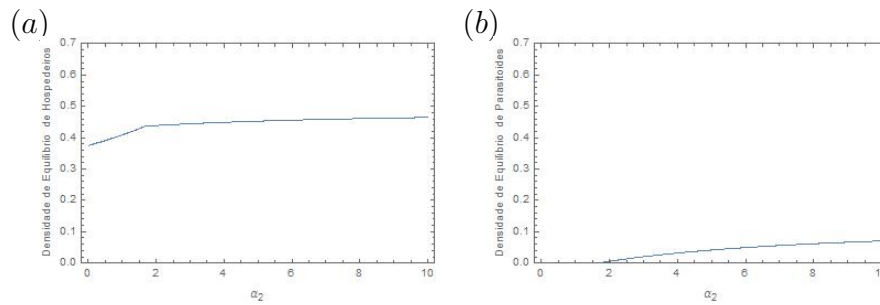
Na Figura 40 podemos visualizar os diagramas em relação α_2 . Quando $\alpha_2 < 1,7$ as soluções do sistema tendem ao ponto de equilíbrio P_1 enquanto o ponto de equilíbrio P_4 é estável somente quando $\alpha_2 > 1,7$. Além disso, podemos reparar, na ausência do parasitoide, a população de hospedeiros aumentando rapidamente, ao passo que, na presença do parasitoide a população de hospedeiros cresce lentamente com α_2 . Aumentos em α_2 representam uma diminuição de hospedeiros predados, o que promove um crescimento dos parasitoides.

Figura 39 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.33) em relação ao parâmetro μ_2 para (a) hospedeiros e (b) parasitoides, com $\alpha_1 = 2,56$, $\mu_1 = 7,8$, $\alpha_2 = 8,96$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

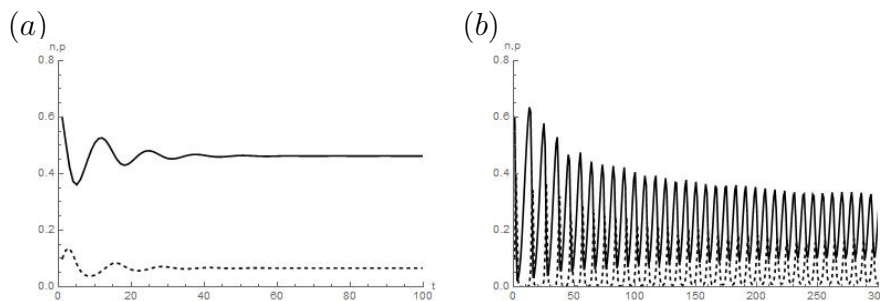
Figura 40 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.33) em relação ao parâmetro α_2 para as populações (a) hospedeiros e (b) parasitoides, com $\alpha_1 = 2,56$, $\mu_1 = 7,8$, $\mu_2 = 1$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

As soluções do modelo apresentadas na Figura 41 (a) com $\mu_1 = 7,8$ e (b) com $\mu_1 = 35$, mostram a coexistência dos hospedeiros e dos parasitoides para solução que tende ao equilíbrio P_4 e soluções oscilantes, respectivamente. A linha pontilhada indica o parasitoide e a linha contínua indica o hospedeiro.

Figura 41 – Solução do sistema (2.33) com (a) $\mu_1 = 7,8$ e (b) $\mu_1 = 35$ para $\alpha_1 = 2,56$, $\alpha_2 = 8,96$, $\mu_2 = 1$ e $\lambda = 2$.

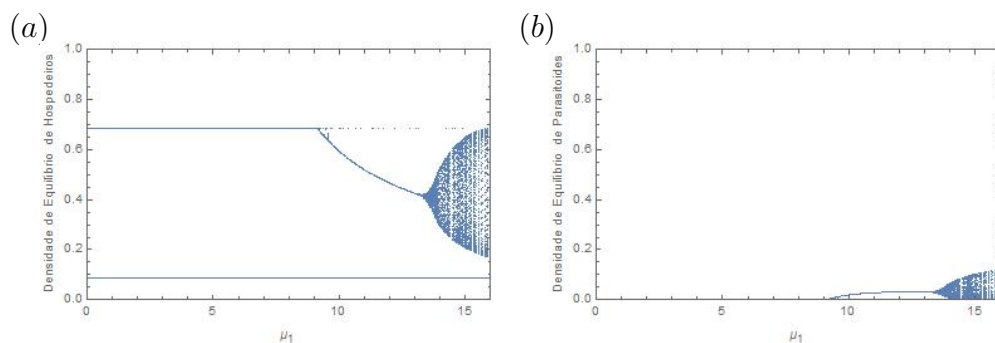


Fonte: Elaborado pela autora.

2.5.1.3 Biestabilidade

Através da escolha de condições iniciais aleatórias para hospedeiros e parasitoides, observamos, nos diagramas de bifurcação, a ocorrência do fenômeno de biestabilidade e triestabilidade. Para $0 < \mu_1 \lesssim 9$, ocorre biestabilidade entre P_1 e P_3 ; para $9 \lesssim \mu_1 \lesssim 14$ observamos que P_1 , P_3 e P_4 são simultaneamente estáveis e para $14 \lesssim \mu_1 < 16$, P_1 , P_3 e oscilações de hospedeiros e parasitoides atraem soluções que iniciam em suas respectivas bacias de atração (Ver Figura 42). Podemos notar que a bacia de atração do equilíbrio de sobrevivência dos hospedeiros em densidades altas para $\mu_1 > 9$ é pequena, uma vez que um número pequeno de condições iniciais levou o sistema a assumir este equilíbrio.

Figura 42 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.33) em relação ao parâmetro μ_1 para as populações (a) hospedeiros e (b) parasitoides, com $\alpha_1 = 7$, $\mu_2 = 13$, $\alpha_2 = 106$ e $\lambda = 2,05$.



Fonte: Elaborado pela autora.

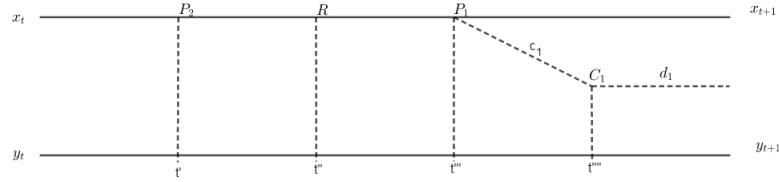
2.6 População de Predadores Constante com Ordem de Eventos

O modelo que vamos apresentar nesta seção também considera a população de predadores de hospedeiros adultos constante. Logo, o modelo também fica reduzido à dinâmica de duas espécies, de hospedeiros (x_t) e de parasitoides (y_t). Diferentemente do modelo convencional exibido na seção anterior, agora vamos considerar uma ordem para os eventos:

- I - Predação dos hospedeiros adultos;
- II - Reprodução dos hospedeiros;
- III - Oviposição dos parasitoides sobre as larvas do hospedeiro;
- IV - Eclosão dos parasitoides.

A Figura 43 ilustra a sequência de eventos que ocorrem da geração t até $t + 1$. Para considerarmos os eventos acima mencionados vamos dividir uma geração em cinco partes.

Figura 43 – Sequência de eventos entre o instante t e $t + 1$.



Fonte: Elaborado pela autora.

Em t' ocorre o evento I, no qual somente a população de hospedeiros é alterada. Para descrever a fração de hospedeiros que escapa da predação denotaremos $g_2(x_t, \sigma)$ mencionado em (2.12), onde σ corresponde ao número de predadores, logo:

$$\begin{cases} x_{t'} = x_t g_2(x_t, \sigma) \\ y_{t'} = y_t. \end{cases} \quad (2.35)$$

Como no modelo anterior, vamos adotar (2.32) para a fração de hospedeiros que escapa da predação, de modo que a equação (2.35) fica da forma:

$$\begin{cases} x_{t'} = x_t g_2(x_t) \\ y_{t'} = y_t. \end{cases} \quad (2.36)$$

Por sua vez, em t'' ocorre o evento II, a reprodução dos hospedeiros. Para descrever o crescimento populacional dos hospedeiros escolhemos a função f exposta em (2.6). O crescimento da população depende agora do número de hospedeiros adultos que sobrevivem à predação, ou seja, $x_{t'}$. Desta forma, temos:

$$\begin{cases} x_{t''} = x_{t'} f(x_{t'}) \\ y_{t''} = y_{t'} = y_t. \end{cases} \quad (2.37)$$

O parasitismo ocorre em t''' . Logo, somente o número de hospedeiros é modificado. Denotamos a fração de indivíduos que sobrevivem ao parasitismo por $g_1(x_{t''}, y_{t''})$, citado em (2.11). Assim,

$$\begin{cases} x_{t'''} = x_{t''} g_1(x_{t''}, y_{t''}) \\ y_{t'''} = y_{t''} = y_{t'} = y_t. \end{cases} \quad (2.38)$$

Em t''' ocorre o evento IV, ou seja, a eclosão dos parasitoides. Por isso, somente a população de parasitoides é alterada,

$$\begin{cases} x_{t''''} = x_{t'''} \\ y_{t''''} = c_1 x_{t'''} (1 - g_1(x_{t'''}, y_{t'''})) \end{cases} \quad (2.39)$$

onde $(1 - g_1(x_{t'''}, y_{t'''}))$ é a fração de indivíduos que são parasitados e c_1 é o número médio de ovos viáveis de parasitoides depositados em cada hospedeiro.

Finalmente, no tempo $t + 1$ a população de hospedeiros permanece a mesma e a população de parasitoides é composta por aqueles que sobreviveram a mortes naturais, ou seja,

$$\begin{cases} x_{t+1} = x_{t''''} \\ y_{t+1} = d_1 y_{t''''}, \end{cases} \quad (2.40)$$

onde d_1 representa a fração de parasitoides que sobreviveu.

Compondo adequadamente as equações dos sistemas (2.37) até (2.40), podemos deduzir o seguinte modelo:

$$\begin{cases} x_{t+1} = x_{t''''} = x_{t'''} = x_{t''} g_1(x_{t''}, y_{t''}) = x_{t'} f(x_{t'}) g_1(x_{t'} f(x_{t'}), y_t) \\ y_{t+1} = d_1 y_{t''''} = d_1 c_1 x_{t'''} (1 - g_1(x_{t'''}, y_{t'''})) = d_1 c_1 x_{t'} f(x_{t'}) (1 - g_1(x_{t'} f(x_{t'}), y_t)). \end{cases} \quad (2.41)$$

Por fim, usando (2.36) obtemos:

$$\begin{cases} x_{t+1} = x_t g_2(x_t) f(x_t g_2(x_t)) g_1(x_t g_2(x_t) f(x_t g_2(x_t)), y_t) \\ y_{t+1} = B_1 x_t g_2(x_t) f(x_t g_2(x_t)) (1 - g_1(x_t g_2(x_t) f(x_t g_2(x_t)), y_t)), \end{cases} \quad (2.42)$$

onde $B_1 = d_1 c_1$.

Fazendo as seguintes mudanças de variáveis, $n_t = \frac{1}{k} x_t$ e $p_t = \frac{1}{B_1 k} y_t$ obtemos o seguinte modelo adimensional:

$$\begin{cases} n_{t+1} = n_t G_2(n_t) F(n_t G_2(n_t)) G_1(n_t G_2(n_t) F(n_t G_2(n_t)), p_t) \\ p_{t+1} = n_t G_2(n_t) F(n_t G_2(n_t)) (1 - G_1(n_t G_2(n_t) F(n_t G_2(n_t)), p_t)). \end{cases} \quad (2.43)$$

As funções $F(n_t)$, $G_2(n_t)$ e $G_1(n_t, p_t)$ são dadas por:

$$\begin{aligned} F(n_t) &= \frac{\lambda}{1 + (\lambda - 1)n_t} \\ G_1(n_t, p_t) &= e^{\left(\frac{-\mu_1 n_t p_t}{1 + \alpha_1 (n_t)^2}\right)} \\ G_2(n_t) &= e^{\left(\frac{-\mu_2 n_t}{1 + \alpha_2 (n_t)^2}\right)}, \end{aligned} \quad (2.44)$$

onde $\mu_1 = a_1 k^2 B_1$, $\mu_2 = q_2 k$, $\alpha_1 = (e_1 k)^2$ e $\alpha_2 = (e_2 k)^2$.

Os pontos de equilíbrios do sistema (2.43) são:

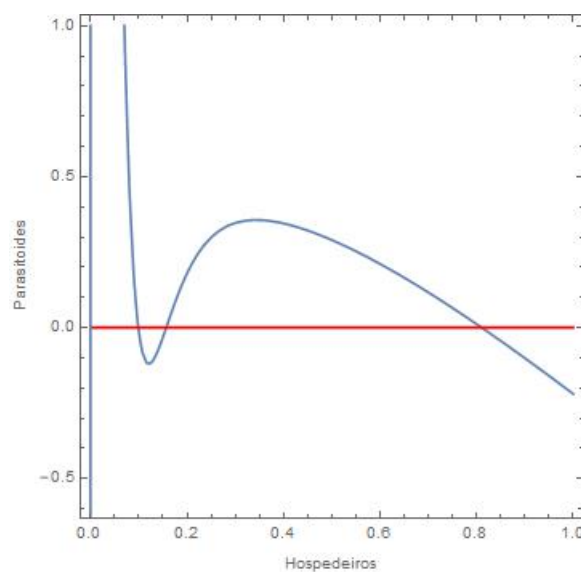
- $P_0 = (0, 0)$, extinção das duas espécies;
- $P_1 = (\bar{n}_0, 0)$, extinção do parasitoide e baixa densidade de hospedeiros;
- $P_2 = (\bar{n}_1, 0)$, extinção do parasitoide e média densidade de hospedeiros;
- $P_3 = (\bar{n}_2, 0)$, extinção do parasitoide e alta densidade de hospedeiros;
- $P_4 = (\bar{n}, \bar{p})$, coexistência das espécies.

A existência do ponto de equilíbrio P_4 foi verificada através dos diagramas de bifurcação do sistema (2.43) expostos na subseção 2.6.1.2. De forma análoga ao modelo da seção 2.5, para o ponto de equilíbrio P_0 é possível obter as condições de estabilidade.

Novamente calculamos a matriz Jacobiana do sistema, através do *software Mathematica 10*, no ponto P_0 e encontramos os autovalores $r_1 = 0$ e $r_2 = \lambda$. Logo P_0 não é estável, pois $\lambda > 1$.

De forma análoga ao modelo da seção 2.5 encontramos três pontos de equilíbrio na ausência do parasitoides para o sistema (2.43). A Figura 44 exhibe os pontos de equilíbrios P_0 , P_1 , P_2 e P_3 que são as intersecção entre as curvas $\bar{n} = 0$, $\bar{p} = 0$ e $G_2(\bar{n})F(\bar{n}G_2(\bar{n}))G_1(\bar{n}G_2(\bar{n})F(\bar{n}G_2(\bar{n})), \bar{p}) = 1$ para $\lambda = 2,05$, $\alpha_2 = 80$, $\alpha_1 = 2$, $\mu_1 = 1$ e $\mu_2 = 12$. P_1 e P_3 são estáveis e P_2 é instável.

Figura 44 – Curvas em azul representam as funções $\bar{n} = 0$ e $G_2(\bar{n})F(\bar{n}G_2(\bar{n}))G_1(\bar{n}G_2(\bar{n})F(\bar{n}G_2(\bar{n})), \bar{p}) = 1$. Curva em vermelho representa a função $\bar{p} = 0$ com $\alpha_2 = 80$, $\lambda = 2,05$, $\mu_2 = 12$, $\mu_1 = 1$ e $\alpha_1 = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

2.6.1 Simulações numéricas

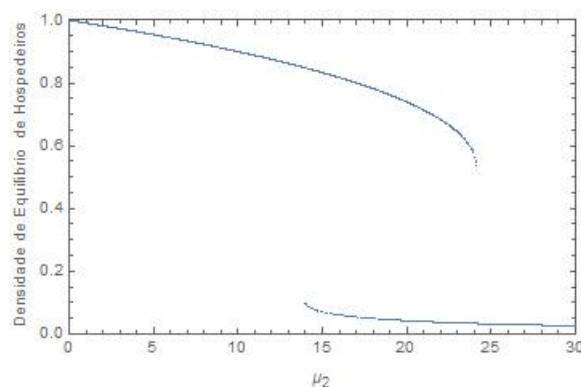
Esta seção está dividida em duas subseções, a primeira subseção estuda a estabilidade dos pontos de equilíbrio P_1 , P_2 e P_3 e a segunda subseção investiga a estabilidade do ponto de equilíbrio P_4 .

2.6.1.1 Estabilidade de P_1 , P_2 e P_3

Apresentamos nesta subseção diagramas de bifurcação do modelo para conjuntos de parâmetros em que P_4 é instável.

A Figura 45 mostra o diagrama de bifurcação de hospedeiros em relação a μ_2 para $\lambda = 2,05$, $\alpha_1 = 120$, $\alpha_2 = 110$, $\mu_1 = 15$. Quando aumentamos o valor de μ_2 , estamos aumentando a densidade de hospedeiros capturadas por predador, por unidade de tempo. Na Figura 45 observamos o fenômeno de histerese surgir conforme aumentamos o parâmetro μ_2 . Observamos a população de hospedeiros diminuir conforme aumentamos μ_2 de 0 até aproximadamente $\mu_2 = 24$, além disso, quando $\mu_2 \approx 14$ surge o ponto de equilíbrio P_1 e para $14 \lesssim \mu_2 \lesssim 24$ o sistema apresenta os pontos de equilíbrio P_1 e P_3 concomitantemente estáveis, ou seja, as condições iniciais determinam para qual ponto de equilíbrio a solução do sistema se aproxima. Como o ponto de equilíbrio P_2 é instável, não é observado no diagrama.

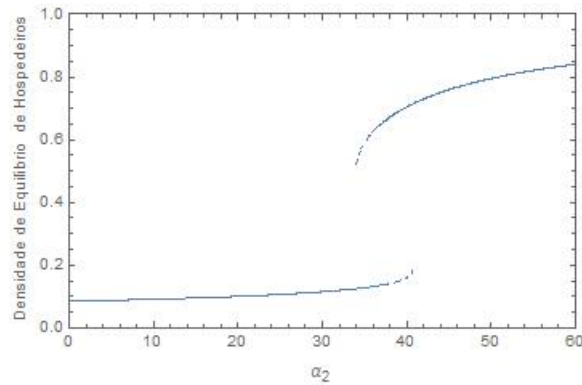
Figura 45 – Diagrama de bifurcação em relação a μ_2 do sistema (2.43) com, $\mu_1 = 15$, $\lambda = 2,05$, $\alpha_2 = 110$ e $\alpha_1 = 120$



Fonte: Elaborado pela autora.

A Figura 46 ilustra o diagrama de bifurcação dos hospedeiros em relação ao parâmetro α_2 para $\mu_1 = 1,5$, $\lambda = 2,05$, $\mu_2 = 8$ e $\alpha_1 = 2$. Aumentar α_2 significa diminuir a densidade de hospedeiros capturados pelo predador. Conforme aumentamos o valor de α_2 obtemos novamente uma histerese. Na Figura 46 podemos observar um aumento da população de hospedeiros conforme aumentamos α_2 e quando $\alpha_2 \approx 34$ surge o equilíbrio P_3 . Para $34 \lesssim \alpha_2 \lesssim 40,5$ o sistema apresenta os equilíbrios P_1 e P_3 estáveis ao mesmo tempo.

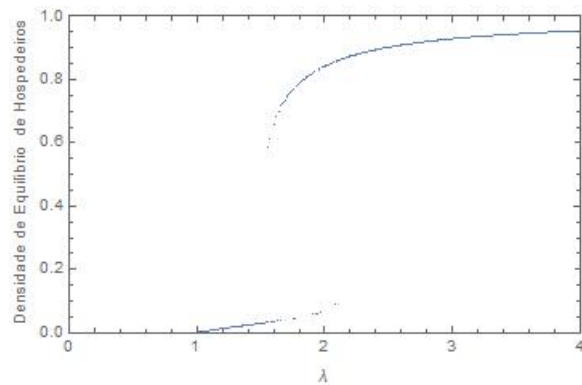
Figura 46 – Diagrama de bifurcação em relação a α_2 do sistema (2.43), com $\mu_1 = 1,5$, $\lambda = 2,05$, $\mu_2 = 8$ e $\alpha_1 = 2$



Fonte: Elaborado pela autora.

A Figura 47 mostra o comportamento das soluções de equilíbrio em função do parâmetro λ para $\mu_2 = 15$, $\alpha_1 = 2$, $\alpha_2 = 120$, $\mu_1 = 1,5$. Neste diagrama é possível verificar a existência e estabilidade do ponto P_1 para valores de λ dentro do intervalo $(1; 2,5)$, e para $\lambda \approx 1,4$ o ponto de equilíbrio P_3 surge. Quando $1,4 \lesssim \lambda \lesssim 2,5$ os pontos P_1 e P_3 existem e são estáveis concomitantemente. Logo, a densidade assintótica de hospedeiros depende da condição inicial.

Figura 47 – Diagrama de bifurcação em relação a λ do sistema (2.43), com $\mu_1 = 1,5$, $\mu_2 = 15$, $\alpha_2 = 120$ e $\alpha_1 = 2$

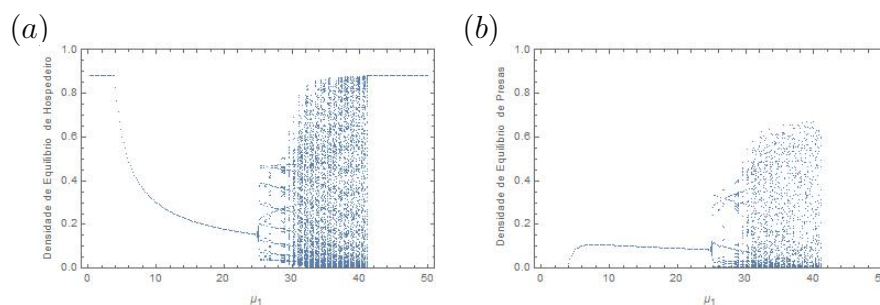


Fonte: Elaborado pela autora.

2.6.1.2 Estabilidade de P_4

A Figura 48 ilustra os diagramas de bifurcação de: (a) hospedeiros e (b) parasitoides, em relação ao parâmetro μ_1 . Nestes diagramas é possível verificar a existência e a estabilidade dos pontos de equilíbrio de extinção do parasitoide e alta densidade de hospedeiros e o ponto de equilíbrio de coexistência entre as espécies. Quando $\mu_1 \lesssim 3,85$ o ponto de extinção do parasitoide é estável. Por sua vez, quando $\mu_1 \gtrsim 3,85$, as soluções tendem a P_4 , isto é, à coexistência das espécies. Quando μ_1 atinge aproximadamente 26 o sistema apresenta soluções oscilantes.

Figura 48 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.43) em relação ao parâmetro μ_1 para (a) hospedeiros e (b) parasitoide, com $\alpha_1 = 2,56$, $\mu_2 = 1$, $\alpha_2 = 8,96$ e $\lambda = 2$.



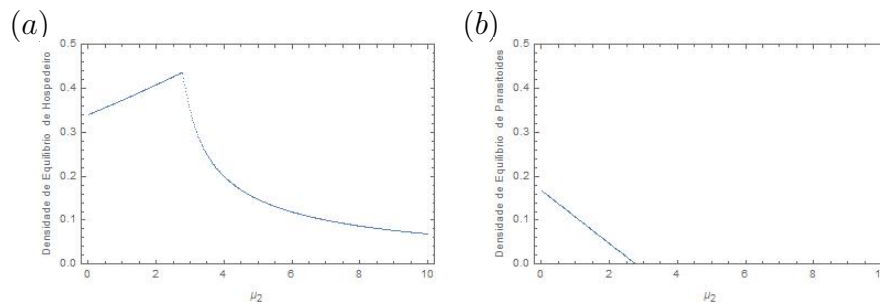
Fonte: Elaborado pela autora.

Quando comparamos os diagramas de bifurcação em relação ao parâmetro μ_1 (Figura 38 e 48), dos modelos das seções 2.5 e 2.6, constatamos que não há diferenças qualitativas entre eles. Mas podemos perceber que o modelo com ordem de eventos (Figura 48) apresenta a coexistência das espécies para valores menores de μ_1 do que o modelo sem ordem, além disso, o modelo com ordem de eventos apresenta soluções oscilantes quando μ_1 atinge aproximadamente 25 enquanto o modelo tradicional apresenta oscilações quando μ_1 é aproximadamente 33.

Podemos verificar, nos diagramas em relação a μ_2 , ilustrados na Figura 49, a existência e a estabilidade dos pontos de equilíbrio de extinção do parasitoide e da coexistência das espécies. Além disso, podemos observar um "pico" na população de hospedeiros, ilustrado no diagrama (a), que ocorre quando a população de parasitoides alcança a extinção, para $\mu_2 = 2,75$. Além disso, após a população de parasitoides extinguir-se, a população de hospedeiros diminui. A justificativa para este fenômeno é o parâmetro μ_2 ser diretamente proporcional a θ (número de predadores de hospedeiros adultos). Isso indica a importância do predador no controle da praga (hospedeiro) e sua influência negativa sobre a população de parasitoides.

Os diagramas de bifurcação dos modelos (2.33) e (2.43) em relação ao parâmetro μ_2 , ilustrados nas figuras 39 e 49, apresentam uma pequena diferença qualitativa. Enquanto no modelo convencional a densidade de equilíbrio dos hospedeiros diminui conforme aumentamos o parâmetro μ_2 de 0 para 2, no modelo que considera ordem de eventos,

Figura 49 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.43) em relação ao parâmetro μ_2 para (a) hospedeiros e (b) parasitoides, com $\alpha_1 = 2,56$, $\mu_1 = 7,8$, $\alpha_2 = 8,96$ e $\lambda = 2$.

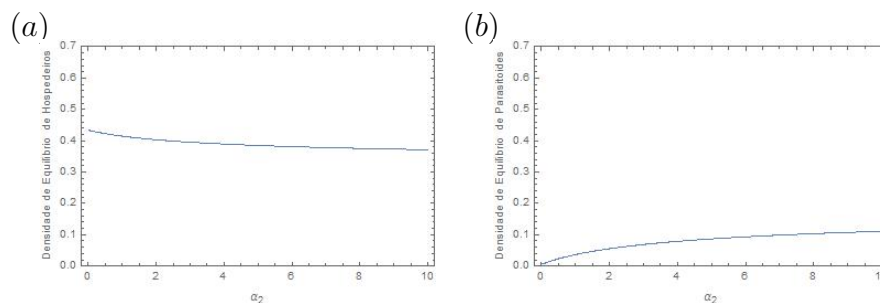


Fonte: Elaborado pela autora.

a densidade de equilíbrio dos hospedeiros aumenta. Além disso, o modelo com ordem de eventos apresenta uma região de coexistência maior quando comparamos com o modelo convencional.

Nos diagramas de bifurcação em relação ao parâmetro α_2 , apresentados na Figura 50, podemos ver somente coexistência das espécies. Logo, para este grupo de parâmetros, α_2 não influencia na existência e estabilidade do equilíbrio de coexistência.

Figura 50 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.43) em relação ao parâmetro α_2 para (a) hospedeiros e (b) parasitoides, com $\alpha_1 = 2,56$, $\mu_1 = 7,8$, $\mu_2 = 1$ e $\lambda = 2$.



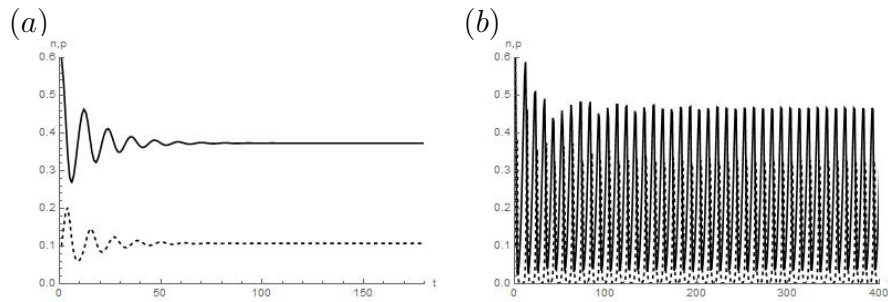
Fonte: Elaborado pela autora.

Comparando os diagramas de bifurcação em relação ao parâmetro α_2 dos modelos (2.33) e (2.43), apresentados nas Figuras 40 e 50, percebemos uma diferença qualitativa. Pois, o diagrama de bifurcação do modelo sem ordem de eventos apresenta, além do ponto de equilíbrio de coexistência, o ponto de equilíbrio de extinção dos parasitoides, o que não ocorre no diagrama do modelo com ordem para os eventos.

Segue abaixo, na Figura 51, as soluções do modelo (2.43), para um conjunto de parâmetros para o qual o sistema apresenta a coexistência das espécies e (a) quando as soluções do sistema temem a P_4 e (b) quando ocorre soluções oscilantes. A população de hospedeiros é representada pela linha contínua e os parasitoides são representados pela linha pontilhada.

Através da escolha de condições iniciais aleatórias para hospedeiros e parasitoides,

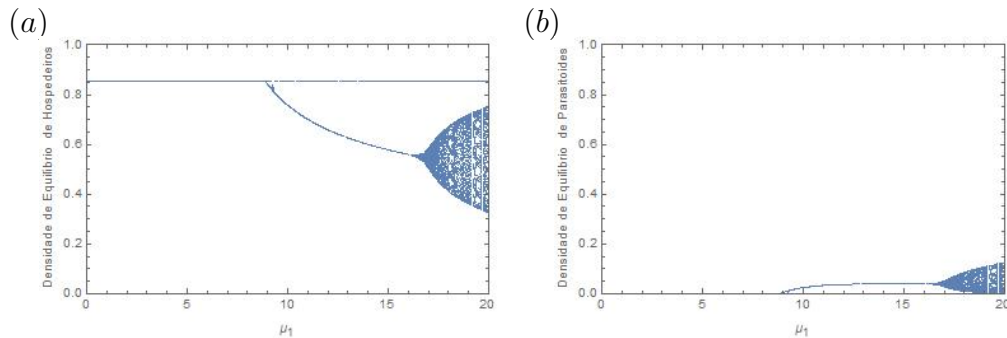
Figura 51 – Soluções do sistema (2.43) para (a) $\mu_1 = 7,8$ e (b) $\mu_1 = 26$ com $\alpha_1 = 2,56$, $\alpha_2 = 8,96$, $\mu_2 = 1$ e $\lambda = 2$.



Fonte: Elaborado pela autora.

observamos a ocorrência do fenômeno de biestabilidade quando μ_1 é maior que 9, entre o equilíbrio de coexistência de hospedeiros e parasitoides (P_4) e o equilíbrio de sobrevivência dos hospedeiros em densidade alta (P_3), como mostra a Figura 52.

Figura 52 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.43) em relação ao parâmetro μ_1 para as populações (a) hospedeiros e (b) parasitoides, com $\alpha_1 = 7$, $\mu_2 = 13$, $\alpha_2 = 106$ e $\lambda = 2,05$.

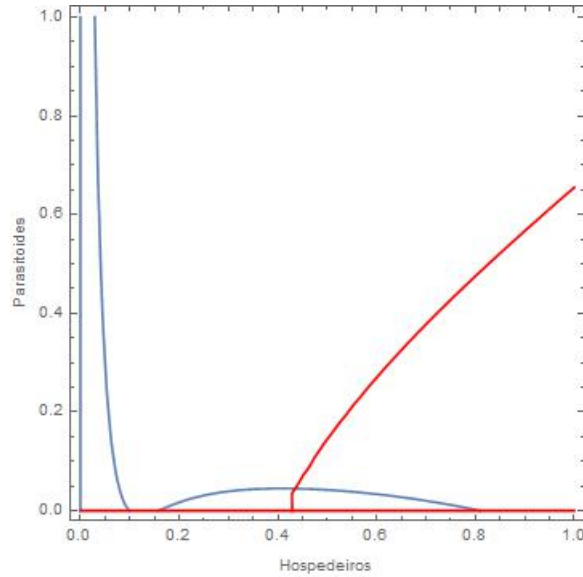


Fonte: Elaborado pela autora.

Para o modelo sem ordem de eventos (2.33), o equilíbrio P_1 também é estável para o conjunto de parâmetros da Figura 52, apresentando assim biestabilidade e triestabilidade (Ver Figura 42).

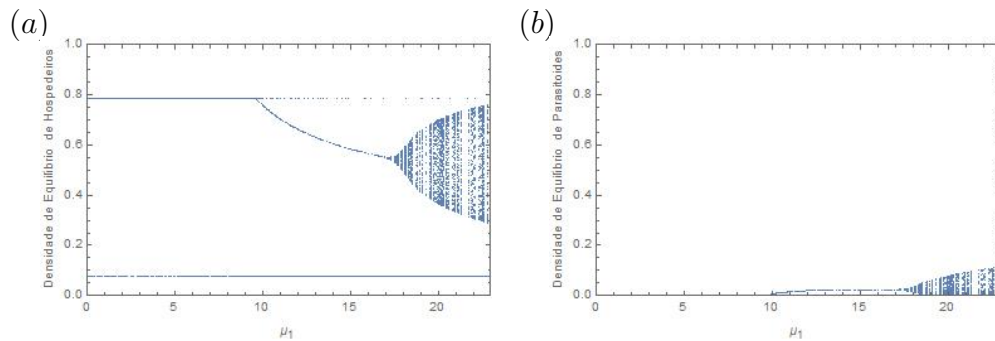
Quando consideramos $\alpha_2 = 80$ e os demais parâmetros iguais aos usados nos diagramas da Figura 52, encontramos biestabilidade de P_1 e P_3 , triestabilidade de P_1 , P_3 e P_4 e biestabilidade de P_1 e soluções periódicas para hospedeiros e parasitoides, como mostra a Figura 54. Logo, dependendo das condições iniciais dadas, o sistema pode tender para diferentes pontos de equilíbrios. As interseções das funções $\bar{n} = 0$, $\bar{p} = 0$ e $G_2(\bar{n})F(\bar{n})G_1(\bar{n}, \bar{p}) = 1$

Figura 53 – Curvas azul representam as funções $\bar{n} = 0$ e $G_2(\bar{n})F(\bar{n})G_1(\bar{n}, \bar{p}) = 1$ curvas vermelhas representam as funções $\bar{p} = 0$ e $\bar{p} = \bar{n}G_2(\bar{n})F(\bar{n}G_2(\bar{n}))(1 - G_1(\bar{n}G_2(\bar{n})F(\bar{n}G_2(\bar{n})), \bar{p}))$ com $\alpha_2 = 80$, $\lambda = 2,05$, $\mu_2 = 12$, $\mu_1 = 13$ e $\alpha_1 = 7$.



Fonte: Elaborado pela autora.

Figura 54 – Diagrama de bifurcação do sistema (2.43) em relação ao parâmetro μ_1 para as populações (a) hospedeiros e (b) parasitoides, com $\alpha_1 = 7$, $\mu_2 = 13$, $\alpha_2 = 80$ e $\lambda = 2,05$.



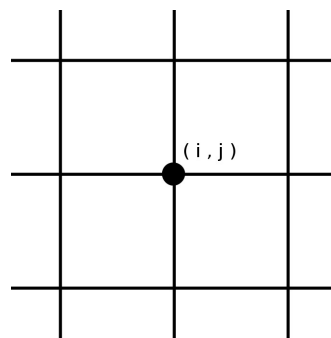
Fonte: Elaborado pela autora.

3 Redes de Mapas Acoplados

Como já mencionado no capítulo anterior, muitas espécies apresentam o crescimento populacional em etapas de tempo bem determinadas. Quando as espécies envolvidas, além de apresentarem o processo de crescimento discreto, estão distribuídas em um habitat marcadamente discreto, a formulação matemática mais adequada a ser utilizada é Redes de Mapas Acoplados (RMA). Uma RMA consiste em um sistema dinâmico que considera o tempo e o espaço variáveis discretas, enquanto a densidade das populações é considerada uma variável contínua (SOLÉ; BASCOMTE, 1994; COMINS et al., 1992).

Para o desenvolvimento de uma RMA vamos considerar o espaço um domínio bidimensional finito, dividido em sítios, arranjados em uma "rede", onde a posição de cada sítio é identificada pelos índices i e j , como ilustra a Figura 55. Logo, o estado do sítio na posição (i, j) é descrito por um ou mais valores, que representam as densidades das espécies envolvidas no sistema. Portanto, o estado do sistema na geração t é descrito por uma ou mais matrizes que se atualizam em cada etapa de tempo (RODRIGUES, 1998).

Figura 55 – Rede



Fonte: Elaborado pela autora.

A dinâmica do modelo é composta por duas fases diferentes: a movimentação e a reação. Ocorrendo de forma intercalada, a etapa de movimentação consiste na dispersão espacial dos indivíduos e a etapa de reação equivale à fase da interação dos indivíduos. A dispersão pode ser por difusão, quando os indivíduos movimentam-se aleatoriamente; por taxaia, quando os indivíduos movimentam-se de forma orientada em resposta a um estímulo externo, como por exemplo, alimento ou quando a espécie apresenta comportamento de agrupamento; ou ainda por convecção quando os indivíduos são carregados por um campo de velocidades, como por exemplo, vento ou correnteza (EDELSTEIN-KESHET, 1988). Neste trabalho vamos considerar que os indivíduos das espécies envolvidas movimentam-se por difusão.

Neste capítulo vamos apresentar dois modelos de RMA. No primeiro modelo, vamos considerar que, na fase de reação, em cada sítio, os indivíduos interagem conforme o modelo (2.14) apresentado na seção 2.3, ou seja, consideramos uma dinâmica de três espécies: uma espécie considerada recurso e dois consumidores, sem ordem para os eventos. Já no segundo modelo vamos supor que os indivíduos interagem conforme o modelo (2.33) exposto na seção 2.5, ou seja, consideramos um modelo convencional onde a população de predadores é constante.

3.1 RMA para interação de três espécies

Para descrever o processo de dispersão, definimos uma vizinhança $V_{i,j}$, que consiste nos sítios para os quais os indivíduos no sítio (i, j) podem migrar. Podemos escolher a vizinhança mais adequada para descrever o problema biológico a ser estudado. As duas vizinhanças mais utilizadas são, a vizinhança de von Neumann:

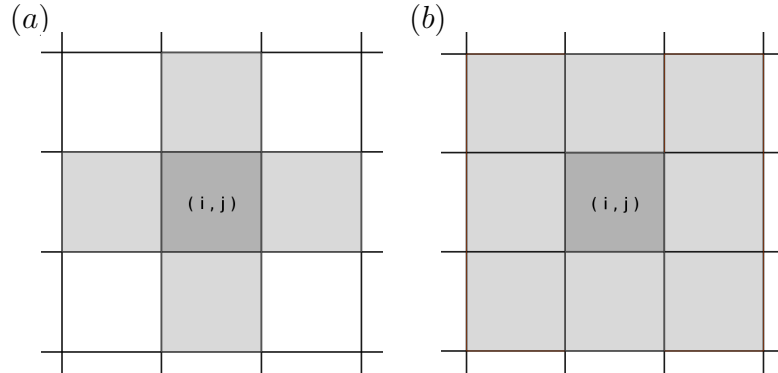
$$V_{i,j} = \{(i-1, j); (i+1, j); (i, j-1); (i, j+1)\},$$

que considera os quatro sítios mais próximos e a vizinhança de Moore, na qual são contemplados os oito sítios mais próximos, ou seja:

$$V_{i,j} = \{(i-1, j-1); (i-1, j); (i-1, j+1); (i, j-1); (i, j+1); (i+1, j-1); (i+1, j); (i+1, j+1)\}.$$

A Figura 56 ilustra tais vizinhanças. Neste trabalho vamos utilizar a vizinhança de *Von Neumann*.

Figura 56 – (a) Vizinhança de von Neumann e (b) Vizinhança de Moore.



Fonte: Elaborado pela autora.

Além disso, é necessário determinarmos como se dá a movimentação dos indivíduos que localizam-se na fronteira da rede. Para o presente trabalho vamos supor que os indivíduos, tanto hospedeiros, parasitoides como predadores, não saem do reticulado. Este tipo de fronteira se denomina Fronteira Reflexiva e representa uma situação em que os indivíduos identificam o domínio como um ambiente favorável para o seu desenvolvimento e, por este motivo, não abandonam o domínio; pode representar também uma região com barreiras físicas para o exterior como uma ilha.

Na dispersão por difusão em uma Rede de Mapas Acoplados, a cada geração, na fase da movimentação, uma fração β ($0 \leq \beta \leq 1$) da população abandona seu sítio de origem (i, j) e migra para os sítios pertencentes à sua vizinhança $(V_{i,j})$ de forma equitativa. Permanecendo assim a fração $(1 - \beta)$ no sítio (i, j) . Além disso, o sítio (i, j) recebe frações dos indivíduos proporcionais às densidades nos sítios de sua vizinhança.

As densidades de hospedeiros, parasitoides e predadores, no sítio (i, j) na geração t , após a fase de movimentação, representadas por $n_{\tau}^{i,j}$, $p_{\tau}^{i,j}$ e $w_{\tau}^{i,j}$, respectivamente, são dadas por:

$$\begin{cases} n_{\tau}^{i,j} = (1 - \beta_n)n_t^{i,j} + \sum_{(x,y) \in V_{i,j}} \frac{\beta_n}{4} n_t^{(x,y)} \\ p_{\tau}^{i,j} = (1 - \beta_p)p_t^{i,j} + \sum_{(x,y) \in V_{i,j}} \frac{\beta_p}{4} p_t^{(x,y)} \\ w_{\tau}^{i,j} = (1 - \beta_w)w_t^{i,j} + \sum_{(x,y) \in V_{i,j}} \frac{\beta_w}{4} w_t^{(x,y)}, \end{cases} \quad (3.1)$$

onde, nesta ordem, β_n , β_p e β_w são as frações de hospedeiros, parasitoides e predadores que abandonam os seus sítios de origem. Quando conveniente, vamos designar um conjunto de valores β_n , β_p e β_w simplesmente por β .

Após a fase da movimentação ocorre a fase da reação, onde acontecem as interações das espécies em cada sítio. As densidades de hospedeiros, parasitoides e predadores, na

geração $t + 1$, no sítio (i, j) , denotadas, respectivamente, por $n_{t+1}^{i,j}$, $p_{t+1}^{i,j}$ e $w_{t+1}^{i,j}$ são dados por:

$$\begin{cases} n_{t+1}^{i,j} = h_1(n_\tau^{i,j}; p_\tau^{i,j}; w_\tau^{i,j}) \\ p_{t+1}^{i,j} = h_2(n_\tau^{i,j}; p_\tau^{i,j}; w_\tau^{i,j}) \\ w_{t+1}^{i,j} = h_3(n_\tau^{i,j}; p_\tau^{i,j}; w_\tau^{i,j}) \end{cases} \quad (3.2)$$

onde h_1 , h_2 e h_3 são as funções que descrevem as interações entre hospedeiros, parasitoides e predadores, respectivamente. Estas funções serão escolhidas de acordo com a dinâmica adotada.

Para o estudo dos modelos, nas duas seções seguintes, desenvolvemos simulações numéricas em um domínio 50×50 . Os resultados serão ilustrados através de dois tipos de gráficos: 1) gráfico da distribuição espacial das populações representados pelos chamados "*density plot*" nos quais os tons escuros de cinza representam densidades altas das espécies enquanto a cor branca corresponde à densidade nula e 2) gráfico da densidade total de hospedeiros, parasitoides e predadores em função do tempo.

3.2 RMA Hospedeiro-Parasitoide-Predador Tradicional

Nesta seção vamos estudar a distribuição espacial de hospedeiros, parasitoides e predadores através de uma RMA sem considerar a ordem em que ocorrem os eventos de crescimento e consumo.

Desta forma, após o estágio da movimentação descrito pelas equações (3.1) ocorre a fase da reação, na qual, em cada sítio, a dinâmica é regida pelo modelo (2.14). Isto é,

$$\begin{cases} n_{t+1}^{i,j} = n_\tau^{i,j} G_2(n_\tau^{i,j}, w_\tau^{i,j}) F(n_\tau^{i,j}) G_1(n_\tau^{i,j}, p_\tau^{i,j}) \\ p_{t+1}^{i,j} = n_\tau^{i,j} (1 - G_1(n_\tau^{i,j}, p_\tau^{i,j})) \\ w_{t+1}^{i,j} = \mu_2 n_\tau^{i,j} (1 - G_2(n_\tau^{i,j}, w_\tau^{i,j})) \end{cases} \quad (3.3)$$

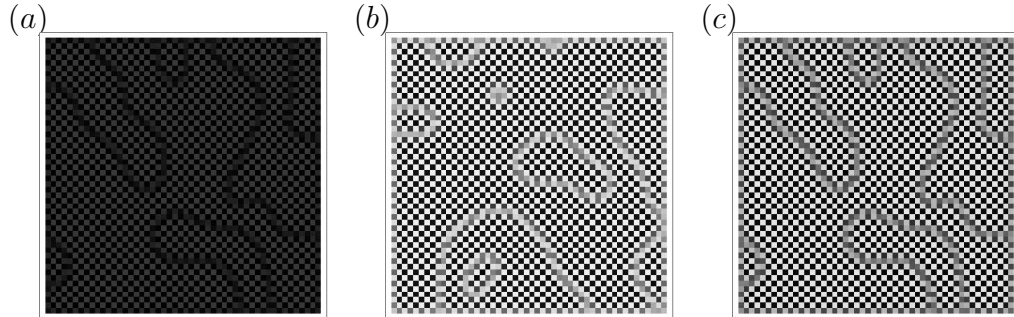
onde as funções $F(n_\tau^{i,j})$, $G_1(n_\tau^{i,j}, p_\tau^{i,j})$ e $G_2(n_\tau^{i,j}, w_\tau^{i,j})$ são dadas por (2.15).

Na subseção seguinte vamos apresentar simulações numéricas da RMA.

3.2.1 Simulações

Vamos implementar as equações (3.1) e (3.3) às populações iniciais de hospedeiros, parasitoides e predadores liberadas em torno do equilíbrio, ou seja, em cada sítio à densidade de equilíbrio local das espécies é acrescentada uma perturbação (positiva ou negativa) que varia de zero a dez por cento da densidade de equilíbrio das espécies. Isto é, $n_0^{i,j} = \bar{n} + 0,1 \xi_1^{i,j}$; $p_0^{i,j} = \bar{p} + 0,1 \xi_2^{i,j}$; $w_0^{i,j} = \bar{w} + 0,1 \xi_3^{i,j}$, onde $\xi_1, \xi_2, \xi_3 \in [-1, 1]$ escolhido aleatoriamente de acordo com uma distribuição uniforme.

Figura 57 – Distribuição espacial de: (a) hospedeiros, (b) parasitoides e (c) predadores, em $t = 600$. Para $\mu_1 = 2$, $\mu_2 = 1,94$, $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\lambda = 2$, $\beta_n = 0,91$, $\beta_p = 0,01$ e $\beta_w = 0,01$.

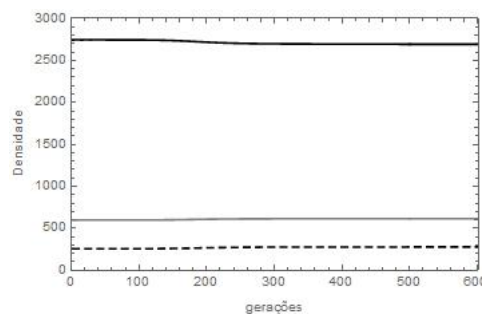


Fonte: Elaborado pela autora.

Em um primeiro experimento numérico consideramos os parâmetros dentro da região de coexistência das três espécies ilustrada na Figura 6, ou seja, $\mu_1 = 2$, $\mu_2 = 1,94$, $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$ e $\lambda = 2$. Além disso, vamos considerar as frações de indivíduos que abandonam os sítios de origem como: $\beta_n = 0,91$, $\beta_p = 0,01$ e $\beta_w = 0,01$. A Figura 57 ilustra a distribuição espacial para (a) hospedeiros, (b) parasitoides e (c) predadores, em $t = 600$. Observamos, na Figura 57, a formação de padrões espaciais heterogêneos estáveis.

A Figura 58 apresenta a população total de hospedeiros (curva preta contínua), parasitoides (curva pontilhada) e predadores (curva cinza) em função do tempo.

Figura 58 – Populações totais de hospedeiros (linha preta contínua), de parasitoides (linha pontilhada) e predadores (linha cinza). Para $\mu_1 = 2$, $\mu_2 = 1,94$, $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\lambda = 2$, $\beta_n = 0,91$, $\beta_p = 0,01$ e $\beta_w = 0,01$.



Fonte: Elaborado pela autora.

Foram realizadas simulações numéricas para diferentes valores de β com os mesmos parâmetros da dinâmica usados nas Figuras 57 e 58. Em todas essas simulações foram encontrados coexistência das três espécies com uma distribuição espacial homogênea. Na Tabela 3 estão expostos os valores de β utilizados.

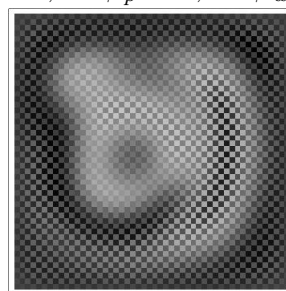
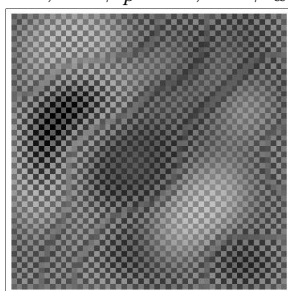
Tabela 3 – Distribuição espacial para diferentes valores de β , com $\mu_1 = 2$, $\mu_2 = 1,94$, $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$ e $\lambda = 2$.

| Valores de β | Distribuição espacial |
|--|-----------------------|
| $\beta_n = 0,01; \beta_p = 0,91; \beta_w = 0,01$ | Homogênea |
| $\beta_n = 0,01; \beta_p = 0,01; \beta_w = 0,91$ | Homogênea |
| $\beta_n = 0,91; \beta_p = 0,91; \beta_w = 0,01$ | Homogênea |
| $\beta_n = 0,01; \beta_p = 0,91; \beta_w = 0,91$ | Homogênea |

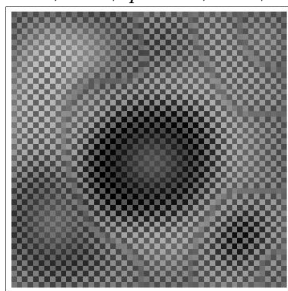
A Figura 59 apresenta a distribuição espacial dos hospedeiros para diferentes valores de β ao passo que os parâmetros da dinâmica são: $\mu_1 = 4,5$, $\mu_2 = 1,94$, $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$ e $\lambda = 2$. Quando consideramos a dinâmica sem movimentação, este grupo de parâmetros resulta em soluções oscilantes para as populações de hospedeiros e parasitoides enquanto a população de predadores vai para a extinção. Na RMA, a população de parasitoides apresenta padrões semelhantes àqueles obtidos para os hospedeiros enquanto a população de predadores vai para a extinção. Por este motivo, apresentamos apenas as figuras correspondentes à distribuição espacial de hospedeiros.

Figura 59 – Distribuição espacial dos hospedeiros em $t = 600$. Para $\mu_1 = 4,5$, $\mu_2 = 1,94$, $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$ e $\lambda = 2$.

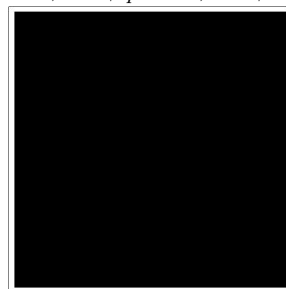
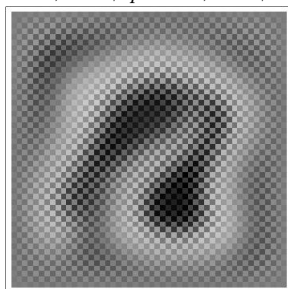
(a) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,01$ (b) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,01$



(c) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,9$ (d) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,9$



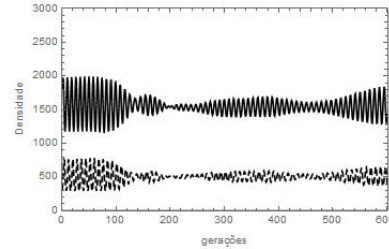
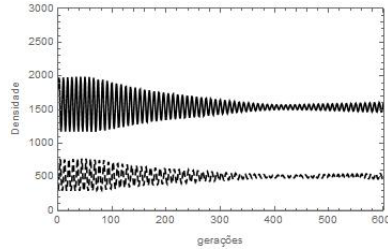
(e) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,9$ (f) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,01$



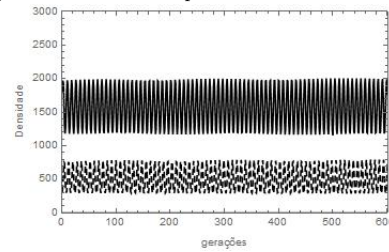
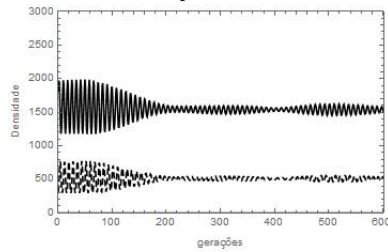
Fonte: Elaborado pela autora.

Figura 60 – Populações totais de hospedeiros (linha preta contínua), de parasitoides (linha pontilhada) e predadores (linha cinza). Para $\mu_1 = 4,5$, $\mu_2 = 1,94$, $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$ e $\lambda = 2$.

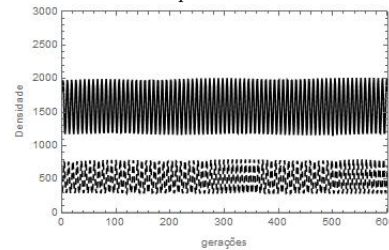
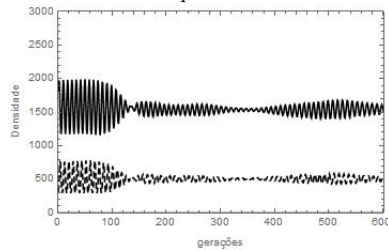
(a) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,01$ (b) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,01$



(c) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,9$ (d) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,9$



(e) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,9$ (f) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,01$



Fonte: Elaborado pela autora.

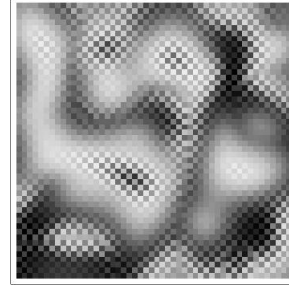
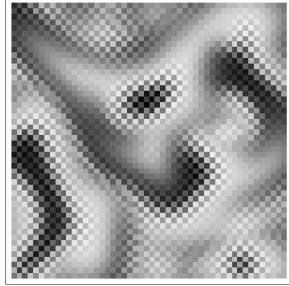
A Figura 60 representa a população total de hospedeiros (curva preta contínua), parasitoides (curva pontilhada) e predadores (curva cinza) em função do tempo para parâmetros correspondentes àqueles usados na Figura 59.

Observamos, nas Figuras 59 e 60 a relevância das frações β para a dinâmica espaço-temporal, pois para diferentes valores destes parâmetros encontramos distribuições espaciais homogêneas ou heterogêneas. Além disso, a amplitude das oscilações nas populações totais depende do valor de β , como mostra a Figura 60.

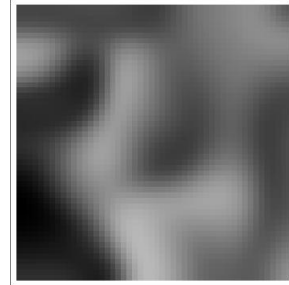
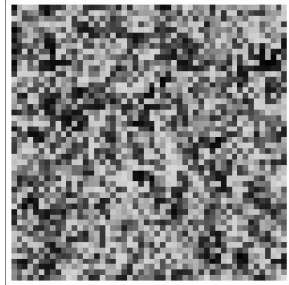
A Figura 61 mostra a distribuição espacial dos hospedeiros para diferentes valores de β com os parâmetros da dinâmica $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$, $\mu_1 = 1,84$, $\mu_2 = 5,7$, $\lambda = 2$. A dinâmica local para este grupo de parâmetros apresenta, soluções oscilantes e p -ciclos entre a populações de hospedeiros e predadores. Diferentemente das simulações

Figura 61 – Distribuição espacial dos hospedeiros em $t = 600$. Para $\mu_1 = 1,84$, $\mu_2 = 5,7$, $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$ e $\lambda = 2$.

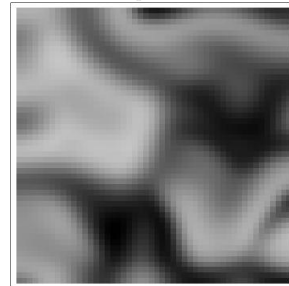
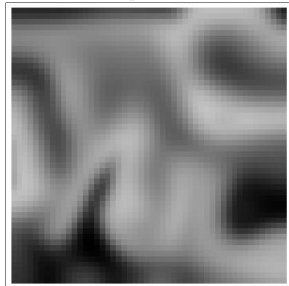
(a) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,01$ (b) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,01$



(c) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,01$ (d) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,9$



(e) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,9$ (f) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,9$



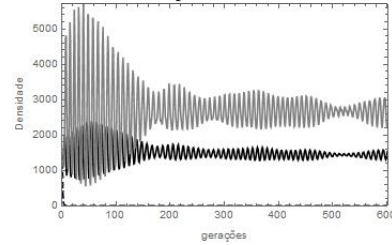
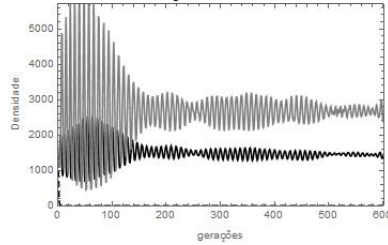
Fonte: Elaborado pela autora.

anteriores, consideramos uma população inicial aleatória para as três espécies, em cada sítio.

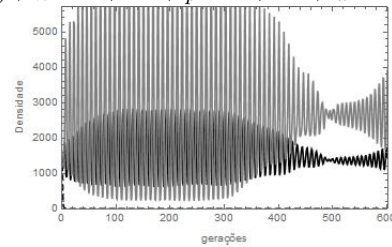
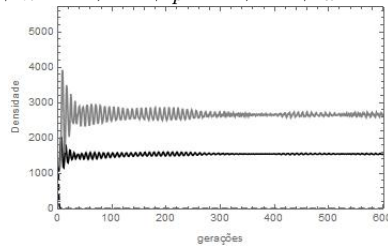
Na Figura 62 observamos as populações totais de hospedeiros (curva preta contínua), parasitoides (curva pontilhada) e predadores (curva zinza) em função do tempo. Para a formulação destes gráficos usamos o mesmos parâmetros da Figura 61.

Figura 62 – Populações totais de hospedeiros (linha preta contínua), de parasitoides (linha pontilhada) e predador (linha cinza). Para $\mu_1 = 1,8$, $\mu_2 = 5,7$, $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 1,8$ e $\lambda = 2$.

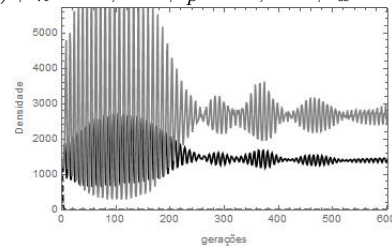
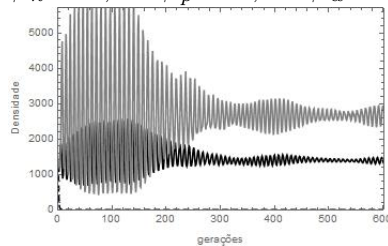
(a) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,01$ (b) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,01$



(c) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,01$ (d) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,9$



(e) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,9$ (f) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,9$

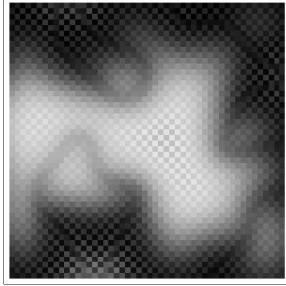


Fonte: Elaborado pela autora.

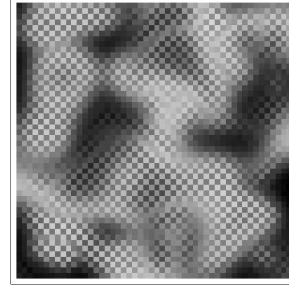
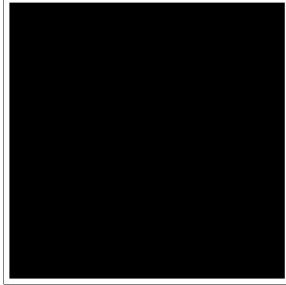
Na Figura 63 estão expostas as distribuições espaciais da população de hospedeiros para diferentes valores de β com os demais parâmetros com os seguintes valores: $\mu_1 = 1,84$, $\mu_2 = 1,94$, $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 4$ e $\lambda = 2$. Quando consideramos a dinâmica para este grupo de parâmetros, sem a movimentação, observamos coexistência e soluções oscilantes para as três espécies, como mostra a Figura 14.

Figura 63 – Distribuição espacial dos hospedeiros em $t = 600$. Para $\mu_1 = 1,84$, $\mu_2 = 1,94$, $\alpha_1 = 1,0764$, $\alpha_2 = 4$ e $\lambda = 2$.

(a) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,01$ (b) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,01$



(c) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,9$ (d) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,01$ $\beta_w = 0,9$



(e) $\beta_n = 0,01$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,9$ (f) $\beta_n = 0,91$ $\beta_p = 0,98$ $\beta_w = 0,01$



Fonte: Elaborado pela autora.

A Figura 63 aponta, novamente, a relevância dos valores de β na dinâmica, pois dependendo de seus valores encontramos diferentes padrões de distribuições espaciais.

Em nenhuma das simulações numéricas realizadas nesta seção, a movimentação alterou a previsão do modelo local sobre a sobrevivência das espécies. Encontramos coexistência das três espécies somente quando consideramos os parâmetros da dinâmica dentro da região exposta na Figura 6 ou quando consideramos os parâmetros da dinâmica dentro da região de coexistência dos diagramas da Figura 14. Para os grupos de parâmetros, em que uma das populações foi para a extinção na dinâmica local, também observamos extinção quando introduzimos a movimentação. Concluímos também que para as simulações numéricas realizadas, os valores de β têm grande importância nas distribuições espaciais,

podendo causar a formação de padrões espaciais.

3.3 RMA para Dinâmica Hospedeiro-Parasitoide e Predador Constante

Agora, vamos desenvolver uma Rede de Mapas Acoplados em que, a cada etapa de tempo (t), cada sítio (i, j) é descrito por dois valores: a densidade de hospedeiros ($n_t^{i,j}$) e a densidade de parasitoides ($p_t^{i,j}$). Como na seção 2.5, o número de predadores é considerado constante em todos os sítios do domínio. Dessa forma, não há equação para a dispersão para a dinâmica do predador. Consideramos que os indivíduos de ambas as espécies movimentam-se por difusão na fase da movimentação, a qual ocorre antes da fase da reação e é dada pelo sistema:

$$\begin{cases} n_{\tau}^{i,j} = (1 - \beta_n)n_t^{i,j} + \sum_{(x,y) \in V_{i,j}} \frac{\beta_n}{4} n_t^{(x,y)} \\ p_{\tau}^{i,j} = (1 - \beta_p)p_t^{i,j} + \sum_{(x,y) \in V_{i,j}} \frac{\beta_p}{4} p_t^{(x,y)}. \end{cases} \quad (3.4)$$

Logo após a fase da movimentação, ocorre a fase de reação, onde os indivíduos interagem de acordo com o modelo desenvolvido na seção 2.5 do capítulo anterior. Ou seja, vamos considerar que a população de predadores dos hospedeiros adultos é constante e não vamos considerar uma ordem para os eventos. Segue em (3.5) o sistema que descreve a interação dos indivíduos

$$\begin{cases} n_{t+1}^{i,j} = n_{\tau}^{i,j} G_2(n_{\tau}^{i,j}) F(n_{\tau}^{i,j}) G_1(n_{\tau}^{i,j}, p_{\tau}^{i,j}) \\ p_{t+1}^{i,j} = n_{\tau}^{i,j} (1 - G_1(n_{\tau}^{i,j}, p_{\tau}^{i,j})), \end{cases} \quad (3.5)$$

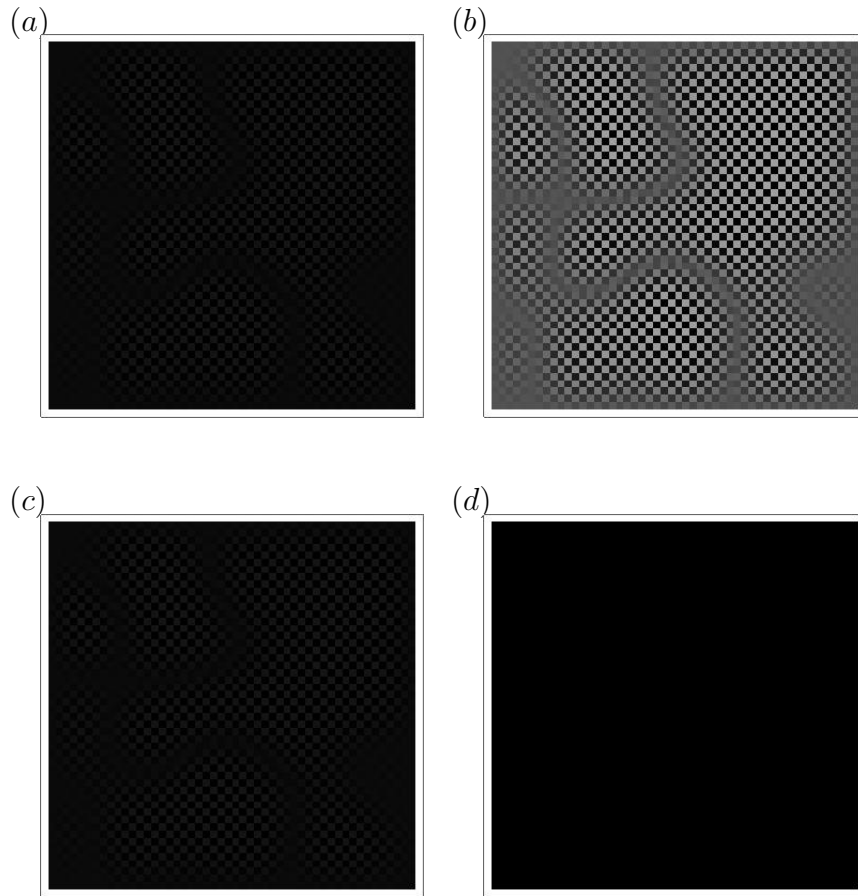
onde $F(n_{\tau}^{i,j})$, $G_1(n_{\tau}^{i,j}, p_{\tau}^{i,j})$ e $G_2(n_{\tau}^{i,j})$ são dadas em (2.34)

3.3.1 Simulações

Vamos interar as equações (3.4) e (3.5), com a população inicial de hospedeiros e parasitoides liberadas em torno do equilíbrio, ou seja, em cada sítio a densidade de equilíbrio local das espécies é acrescentada de uma perturbação (positiva ou negativa) que varia de zero a dez por cento da densidade de equilíbrio das espécies. Isto é, $n_0^{i,j} = \bar{n} + 0,1 \xi_1^{i,j}$; $p_0^{i,j} = \bar{p} + 0,1 \xi_2^{i,j}$, onde ξ_1 e $\xi_2 \in [-1, 1]$ escolhido aleatoriamente.

Em uma primeira simulação numérica consideramos os parâmetros dentro da região de coexistência estável exposta na Figura 38, ou seja, $\mu_1 = 7,8$, $\mu_2 = 1$, $\alpha_1 = 2,56$, $\alpha_2 = 8,96$, $\lambda = 2$. A Figura 64 exhibe a distribuição espacial dos hospedeiros (a) e (c) e parasitoides (b) e (d) em $t = 1200$ para dois grupos diferentes de β .

Figura 64 – Distribuição espacial para hospedeiros (a) e (c) e parasitoides (b) e (d) em $t = 1200$. Para $\mu_1 = 7,8$, $\mu_2 = 1$, $\alpha_1 = 2,56$, $\alpha_2 = 8,96$, $\lambda = 2$. As distribuições (a) e (b) com $\beta_n = 0,9$ e $\beta_p = 0,01$ enquanto as distribuições (c) e (d) com $\beta_n = 0,01$ e $\beta_p = 0,9$.

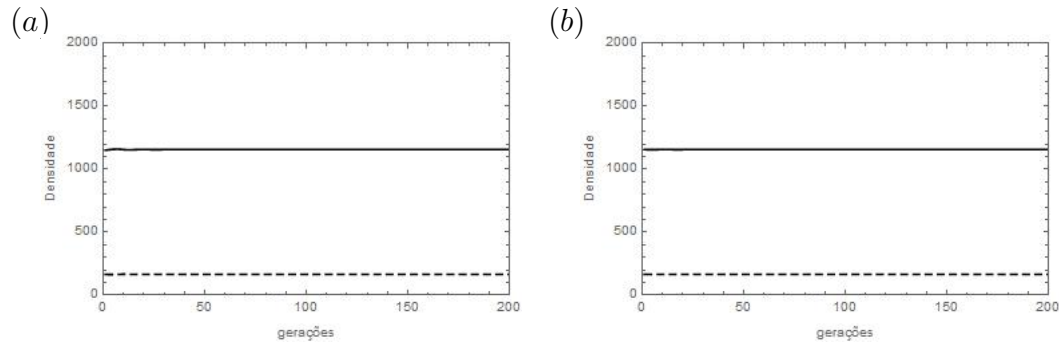


Fonte: Elaborado pela autora.

Dependendo dos valores escolhidos para β_n e β_p , obtemos distribuições espaciais heterogêneas para a população de parasitoides, como está exibido na Figura 64 (b). Segue, na Figura 65, as populações totais dos hospedeiros (linha contínua) e parasitoides (linha pontilhada) para os mesmos dois grupos de parâmetros usado para as distribuições espaciais da Figura 64.

A Figura 66 ilustra as distribuições espaciais de hospedeiros e parasitoides para dois valores de β , com os parâmetros da dinâmica: $\mu_1 = 35$, $\mu_2 = 1$, $\alpha_1 = 2,56$, $\alpha_2 = 8,96$ e $\lambda = 2$. Para este grupo de parâmetros a dinâmica sem a movimentação resulta em soluções oscilatórias para as populações de hospedeiros e parasitoides, como mostra a Figura 38. As distribuições (a) e (c) representam as populações de hospedeiros e (b) e (d) representam as distribuições espaciais dos parasitoides.

Figura 65 – Populações totais de hospedeiros (linha preta contínua) e parasitoides (linha pontilhada). Para $\mu_1 = 7,8$, $\mu_2 = 1$, $\alpha_1 = 2,56$, $\alpha_2 = 8,96$, $\lambda = 2$. A distribuição (a) com $\beta_n = 0,9$ e $\beta_p = 0,01$ enquanto a distribuição (b) com $\beta_n = 0,01$ e $\beta_p = 0,9$.



Fonte: Elaborado pela autora.

Na Figura 67 estão expostas as populações totais de hospedeiros (linha contínua) e parasitoides (linha pontilhada) para o mesmo grupo de parâmetros da Figura 66.

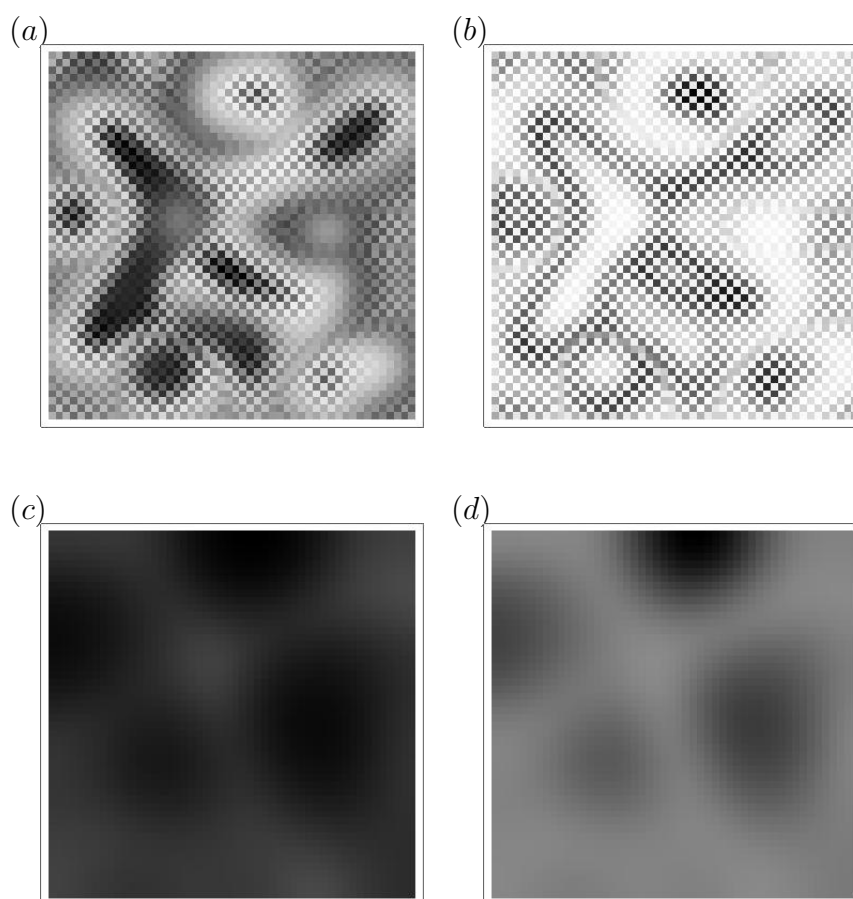
Novamente observamos a importância dos valores de β_n e β_p para a dinâmica espaço-temporal. Na Figura 67 as populações totais apresentam oscilações de maior amplitude quando β_p é relativamente maior que β_n . Além disso, para diferentes valores de β encontramos distribuições espaciais heterogêneas diferentes.

Para próxima simulação numérica consideramos uma população inicial de hospedeiros e parasitoides aleatória e os parâmetros da dinâmica dentro da região de triestabilidade exposta na Figura 42. A Figura 68 apresenta as distribuições espaciais de hospedeiros e parasitoides para três valores de β .

Encontramos uma distribuição espacial heterogênea para ambas populações quando consideramos $\beta_n = 0,01$ e $\beta_p = 0,9$, ou seja, quando os hospedeiros movimentam-se pouco. Como adotamos populações iniciais aleatórias, eventualmente as densidades das populações vão para pontos de equilíbrio diferentes, ou seja, dependendo das condições iniciais em cada sítio, o sistema pode ir para o ponto de equilíbrio de coexistência ou eventualmente para os pontos de extinção do parasitoide com baixa ou alta densidade de hospedeiros, como pode ser observado na Figura 69 que representa a densidade de hospedeiros (curva vermelha) e parasitoides (curva azul) em uma linha do domínio. Por sua vez, quando consideramos $\beta_n = 0,9$ e $\beta_p = 0,01$ a população de parasitoides se extingue enquanto a distribuição espacial de hospedeiros torna-se homogênea.

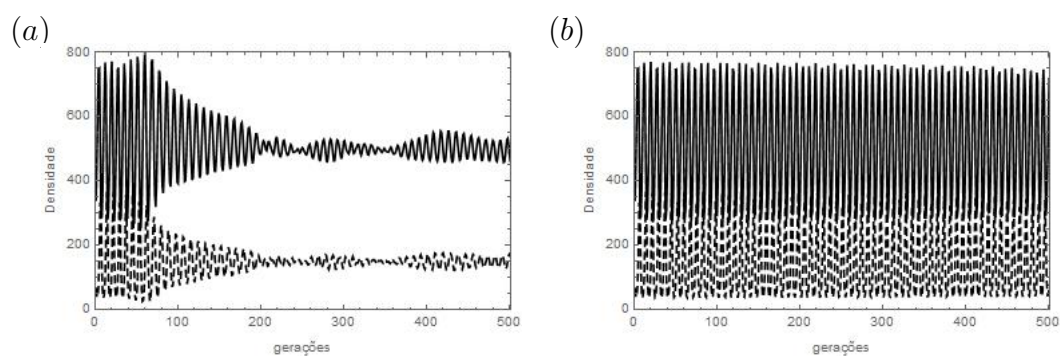
A Figura 70 apresenta as populações totais de hospedeiros (linha contínua) e parasitoides (linha pontilhada) para os três diferentes valores de β usados na Figura 68.

Figura 66 – Distribuição espacial para hospedeiros (a) e (c) e parasitoides (b) e (d) em $t = 500$. Para $\mu_1 = 35$, $\mu_2 = 1$, $\alpha_1 = 2,56$, $\alpha_2 = 8,96$ e $\lambda = 2$. As distribuições (a) e (b) com $\beta_n = 0,9$ e $\beta_p = 0,01$ enquanto as distribuições (c) e (d) com $\beta_n = 0,01$ e $\beta_p = 0,9$.



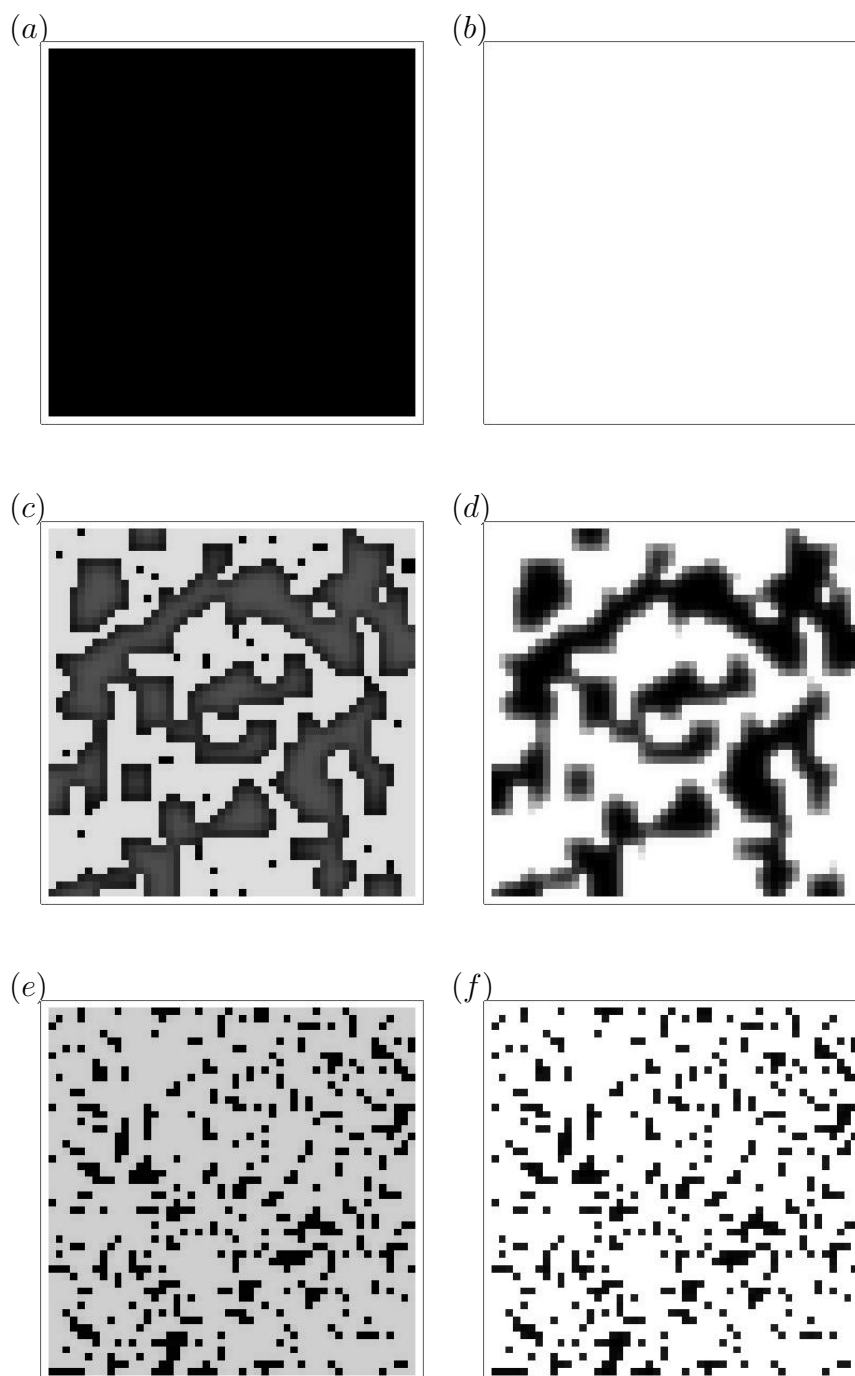
Fonte: Elaborado pela autora.

Figura 67 – Populações totais de hospedeiros (linha contínua) e parasitoides (linha pontilhada). Para $\mu_1 = 35$, $\mu_2 = 1$, $\alpha_1 = 2,56$, $\alpha_2 = 8,96$ e $\lambda = 2$. A distribuição (a) com $\beta_n = 0,9$ e $\beta_p = 0,01$ enquanto a distribuição (b) com $\beta_n = 0,01$ e $\beta_p = 0,9$.



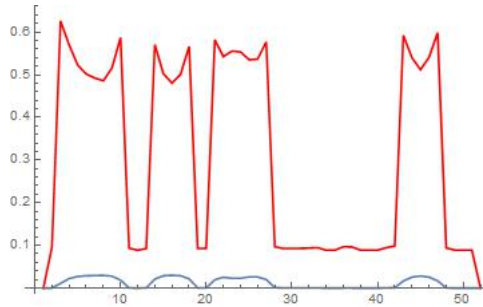
Fonte: Elaborado pela autora.

Figura 68 – Distribuição espacial para hospedeiros (a), (c) e (e) e parasitoides (b), (d) e (f) em $t = 1000$. Para $\mu_1 = 12$, $\mu_2 = 13$, $\alpha_1 = 7$, $\alpha_2 = 106$ e $\lambda = 2,05$. As distribuições (a) e (b) com $\beta_n = 0,9$ e $\beta_p = 0,01$, as distribuições (c) e (d) com $\beta_n = 0,01$ e $\beta_p = 0,9$ e as distribuições (e) e (f) com $\beta_n = 0,01$ e $\beta_p = 0,01$.



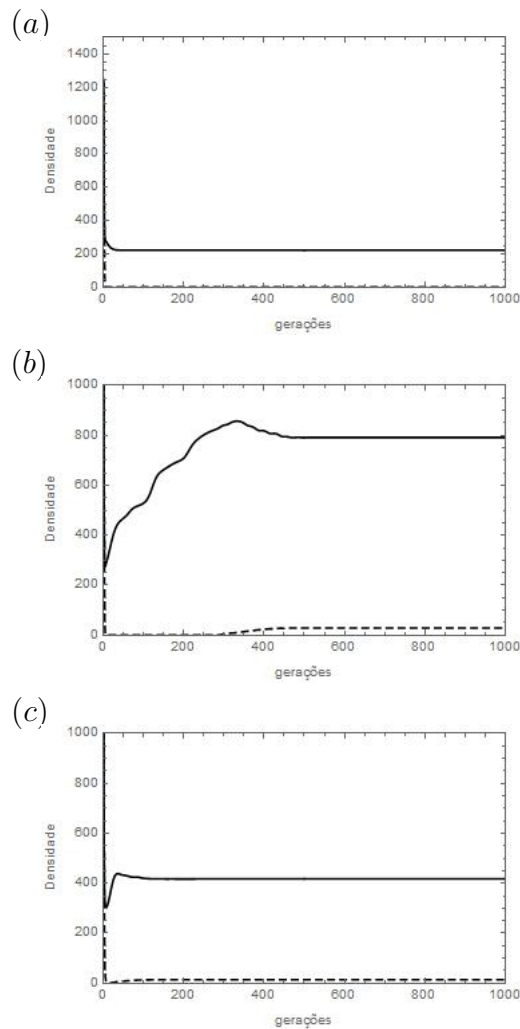
Fonte: Elaborado pela autora.

Figura 69 – Corte da malha na posição (25; 25) para $\mu_1 = 12$, $\mu_2 = 13$, $\alpha_1 = 7$, $\alpha_2 = 106$, $\lambda = 2,05$, $\beta_n = 0,01$ e $\beta_p = 0,9$. A curva vermelha representa hospedeiros e a curva azul representa parasitoides.



Fonte: Elaborado pela autora.

Figura 70 – Populações totais de hospedeiros (linha contínua) e parasitoides (linha pontilhada). Para $\mu_1 = 12$, $\mu_2 = 13$, $\alpha_1 = 7$, $\alpha_2 = 106$ e $\lambda = 2$. A distribuição (a) com $\beta_n = 0,9$ e $\beta_p = 0,01$, a distribuição (b) com $\beta_n = 0,01$ e $\beta_p = 0,9$ e a distribuição (e) e (f) com $\beta_n = 0,01$ e $\beta_p = 0,01$.



Fonte: Elaborado pela autora.

4 Conclusão

O presente trabalho tem por objetivo estudar a dinâmica de três espécies: uma considerada recurso e duas espécies de consumidores. Os modelos propostos, descritos através de Equações a Diferenças e Redes de Mapas Acoplados, são formulados supondo que a espécie recurso é um inseto praga com estágios de ovo, larva, pupa e adulto; uma das espécies de consumidores é um parasitoide (de ovos, larvas e/ou pupas) enquanto a outra espécie é um predador.

Desenvolvemos dois modelos principais e, para cada um deles, formulamos um modelo correspondente para estudar os efeitos da ordem dos eventos de crescimento do recurso, predação, parasitismo e crescimento das populações de consumidores sobre a dinâmica das espécies. O primeiro modelo considera que as três espécies se reproduzem na mesma escala de tempo; assim, a dinâmica é descrita por um sistema de três equações a diferenças. No segundo modelo, assumimos que a escala de tempo de reprodução do predador é muito mais lenta que as escalas da espécie recurso e do parasitoide. Com a densidade do predador constante na escala de observação das outras duas espécies, a dinâmica pode ser descrita por um sistema de duas equações a diferenças. Em todos os modelos propostos, consideramos o crescimento de hospedeiros de acordo com a função de Beverton-Holt e resposta funcional Holling tipo III para descrever o parasitismo e a predação. Além disso, os dois consumidores são considerados especialistas. A complexidade das equações e o grande número de parâmetros na versão adimensional dos modelos, dificultaram a análise qualitativa e nos levaram a recorrer a simulações numéricas para obtenção dos resultados. Finalmente, incluímos a variável espacial e estudamos a dinâmica espaço-temporal dos dois modelos (sem ordem de eventos).

Os modelos (2.14) e (2.29) compostos explicitamente pelas três espécies são considerados modelos de competição por exploração. Desta forma, como esperado para um modelo de competição, observamos estados de equilíbrio em que um consumidor exclui o outro, além do equilíbrio trivial e do equilíbrio de coexistência das três espécies. Também observamos soluções periódicas com duas das espécies (recurso e um dos consumidores) ou com as três espécies, dependendo dos valores dos parâmetros. A exclusão de um dos consumidores não significa uma piora no controle da espécie recurso (hospedeiro), que pode ter sua densidade diminuída pelo aumento do único consumidor que sobrevive (ver Figuras 5 e 8). A ocorrência de soluções periódicas, por outro lado, provoca o surgimento de grandes picos na densidade das populações, o que pode ser prejudicial no caso de pragas em lavouras.

O modelo para a dinâmica de três espécies que considera a ordem dos eventos

não mostrou diferenças qualitativas significativas com relação ao modelo que não leva em conta a ordem dos eventos. Apesar de alguns diagramas de bifurcação do modelo sem ordem e do modelo com ordem de eventos apresentarem diferenças, como aqueles mostrados nas Figuras 12 e 27, não podemos garantir que comportamentos semelhantes não possam ser obtidos em regiões diferentes dos parâmetros. Uma comparação detalhada dos dois modelos pode ser vista na Tabela 4.

O estudo da dinâmica espaço-temporal para as três espécies foi feito através de uma RMA aplicada ao modelo sem ordem de eventos. Obtivemos padrões homogêneos e heterogêneos, estáveis e dinâmicos, dependendo dos parâmetros da dinâmica e de movimentação. Os padrões heterogêneos estáveis foram obtidos para parâmetros em que a dinâmica local apresenta um equilíbrio estável e os parâmetros de movimentação das espécies são de diferentes magnitudes, o que sugere a ocorrência do processo de formação de padrões de Turing (RODRIGUES et al., 2011). Em nenhuma das simulações realizadas, a inclusão do espaço alterou a previsão do modelo local quanto à persistência das espécies.

Os modelos (2.33) e (2.43) consideram que o predador se reproduz em uma escala muito mais lenta do que as outras duas espécies. Assim, com sua densidade considerada constante, o sistema passa a ser descrito por duas equações a diferenças. Vale ressaltar que, nesta situação, o predador nunca vai à extinção; podemos pensar em um predador generalista que, na ausência ou em densidades baixas da presa, se alimenta de uma presa alternativa. Este modelo revelou uma dinâmica mais complexa do que o modelo com três espécies explícitas: apresenta bi- e tri-estabilidade, além do fenômeno de histerese. Obtivemos três equilíbrios de extinção do parasitoide: um equilíbrio estável com densidade baixa de presas (P_1), outro instável com densidade intermediária (P_2) e um terceiro equilíbrio estável (P_3), com densidade alta de presas. Estes equilíbrios podem existir sem que o equilíbrio de coexistência (P_4) exista ou ainda, podem existir concomitantemente ao equilíbrio de coexistência de presas e consumidores. A ocorrência de mais de um estado de equilíbrio estável promove o surgimento de bacias de atração. Assim, dependendo das condições iniciais, o sistema pode convergir para um ou outro equilíbrio estável. À medida que os parâmetros são variados, o estado do sistema pode repentinamente mudar, fato que pode representar uma situação catastrófica do ponto de vista prático, como por exemplo, uma eclosão repentina do inseto praga. A ordem dos eventos, de modo geral, não apresentou diferenças qualitativas das soluções. A Tabela 5 mostra uma comparação dos resultados dos modelos (2.33) e (2.43).

A inclusão da variável espacial ao modelo para três espécies descrito por duas equações também revelou um resultado notável: a bi- e tri-estabilidade proporcionam a formação de padrões heterogêneos estáveis. A partir de uma condição inicial aleatória em cada sítio do domínio e baixa taxa de movimentação para o hospedeiro, o sistema converge, em cada sítio, para um equilíbrio diferente o que leva a uma distribuição espacial

Tabela 4 – Tabela de Comparação dos Modelos (2.14) e (2.29)

| Diagramas | Figuras | Comparação e observações |
|--|-------------------|--|
| Diagrama de bifurcação em relação a μ_1 | Fig. 5 e Fig. 20 | Não há diferenças qualitativas. Modelo (2.29) apresenta uma região menor de coexistência. |
| Diagrama de bifurcação em relação a μ_2 | Fig. 8 e Fig. 23 | Não há diferenças qualitativas. Modelo (2.29) apresenta uma região menor de coexistência. |
| Diagrama de bifurcação em relação a λ | Fig. 12 e Fig. 27 | Há diferenças qualitativas. Modelo (2.29) apresenta extinção da população de predadores conforme aumentamos λ enquanto o modelo (2.14) apresenta coexistência. |
| Diagrama de bifurcação em relação a α_2 | Fig. 14 e Fig. 29 | Há diferenças qualitativas. Modelo (2.29) apresenta extinção do predador enquanto o modelo (2.14) apresenta coexistência. |

heterogênea para hospedeiros e parasitoides. Assim, a extinção global do parasitoide pode ser evitada dependendo da movimentação do hospedeiro. Este mecanismo de formação de padrões foi observado em um modelo presa-predador em que a presa apresenta efeito Allee e, portanto, também exibe biestabilidade (RODRIGUES et al., 2012).

Tabela 5 – Tabela de Comparação dos Modelos (2.33) e (2.43)

| Diagramas | Figuras | Comparação e observações |
|---------------------------------------|---|---|
| Estabilidade de P_1 , P_2 e P_3 | Fig. 35 e Fig. 45 em relação a μ_2 | Não há diferenças qualitativas. |
| Estabilidade de P_1 , P_2 e P_3 | Fig. 36 e Fig. 46 em relação a α_2 | Não há diferenças qualitativas. |
| Estabilidade de P_1 , P_2 e P_3 | Fig. 37 e Fig. 47 em relação a λ | Não há diferenças qualitativas. |
| Estabilidade de P_4 | Fig. 38 e Fig. 48 em relação a μ_1 | Não há diferenças qualitativas. O modelo (2.43) apresenta coexistência para valores menores de μ_1 . |
| Estabilidade de P_4 | Fig. 39 e Fig. 49 em relação a μ_2 | Há diferenças qualitativas. O modelo (2.33) diminui a população de hospedeiros conforme aumentamos o valor de μ_2 enquanto o modelo (2.43) aumenta a população de hospedeiros quando aumentamos μ_2 de 0 até 2,5. Além disso, o modelo (2.43) apresenta maior região de coexistência. |
| Estabilidade de P_4 | Fig. 40 e Fig. 50 em relação a α_2 | Há diferenças qualitativas. O modelo (2.43) somente apresenta o ponto de equilíbrio de coexistência, enquanto o modelo (2.33) apresenta também o ponto de extinção dos parasitoides. |
| Tri-estabilidade | Fig. 42 e Fig. 54 em relação a μ_1 | Não há diferenças qualitativas. |
| Bi-estabilidade | Fig. 52 em relação a μ_1 | Observamos bi-estabilidade apenas para o modelo (2.43). |

Referências

- [1] COMINS, H. N.; HASSELL, M. P.; MAY, R. M. **The Spatial Dynamics of Host-Parasitoid Systems**. *Journal of Animal Ecology*, v61, p.735-748, 1992.
- [2] EDELSTEIN-KESHET, L. **Mathematical models in biology**. New York: Rondon House, (1988).
- [3] ESKOLA, H. T. M.; GERITZ, GERITZ, S. A. H.. **On the Mechanistic Derivation of Various Discrete-Time Population Models**. *Bulletin of Mathematical Biology*, [s.l.], v. 69, n. 1, p.329-346, 2006.
- [4] HASSELL, M. P. **The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interaction**. Oxford, Oxford University Press, (2000).
- [5] HOLLING, C. S. The Functional Response of Invertebrate Predators to Prey Density. **Memoirs Of The Entomological Society of Canada**, [s.l.], v. 98, n. 48, p.5-86, 1966.
- [6] KOT, M. **Elements of Mathematical Ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, Cambridge, 2001.
- [7] RODRIGUES, L. A. D. **O Acaso e a Decisão: Modelos Matemáticos para Dispersão Populacional**. 1998. Tese (Doutorado de Matemática Aplicada)- Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1998.
- [8] 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**. *Bulletin of Mathematical Biology*, v. 73, p. 1812–1840, 2011.
- [9] RODRIGUES, L. A. D., MISTRO, D. C., PETROVSKII, S. **Pattern formation in a space- and time-discrete predator–prey system with a strong Allee effect**. *Theoretical Ecology*, v. 5, p. 341–362, 2012.
- [10] ROSENZWEIG, M. L. **Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time**. *Science*, n 171, p. 385-387, 1971.
- [11] SCHRÖDER, A.; VAN LEEUWEN, A.; CAMERON, T. When less is more: positive population-level effects of mortality. *Trends in Ecology Evolution*, 29(11):614-624,2014.

-
- [12] SIEBER, M.; HILKER, F. **The hydra effect in predator-prey models**. *Journal of Mathematical Biology*, 64(1):341-360, 2012.
- [13] SOLÉ, R.; BASCOMPTE, J. **Self-Organization in Complex Ecosystems**. Princeton University Press. New Jersey, 1994.
- [14] STROGATZ, S. H.: **Nonlinear dynamics and chaos**. Addison-Wesley Publishing Company, 1994.
- [15] UNITED NATIONS GENERAL ASSEMBLY. Human Rights Council. **Report of the Special Rapporteur on the right to food**. 34. ed.[s.l.]: The Secretariat, 2017. 24 p.
- [16] WEIDE, V.: **Modelos predador-presa discretos em sistemas eco-epidemiológicos espacialmente distribuídos**. 2018. Tese (Doutorado em Matemática Aplicada)- Instituto de Matemática e Estatística - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2018.
- [17] WEIDE, V.; VARRIALE, M. C.; HILKER, F. M. Hydra effect and paradox of enrichment in discrete-time predator-prey models. **Mathematical Biosciences**, [s.l.], v.310, p.120-127, abr. 2019.