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

UM MODELO PARA CONTROLE BIOLÓGICO DE PRAGAS ASSOCIADO AO USO DE PESTICIDAS

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Adriane Frank

Santa Maria, RS, Brasil 2014

UM MODELO PARA CONTROLE BIOLÓGICO DE PRAGAS ASSOCIADO AO USO DE PESTICIDAS

Adriane Frank

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

Mestre em Matemática.

Orientadora: Profa. Dra. Diomar Cristina Mistro

Santa Maria, RS, Brasil 2014

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

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

UM MODELO PARA CONTROLE BIOLÓGICO DE PRAGAS ASSOCIADO AO USO DE PESTICIDAS

elaborada por

Adriane Frank

como requisito para obtenção do grau de Mestre em Matemática

COMISSÃO EXAMINADORA:

Diomar Cristina Mistro, Dra. (Orientadora)

Laécio Carvalho de Barros, Dr.(UNICAMP)

Jerson Vanderlei Carús Guedes, Dr. (UFSM)

Santa Maria, 10 de Abril de 2014.

AGRADECIMENTOS

Ao concluir este trabalho agradeço...

A Deus.

À minha família que sempre acreditou em mim.

Ao Antonio, pela compreensão, amor e carinho.

Aos amigos que sempre se fizeram presentes.

À Prof^a. Diomar, pela dedicação, empenho e amizade na orientação deste trabalho.

Ao Prof. Luiz Alberto, pela colaboração e apoio.

Ao prof. Jerson Guedes, pela colaboração.

Ao PPGMAT pela oportunidade.

Aos Professores do Programa, pelo conhecimento transmitido.

À CAPES, pelo apoio financeiro.

À Banca Examinadora por aceitar o convite.

RESUMO

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

UM MODELO PARA CONTROLE BIOLÓGICO DE PRAGAS ASSOCIADO AO USO DE PESTICIDAS

AUTORA: ADRIANE FRANK

ORIENTADORA: DIOMAR CRISTINA MISTRO

Data e Local da Defesa: Santa Maria, 10 de Abril de 2014.

Neste trabalho propomos um modelo do tipo Redes de Mapas Acoplados para estudar um sistema presa-predador no qual a presa é um organismo praga e o predador é um agente de controle biológico. Consideramos que a estratégia de controle biológico da praga é combinada com o uso racional e planejado de pesticidas. Isto é, uma substância química nociva à praga é utilizada apenas quando a densidade de presas atinge o limiar de controle. Além disso, a aplicação do agente químico é feita apenas nos sítios de alta infestação da praga. Na ausência do químico, presas e predadores se movimentam por difusão. No entanto, quando a substância é aplicada, os indivíduos têm um comportamento de fuga e se locomovem de sítios com altas concentrações do químico para outros com concentrações mais baixas. A substância química, por sua vez, se espalha por difusão e pelo vento. Os resultados de simulações mostram que a distribuição inicial de predadores pode ter grande efeito na dinâmica do sistema e, portanto, na eficácia do controle da praga.

Palavras-chave: Presa-Predador, Substância Química, Rede de Mapas Acoplados, Dinâmica Espaço-Temporal, Controle Biológico, Difusão, Taxia.

ABSTRACT

Dissertation

Graduate Program in Mathematics

Universidade Federal de Santa Maria

A MODEL FOR BIOLOGICAL PEST CONTROL AS-SOCIATED WITH THE USE OF PESTICIDES

AUTHOR: ADRIANE FRANK

ADVISOR: DIOMAR CRISTINA MISTRO

Date and Location of Defense: Santa Maria, 10 de Abril, 2014.

In this work we propose a Coupled Map Lattice to study a predador-prey system where the prey is a pest and the predador is a biological control agent. We consider that the strategy of biological pest control is combined with a planned use of pesticides. That is, the chemical is sprayed only when the prey density is higher than the threshold control. Furthermore, application of chemical is made only in the patches of high pest infestation. In the absence of the chemical prev and predators move by diffusion. However, when the chemical is sprayed, the individuals have an escape behavior and they move from patches with high concentrations of the chemical to others with lower concentrations. The chemical, in turn, spreads by diffusion and by wind. The simulation results show that the initial distribution of predators can have great effect on the system dynamics and therefore the efficacy of biocontrol.

Keywords: Prey-Predator, Chemical, Coupled Map Lattice, Spatio-temporal Dynamics, Biological Control, Diffusion, Taxis.

Sumário

In	Introdução						
1	Dispersão Populacional						
	1.1	1 Equação de Conservação					
	1.2	Fluxos					
		1.2.1	Fluxo Convectivo	13			
		1.2.2	Fluxo Difusivo	13			
		1.2.3	Fluxo de Taxia	14			
	1.3	Rede	de Mapas Acoplados em Modelos de Reação-Difusão	15			
2	Sistema Presa-Predador com Taxia						
	2.1	Model	lo Presa-Predador: Dinâmica Local	19			
		2.1.1	Pontos de Equilíbrio	20			
		2.1.2	Estabilidade dos pontos de equilíbrio	20			
		2.1.3	Modelo Espacialmente Distribuído	26			
		2.1.4	Simulações	28			
	2.2 Modelo Presa-Predador: Dinâmica Quase-Local			39			
		2.2.1	Fase de Movimentação	40			
		2.2.2	Fase de Reação	42			
		2.2.3	Simulações	42			
	2.3	Concl	usões	52			
3	Sistema presa-predador sujeito à presença de uma substância química						
	3.1	Introdução					
	3.2	Formulação do Modelo					
		3 2 1	Estágio de Movimentação	54			

Conclusões Gerais					
3.4	Concl	usões	77		
	3.3.2	Efeito da mortalidade seletiva do químico	73		
	3.3.1	Supondo $\alpha_1 = \alpha_2 \dots \dots \dots \dots \dots \dots$	60		
3.3	Simul	ações	59		
	3.2.2	Fase de reação	56		

Introdução

De acordo com Norris et al. (2003), praga é toda população de organismos que cause algum tipo de prejuízo à cultura reduzindo a produção e a qualidade dos produtos. Desse modo, os insetos em plantações são considerados pragas quando atingem densidades que causem danos econômicos. Do ponto de vista ecológico, no entanto, não são considerados praga pois participam da manutenção do equilíbrio dinâmico dos ecossistemas.

Devido à crescente preocupação com a saúde humana, a manutenção e melhoria da qualidade dos produtos agrícolas e do meio ambiente surgiram nas últimas décadas inúmeros estudos com o intuito de buscar estratégias menos agressivas e com maior efetividade no controle de pragas usando ferramentas matemáticas.

Tendo em vista que produtos químicos, apesar de sua grande e rápida eficiência, pelo uso de repetidas aplicações podem gerar altos custos, impactos ambientais e podem ainda, comprometer a qualidade do produto e a saúde humana, cada vez mais vem sendo utilizados métodos alternativos para controlar os danos causados por pragas.

Desse modo, o controle realizado através de um Manejo Integrado de Pragas visa manter as pragas abaixo dos níveis de dano econômico, através do uso simultâneo de diferentes técnicas e métodos aplicados de maneira criteriosa e em harmonia com o ambiente (Guedes & Maziero, 2011). O controle biológico vem assumindo papel fundamental no Manejo Integrado de Pragas, pois trata-se do controle de organismos (pragas) através do uso de inimigos naturais ou agentes de controle biológico que podem ser parasitóides, predadores ou patógenos, nativos da região ou até mesmo introduzidos (Parra et al., 2011).

Porém, introduzir uma nova espécie em uma região pode ter grande importância no aspecto econômico e ecológico. Dependendo das condições do ecossistema e as condições de adaptação, a espécie introduzida pode estabelecer-se, levando espécies nativas à extinção e causando em desiquilíbrio ao ecossistema.

Analisaremos neste trabalho o controle biológico associado ao uso racional e planejado

de uma substância química. O objetivo do controle biológico não é erradicar a população de pragas mas sim mantê-la abaixo do Nível de Controle, ou seja, manter uma densidade populacional de pragas em níveis toleráveis para que a população em crescimento não alcance um nível de prejuízo econômico. Nesse sentido, medidas serão tomadas a partir do chamado Nível de Controle.

Propomos modelos do tipo Rede de Mapas Acoplados (RMA) onde, o espaço e o tempo são representados por variáveis discretas enquanto as variáveis de estado são descritas por densidades contínuas (Solé & Bascompte, 2006), a fim de analisar a dinâmica espaçotemporal dos sistemas presa-predador e presa-predador-pesticida.

Em nosso trabalho, estamos interessados no efeito da movimentação dos predadores em relação às presas sobre a sua dinâmica espaço-temporal, supondo que predadores possuem a capacidade de detectar regiões com maiores densidades de presas e dessa forma, orientar sua movimentação. Aliado a isso, consideramos o uso racional de uma substância química, pré-supondo que em regiões onde há presença do químico, presas e predadores adotam estratégias de fuga.

No capítulo 1, descrevemos os aspectos básicos para formulação de modelos contínuos de reação-dispersão e apresentamos modelos discretos de reação-difusão via Redes de Mapas Acoplados.

Apresentamos, no Capítulo 2, um modelo discreto presa-predador espacialmente distribuídos do tipo RMA considerando a movimentação de taxia local e quase-local para presas e predadores. Para o esquema de movimentação local de presas e predadores, os indivíduos têm percepção da presença da outra espécie somente no sítio em que se encontram enquanto que para a movimentação quase-local, presas e predadores conseguem perceber os indivíduos da outra espécie em uma vizinhança do sítio onde se encontram. Dessa forma, presas adotam uma estratégia de fuga enquanto que os predadores, perseguem as mesmas. Apresentamos simulações numéricas e comparamos os resultados de ambas as movimentações.

A formulação e análise de um modelo presa-predador-pesticida é feito no Capítulo 3. Consideramos a movimentação local de fuga dos indivíduos nos sítios onde há presença de uma substância química e nos sítios onde não há presença do pesticida os indivíduos se dispersam de forma aleatória. O pesticida se movimenta por difusão e pela ação do vento. Apresentamos simulações numéricas e discutimos os resultados obtidos.

Por fim, fazemos uma discussão geral dos resultados e considerações para futuros trabalhos nas Conclusões.

Capítulo 1

Dispersão Populacional

Muitos pesquisadores, interessados no desenvolvimento de epidemias, nos impactos ambientais, em compreender a organização de ecossistemas e o funcionamento das interações ecológicas, têm desenvolvido modelos matemáticos para melhor interpretar os fenômenos que descrevem os comportamentos populacionais. Surgem assim, modelos que buscam descrever as interações entre espécies, capturando a essência dos processos biológicos envolvidos no sistema.

Neste capítulo, faremos uma apresentação dos aspectos matemáticos básicos que são utilizados para descrever processos contínuos de crescimento e dispersão populacional. Inicialmente, vamos descrever a equação de conservação e seus principais fluxos de movimentação. Em seguida, comentaremos a formulação destes processos através de modelos discretos.

1.1 Equação de Conservação

O princípio de conservação é uma forma de descrever a variação do número de indivíduos em uma determinada região. Basicamente, é uma contabilidade dos indivíduos que estão "aparecendo" ou "desaparecendo" na região considerada.

Com o propósito de obter uma equação diferencial para descrever a variação do número de indivíduos consideremos as seguintes hipóteses:

- O movimento dos indivíduos ocorre em um espaço unidimensional. Por exemplo, um tubo.
- A área transversal deste tubo é constante ao longo de todo o seu comprimento.

Se a(x,t) o número de indivíduos por unidade de volume na posição x e tempo t então o número total de indivíduos entre as seções x e $x + \Delta x$ em qualquer instante de tempo t é dado por

$$\int_{x}^{x+\Delta x} a(s,t)Ads \tag{1.1}$$

e a taxa líquida de indivíduos que são produzidos em $(x, x + \Delta x)$, no tempo t, será

$$\int_{x}^{x+\Delta x} f(s,t)Ads. \tag{1.2}$$

Agora podemos escrever um princípio de conservação para esta região; ele estabelece que a taxa líquida de variação da a na região é igual a taxa na qual o fluxo atravessa as fronteiras em x e $x + \Delta x$ mais a taxa líquida de criação de a dentro da região. Assim, escrevemos

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_{x}^{x+\Delta x} a(s,t)Ads = J(x,t)A - J(x+\Delta x,t)A + \int_{x}^{x+\Delta x} f(s,t)Ads, \qquad (1.3)$$

onde, J(x,t)A e $J(x+\Delta x,t)A$ representam o fluxo de indivíduos através das fronteiras x e $x+\Delta x$, respectivamente, por unidade de tempo.

Aplicando o teorema fundamental do cálculo aos termos de fluxo, obtemos

$$\int_{a}^{x+\Delta x} \left(\frac{\partial a(s,t)A}{\partial t} + \frac{\partial J(s,t)A}{\partial x} - f(s,t)A \right) ds = 0.$$
 (1.4)

Como esta integral é nula para um intervalo arbitrário $(x, x + \Delta x)$, é possível escrever a equação de conservação em sua forma diferencial,

$$\frac{\partial a(x,t)A}{\partial t} = -\frac{\partial J(x,t)A}{\partial x} + f(x,t)A = 0. \tag{1.5}$$

Observamos que a equação acima têm três funções incógnitas a, J e f. Para obter uma equação para o crescimento e dispersão da população precisamos relacionar as funções J(x,t) e f(x,t) à densidade a(x,t).

1.2 Fluxos

Há três formas clássicas para a função densidade de fluxo que frequentemente são empregadas na formulação de modelos de dispersão de organismos biológicos (Edelstein-Keshet, 1988): convecção, difusão e taxia.

1.2.1 Fluxo Convectivo

O fluxo convectivo é causado por um campo de velocidades, isto é, para cada ponto do espaço temos um determinada velocidade. Dessa forma, indivíduos dentro de um fluído podem assumir a mesma velocidade deste fluído.

Seja v(x,t) um campo de velocidades e a(x,t) a densidade de indivíduos carregados pelo fluxo gerado por v(x,t). Então, o fluxo de indivíduos é dado por:

$$J(x,t) = a(x,t)v(x,t), \tag{1.6}$$

denominado de fluxo por convecção ou advecção.

Supondo que v(x,t) é positiva na direção crescente de x, então, se substituirmos o fluxo (1.6) na equação de conservação unidimensional (1.5), obtemos:

$$\frac{\partial a(x,t)}{\partial t} = -\frac{\partial [av(x,t)]}{\partial x} + f(x,t). \tag{1.7}$$

Como exemplos de fluxo convectivo podemos citar partículas de pólen ou sementes carregadas pelo vento e organismos e poluentes transportados pela correnteza de um rio.

1.2.2 Fluxo Difusivo

Muitas partículas ou seres vivos, durante sua movimentação, descrevem trajetórias individuais irregulares que podem ser consideradas como aleatórias, de modo que o espalhamento coletivo apresenta um padrão regular. Para descrever esse processo da população como um todo, utilizamos um modelo populacional (macroscópico) para o movimento coletivo supondo um movimento microscópico aleatório de cada indivíduo. Esse modelo macroscópico de movimentação é chamado de difusão.

O processo difusivo é um dos mais importantes mecanismos de transporte utilizado por organismos biológicos (Murray, 1989). Por exemplo, insetos herbívoros utilizam o movimento aleatório como estratégia na busca de alimentos (Rodrigues, 1998). Neste caso, o movimento aleatório pode ser interpretado como um mecanismo de exploração de informações em uma vizinhança que permite decidir qual a melhor direção a ser tomada. Podemos citar ainda, as partículas de pó no ar que se movimentam devido aos choques com as moléculas do meio e a condução de calor em fluidos.

O fluxo difusivo clássico ou de Fick é proporcional ao gradiente de concentração e no

sentido contrário ao das maiores concentrações (Mistro, 1998). Deste modo, escrevemos

$$J(x,t) = -D\frac{\partial a(x,t)}{\partial x},\tag{1.8}$$

onde D>0 representa o coeficiente de difusão e pode depender da posição e/ou da densidade.

Substituindo o fluxo (1.8) na equação de conservação unidimensional (1.5), obtemos:

$$\frac{\partial a(x,t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[D \frac{\partial a(x,t)}{\partial x} \right] + f(x,t). \tag{1.9}$$

1.2.3 Fluxo de Taxia

Muitos organismos apresentam um movimento orientado em resposta a algum estímulo externo. Esta resposta é chamada de Taxia. Estes estímulos podem ser atratores, taxia positiva, ou repulsores, taxia negativa.

Existem vários tipos de taxia conhecidos, tais como: quimiotaxia, fototaxia, termotaxia, fitotaxia, entre outras.

O processo de quimiotaxia é o transporte causado por uma distribuição de substâncias químicas. Um modelo clássico de quimiotaxia foi estudado por Keller-Segel (1970) em que analisam o processo de agregação das amebas *Dictyostelium discoideum* atraídas para regiões de maior concentração da substância química adenosina monofosfato cíclica (AMPc) liberadas pelas próprias amebas em resposta à falta de alimento.

A abelha é um exemplo de inseto que apresenta fototaxia. Isto é, as flores possuem uma faixa de reflexão dos raios ultravioletas provenientes do sol em uma trilha que leva para o pólen, a abelha se aproveita disso para conseguir alimento. Além disso, ela também orienta sua volta para a colmeia através dos raios solares, que deixam um rastro de UV que serve de referência para o animal. A vespa, $Cotesia\ flavipes$, por sua vez, se orienta através de substâncias expelidas no excremento de $Diatraea\ Saccharalis\ (broca-da-cana)$ para localizar sua presa (Parra et al., 2002). Assim como, o mosquito que é atraído para o seu hospedeiro através de CO_2 expelido pelo mesmo.

Para descrever este fluxo por taxia vamos considerar uma função $\rho(x,t)$ que representa a fonte de atração ou repulsão dos indivíduos e χ a constante que indica a intensidade de atração ($\chi > 0$) ou repulsão ($\chi < 0$) do gradiente de $\rho(x,t)$. A direção e magnitude do movimento de taxia serão determinados pelo gradiente de $\rho(x,t)$ (Edelstein-Keshet, 1988). Então, o fluxo de taxia é descrito por:

$$J(x,t) = \chi a(x,t) \frac{\partial \rho(x,t)}{\partial x}.$$
 (1.10)

Substituindo o fluxo (1.10) na equação de conservação unidimensional (1.5), segue que

$$\frac{\partial a(x,t)}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \left[\chi a(x,t) \frac{\partial \rho(x,t)}{\partial x} \right] + f(x,t). \tag{1.11}$$

1.3 Rede de Mapas Acoplados em Modelos de Reação-Difusão

Muitas espécies apresentam processos de crescimento e/ou dispersão em etapas de tempo discretas sem sobreposição de gerações. Por exemplo, o besouro *P. cuyabana* que traz prejuízos às plantações de soja e tem uma única geração por ano (Oliveira et al., 1997). Fenômenos como este são descritos por modelos de tempo discreto. Se o espaço também for composto de "manchas" mais favoráveis ou reboleiras de plantas, então a variável espacial também deverá ser discreta. Neste caso, a formulação matemática mais adequada para a dinâmica da população é a chamada Rede de Mapas Acoplados (Coupled Map Lattices - CML).

Uma Rede de Mapas Acoplados é um sistema dinâmico onde o tempo e o espaço são variáveis discretas e as variáveis de estado são densidades contínuas (Solé e Bacompte, 2006; Comins et al., 1992). Redes de Mapas Acoplados foram formuladas pela primeira vez pelo físico japonês Kunihiko Kaneco (Kaneko, 1984), como um modelo simples para estudar o caos espaço-temporal. No início da década de 90, foram introduzidas nos estudos de ecologia (Hassell, 1991; Solé e Valls, 1991). Desde então o número de trabalhos publicados utilizando Redes de Mapas Acoplados como modelagem espaço-temporal em Ecologia tem aumentado rapidamente (Solé e Bascompte, 2006).

Para a formulação de modelos via Rede de Mapas Acoplados, vamos considerar o espaço como um domínio bidimensional finito dividido em $n \times n$ regiões ou sítios ("patches") discretos identificados pela posição x=(i,j) com $1 \le i,j \le n$. Em cada vértice desse reticulado, representaremos uma densidade média da população do sítio centrado nesse vértice (Rodrigues, 2011). Assim, o estado do sítio (i,j) será descrito por valores simultâneos que representam as densidades dos indivíduos naquele sítio. Portanto, o estado

do sistema dinâmico na etapa t será descrito por uma ou mais matrizes que se atualizam em paralelo a cada etapa de tempo (Rodrigues, 1998).

A dinâmica do modelo é composta de duas etapas diferentes: a fase de movimentação, na qual ocorre a dispersão espacial dos indivíduos e uma fase de reação, em que ocorrem todas as interações entre os indivíduos e o processo de reprodução. De modo que, as interações entre os indivíduos ocorrem localmente, isto é, dentro de cada sítio após cada etapa de movimentação.

A etapa de reação é descrita por um conjunto de equações a diferenças, que dependem do número de espécies envolvidas,

$$N_{i,j}^{t+1} = f(N_{i,j}^t), (1.12)$$

onde $N_{i,j}^t$ representa a densidade de indivíduos no sítio (i,j) no tempo t e a função f descreve o crescimento da espécie.

Durante a etapa de movimentação, os indivíduos podem migrar para um dos sítios da vizinhança pré-determinada através de regras que representarão o comportamento de movimentação de cada espécie. A ideia é acoplar um conjunto de equações a diferenças através da movimentação entre os sítios vizinhos. Podemos escolher diferentes maneiras de acoplamento. Por exemplo, o acoplamento poderá se dar entre um lugar da rede com os seus vizinhos mais próximos (acoplamento local) ou com toda a rede (acoplamento global). Dentre as vizinhanças mais utilizadas podemos destacar a vizinhança de Neumann, $V_{i,j}$, que considera um acoplamento entre os indivíduos de cada sítio com seus quatro vizinhos mais próximos, isto é,

$$V_{i,j} = \{(i-1,j), (i+1,j), (i,j-1), (i,j+1)\},$$
(1.13)

e a vizinhança de Moore, $\overline{V}_{i,j}$, em que o acoplamento dos indivíduos de cada sítio será com os oito vizinhos mais próximos

$$\overline{V}_{i,j} = \{(i-1,j-1),(i-1,j),(i-1,j+1),(i,j-1),(i,j+1),(i+1,j-1),(i+1,j),(i+1,j+1)\}. \eqno(1.14)$$

Em nosso trabalho vamos considerar a vizinhança de Neumann.

Para aqueles sítios que pertencem a fronteira do domínio são necessárias condições que descrevam o fluxo de indivíduos. Existem três tipos diferentes de fronteiras usuais:

• Fronteira Reflexiva: Os indivíduos não podem ultrapassar as fronteiras permanecendo no interior do domínio. Esta fronteira é adequada para descrever uma

população que se encontre em uma região limitada (como uma ilha) ou quando os indivíduos têm percepção capaz de distinguir o domínio como uma região apropriada para seu desenvolvimento;

- Fronteira Absorvente: Os indivíduos que se dispersam para fora da fronteira são desconsiderados. Apropriada para descrever situações de falta de alimentos no domínio levando os indivíduos a procurarem em regiões além das fronteiras;
- Fronteira Cíclica: O domínio é considerado infinito periódico de modo que os indivíduos que saem pela fronteira são automaticamente inseridos na fronteira oposta. Assim, em um modelo de redes de mapas acoplados, a primeira e a última linha do reticulado tornam-se adjacentes e de maneira análoga a primeira e última coluna.

Vamos descrever um processo de dispersão por difusão em um modelo de Redes de Mapas Acoplados. A cada iteração, uma fração μ , com $0 \le \mu \le 1$, de indivíduos do sítio (i,j) deixará o sítio (i,j) e se distribuirá equitativamente para cada um dos quatro sítios pertencentes à vizinhança $V_{i,j}$ enquanto a fração restante, $1-\mu$, permanece no sítio original. Da mesma forma, em (i,j) entrarão densidades proporcionais às densidades de seus quatro vizinhos mais próximos.

A Figura 1.1 ilustra o esquema de movimentação por difusão em um modelo de Redes de Mapas Acoplados.

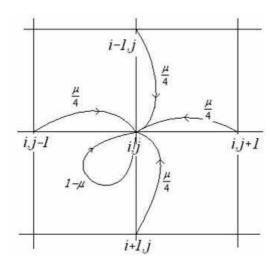


Figura 1.1: Esquema de movimentação de presas e predadores por difusão.

As densidades de indivíduos que saem e entram em cada um dos sítios podem ser

descritas por:

$$S_{i,j}^t = \mu N_{i,j}^t, (1.15)$$

$$E_{i,j}^t = \frac{\mu}{4} \sum_{(r,s)\in V_{i,j}} N_{i,j}^t, \tag{1.16}$$

onde $S_{i,j}^t$ e $E_{i,j}^t$ representam as saídas e entradas em (i,j), na geração t, respectivamente.

Assim, a equação que representa a dispersão dos indivíduos em cada sítio é

$$N'_{i,j} = N^t_{i,j} - S^t_{i,j} + E^t_{i,j}. (1.17)$$

Substituindo (1.15) e (1.16) em (1.17), obtemos

$$N'_{i,j} = (1 - \mu)N^t_{i,j} + \frac{\mu}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} N^t_{i,j},$$
(1.18)

onde $N_{i,j}^{'}$ representa a densidade de indivíduos no sítio (i,j) após a movimentação da geração t.

Capítulo 2

Sistema Presa-Predador com Taxia

2.1 Modelo Presa-Predador: Dinâmica Local

Neste capítulo vamos apresentar modelos discretos espacialmente estruturados para analisar diferentes comportamentos de movimentação em um Sistema Presa-Predador. Consideremos uma dinâmica presa-predador na qual as presas crescem segundo o modelo de Ricker, isto é, a taxa de crescimento depende da densidade de modo que a população cresce até sua capacidade suporte. Já os predadores, na ausência de presas, vão à extinção.

Esta interação entre presas e predadores é dada pelo seguinte sistema de equações a diferenças:

$$\begin{cases}
H_{i,j}^{t+1} = H_{i,j}^t \exp\left(a\left(1 - \left(\frac{H_{i,j}^t}{K}\right)\right) - cP_{i,j}^t\right), \\
P_{i,j}^{t+1} = dH_{i,j}^t P_{i,j}^t.
\end{cases} (2.1)$$

onde $H_{i,j}^t$ é a densidade de presas na geração t, $P_{i,j}^t$ é a densidade de predadores na geração t e r, c, d e K são parâmetros positivos. a é a taxa de crescimento intrínseca das presas, c descreve o coeficiente de captura (predação), K representa a capacidade suporte das presas na ausência do predador e d corresponde ao coeficiente de eficiência de conversão do predador.

Analisando o sistema de equações 2.1, observamos a presença de um número grande de parâmetros e com diferentes dimensões. Quando fizemos escolhas criteriosas para as escalas de medição, seremos capazes de tornar as equações de um olhar mais simples e que contenham um menor número de parâmetros (Edelstein-Keshet, 1988). Além disso, conseguimos agrupar parâmetros que individualmente não têm muita influência sobre a dinâmica do modelo mas que em agrupamentos, tem uma contribuição mais explícita.

Vamos então, adimensionalizar o sistema (2.1) através da mudança de variáveis $P_{i,j}^t = \frac{p_{i,j}^t}{c}$ e $H_{i,j}^t = Kh_{i,j}^t$, obtendo o sistema

$$\begin{cases} h_{i,j}^{t+1} = h_{i,j}^t \exp(a(1 - h_{i,j}^t) - p_{i,j}^t), \\ p_{i,j}^{t+1} = b h_{i,j}^t p_{i,j}^t, \end{cases}$$
(2.2)

onde b = Kd e a, b > 0.

2.1.1 Pontos de Equilíbrio

Os pontos de equilíbrio do sistema (2.2) são

- $(h_1^*, p_1^*) = (1, 0)$ que corresponde à extinção dos predadores;
- $(h_2^*, p_2^*) = \left(\frac{1}{b}, a(1 \frac{1}{b})\right)$ que corresponde à coexistência das espécies e é biologicamente significativo quando b > 1.

2.1.2 Estabilidade dos pontos de equilíbrio

Seguiremos com a análise da estabilidade dos pontos de equilíbrio determinados anteriormente. Analisamos a estabilidade destes pontos, através do seguinte critério de estabilidade para Sistemas de duas Equações a Diferenças (Allen, 2007):

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

$$h_{i,j}^{t+1} = f(h_{i,j}^t, p_{i,j}^t),$$

$$p_{i,j}^{t+1} = g(h_{i,j}^t, p_{i,j}^t),$$
(2.3)

é localmente assintoticamente estável se os autovalores λ_1 e λ_2 da matriz jacobiana, J, do sistema calculada no valor de equilíbrio satisfazem $|\lambda_i| < 1$. Esta condição é válida se, e somente se,

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

O equilíbrio é instável se $|\lambda_i| > 1$ para algum valor λ_i , isto é, se uma das três desigualdades é satisfeita

$$Tr(J) > 1 + det(J), \tag{2.5}$$

$$Tr(J) < -1 - det(J) \tag{2.6}$$

ou

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

A matriz jacobiana do sistema (2.2) é dada por

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

A matriz jacobiana no ponto $(h_0^*, p_0^*) = (0, 0)$ é

$$J(0,0) = \left[\begin{array}{cc} e^a & 0 \\ 0 & 0 \end{array} \right].$$

O equilíbrio (0,0) seria assintoticamente estável se $|e^a| < 1$, isto é, a < 0. Mas por hipótese, a > 0. Logo, o equilíbrio (0,0) é instável para quaisquer valores dos parâmetros.

Para o ponto $(h_1^*, p_1^*) = (1, 0)$, temos

$$J(1,0) = \left[\begin{array}{cc} 1 - a & -1 \\ 0 & b \end{array} \right],$$

e daí TrJ(1,0) = 1 + b - a e det J(1,0) = b(1-a).

Da desigualdade (2.4), obtemos

$$|1-a+b| < 1+b(1-a) < 2$$
 (2.8)

Resolvendo separadamente cada desigualdade que compõe (2.8), obtemos:

I) Da primeira desigualdade

$$|1-a+b| < 1+b(1-a)$$

vem,

$$-1 - b(1 - a) < 1 - a + b$$

que nos fornece

$$a < 2. (2.9)$$

e

$$1 - a + b < 1 + b(1 - a)$$

que nos fornece

$$a > 0, b < 1.$$
 (2.10)

II) Da segunda desigualdade,

$$1 + b(1 - a) < 2$$

vem que

$$a > \frac{b-1}{b}.\tag{2.11}$$

Finalmente de (2.9), (2.10) e (2.11), segue que o equilíbrio (1,0) é assintoticamente estável somente se,

$$0 < a < 2 e 0 < b < 1 \tag{2.12}$$

Para o ponto (h_2^*, p_2^*) ,

$$J(h_2^*, p_2^*) = \begin{bmatrix} 1 - \frac{a}{b} & -\frac{1}{b} \\ a(b-1) & 1 \end{bmatrix}$$

e daí $TrJ(h_2^*, p_2^*) = 2 - \frac{a}{b}$ e $detJ(h_2^*, p_2^*) = 1 + a - \frac{2a}{b}$.

Da desigualdade (2.4), obtemos

$$|2 - \frac{a}{b}| < 2 + a - \frac{2a}{b} < 2.$$
 (2.13)

Resolvendo separadamente cada uma das desigualdades que compõe (2.13), obtemos: I)Da desigualdade

$$|2 - \frac{a}{b}| < 2 + a - \frac{2a}{b}$$

temos,

$$-2 - a + \frac{2a}{b} < 2 - \frac{a}{b}$$

que fornece,

$$a < \frac{4b}{3-b}.\tag{2.14}$$

e

$$2 - \frac{a}{b} < 2 + a - \frac{2a}{b}$$

que fornece

$$a > 0 e b > 1.$$
 (2.15)

II) Da desigualdade

$$2 + a - \frac{2a}{b} < 2$$

vem que

$$b < 2. (2.16)$$

Assim de (2.14), (2.15) e (2.16), segue que o equilíbrio (h_2^*, p_2^*) é assintoticamente estável para

$$0 < a < \frac{4b}{3-b} e 1 < b < 2. (2.17)$$

A Figura 2.1 ilustra as regiões no espaço dos parâmetros a e b em que os pontos de equilíbrio (h_1^*, p_1^*) e (h_2^*, p_2^*) são estáveis . Parâmetros na região X, satisfazem as condições (2.13) e portanto X representa a região de estabilidade do ponto de equilíbrio (h_1^*, p_1^*) . As condições (2.17) são satisfeitas por valores da a e b pertencentes à região Y, de modo que Y representa a região de estabilidade do ponto de coexistência (h_2^*, p_2^*) . Além disso, temos também definidas nesta figura as fronteiras destas regiões, ρ , γ , β e σ .

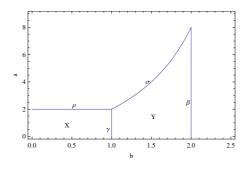


Figura 2.1: Regiões dos parâmetros a e b onde os pontos de equilíbrio (h_1^*, p_1^*) e (h_2^*, p_2^*) do sistema presa-predador são estáveis. Assim, X representa a região de estabilidade do equilíbrio (h_1^*, p_1^*) e Y representa a região de estabilidade do equilíbrio (h_2^*, p_2^*)

À medida que variamos os parâmetros a e b vemos uma mudança na dinâmica do sistema presa-predador. Podemos observar que ao atravessarmos as fronteiras γ , β , ρ e σ ocorrem mudanças no comportamento qualitativo das soluções de equilíbrio, essas mudanças são conhecidas como bifurcações. A seguir apresentaremos os diagramas de

bifurcação dos equilíbrios de presas em função dos parâmetros. Porém, vale salientar, que o comportamento dos predadores é semelhante.

Se fixarmos o parâmetro a, 0 < a < 2, e variarmos o parâmetro b, ao atravessarmos a fronteira γ temos uma bifurcação em b = 1. Isto é, para b > 1 o ponto de equilíbrio (h_1^*, p_1^*) passa a ser instável e surge o ponto (h_2^*, p_2^*) que é estável. A Figura 2.2 ilustra o diagrama de bifurcação para os parâmetros a = 1 fixo e b variando de zero a três.

Já quando atravessamos a fronteira β , observamos uma bifurcação de Hopf, isto é, o ponto de equilíbrio (h_2^*, p_2^*) perde sua estabilidade devido à condição (2.7). Neste caso, os autovalores λ_i de $J(h_2^*, p_2^*)$ são complexos e $|\lambda_i| > 1$ (Allen, 2007). Para b > 2 ainda ocorre a coexistência entre presas e predadores mas suas densidades oscilam aproximando-se de um ciclo limite no plano de fase.

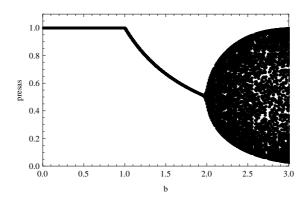


Figura 2.2: Diagrama de Bifurcação descrevendo o comportamento assintótico da população de presas em relação ao parâmetro b, com a=1.

A Figura 2.3 ilustra o diagrama de bifurcação para os parâmetros b=0,5 fixo e a variando de zero a quatro.

Quando fixamos b, 0 < b < 1, e variamos o valor do parâmetro a observamos que na fronteira ρ ocorre uma bifurcação flip, ou seja, o ponto de equilíbrio (h_1^*, p_1^*) deixa de ser estável para a > 2 e surge um ciclo de período 2 estável para a população de presas. Podemos notar que quando a cresce além do valor de bifurcação, os períodos dos ciclos são dobrados em uma "cascata de bifurcações" até atingir o caos. Observe que o ponto de equilíbrio (h_1^*, p_1^*) perde a estabilidade para a > 2 pois é satisfeita a condição (2.5). Este caso corresponde a extinção de predadores.

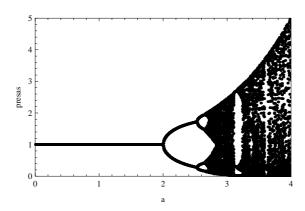


Figura 2.3: Diagrama de Bifurcação descrevendo o comportamento assintótico da população de presas em relação ao parâmetro a, com b = 0, 5.

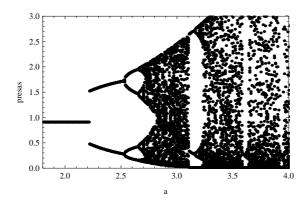


Figura 2.4: Diagrama de Bifurcação descrevendo o comportamento assintótico da população de presas em relação ao parâmetro a, com b = 1, 1.

Tomando b > 1, suficientemente próximo de 1 e aumentando o valor de a, observamos que o ponto de equilíbrio (h_2^*, p_2^*) perde a estabilidade, aparece um ciclo de período 2, solução que oscila entre dois valores, para presas e predadores vão imediatamente à extinção quando a está além da fronteira σ . Na Figura 2.4, ilustramos o diagrama de bifurcação para a população de presas com b = 1, 1 fixo. Aumentando mais o valor do parâmetro b podemos observar o surgimento de um ciclo de período 4 para as presas e a extinção dos predadores. Para valores de b suficientemente grandes (menores do que 2), observamos um comportamento caótico para presas e extinção dos predadores ao aumentar a para fora da região Y.

2.1.3 Modelo Espacialmente Distribuído

Vamos estudar modelos presa-predador discretos, espacialmente distribuídos do tipo rede de mapas acoplados considerando diferentes cenários para descrever diversos comportamentos de movimentação de presas e predadores.

A fase de dispersão será dada por

$$\begin{cases}
h'_{i,j} = (1 - \mu_h) h^t_{i,j} + \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} \frac{\mu_h}{4} h^t_{r,s}, \\
p'_{i,j} = (1 - \mu_p) p^t_{i,j} + \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} \frac{\mu_p}{4} p^t_{r,s},
\end{cases}$$
(2.18)

onde, $h_{i,j}^t$ e $p_{i,j}^t$ são, respectivamente, as densidades de presas e predadores antes da dispersão no sítio x e na geração t; $h'_{i,j}$ e $p'_{i,j}$ são as densidades de presas e predadores após a dispersão; μ_h e μ_p são, respectivamente, os coeficientes de dispersão de presas e predadores e $V_{i,j}$ é a vizinhança de Neumann (1.13).

Escolhemos as condições de fronteira reflexivas, isto é, os indivíduos não atravessam a fronteira do domínio, para descrever a movimentação dos indivíduos que se localizam na borda do domínio.

Após a dispersão, as equações que descrevem a fase de interação (predação) serão dadas por

$$\begin{cases} h_{i,j}^{t+1} = h'_{i,j} \exp(a(1 - h'_{i,j}) - p'_{i,j}) \\ p_{i,j}^{t+1} = dh'_{i,j} p'_{i,j} \end{cases}$$
(2.19)

onde, a, b > 0 são os parâmetros adimensionais definidos anteriormente em (2.1).

Dependendo das escolhas feitas para a fração de indivíduos que abandonam o sítio, μ_h e μ_p , diferentes comportamentos de movimentação das espécies podem ser representados e portanto, podemos considerar diferentes cenários para o modelo formulado pelos sistemas (2.18) e (2.19).

A fração de indivíduos que abandona cada sítio pode ser tomada constante ou dependente da densidade da própria espécie ou da outra espécie envolvida na interação. Esta escolha, ditada pelo comportamento das espécies envolvidas, determina o modelo resultante. Faremos três escolhas diferentes, obtendo assim os cenários:

Cenário 1) Presas e predadores movimentam-se por difusão;

Consideramos aqui que cada espécie se dispersa de um determinado sítio independente da densidade de indivíduos da própria espécie e da outra espécie. Assim, os coeficientes de dispersão são constantes para ambas as espécies e, como vimos no capítulo 1, o movimento resultante na escala macroscópica é o movimento de difusão.

Assim, neste cenário, as equações para a movimentação entre sítios de presas e predadores são

$$\begin{cases} h'_{i,j} = (1 - \mu_h) h^t_{i,j} + \frac{\mu_h}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} h^t_{r,s} \\ p'_{i,j} = (1 - \mu_p) p^t_{i,j} + \frac{\mu_p}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} p^t_{r,s} \end{cases}$$
(2.20)

Cenário 2) Presas se movimentam por difusão e predadores se movimentam por taxia local;

Neste caso, consideramos que o habitat está repleto de alimentos para presas de forma que não há movimentação em direção a regiões mais favoráveis. Além disso, elas não apresentam nenhuma estratégia de fuga ou prevenção contra a predação, movimentandose aleatoriamente entre sítios vizinhos. Por outro lado, os predadores têm percepção da densidade de presas no sítio em que se encontram. Neste caso, se a densidade de presas for alta no sítio, uma fração pequena de predadores abandonarão o sítio. Por outro lado, se a densidade de presas for baixa no sítio em que os predadores se encontram, então uma fração alta de predadores deverá deixar este sítio.

Assim, neste cenário, escolhemos μ_h constante e $\mu_p \equiv \mu_p(h_{i,j}^t)$ definido por

$$\mu_p(h_{i,j}^t) = \begin{cases} \mu_{p_1}, & \text{se } h > \frac{h_2^*}{2} \\ \mu_{p_2}, & \text{se } h < \frac{h_2^*}{2} \end{cases}$$
 (2.21)

onde, $0 < \mu_{p_1} \ll \mu_{p_2} < 1$.

Logo, as equações de dispersão neste cenário são dadas por

$$\begin{cases}
h'_{i,j} = (1 - \mu_h) h^t_{i,j} + \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} \frac{\mu_h}{4} h^t_{r,s}, \\
p'_{i,j} = (1 - \mu_p(h^t_{i,j})) p^t_{i,j} + \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} \frac{\mu_p(h^t_{r,s})}{4} p^t_{r,s},
\end{cases}$$
(2.22)

onde $\mu_p(h_{i,j}^t)$ está definida em (2.21).

Cenário 3) Presas e predadores se movimentam por taxia local;

Presas e predadores possuem percepção limitada ao sítio em que se encontram ou adotam uma estratégia de pesquisa em uma área restrita.

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

Consideremos que se a densidade de predadores no sítio for alta (baixa), a fração de presas que abandona este sítio também será alta (baixa). De forma análoga, para os predadores, se a densidade de presas no sítio for alta (baixa) então a fração de predadores que abandona este sítio, a cada geração, será baixa (alta).

Dessa forma, para descrever o coeficiente de dispersão das presas, escolhemos a função

$$\mu_h(p_{i,j}^t) = \begin{cases} \mu_{h_1}, & \text{se } p < \frac{p_2^*}{2} \\ \mu_{h_2}, & \text{se } p > \frac{p_2^*}{2} \end{cases}$$
 (2.23)

onde, $0 < \mu_{h_1} \ll \mu_{h_2} < 1$. E para descrever o coeficiente de dispersão dos predadores, escolhemos a função definida em (2.21).

A fase de dispersão será dada por

$$\begin{cases}
h'_{i,j} = (1 - \mu_h(p_{i,j}^t)h_{i,j}^t + \sum_{(r,s)\in V_{i,j}} \frac{\mu_h(p_{r,s}^t)}{4}h_{r,s}^t \\
p'_{i,j} = (1 - \mu_p(h_{i,j}^t)p_{i,j}^t + \sum_{(r,s)\in V_{i,j}} \frac{\mu_p(h_{r,s}^t)}{4}p_{r,s}^t
\end{cases} (2.24)$$

onde, $h_{i,j}^t$ e $p_{i,j}^t$ são, respectivamente, as densidades de presas e predadores antes da dispersão no sítio x=(i,j) e na geração t; $h_{i,j}'$ e $p_{i,j}'$ são as densidades de presas e predadores após a dispersão; $\mu_h(p_{i,j}^t)$ e $\mu_p(h_{i,j}^t)$ são, respectivamente, os coeficientes de dispersão de presas e predadores dadas pelas equações (2.2) e (2.21) e $V_{i,j}$ é a vizinhança de Neumann.

2.1.4 Simulações

Vamos supor que a população de presas está distribuída no habitat de maneira aproximadamente homogênea com densidade em torno do equilíbrio $h^* = 1$. Os predadores então são liberados, na geração inicial, em 5% dos sítios escolhidos aleatoriamente. Vamos analisar os efeitos dos diferentes comportamentos de movimentação de presas e predadores na dinâmica espaço-temporal do sistema e sobre as populações totais em cada tempo.

Consideramos um domínio bidimensional de 30×30 sítios com fronteiras reflexivas. A distribuição inicial de presas é constuída a partir de h=1 (densidade máxima de presas na ausência de predadores) em todas as posições, com uma variância de 10%. Os predadores são inicialmente distribuídos no valor de equilíbrio de coexistência p_2^* em 5% dos sítios do domínio.

Variamos os parâmetros da dinâmica local, tomando valores de a e b dentro e fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência. Como, em geral, nos sistemas agrícolas a presa (praga) tem movimentação baixa e o predador (agente de controle biológico) tem movimentação mais rápida, vamos fixar, em todas as simulações, $\mu_h = 0, 1, \ \mu_p = 0, 9, \ \mu_{h_1} = \mu_{p_1} = 0, 1 \ e \ \mu_{h_2} = \mu_{p_2} = 0, 9.$

Comparamos os resultados obtidos quando ambas as espécies se movimentam segundo os três diferentes cenários descritos anteriormente. Nas figuras que representam as distribuições espaciais, os sítios mais escuros (claros) representam densidades mais altas (baixas) e enquanto nos gráficos de densidades populacionais, presas são representadas por curvas contínuas e predadores por curvas tracejadas.

Para simplicidade do texto usaremos a seguinte designação:

Cenário 1: Ambas as espécies se movimentam por difusão;

Cenário 2: Presas movimentam-se por difusão e predadores por taxia;

Cenário 3: Ambas as espécies se movimentam por taxia.

Parâmetros na região de estabilidade do equilíbrio de coexistência

Tomamos inicialmente os parâmetros a=1,1 e b=1,5, isto é, dentro da região de estabilidade do ponto de coexistência das espécies. Analisando a figura 2.5 observamos que nos cenários 1 e 2 para $\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{p_2}=0,9$ há uma tendência à estabilidade das densidades totais de presas e predadores, isto é, as populações totais tendem a um valor aproximadamente constante. Já para o cenário 3 observamos uma pequena oscilação nas densidades totais.

Observamos, ainda, na figura 2.5 que não há uma diferença significativa para as populações totais entre o cenário 1 (curvas pretas) e o cenário 2 (curvas cinzas escuras). No entanto, para o cenário 3 observamos uma maior densidade de presas e menor densidade de predadores (Fig. 2.5).

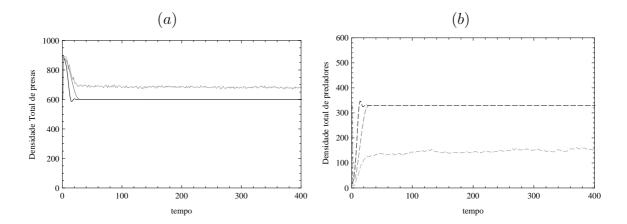


Figura 2.5: (a) Densidades totais de presas e (b) Densidades totais de predadores. a=1,1, b=1,5; cenário 1 com $\mu_h=0,1$ e $\mu_p=0,9$ (curva preta); cenário 2 (curva cinza escura) com $\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{p_2}=0,9$ e o cenário 3 (curva cinza clara) com $\mu_{h_1}=\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{h_2}=\mu_{p_2}=0,9$.

Para as distribuições espaciais das espécies, observamos para o caso difusivo e para o cenário em que presas se movimentam por difusão e predadores por taxia uma distribuição espacial homogênea para presas e predadores após os transientes. No cenário 3, onde ambas as espécies se movimentam por taxia, observamos uma distribuição espacial heterogênea com regiões com grandes densidades e regiões com pequenas densidades tanto para presas quanto para predadores.

Considerando os parâmetros a=1,9 e b=1,2, ainda dentro da região de estabilidade do ponto de coexistência das espécies. Observamos na Figura 2.7 que as densidades totais de presas e predadores, para os cenários 1 e 2, ficam constantes com o passar do tempo. Para o cenário 3, observamos uma oscilação de pequena amplitude na densidade total de ambas as espécies. Além disso, observamos que a maior (menor) densidade total de presas está relacionada ao caso com menor (maior) densidade total de predadores.

A Figura 2.6 ilustra as distribuições espaciais de presas ((a)-(c)) e distribuições espaciais de predadores ((d)-(f)) na interação 500.

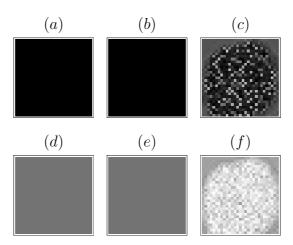


Figura 2.6: (a) - (c) Distribuição espacial de presas e (d) - (f) Distribuição espacial de predadores; Para a = 1, 1 e b = 1, 5 cenário 1 com $\mu_h = 0, 1$ e $\mu_p = 0, 9$ ((a) e (d)); cenário 2, ((b) e (e)) e cenário 3 com $\mu_{h_1} = \mu_{p_1} = 0, 1$ e $\mu_{h_2} = \mu_{p_1} = 0, 9$ ((c) e (f)) na interação 500.

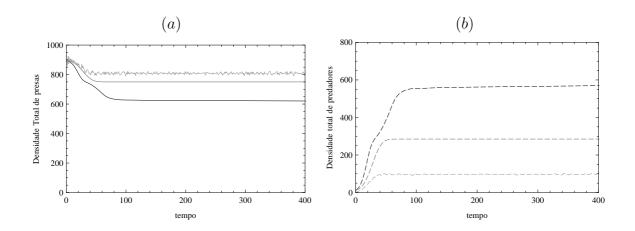


Figura 2.7: (a) Densidades totais de presas e (b) Densidades totais de predadores. a=1,9, b=1,2; cenário 1 com $\mu_h=0,1$ e $\mu_p=0,9$ (curva preta); cenário 2 (curva cinza escura)com $\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{p_2}=0,9$ e o cenário 3 (curva cinza clara) com $\mu_{h_1}=\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{h_2}=\mu_{p_2}=0,9$.

Na Figura 2.8 ilustramos as distribuições espaciais de presas ((a)-(c)) e distribuições espaciais de predadores ((d)-(f)) na interação 500. Observamos padrões heterogêneos estáveis para o cenário 1, padrões homogêneos para o cenário 2 e distribuição heterogênea

dinâmica para o caso em que ambas as espécies se movimentam por taxia local.

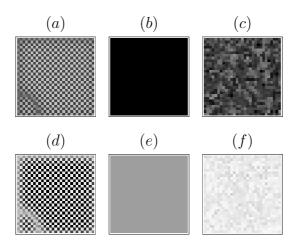


Figura 2.8: (a) - (c) Distribuição espacial de presas e (d) - (f) Distribuição espacial de predadores; Para a = 1, 9 e b = 1, 2 cenário 1 com $\mu_h = 0, 1$ e $\mu_p = 0, 9$ ((a) e (d)); cenário 2 ((b) e (e)) e cenário 3 com $\mu_{h_1} = \mu_{p_1} = 0, 1$ e $\mu_{h_2} = \mu_{p_1} = 0, 9$ ((c) e (f)) na interação 500.

Parâmetros dentro da região de ciclos de período dois para presas

Escolhendo parâmetros a=2,5 e b=1,1, ou seja, na região de ciclos de período 2 para as presas podemos, na Figura 2.9, observar o aparecimento de oscilações nas densidades totais de presas e predadores com o decorrer do tempo em todos os cenários. Nos cenários 1 e 2, observamos a coexistência das espécies. Para o cenário 3, surge um ciclo de período 2 para presas e predadores apresentam densidades populacionais muito baixas.

A Figura 2.10 ilustra as densidade totais de presas (Fig. 2.10(a)) e as densidades totais de predadores (Fig. 2.10(b)) para os diferentes comportamentos de movimentação analisados.

A Figura 2.11 ilustra as distribuições espaciais de presas ((a)-(c)) e de predadores ((d)-(f)) para o cenário 1 com parâmetros a=2,5 e b=1,1 em três etapas de tempo. Observamos distribuições espaciais heterogêneas estáveis para ambas as espécies.

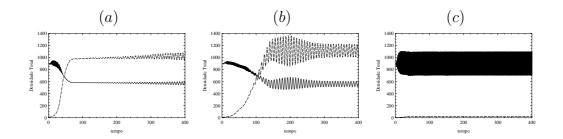


Figura 2.9: Densidades totais de presas (curva contínua) e predadores (curva tracejada): (a) cenário 1 com $\mu_h=0,1$ e $\mu_p=0,9$; (b) cenário 2 com $\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{p_2}=0,9$ e (c) cenário 3 com $\mu_{h_1}=\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{h_2}=\mu_{p_2}=0,9$.

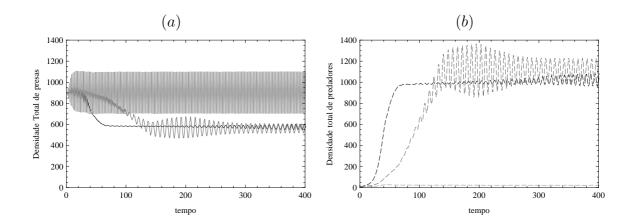


Figura 2.10: (a) Densidades totais de presas e (b) Densidades totais de predadores; $a=2,5,\ b=1,1;$ cenário 1 com $\mu_h=0,1$ e $\mu_p=0,9$ (curva preta); cenário 2 (curva cinza escura) com $\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{p_2}=0,9$ e o cenário 3 (curva cinza clara) com $\mu_{h_1}=\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{h_2}=\mu_{p_2}=0,9$.

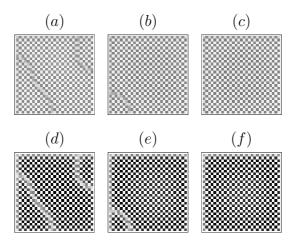


Figura 2.11: (a) - (c) Distribuição espacial de presas nas interações 100, 500 e 1000 e (d) - (f) Distribuição espacial de predadores nas interações 100, 500 e 1000; os parâmetros utilizados são a = 2, 5 e b = 1, 1 para o cenário 1 com $\mu_h = 0, 1$ e $\mu_p = 0, 9$.

A Figura 2.12 ilustra as distribuições espaciais de presas ((a)-(c)) e de predadores ((d)-(f)) para o cenário 2 com parâmetros a=2,5 e b=1,1 em três tempos diferentes. Observamos distribuições espaciais heterogêneas estáveis para ambas as espécies.

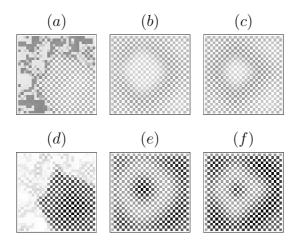


Figura 2.12: (a) - (c) Distribuição espacial de presas nas interações 100, 500 e 1000; (d)-(f) Distribuição espacial de predadores nas interações 100, 500 e 1000; Os parâmetros utilizados são a=2,5 e b=1,1 para o cenário 2 com $\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{p_2}=0,9$.

A Figura 2.13 ilustra as distribuições espaciais de presas ((a)-(c)) e de predadores

((d)-(f)) para o cenário 3, onde ambas as espécies se movimentam por taxia local, com parâmetros a=2,5 e b=1,1 em tempos diferentes. Observamos, na distribuição espacial de presas, regiões onde a densidade é alta e regiões onde a densidade é baixa. Para os predadores observamos densidades populacionais quase nulas.

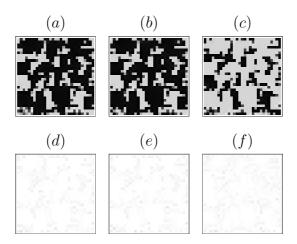


Figura 2.13: (a)-(c) Distribuição espacial de presas nas interações 100, 500 e 999; (d)-(f) Distribuição espacial de predadores nas interações 100, 500 e 999; Os parâmetros utilizados são a=2,5 e b=1,1 para o cenário 3 com $\mu_{h_1}=\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{h_2}=\mu_{p_2}=0,9$.

Parâmetros na região de ciclos limites

Passamos a analisar os três casos quando escolhemos parâmetros da dinâmica na região de ciclos limites, tomando a=1,1 e b=2,5. Podemos observar a ocorrência de oscilações nas densidades totais de presas e predadores para os três casos (Figura 2.14). Porém, para o caso difusivo as oscilações tem amplitude maior.

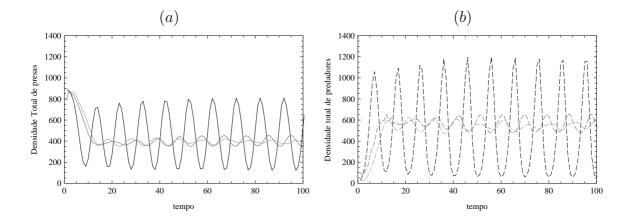


Figura 2.14: (a) Densidades totais de presas e (b) Densidades totais de predadores; $a=1,1,\,b=2,5$ no cenário 1 com $\mu_h=0,1$ e $\mu_p=0,9$ (curva preta); cenário 2 (curva cinza escura)com $\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{p_2}=0,9$ e o cenário 3 (curva cinza clara) com $\mu_{h_1}=\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{h_2}=\mu_{p_2}=0,9$.

Na distribuição espacial de presas e predadores para o caso difusivo temos regiões com baixas densidades e outras com densidades maiores nas interações iniciais e, com o passar do tempo, temos homogeneidade espacial para ambas as espécies.

As Figuras 2.15 e 2.16 ilustram as distribuições espaciais de presas ((a)-(c)) e de predadores ((d)-(f)) para os cenários 2 e 3, respectivamente. nestes casos, observamos caos espacial para ambas as espécies.

Na Figura 2.17 ilustramos as densidades totais de presas (Fig. 2.17(a)) e para predadores (Fig. 2.17(b)) quando consideramos os parâmetros a=1,9 e b=2,2. O caso em que as espécies se movimentam por difusão está representado pela curva preta, o caso no qual presas se movimentam por difusão e predadores por taxia local está representado pela curva cinza escura e quando ambas as espécies se movimentam por taxia local, é representada através de uma curva cinza clara. Podemos observar oscilações caóticas nas densidades populacionais das duas espécies. Além disso, as densidades populacionais totais de predadores são maiores do que as densidades de presas para estes parâmetros.

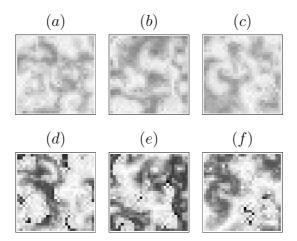


Figura 2.15: (a) - (c) Distribuição espacial de presas nas interações 100, 500 e 1000; (d) - (f) Distribuição espacial de predadores nas interações 100, 500 e 1000; os parâmetros utilizados são a = 1, 1 e b = 2, 5 para o cenário 2 com $\mu_{p_1} = 0, 1$ e $\mu_{p_2} = 0, 9$.

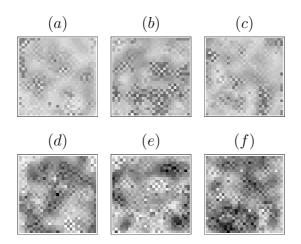


Figura 2.16: (a) - (c) Distribuição espacial de presas nas interações 100, 500 e 1000; (d) - (f) Distribuição espacial de predadores nas interações 100, 500 e 1000; os parâmetros utilizados são a = 1, 1 e b = 2, 5 para o cenário 3 com $\mu_{h_1} = \mu_{p_1} = 0, 1$ e $\mu_{h_2} = \mu_{p_2} = 0, 9$.

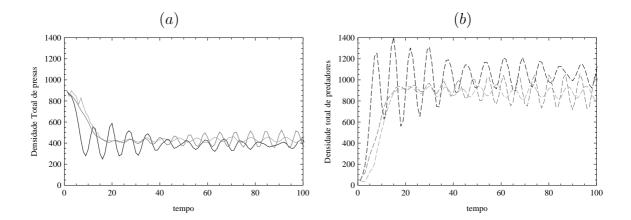


Figura 2.17: (a) Densidades totais de presas e (b) Densidades totais de predadores; $a=1,9,\ b=2,2$; cenário 1 com $\mu_h=0,1$ e $\mu_p=0,9$ (curva preta); cenário 2 (curva cinza escura) com $\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{p_2}=0,9$ e o cenário 3 (curva cinza clara) com $\mu_{h_1}=\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{h_2}=\mu_{p_2}=0,9$.

Há o surgimento de ondas espirais na distribuição espacial quando presas e predadores se movimentam por difusão (Figura 2.18). Para os cenários 2 e 3, temos regiões onde há densidades altas e regiões com densidades baixas para ambas as espécies (Figura 2.19 e Figura 2.20).

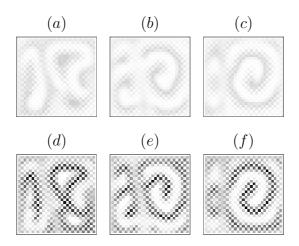


Figura 2.18: (a) - (c) Distribuição espacial de presas nas interações 100, 500 e 1000; (d)-(f) Distribuição espacial de predadores nas interações 100, 500 e 1000; Os parâmetros utilizados são a=1,9 e b=2,2 para o cenário 1 com $\mu_h=0,1$ e $\mu_p=0,9$.

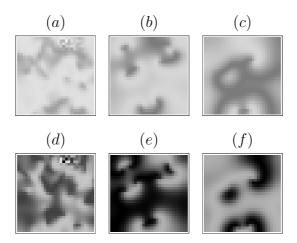


Figura 2.19: (a) - (c) Distribuição espacial de presas nas interações 100, 500 e 1000; (d)-(f) Distribuição espacial de predadores nas interações 100, 500 e 1000; Os parâmetros utilizados são a=1,9 e b=2,2 para o cenário 2 com $\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{p_2}=0,9$.

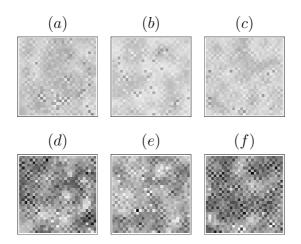


Figura 2.20: (a) - (c) Distribuição espacial de presas nas interações 100, 500 e 1000; (d)-(f) Distribuição espacial de predadores nas interações 100, 500 e 1000; Os parâmetros utilizados são a=1,9 e b=2,2 para o cenário 3 com $\mu_{h_1}=\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{h_2}=\mu_{p_2}=0,9$.

2.2 Modelo Presa-Predador: Dinâmica Quase-Local

Estudaremos aqui o modelo presa-predador com perspecção quase-local desenvolvido por Rodrigues (1998). Consideramos que presas e predadores conseguem estimar a den-

sidade da própria espécie ou da outra espécie numa vizinhança dos sítios em que se encontram e assim, "escolher" para qual sítio se locomover.

2.2.1 Fase de Movimentação

Para não sobrecarregar a notação usaremos, nesta seção, a notação $h_{x,t}$ e $p_{x,t}$, respectivamente, para as densidades de presas e predadores no sítio x=(i,j) antes da dispersão; $S_{h,y}$ e $S_{p,y}$ são as frações de presas e predadores, respectivamente, que saem do sítio x e migram para cada um dos sítios $y \in V_x$ e $E_{h,y}(E_{p,y})$ a densidade de presas (predadores) que migra para o sítio x vinda de cada um dos sítios $y \in V_x$. Assim, as densidades de presas $h'_{x,t}$ e de predadores $p'_{x,t}$ no sítio x=(i,j) após a dispersão, são dadas por

$$h'_{x,t} = h_{x,t} - \sum_{y \in V_x} S_{h,y} + \sum_{y \in V_x} E_{h,y}, \tag{2.25}$$

$$p'_{x,t} = p_{x,t} - \sum_{y \in V_x} S_{p,y} + \sum_{y \in V_x} E_{p,y}.$$
(2.26)

Movimentação de presas

Para completar a equação (2.25) que representa a movimentação de presas, vamos determinar a forma de $S_{h,x}$ e $E_{h,y}$. Assumimos que a densidade de presas que saem do sítio x, para cada um dos sítios $y \in V_x$, é dada por

$$S_{h,x} = \frac{h_{x,t}}{4} \left(1 - \frac{p_{y,t}}{\sum_{z \in \overline{V}_x} p_{z,t}} \right). \tag{2.27}$$

Para compreender esta expressão, observamos que

$$\frac{p_{y,t}}{\sum\limits_{z\in\overline{V}_x}p_{z,t}}$$

representa a fração de predadores no sítio y em relação ao total de predadores na vizinhança (1.13).

Como

$$0 < \frac{p_{y,t}}{\sum_{z \in \overline{V}_x} p_{z,t}} < 1,$$

observamos que se a densidade de predadores em y é pequena com relação ao total de predadores em \overline{V}_x , então

$$\frac{1}{4} \left(1 - \frac{p_{y,t}}{\sum\limits_{z \in \overline{V}_x} p_{z,t}} \right)$$

é grande, representando o fato de que uma fração maior de presas deve migrar para y. Com um raciocínio análogo, se a densidade de predadores em y é grande com relação ao total, então uma fração pequena de presas migrará para y. O fator $\frac{1}{4}$ é um fator normalizante, de modo que a soma das frações de indivíduos que abandonam um sítio seja unitária. Dessa forma, uma fração maior de presas migrará para os sítios de menor densidade de predadores.

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

$$E_{h,x} = \frac{h_{y,t}}{4} \left(1 - \frac{p_{x,t}}{\sum_{z \in \overline{V}_y} p_{z,t}} \right).$$
 (2.28)

Substituindo (2.27) e (2.28) em (2.25), temos:

$$h'_{x,t} = h_{x,t} - \sum_{y \in V_x} \frac{h_{x,t}}{4} \left(1 - \frac{p_{y,t}}{\sum_{z \in \overline{V}_x} p_{z,t}} \right) + \sum_{y \in V_x} \frac{h_{y,t}}{4} \left(1 - \frac{p_{x,t}}{\sum_{z \in \overline{V}_y} p_{z,t}} \right). \tag{2.29}$$

Simplificando adequadamente (2.29) obtemos

$$h'_{x,t} = \sum_{y \in \overline{V}_x} h_{y,t} \left(1 - \frac{p_{x,t}}{\sum_{z \in \overline{V}_y} p_{z,t}} \right).$$
 (2.30)

Movimentação dos predadores

Para a equação (2.26), que representa a movimentação de predadores, vamos determinar a forma de $S_{p,x}$ e $E_{p,y}$. Consideremos que os predadores conseguem perceber a densidade de presas em cada sítio da vizinhança \overline{V}_x . Assim, uma fração maior (menor) de predadores deve se locomover para os sítios com maior (menor) densidade relativa de presas.

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

$$S_{p,x} = \frac{h_{y,t}}{\sum_{z \in \overline{V}_{-}} h_{z,t}} p_{x,t}.$$
 (2.31)

Ou seja, a fração de predadores que sai de x para cada sítio $y \in V_x$ é dada pela razão de presas em y com relação ao total das densidades de presas em todos os sítios de \overline{V}_x . Desta forma, quanto maior (menor) a densidade de presas em y, maior (menor) é a fração de predadores que migra para este sítio.

Para descrever a densidade de predadores que entra no sítio x vinda de cada um dos sítios $y \in V_x$, consideramos

$$E_{p,y} = \frac{h_{x,t}}{\sum_{z \in \overline{V}_y} h_{z,t}} p_{y,t}. \tag{2.32}$$

Substituindo (2.31) e (2.32) em (2.26), temos:

$$p'_{x,t} = p_{x,t} - \sum_{y \in V_x} \frac{h_{y,t}}{\sum_{z \in \overline{V}_x} h_{z,t}} p_{x,t} + \sum_{y \in V_x} \frac{h_{x,t}}{\sum_{z \in \overline{V}_y} h_{z,t}} p_{y,t}.$$
(2.33)

Simplificando adequadamente (2.33), obtemos

$$p'_{x,t} = \sum_{y \in \overline{V}_x} \frac{h_{x,t}}{\sum_{z \in \overline{V}_x} h_{y,t}} p_{y,t}$$
 (2.34)

Assim, a fase de movimentação fica dada pelas equações (2.30) e (2.34).

2.2.2 Fase de Reação

Para a fase de reação, consideramos a dinâmica local estudada na seção 2.1.

Dessa forma, a fase de reação é descrita pelas equações

$$\begin{cases} h_{x,t+1} = h'_{x,t} \exp(a(1 - h'_{x,t}) - p'_{x,t}) \\ p_{x,t+1} = dh'_{x,t} p'_{x,t} \end{cases}$$
(2.35)

2.2.3 Simulações

Consideremos um domínio de 30×30 sítios com fronteiras reflexivas. A distribuição inicial de presas é construída a partir de h=1 (densidade máxima de presas na ausência de predadores) em todas as posições, com uma perturbação de 10%. Os predadores são inicialmente distribuídos, no valor de equilíbrio de coexistência p_2^* em 5% dos sítios do domínio.

Vamos analisar três diferentes cenários, dependendo da escolha das equações para a fase de movimentação.

1) Presas e predadores movimentam-se por difusão

Neste cenário, a dispersão é aleatória, isto é, cada espécie se movimenta independentemente da densidade da outra espécie.

2) Presas se movimentam por difusão e predadores se movimentam por taxia quase-local

Supomos que as presas não conseguem perceber a presença de predadores, de forma que, sua movimentação será considerada aleatória. Já os predadores, conseguem perceber sítios em uma vizinhança onde há maior concentração de presas e assim, se locomovem preferencialmente para tais sítios.

3) Presas e predadores se movimentam por taxia quase-local

Neste caso, ambas as espécies tem percepção da densidade da outra em uma vizinhança do sítio com maiores densidades da outra espécie. Dessa forma, presas conseguem fugir dos predadores e predadores perseguem presas.

Parâmetros dentro da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência

Escolhemos inicialmente os parâmetros a=1,1 e b=1,5, dentro da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência das espécies. A partir da Figura 2.21, observamos um decréscimo na densidade total de presas nos estágios iniciais em todos os casos. Já a densidade total de predadores tem um crescimento o que indica que os predadores invadiram o habitat. Com o passar do tempo essa mudança nas interações iniciais das densidades populacionais de ambas as espécies tende a se tonar constante.

No terceiro caso, onde ambas as espécies se movimentam por taxia quase-local, a diminuição na densidade populacional total de presas é imediata, apresentando um crescimento rápido nas próximas interações e após, novamente outro pequeno decréscimo que se estabiliza com o passar do tempo. A densidade populacional total de predadores cresce mais lentamente que nos demais casos.

Para estes parâmetros obtemos distribuições espaciais homogêneas para ambas as espécies.

Quando comparamos a taxia local com a taxia quase-local para estes valores dos parâmetros, observamos um controle biológico mais efetivo no caso em que as espécies se movimentam por taxia quase-local. Como ilustrado na Figura 2.22, a densidade total de presas é menor para a taxia quase-local (curva cinza).

Tomando os parâmetros a=1,9 e b=1,2, ainda na região de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência das espécies, podemos observar um crescimento maior para a população total de predadores no cenário 2, onde presas se movimentam por difusão e predadores por taxia quase-local. Observamos que neste caso, o decréscimo na densidade de presas é maior do que nos demais casos. Além disso, a densidade total de presas no

caso em que ambas as espécies têm percepção quase-local apresenta oscilações nos tempos iniciais até se tornar constante (Figura 2.23).

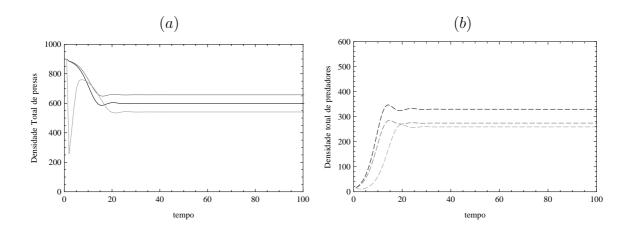


Figura 2.21: (a) Densidades totais de presas e (b) Densidades totais de predadores. Caso difusivo com $\mu_h = 0$, 1 e $\mu_p = 0$, 9 (curva preta); cenário 2 (curva cinza escura) e o cenário 3 (curva cinza clara). Utilizando os parâmetros a = 1, 1 e b = 1, 5.

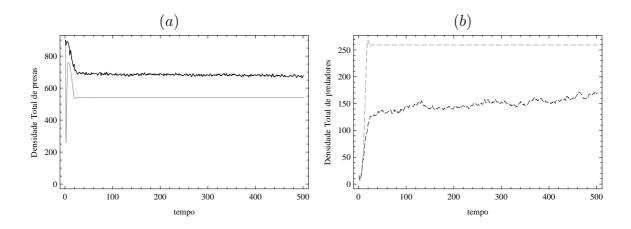


Figura 2.22: (a) Densidades totais de presas e (b) Densidades totais de predadores. Taxia local (curva preta); Taxia quase-local (curva cinza). Utilizando os parâmetros a=1,1, b=1,5, $\mu_{h_1}=\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{h_2}=\mu_{p_2}=0,9$.

O caso em que a população de presas é maior (menor) corresponde ao caso em que a população de predadores é menor (maior). Isto está ilustrado na Figura 2.6.

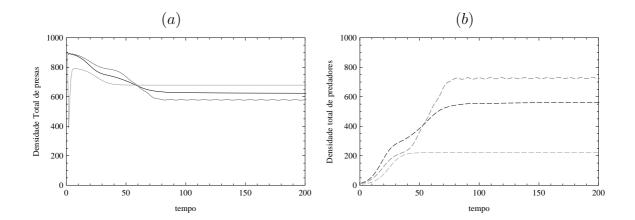


Figura 2.23: (a) Densidades Totais de presas e (b) Densidades Totais de predadores: caso difusivo com $\mu_h = 0, 1$ e $\mu_p = 0, 9$ (curva preta); cenário 2 (curva cinza escura) e o cenário 3 (curva cinza clara). Utilizando os parâmetros a = 1, 9 e b = 1, 2.

Como vimos na subseção 2.1.4 (Figura 2.8(a) e (d)) deste mesmo capítulo a distribuição espacial das espécies é heterogênea para o caso difusivo. Para o cenário 2, a distribuição espacial de presas e predadores também é heterogênea estável (Figura 2.24). Já para o cenário 3, a distribuição espacial de ambas as espécies é homogênea.

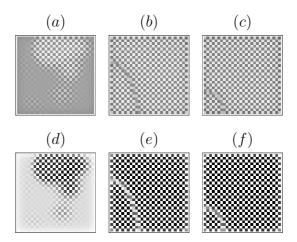


Figura 2.24: (a) - (c) Distribuição espacial de presas e (d) - (f) Distribuição espacial de predadores para o cenário 2 utilizando os parâmetros a = 1, 9 e b = 1, 2 nas interações 50, 100, 500.

Na Figura 2.25, ilustramos a comparação entre as movimentações por taxia local e por

taxia quase-local para a=1,9,b=1,2. Observamos que a densidade de presas é menor para a taxia quase-local (curva cinza).

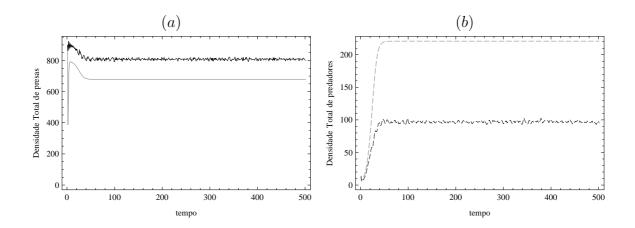


Figura 2.25: (a) Densidades totais de presas e (b) Densidades totais de predadores. Taxia local (curva preta); Taxia quase-local(curva cinza clara). Utilizando os parâmetros a = 1, 9 e b = 1, 2 com $\mu_{h_1} = \mu_{p_1} = 0, 1$ e $\mu_{h_2} = \mu_{p_2} = 0, 9$.

Parâmetros dentro da região de ciclos de período dois

Escolhemos agora os parâmetros da reação na região de ciclos de período dois para as presas, isto é, $a=2,5,\,b=1,1$. Enquanto que para o caso difusivo e para o cenário 2 temos coexistência das espécies com oscilações nas suas densidades totais, no cenário 3 em que a movimentação de ambas as espécies é por taxia quase-local, temos uma redução drástica na densidade de predadores e o surgimento de um ciclo de período dois para a população de presas. Neste caso, as presas fogem dos predadores causando um decréscimo em sua densidade. Além disso, as oscilações observadas para os cenários 1 e 2, apresentam amplitude muito menores do que a das oscilações encontradas no cenário 3 (Figura 2.26).

A distribuição espacial de presas e predadores para o caso difusivo é heterogênea para ambas as espécies como vimos na Figura 2.11. A distribuição espacial de predadores para o cenário 2, também é heterogênea (Figura 2.27). Para o cenário 3, onde ambas as espécies se movimentam por taxia quase-local, a distribuição espacial de presas apresenta regiões onde a densidade é alta e regiões onde a densidade é mais baixa. Já para os predadores, as regiões com presença de indivíduos circunscrevem as regiões onde a densidade de presas é grande (Figura 2.28).

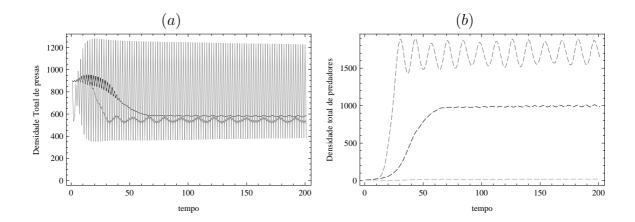


Figura 2.26: (a) Densidades totais de presas e (b) Densidades totais de predadores. Caso difusivo com $\mu_h = 0, 1$ e $\mu_p = 0, 9$ (curva preta); cenário 2 (curva cinza escura) e o cenário 3 (curva cinza clara). Utilizamos os parâmetros a = 2, 5 e b = 1, 1.

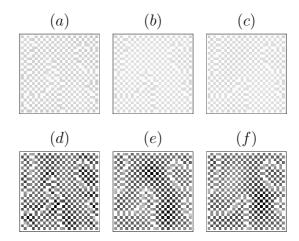


Figura 2.27: (a) - (c) Distribuição espacial de presas e (d) - (f) Distribuição espacial de predadores; para cenário 2 utilizando os parâmetros a = 2, 5, b = 1, 1 nas interações 50, 100 e 500.

Quando comparamos as diferentes movimentações por taxia, observamos ciclos de período dois para presas em ambos os casos. Além disso, a amplitude do ciclo de período dois de presas é maior para a movimentação por taxia quase-local (Figura 2.29(a)). As densidades populacionais de predadores são baixas para ambas as movimentações de taxia. No caso da movimentação por taxia quase-local, a população de predadores apresenta um

leve crescimento ao decorrer do tempo enquanto que para a taxia local, a população oscila em torno de um valor aproximadamente constante (Figura 2.29(b)).

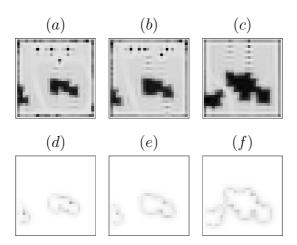


Figura 2.28: (a) - (c) Distribuição espacial de presas e (d) - (f) Distribuição espacial de predadores; para o cenário 3 utilizando os parâmetros a = 2, 5 e b = 1, 1 nas interações 50, 100 e 500.

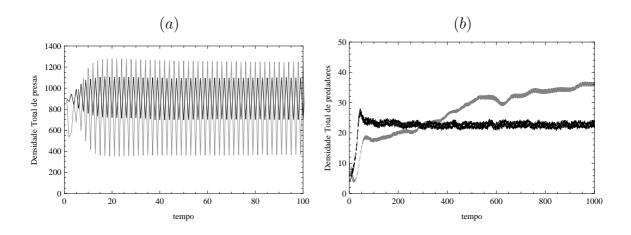


Figura 2.29: (a) Densidades totais de presas e (b) Densidades totais de predadores: Taxia local (curva preta); Taxia quase-local(curva cinza clara). Utilizamos os parâmetros a=2,5 e b=1,1 com $\mu_{h_1}=\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{h_2}=\mu_{p_2}=0,9$.

Parâmetros na região de ciclos limites

Escolhendo os parâmetros a=1,1 e b=2,5, na região de ciclos limites, observamos oscilações nas densidades populacionais de presas e predadores, como podemos ver na

Figura 2.30. Além disso, nos cenários 2 e 3, as oscilações nas densidades de ambas as espécies são aparentemente caóticas com explosões na densidade de predadores no cenário 2 (Figura 2.31).

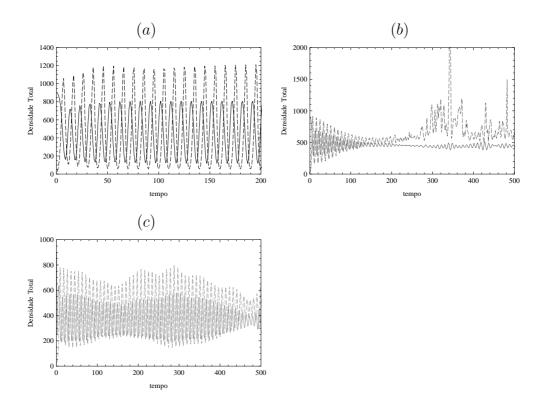


Figura 2.30: Densidades totais de presas (curva contínua) e predadores (curva tracejada): (a) caso difusivo com $\mu_h = 0, 1$ e $\mu_p = 0, 9$; (b) cenário 2 e (c) cenário 3. Utilizamos os parâmetros a = 1, 1 e b = 2, 5.

Na distribuição espacial de presas e predadores para o caso difusivo temos regiões com baixas densidades e outras com densidades maiores nas interações iniciais e, com o passar do tempo, temos homogeneidade espacial para ambas as espécies.

Nas Figuras 2.32 e 2.33 ilustramos as distribuições espaciais de presas ((a)-(c)) e de predadores ((d)-(f)) para os cenários 2 e 3, respectivamente. Observamos distribuições espaciais caóticas para ambas as espécies nos dois casos.

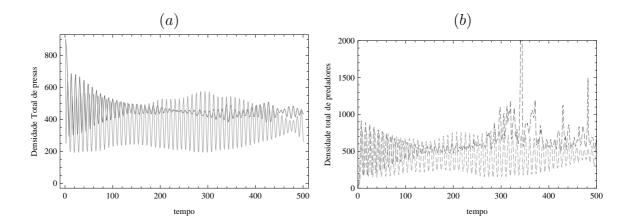


Figura 2.31: (a) Densidades totais de presas e (b) Densidades totais de predadores: cenário 2 (curva cinza escura) e cenário 3 (curva cinza clara). Utilizamos os parâmetros a=1,1 e b=2,5.

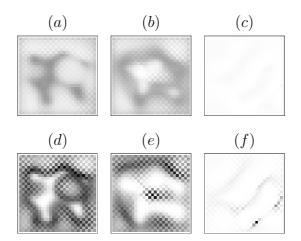


Figura 2.32: (a) - (c) Distribuição espacial de presas e (d) - (f) Distribuição espacial de predadores; para o cenário 2, utilizando os parâmetros a = 1, 1 e b = 2, 5 nas iterações 50, 100, 500.

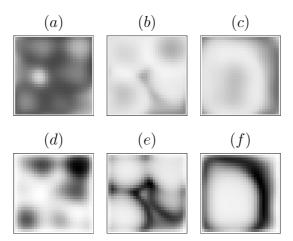


Figura 2.33: (a) - (c) Distribuição espacial de presas e (d) - (f) Distribuição espacial de predadores; para o cenário 3 utilizando os parâmetros a = 1, 1 e b = 2, 5 nas iterações 50, 100, 500.

Comparando as densidades populacionais para os diferentes tipos de movimentação por taxia, observamos oscilações para ambas as espécies, sendo que a amplitude é maior para a movimentação por taxia quase-local.

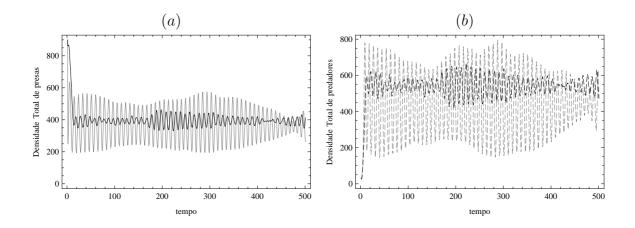


Figura 2.34: (a) Densidades totais de presas e (b) Densidades totais de predadores: Taxia local (curva preta); Taxia quase-local (curva cinza clara). Utilizamos os parâmetros a=1,1 e b=2,5 com $\mu_{h_1}=\mu_{p_1}=0,1$ e $\mu_{h_2}=\mu_{p_2}=0,9$.

2.3 Conclusões

As simulações desenvolvidas neste capítulo mostram que os resultados do modelo (2.18)-(2.19) podem apresentar mudanças dependendo da escolha do esquema de movimentação das espécies.

Contra intuitivamente, para a movimentação por taxia local, cenário 2, a densidade total de predadores diminui quando os predadores se movem em direção às maiores densidades de presas e os parâmetros da dinâmica estão na região de estabilidade do equilíbrio de coexistência (Figura 2.5 e Figura 2.7). Podemos observar que a distribuição espacial das espécies é homogênea para a movimentação difusiva enquanto que é heterogênea quando a movimentação de taxia local é considerada. Para os parâmetros da dinâmica na região de ciclos-limite, observamos que a movimentação dependente da densidade diminui a amplitude das oscilações nas densidades totais das duas espécies (Figura 2.34) e promove a heterogeneidade espacial (Figuras 2.32 e 2.33).

A movimentação por taxia quase-local pode alterar, em vários aspectos, a dinâmica espaço-temporal das populações de presas e predadores, com relação à movimentação de taxia local e à movimentação difusiva. Essa movimentação por taxia quase-local de uma ou de ambas as espécies pode promover a coexistência entre as espécies ((Figura 2.21 e 2.23)), diminuir drasticamente a densidade de predadores ou provocar explosões populações ((Figura 2.26 e 2.30)) ou ainda, aumentar a amplitude das oscilações das populações (Figura 2.34).

Capítulo 3

Sistema presa-predador sujeito à presença de uma substância química

3.1 Introdução

Há registros de que o uso de produtos químicos no controle de pragas com o intuito de melhorar o rendimento da produção de alimentos ocorre há mais de 4000 anos (Tracker, 2002). No entanto, o uso de substâncias químicas pode acarretar vários problemas: o desenvolvimento de resistência por parte de algumas espécies a certos produtos químicos o que pode levar ao uso de substâncias cada vez mais tóxicas, problemas à saúde humana devido ao acúmulo de resíduos nos alimentos, extinção de espécies benéficas para a biodiversidade, poluição de solo e da água, entre outros (Nerio et al., 2010).

Por esses motivos, tem-se buscado formas alternativas para controle de pragas como, por exemplo, o uso de agentes biológicos, repelentes naturais como os óleos vegetais e o uso racional e estratégico de pesticidas (Nerio et al., 2010).

O objetivo do controle biológico não é extinguir a população de pragas (Rodrigues et al., 2012) mas sim manter a sua densidade em níveis que não causem prejuízo econômico ao produtor. Desta forma, vamos estudar o controle biológico da praga combinado ao uso racional e planejado de pesticidas. Isto é, vamos analisar a dinâmica do sistema supondo que o químico é aplicado apenas nas regiões e nos momentos em que a densidade de presa (praga) está acima do limiar de controle, isto é, um valor da densidade de presas acima do qual é necessário tomar medidas de controle para que os danos causados à cultura não sejam significativos.

Este capítulo está estruturado da seguinte maneira: na Seção 2, apresentamos a formulação do modelo, as equações que descrevem a fase de dispersão e reação; os resultados das simulações serão apresentados na Seção 3 e finalmente, as conclusões são discutidas na Seção 4.

3.2 Formulação do Modelo

Propomos um modelo do tipo Rede de Mapas Acoplados (RMA) a fim de analisar a dinâmica espaço-temporal do sistema presa-predador-pesticida. Nosso objetivo é analisar a distribuição espacial e a dinâmica temporal de presas e predadores quando a estratégia combinada descrita acima é aplicada.

Para construir o modelo, consideramos as seguintes hipóteses:

- Presas e predadores se movimentam por difusão na ausência do pesticida;
- Ambas espécies fogem para os sítios vizinhos em resposta à concentração da substância química;
- A substância química se dispersa por difusão e por convecção;
- Presas crescem logisticamente na ausência dos predadores;
- Predadores dependem exclusivamente da espécie de presas;
- Quando a densidade de presas atinge o limiar de controle em um sítio, o pesticida é aplicado apenas neste sítio;
- A densidade ou população de ambas as espécies decai em contato com a substância química;
- O princípio ativo da substância se degrada com o tempo.

3.2.1 Estágio de Movimentação

Movimentação da substância química

Quando da aplicação ou pulverização, a substância química se propaga pelo movimento aleatório de suas moléculas e pela ação do vento, ou seja, por difusão e advecção. De fato, a velocidade do vento tem grande efeito na propagação da substância.

Para a componente de difusão da substância química, consideramos que uma fração constante da concentração do químico, $0 < \lambda < 1$, é uniformemente distribuída entre os quatro vizinhos mais próximos. Vamos também considerar que o vento sopra da esquerda do domínio para a direita de modo que, a cada fração de tempo, uma pequena porção da substância química é levada pelo vento do sítio (i,j) para o sítio (i+1,j). Notemos que o fator de difusão do químico λ e a componente de intensidade do vento $0 < \epsilon < 1$ devem satisfazer $0 \le \lambda + \epsilon \le 1$. Assim, a concentração da substância química no sítio x = (i,j), após o estágio de movimentação na geração t, é dado por

$$c'_{i,j} = (1 - \lambda - \epsilon)c^t_{i,j} + \sum_{(r,s)\in V_{(i,j)}} \frac{\lambda}{4}c^t_{r,s} + \epsilon c^t_{i-1,j},$$
(3.1)

onde $c_{i,j}'$ representa a densidade da substância química após o estágio de dispersão no tempo t e $V_{(i,j)}$ é a vizinhança de Neumann.

O primeiro termo da equação (3.1) representa a concentração de substância química que permaneceu no sítio (i,j) após a movimentação, o segundo termo descreve a concentração que se movimentou para o sítio (i,j) por difusão e o terceiro termo é a porção da densidade recebida pelo sítio (i,j) carregada pelo vento.

Movimentação de presas e predadores na ausência de substância química

Supomos que presas e predadores locomovem-se por difusão na ausência de substância química, isto é, frações constantes de presas e predadores, μ_h e μ_p , respectivamente, se distribuem uniformemente entre os quatro sítios mais próximos em cada etapa de tempo. Do ponto de vista macroscópico, o resultado é um fluxo de indivíduos de sítios com altas densidades para sítios com menores densidades. Dessa forma, as equações para as densidades de presas e predadores no sítio (i, j) após a movimentação são

$$\begin{cases}
h'_{i,j} = (1 - \mu_h) h^t_{i,j} + \frac{\mu_h}{4} \sum_{(r,s) \in V_{(i,j)}} h^t_{r,s} \\
p'_{i,j} = (1 - \mu_p) p^t_{i,j} + \frac{\mu_p}{4} \sum_{(r,s) \in V_{(i,j)}} p^t_{r,s}
\end{cases}$$
(3.2)

onde $h_{i,j}^{'}$ e $p_{i,j}^{'}$ são as densidades de presas e predadores no sítio (i,j) após a movimentação, respectivamente.

O primeiro termo em cada equação corresponde à densidade de indivíduos que permaneceu no sítio (i, j) após a movimentação e o segundo termo representa a densidade de indivíduos recebida pelo sítio (i, j) vinda dos quatro vizinhos mais próximos.

Movimentação de presas e predadores na presença de substância química

Consideramos aqui que presas e predadores só têm capacidade de detectar a substância química no sítio onde se encontram. Assim, supomos que presas e predadores são repelidos pela concentração de químico localizado no sítio. Durante o estágio de movimentação, uma fração de presas e predadores, proporcional à concentração do químico, são distribuídos uniformemente nos quatro sítios vizinhos, isto é, $c_{i,j}^t h_{i,j}^t$ e $c_{i,j}^t p_{i,j}^t$ são as densidades de indivíduos que deixam o sítio (i,j) em cada intervalo de tempo. Do ponto de vista macroscópico, temos um fluxo líquido de indivíduos para sítios com menor concentração de substância química.

Essas considerações nos levam às seguintes equações para as densidades de insetos no sítio (i,j) após a movimentação

$$\begin{cases} h'_{i,j} = (1 - c^t_{i,j})h^t_{i,j} + \sum_{(r,s) \in V_{(i,j)}} \frac{\lambda}{4} c^t_{r,s} h^t_{i,j} \\ p'_{i,j} = (1 - c^t_{i,j})p^t_{i,j} + \sum_{(r,s) \in V_{(i,j)}} \frac{\lambda}{4} c^t_{r,s} p^t_{i,j} \end{cases}$$
(3.3)

onde $h'_{i,j}$ e $p'_{i,j}$ são as densidades de presas e predadores no sítio (i,j) após a movimentação, respectivamente.

Os primeiros termos das equações do sistema (3.3) representam as densidades de indivíduos que permaneceram no sítio de origem após a movimentação e os segundos termos descrevem a densidade de indivíduos que migraram para o sítio (i, j) vindos dos quatro vizinhos mais próximos durante a fase de dispersão.

3.2.2 Fase de reação

Durante a fase de reação ocorrem o crescimento das populações e a mortalidade das espécies em virtude da aplicação do pesticida. As presas crescem segundo a lei de Ricker, isto é, na ausência dos predadores, atingem sua capacidade suporte K. Os encontros entre as duas espécies beneficiam a população de predadores e diminuem a população de presas.

Quando a densidade de presas fica acima do limiar de controle k no sítio (i, j), a concentração de pesticida neste sítio é elevada a um. A substância química, nociva às duas espécies, diminui a densidade de presas e predadores e, por outro lado, perde sua eficácia com o tempo exponencialmente.

Assim, a fase de reação em cada sítio do domínio, é dada por

$$\begin{cases}
H_{i,j}^{t+1} = H_{i,j}^t \exp\left(r\left(1 - \left(\frac{H_{i,j}^t}{K}\right)\right) - aP_{i,j}^t - \alpha_1 C_{i,j}^t\right), \\
P_{i,j}^{t+1} = dH_{i,j}^t P_{i,j}^t \exp(-\alpha_2 C_{i,j}^t), \\
C_{i,j}^{t+1} = \beta C_{i,j}^t + f_{i,j}^t,
\end{cases} (3.4)$$

onde, $H_{i,j}^t$ e $P_{i,j}^t$ são as densidades de presas e predadores, respectivamente, na posição (i,j), no tempo t. $C_{i,j}^t$ é a concentração da substância química que está biologicamente ativa na geração t. Isto é, que tem efeito mortal sobre os insetos. α_1 e α_2 são os coeficientes de mortalidade de presas e predadores devido à presença de químico. $\frac{1}{\alpha_1}$ é a concentração da substância química que reduz significativamente a densidade de presas em cada iteração. β descreve a degradação natural do químico, $0 < \beta < 1$, isto é, quanto maior (menor) o valor de β mais lenta (rápida) é a degradação natural da substância química. $f_{i,j}^t$ representa as aplicações do químico e será definidas nas simulações.

Vamos adimensionalizar o sistema (3.4) através da mudança de variáveis $H_{i,j}^t = Kh_{i,j}^t$, $P_{i,j}^t = \frac{p_{i,j}^t}{a}$ e $C_{i,j}^t = \frac{c_{i,j}^t}{\alpha_1}$ obtendo assim, o sistema

$$\begin{cases} h_{i,j}^{t+1} = h_{i,j}^t \exp(r(1 - h_{i,j}^t) - p_{i,j}^t - c_{i,j}^t), \\ p_{i,j}^{t+1} = b h_{i,j}^t p_{i,j}^t \exp(-\alpha c_{i,j}^t), \\ c_{i,j}^{t+1} = \beta c_{i,j}^t + g_{i,j}^t. \end{cases}$$
(3.5)

onde, b = dK, $\alpha = \frac{\alpha_2}{\alpha_1}$ e $g_{i,j}^t = f_{i,j}^t/\alpha_1$.

Supondo que se faça uma aplicação de pesticida constante g em todos os sítios do domínio, obtemos os seguintes pontos de equilíbrio para o sistema (3.5)

- $(h_0^*, p_0^*, c_0^*) = \left(0, 0, \frac{g}{1-\beta}\right)$ que corresponde à extinção de ambas as espécies. Neste caso, não têm necessidade de continuar a aplicação do pesticida;
- $(h_1^*, p_1^*, c_1^*) = \left(1 \frac{g}{r(1-\beta)}, 0, \frac{g}{1-\beta}\right)$ que corresponde à extinção dos predadores e é biologicamente relevante para $g < r(1-\beta)$;
- $(h_2^*, p_2^*, c_2^*) = \left(\frac{1}{b} \exp\left(\alpha \frac{g}{1-\beta}\right), r\left(1 \frac{1}{b} \exp\left(\alpha \frac{g}{1-\beta}\right)\right) \frac{g}{1-\beta}, \frac{g}{1-\beta}\right)\right)$ que corresponde à coexistência de presas e predadores com aplicação constante de inseticida. Este equilíbrio existe para $\left(1 \frac{1}{b} \exp\left(\alpha \frac{g}{1-\beta}\right)\right) > \frac{g}{r(1-\beta)}$.

Na Figura 3.1, ilustramos as densidades de equilíbrio de presas h_1^* e h_2^* em função de g, a concentração total de pesticida. Podemos observar que na ausência de predadores, a

densidade de equilíbrio das presas decai linearmente com g. Por outro lado, h_2^* cresce com g quando os predadores estão presentes porque o pesticida também mata predadores.

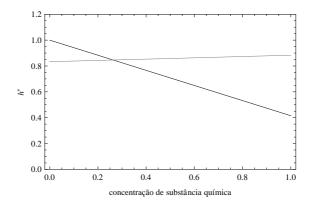


Figura 3.1: Densidade de equilíbrio de presas em função da concentração do pesticida para os parâmetros $r=1,9,\ b=1,2,\ \beta=0,1,\ \lambda=\epsilon=0$ e $\alpha=0,1$ na presença de predadores (curva cinza) e na ausência de predadores (curva preta).

A matriz Jacobiana do sistema calculada no ponto (h_1^*, p_1^*, c_1^*) é

$$J(h_1^*, p_1^*, c_1^*) = \begin{bmatrix} 1 - r + \frac{g}{1 - \beta} & -h_1^* & -h_1^* \\ 0 & bh_1^* \exp(-\alpha c_1^*) & 0 \\ 0 & 0 & \beta \end{bmatrix},$$

cujos autovalores são $\lambda_1 = 1 - r + \frac{g}{1 - \beta}$, $\lambda_2 = bh_1^* \exp(-\alpha c_1^*)$ e $\lambda_3 = \beta$. As condições $|\lambda_1| < 1$ e $|\lambda_3| < 1$ são automaticamente satisfeitas. A condição $|\lambda_2| < 1$, equivalente a

$$1 - \frac{1}{\beta} \exp\left(\frac{\alpha g}{1 - \beta}\right) < \frac{g}{r(1 - \beta)},$$

é a condição de estabilidade de (h_1^*, p_1^*, c_1^*) . Se a concentração de pesticida for suficientemente alta, os predadores vão à extinção.

As condições de estabilidade para (h_2^*, p_2^*, c_2^*) não podem ser obtidas analiticamente.

Apresentaremos gráficos da distribuição espacial das espécies bem como da substância química. Além disso, também apresentamos gráficos das populações totais em função do tempo. Nos gráficos da distribuição espacial usamos cores escuras (claras) para representar densidades altas (baixas).

3.3 Simulações

Consideramos um domínio bidimensional 30×30 sítios com condições de fronteiras absorventes, isto é, indivíduos que deixam o domínio são desconsiderados. No tempo inicial não há substância química.

Considerando a aplicação de pesticida constante em todos os sítios do domínio, dependendo dos parâmetros da dinâmica, a densidade de equilíbrio em cada sítio assumirá os valores do ponto (h_1^*, p_1^*, c_1^*) ou (h_2^*, p_2^*, c_2^*) .

Supomos que presas e predadores locomovem-se segundo a movimentação descrita no sistema (3.3) nos sítios em que há a presença da substância química e se movimentam segundo as equações (3.2) quando não há concentração do químico no sítio onde se encontram. A substância química, quando presente, se dispersa como descrito em (3.1). Ocorre então a fase de reação, e as equações (3.5) são aplicadas a todos os sítios do domínio.

Se $h_{i,j}^t > k$, isto é, se a densidade de presas for maior que o limiar de controle, então $g_{i,j}^t = 1$, caso contrário, $g_{i,j}^t = 0$.

Nas simulações utilizamos curva contínua para representar a densidade de presas, curva tracejada curta para densidades de predadores e curva tracejada longa para as concentrações de substância química. Além disso, só será lançada substância química para auxiliar no controle biológico de pragas quando a densidade de presas for maior do que o limiar de controle k.

Em todas as simulações fixamos os parâmetros da reação na região de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência, r=1,9 e b=1,2 e consideramos a distribuição inicial de presas em torno de sua densidade máxima na ausência de predadores e livre da substância química, isto é, em torno de $h_1^*=1$. Fixamos ainda, os coeficientes de difusão de presas $\mu_h=0.1$ e de predadores, $\mu_p=0.9$. Como o efeito residual (químico permanece biologicamente ativo) dos tratamentos inseticidas é pequeno, iniciando a perda do seu efeito aos 7 dias e perdendo o efeito em torno de 15 dias (Guedes et al., 2012), para a lagarta-da-soja, Anticarsia gemmatalis que apresenta um ciclo de vida de 30 a 45 dias, vamos fixar um valor pequeno de β , $\beta=0,1$.

3.3.1 Supondo $\alpha_1 = \alpha_2$

Consideramos inicialmente que a substância química provoca a morte de presas e de predadores com a mesma intensidade. Neste caso, os coeficientes de mortalidade das duas espécies devido ao pesticida são iguais, isto é, $\alpha_1 = \alpha_2$ e portanto, $\alpha = 1$.

Vamos supor que o vento é lento de modo que a fração do químico que é levada de um sítio para o outro é $\epsilon = 0, 1$. Da mesma forma, considerando que a difusão da substância é pequena, tomamos $\lambda = 0, 1$.

Efeitos da condição inicial dos predadores

Nesta sequência de simulações, vamos analisar os efeitos da densidade total de predadores inicialmente liberados no habitat sobre a dinâmica do sistema. Para tanto, vamos fixar a distribuição de presas em torno de sua densidade máxima na ausências dos predadores, isto é, em torno de $h_1^* = 1$ e então, desenvolvemos simulações considerando que os predadores são liberados, na densidade p_2^* , em 5% dos sítios, 50% dos sítios e 90% dos sítios, escolhidos ao acaso por meio de uma distribuição uniforme.

Os gráficos da Figura 3.2 apresentam as densidades totais de presas (Fig. 3.2(a)), de predadores (Fig. 3.2(b)) e de substância química (3.2(c)) em função do tempo. Além disso, representamos pelas curvas pretas o caso em que liberamos predadores em 5% dos sítios, pelas curvas cinza escuras o caso em que introduzimos predadores em 50% dos sítios e pelas curvas cinza claras o caso em que liberamos predadores em 90% dos sítios.

Observamos na Figura 3.2(a) que a população de presas tem um decrescimento devido à presença de predadores e da substância química que é aplicada ao sistema em concentração total constante para as tês distribuições iniciais dos predadores. A densidade total de presas é menor no caso em que liberamos predadores em 5% dos sítios.

Observando a Figura 3.2(b) vemos que quando liberamos predadores em um número menor de sítios, maior é o crescimento de sua população. No caso em que a distribuição inicial de predadores se concentra em 90% dos sítios, apesar da densidade total de predadores ser maior nos tempos iniciais, à medida que aumenta a concentração de substância química sua densidade cai.

A Figura 3.2(c) mostra que o caso em que a densidade total de predadores é menor, a concentração total de substância química é maior e consequentemente, a densidade total de presas é menor.

A Figura 3.3 ilustra as densidades de presas (curvas contínuas), predadores (curvas tracejadas curtas) e substância química (curvas tracejadas longas) na linha 15 para as diferentes distribuições iniciais de predadores. Podemos observar que em todos os casos, predadores se localizam em sítios com densidades baixas de presas e consequentemente com baixas concentrações de químico.

A Figura 3.4 ilustra a distribuição espacial das espécies e da substância para o caso em que são liberados predadores em 5% dos sítios do domínio. Obtivemos distribuições heterogêneas aproximadamente estáveis para presas, predadores e químico. Podemos ver que a aplicação da substância química (3.3(d)-(f)) nas regiões onde a densidade de presas é alta (Figura 3.4(a)-(c)) resultando em uma diminuição na densidade nestas mesmas regiões. Já regiões onde não foi aplicado pesticida a população de presas se reproduziu resultando em densidades maiores (Figura 3.4(g)-(i)). Além disso, vemos que predadores se acumulam em sítios onde há baixas densidades de presas e portanto baixas concentrações de químico (Figura 3.4(a)).

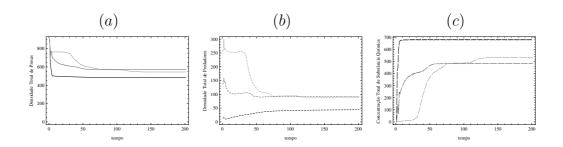


Figura 3.2: (a) Densidade total de presas; (b) Densidade total de predadores; (c) Densidade total de substância química. Escolhendo os parâmetros $r=1,9,\,b=1,2,\,\mu_h=0,1,\,\mu_p=0,9,\,\lambda=0,1,\,\epsilon=0,1,\,\beta=0,1$ e k=1 onde representamos predadores liberados em 5% dos sítios pelas curvas pretas, predadores inicialmente em 50% dos sítios pelas curvas cinzas escuras e para predadores inicialmente em 90% dos sítios curvas cinzas claras.

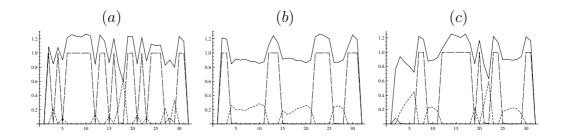


Figura 3.3: (a) Densidade total na linha 15 para predadores liberados em 5% dos sítios; (b) Densidade total na linha 15 com predadores liberados em 50% dos sítios; (c) Densidade total na linha 15 com predadores liberados em 90% dos sítios. Escolhendo os parâmetros $r=1,9,\,b=1,2,\,\mu_h=0,1,\,\mu_p=0,9,\,\lambda=0,1,\,\epsilon=0,1,\,\beta=0,1$ e k=1 para presas (curvas contínuas), predadores (curvas tracejadas curtas) e substância química (curva tracejada longa).

Os gráficos da Figura 3.5 iustram a distribuição espacial para o caso em que são liberados predadores em 50% dos sítios do domínio. Obtivemos distribuições espaciais heterogêneas aprximadamente estáveis para preas, predadores e substância química. Depois da aplicação do pesticida temos uma diminuição nas densidades em regiões onde antes havia altas densidades. Novamente os predadores se acumulam em regiões com baixas densidades de presas (Figura 3.3(b)).

A Figura 3.6 ilustra a distribuição espacial para o caso em que são liberados predadores em 90% dos sítios do domínio. Observamos inicialmente uma aplicação de pesticida somente em poucos sítios locaizados próximo à fronteira. Com a reprodução e o crescimento da população de presas essa aplicação é feita em um número maior de sítios o que acaba levando a uma diminuição da população de predadores e consequentemente, à necessidade de aplicação de químico em áreas maiores. Maiores densidades de predadores continuam sendo em regiões de baixa densidade de presas apesar de termos um número menor de sítios com presença de predadores (Figura 3.3(c)).

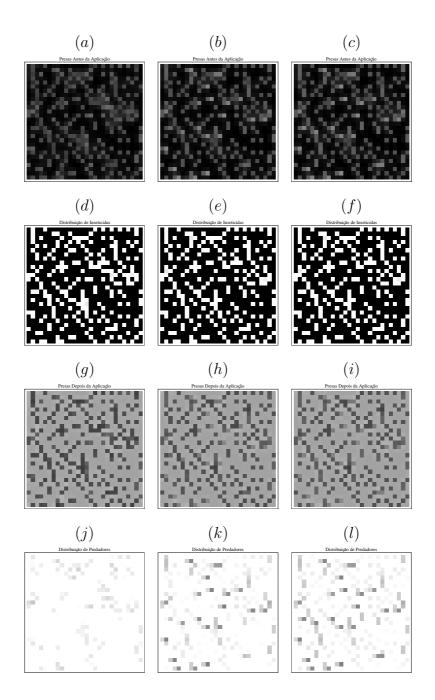


Figura 3.4: (a) - (c) Distribuição espacial de presas antes da aplicação do pesticida; (d) - (f) Distribuição espacial de substância química; (g) - (i) Distribuição espacial de presas depois da aplicação do pesticida e (j) - (l) Distribuição espacial de predadores. Os parâmetros utilizados foram $r = 1, 9, b = 1, 2, \mu_h = 0, 1, \mu_p = 0, 9, \lambda = 0, 1, \epsilon = 0, 1, \beta = 0, 1$ e k = 1 com distribuição inicial de predadores em 5% dos sítios. Os gráficos da primeira coluna referem-se à iteração 5, os da segunda coluna correspondem a iteração 10 enquanto que na terceira coluna representamos a iteração 100.

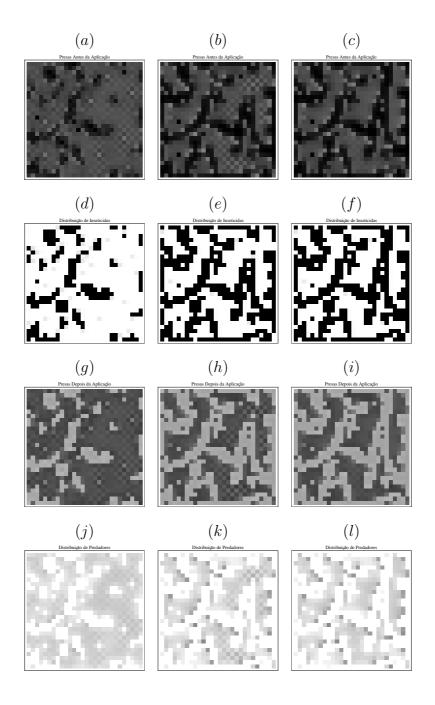


Figura 3.5: (a) - (c) Distribuição espacial de presas antes da aplicação do pesticida; (d) - (f) Distribuição espacial de substância química; (g) - (i) Distribuição espacial de presas depois da aplicação do pesticida e (j) - (l) Distribuição espacial de predadores. Os parâmetros utilizados foram $r = 1, 9, b = 1, 2, \mu_h = 0, 1, \mu_p = 0, 9, \lambda = 0, 1, \epsilon = 0, 1, \beta = 0, 1$ e k = 1 com distribuição inicial de predadores em 50% dos sítios. Os gráficos da primeira coluna referem-se à iteração 5, os da segunda coluna correspondem à iteração 10 enquanto que na terceira coluna representamos a iteração 100.

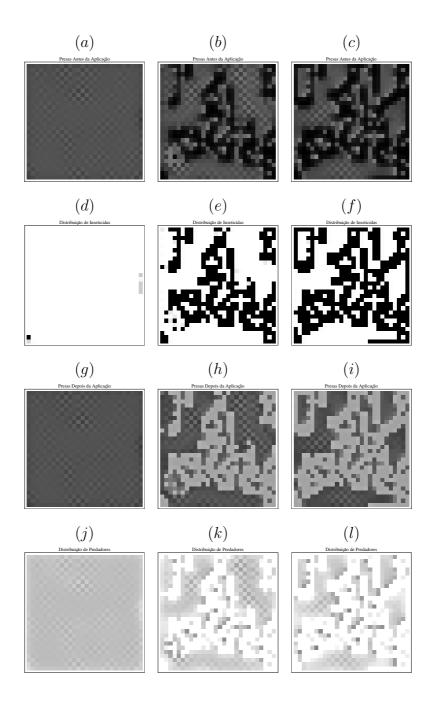


Figura 3.6: (a) - (c) Distribuição espacial de presas antes da aplicação do pesticida; (d) - (f) Distribuição espacial de substância química; (g) - (i) Distribuição espacial de presas depois da aplicação do pesticida e (j) - (l) Distribuição espacial de predadores. Os parâmetros utilizados foram $r = 1, 9, b = 1, 2, \mu_h = 0, 1, \mu_p = 0, 9, \lambda = 0, 1, \epsilon = 0, 1, \beta = 0, 1$ e k = 1 com distribuição inicial de predadores em 90% dos sítios. Os gráficos da primeira coluna referem-se à iteração 5, os da segunda coluna correspondem à iteração 10 enquanto que na terceira coluna representamos a iteração 100.

Efeitos do limiar de controle

Vamos analisar agora, os efeitos do valor do limiar de controle sobre a dinâmica do sistema.

Consideramos a distribuição inicial de predadores igual à densidade de equilíbrio de coexistência das espécies, p_2^* , em 50% dos sítios do domínio escolhidos ao acaso. Fixamos os parâmeros $\mu_h = 0, 1, \ \mu_p = 0, 9, \ \lambda = 0, 1, \ \epsilon = 0, 1$ e variamos o limiar de controle de pragas.

A Figura 3.7 ilustra as densidades totais de presas (curva contínua), de predadores (curva tracejada curta) e de substância química (curva tracejada longa) para diferentes limiares de controle considerados. Como esperado, quanto menor o limiar de controle, maior é a concentração de pesticida necessária para manter o controle e consequentemente, menor é a densidade total de predadores. Além disso, quanto menor o limiar de controle, menor é a densidade total de presas resultante.

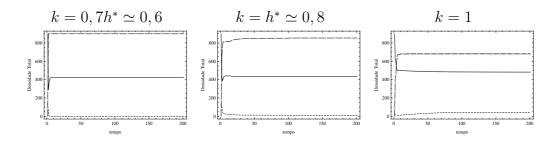


Figura 3.7: Densidade total de presas (curva contínua), predadores (curva tracejada curta) e substância química (curva tracejada longa). Utilizamos os parâmetros r=1,9,b=1,2, $\mu_h=0,1,$ $\mu_p=0,9,$ $\lambda=0,1,$ $\epsilon=0,1,$ $\beta=0,1$ e variamos o limiar de controle k. Além disso, consideramos uma distribuição inicial de predadores em 50% dos sítios do domínio.

Na Figura 3.8 ilustramos as distribuições espaciais de presas antes da aplicação do químico ((a)-(c)), presas após a aplicação ((g)-(i)), de substância química ((d)-(f)) e de predadores ((j)-(l)), na iteração 100. Observamos que quanto menor o limiar de controle, maior o número de regiões onde é feita aplicação do químico. Quando $k=0.7h^*$, temos homogeneidade espacial indicando que o químico é aplicado em todo o domínio. Quando $k=h^*$ e k=1, a distribuição espacial é heterogênea aproximadamente estável.

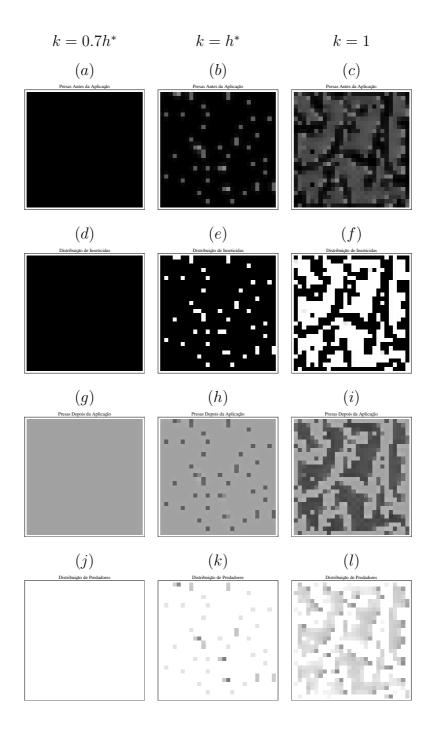


Figura 3.8: (a)-(c) Distribuição espacial de presas antes da aplicação do pesticida; (d)-(f) Distribuição espacial de substância química; (g)-(i) Distribuição espacial de presas depois da aplicação do pesticida e (j)-(l) Distribuição espacial de predadores, na iteração 100. Utilizamos os parâmetros $r=1,9,\ b=1,2,\ \mu_h=0,1,\ \mu_p=0,9,\ \lambda=0,1,$ $\epsilon=0,1,\ \beta=0,1$ e variamos o limiar de controle k.

Consideramos agora, parâmetros de reação na região de ciclos limites, isto é, a=1,1

e b = 2,5 e variamos o limiar de controle k. Observando a Figura 3.9, podemos ver que a coexistência das espécies somente é possível quando k = 1. Além disso, quanto menor (maior) o limiar de controle, menor (maior) é a densidade de equilíbrio de presas e maior (menor) a concentração de pesticida necessária para o controle da praga.

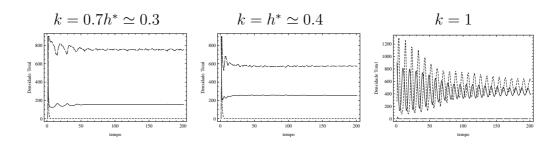


Figura 3.9: Densidade total de presas (curva contínua), predadores (curva tracejada curta) e substância química (curva tracejada longa). Utilizamos os parâmetros r=1,1,b=2,5, $\mu_h=0,1,~\mu_p=0,9,~\lambda=0,1,~\epsilon=0,1,~\beta=0,1$ e variando o limiar de controle k.

Na Figura 3.10 ilustramos as distribuições espaciais de presas antes da aplicação do pesticida ((a)-(c)), de substância química ((d)-(f)), de presas após a aplicação do pesticida (g)-(i)) e de predadores ((j)-(l)). Observamos que no caso em que k=1, a presença de químico é nula depois de 100 iterações o que indica que após a aplicação inicial do químico, não é mais necessário re-aplicações. Nos demais casos, a distribuição espacial é heterogênea. Quando $k=0,7h^*$, os predadores vão à extinção e portanto a concentração de substância química necessária para o controle é grande.

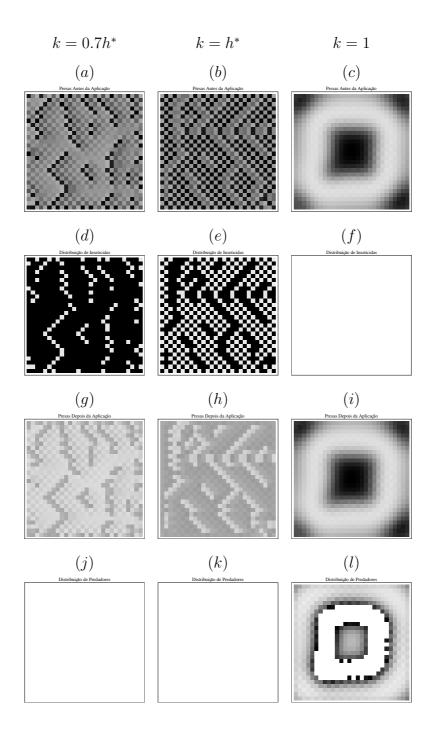


Figura 3.10: (a)-(c) Distribuição espacial de presas antes da aplicação do pesticida; (d)-(f) Distribuição espacial de substância química; (g)-(i) Distribuição espacial de presas depois da aplicação do pesticida e (j)-(l) Distribuição espacial de predadores. Utilizamos os parâmetros $r=1,1,\,b=2,5,\,\mu_h=0,1,\,\mu_p=0,9,\,\lambda=0,1,\,\epsilon=0,1,\,\beta=0,1$ e variamos o limiar de controle k.

Efeitos da variação na intensidade do vento

Vamos desenvolver simulações com o intuito de analisar os efeitos do vento sobre a dinâmica espaço-temporal do sistema.

Fixamos os parâmetros r=1,9 e b=1,2, além da fração de indivíduos que abandona o sítio $\mu_h=0,1$ para presas e $\mu_p=0,9$ para predadores, o limiar de controle k=1 e o coeficiente de difusão da substância química $\lambda=0.1$. Realizamos simulações para a intensidade do vento, $\epsilon=0,1$ e $\epsilon=0,6$.

Na Figura 3.11 ilustramos as densidades populacionais para presas e predadores e a concentração total de substância química quando $\epsilon = 0.1$ e quando $\epsilon = 0.6$. Quando a intensidade do vento é maior, os predadores vão à extinção. Devido ao espalhamento maior de pesticida e extinção de predadores quando $\epsilon = 0, 6$, é necessário reaplicações do químico o que faz com que a população de presas sofra um decrescimento maior.

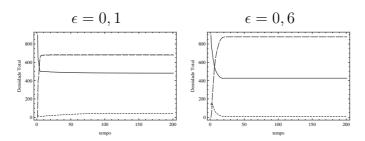


Figura 3.11: Densidade total de presas (curva contínua), predadores (curva tracejada curta) e substância química (curva tracejada longa) para os parâmetros $r=1,9,\,b=1,2,$ $\mu_h=0,1,\,\mu_p=0,9,\,\lambda=0,1,\,\beta=0,1,\,k=1$ e intensidade do vento $\epsilon=0,1$ e $\epsilon=0,6$.

As Figuras 3.12 e 3.13 ilustram as distribuições espaciais de presas antes da aplicação do químico ((a)-(c)), substância química ((d)-(f)), de presas após a aplicação do químico ((g)-(i)) e de predadores ((j)-(l)) para $\epsilon=0,1$ e $\epsilon=0,6$, respectivamente. Observamos distribuições espaciais heterogêneas para todas as espécies. No caso em que a intensidade do vento é maior, vemos um espalhamento mais rápido da substância química.

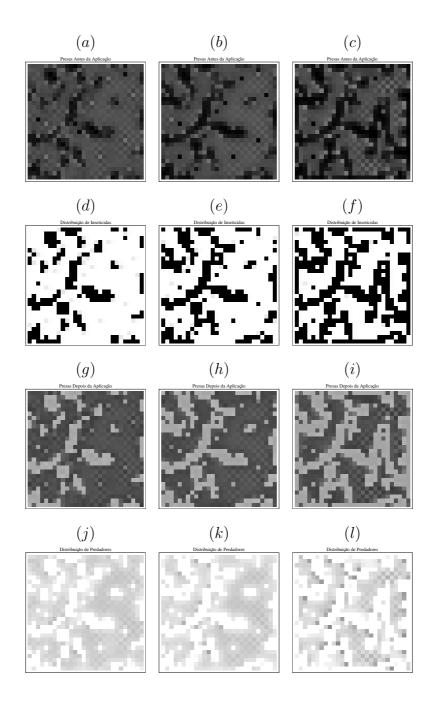


Figura 3.12: (a)-(c) Distribuição espacial de presas antes da aplicação do pesticida; (d)-(f) Distribuição espacial de substância química; (g)-(i) Distribuição espacial de presas depois da aplicação do pesticida para os parâmetros $r=1,9,\,b=1,2,\,\mu_h=0,1,\,\mu_p=0,9,\,\lambda=0,1,\,\epsilon=0,1,\,\beta=0,1$ e k=1. Na primeira coluna representamos a iteração 5, na segunda coluna, a iteração 10 e na terceira coluna, a iteração 50

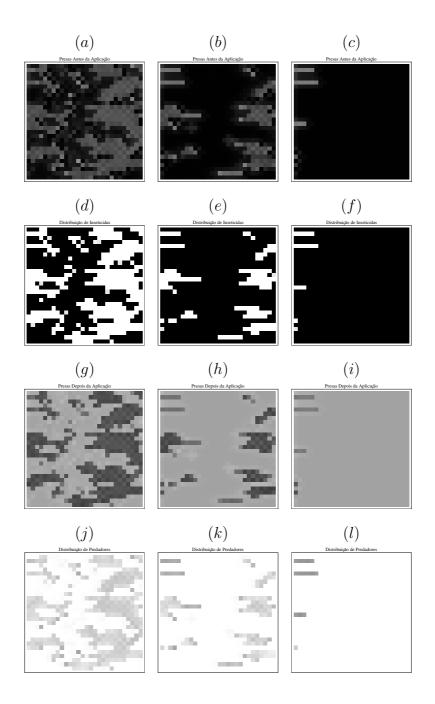


Figura 3.13: (a)-(c) Distribuição espacial de presas antes da aplicação do pesticida; (d)-(f) Distribuição espacial de substância química; (g)-(i) Distribuição espacial de presas depois da aplicação do pesticida para os parâmetros $r=1,9,\,b=1,2,\,\mu_h=0,1,\,\mu_p=0,9,\,\lambda=0,1,\,\epsilon=0,6,\,\beta=0,1$ e k=1. Na primeira coluna representamos a iteração 5, na segunda coluna, a iteração 10 e na terceira coluna , a iteração 50

3.3.2 Efeito da mortalidade seletiva do químico

Há também produtos químicos utilizados para o controle de pragas que apresentam um coeficiente de mortalidade maior para as pragas do que para seus inimigos naturais ou ainda, produtos que sejam mortais somente para as presas. Assim, vamos realizar simulações para analisar o efeito da mortalidade seletiva do químico na dinâmica do sistema presa-predador.

Consideramos a distribuição inicial de presas em torno de sua densidade máxima na ausências dos predadores, isto é, em torno de $h_1^*=1$. A distribuição inicial de predadores é igual à densidade de equilíbrio de coexistência das espécies, p_2^* , em 50% dos sítios do domínio escolhidos ao acaso. Tomamos os parâmetros dentro da região de ciclos de período 2 para presas, r=2,5 e b=1,1. Neste caso, nosso objetivo é aumentar a coexistência entre presas e predadores para facilitar o controle biológico e, portanto, diminuir a concentração de químico necessária para o controle da praga. Utilizamos $\mu_h=0,1,\,\mu_p=0,9,\,\lambda=0,1,\,\epsilon=0,1,\,\beta=0,1,k=h^*$ e $\alpha=0$.

Consideramos que o coeficiente de mortalidade dos predadores seja nulo a fim de simular o caso em que o químico mata somente as presas. Observando a Figura 3.14, vemos um aumento na densidade total de predadores e um decrescimo na concentração total de químico. Porém, a densidade total de presas continua aproximadamente a mesma. Logo, se consideramos o controle biológico, será necessária uma concentração menor de substância química para o controle da praga.

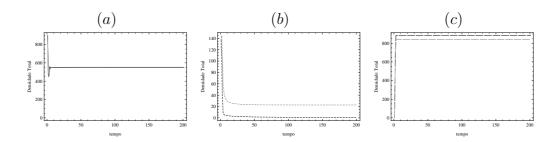


Figura 3.14: (a) Densidade total de presas; (b) Densidade total de predadores e (c) Concentração total de substância química para os parâmetros $r=2,5,\ b=1,1,\ \mu_h=0,1,$ $\mu_p=0,9,\ \lambda=0,1,\ \beta=0,1,\ k=h^*.$ Consideramos $\alpha=1$ (cruva preta) e $\alpha=0$ (curva cinza).

A Figura 3.15 ilustra as distribuições espaciais de presas antes da aplicação do químico

((a)-(c)), de presas após a aplicação do químico ((g)-(i)), de substância química ((d)-(f)) e de predadores ((j)-(l)) quando a mortalidade de ambas as espécies é a mesma. Vemos distribuições espaciais heterogêneas aproximadamente estáveis. Neste caso, a densidade total de predadores é muito pequena.

A Figura 3.16 ilustra as distribuições espaciais de presas antes da aplicação do químico ((a)-(c)), de presas após a aplicação do químico ((g)-(i)), de substância química ((d)-(f)) e de predadores ((j)-(l)) considerando a mortalidade seletiva do químico. Vemos distribuições espaciais heterogêneas aproximadamente estáveis. Neste caso, a densidade total de predadores cresce e consequentemente, a concentração total de químico é menor.

Na Figura 3.17, ilustramos as densidades totais de presas (curva contínua), predadores (curva tracejada curta) e concentração total de substância química (curva tracejada longa) quando a aplicação de pesticida é c(i,j)=0.1. Observamos que a coexistência de presas e predadores pode ser resultado de aplicações de menores concentrações de pesticida. Visto que no caso em que a concentração de químico aplicado era c(i,j)=1 havíamos a extinção dos predadores.

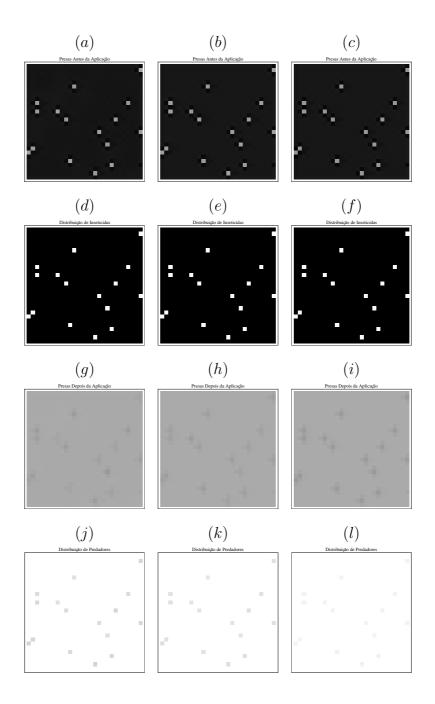


Figura 3.15: (a)-(c) Distribuição espacial de presas antes da aplicação do pesticida; (d)-(f) Distribuição espacial de substância química; (g)-(i) Distribuição espacial de presas depois da aplicação do pesticida para os parâmetros $r=2,5,\,b=1,1,\,\mu_h=0,1,\,\mu_p=0,9,\,\lambda=0,1,\,\epsilon=0,6,\,\beta=0,1$, $k=h^*$ e $\alpha=1$. Na primeira coluna representamos a iteração 5, na segunda coluna, a iteração 10 e na terceira coluna , a iteração 50

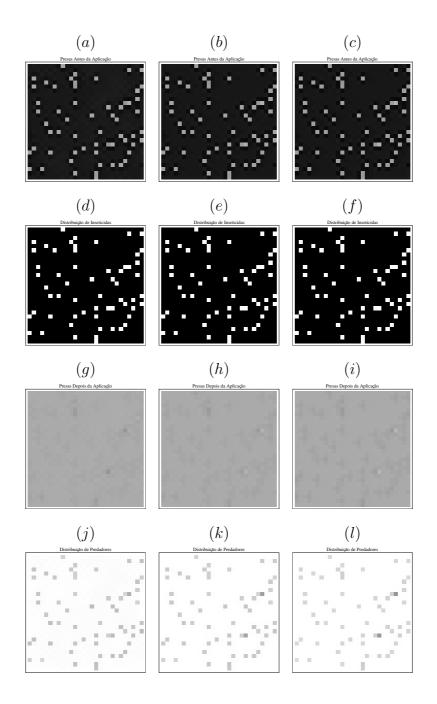


Figura 3.16: (a)-(c) Distribuição espacial de presas antes da aplicação do pesticida; (d)-(f) Distribuição espacial de substância química; (g)-(i) Distribuição espacial de presas depois da aplicação do pesticida para os parâmetros $r=2,5,\,b=1,1,\,\mu_h=0,1,\,\mu_p=0,9,\,\lambda=0,1,\,\epsilon=0,6,\,\beta=0,1,\,k=h^*$ e $\alpha=0$. Na primeira columa representamos a iteração 5, na segunda columa, a iteração 10 e na terceira columa, a iteração 50

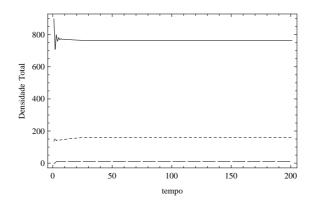


Figura 3.17: Densidade total de presas (curva contínua), predadores (curva tracejada curta) e substância química (curva tracejada longa) para os parâmetros $r=1,9,\,b=1,2,$ $\mu_h=0,1,\,\mu_p=0,9,\,\beta=0,1,\,k=0.7h^*,\,\lambda=\epsilon=0$ e $\alpha=0,1.$

3.4 Conclusões

As simulações desenvolvidas neste capítulo mostram que a presença de substância química pode causar mudanças relevantes na dinâmica do modelo presa-predador.

Diferentes distribuições iniciais de predadores podem facilitar a coexistência entre presas e predadores. Além disso, como os predadores contribuem para o controle da praga, diminuem as concentrações de substância química necessária no processo (Figura 3.2).

Quanto menor o limiar de controle considerado, maior é a concentração de substância química necessária para o controle de pragas e mais rapidamente os predadores vão à extinção. Além disso, esse aumento na concentração de pesticida pode diminuir as densidades de equilíbrio de presas e dificultar a coexistência com seus inimigos naturais (Figuras 3.7 e 3.9).

Quando aumentamos a intensidade do vento nas simulações feitas, observamos um maior espalhamento da substância química de modo que um maior número de sítios do domínio são atingidos pelo químico (Figura 3.13). Dessa forma, os predadores vão à extinção e a densidade de presas no equilíbrio diminui (Figura 3.11).

Considerando diferentes coeficientes de mortalidade de presas e predadores pela ação do químico, a coexistência das espécies é facilitada e assim, a concentração de substância química necessária para o controle é menor (Figura 3.14). Temos ainda que a coexistência

de presas e predadores pode ser resultado de aplicação de menores concentrações de substância química (Figura 3.17).

Conclusões Gerais

Neste trabalho propomos um modelo do tipo Redes de Mapas Acoplados para estudar um sistema discreto presa-predador espacialmente distribuído para analisar duas estratégias alternativas de controle de pragas: controle biológico e controle biológico associado ao uso racional de pesticidas. Para o controle biológico consideramos a perseguição e evasão de uma espécie em relação à outra. Isto é, assumimos um comportamento de taxia dos predadores em relação às presas e um comportamento de taxia negativa das presas em relação aos predadores. Propomos diferentes esquemas de movimentação para representar a taxia local (quando os indivíduos realizam prospecção na posição em que se encontram) e taxia quase-local (quando a prospecção se dá em uma vizinhança do sítio original dos indivíduos) e analisamos seu efeito sobre a dinâmica do sistema.

Para o controle biológico associado ao uso racional e planejado de um pesticida, a substância química é utilizada apenas quando a densidade de presas atinge o limiar de controle.

Em todo trabalho, assumimos que presas apresentam um crescimento de Ricker e resposta funcional de Holling tipo I. Os predadores, por sua vez, dependem exclusivamente das presas de forma que, na ausência das presas vão à extinção.

As previsões dos modelos presa-predador discretos espacialmente distribuídos podem ser drasticamente alteradas pelo esquema de movimentação considerado. A dinâmica espaço-temporal do sistema estudado depende fortemente da escolha dos parâmetros da dinâmica e da movimentação. Como não é possível uma exploração numérica em todo o espaço dos parâmetros, consideramos valores dentro e fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência da dinâmica local.

A taxia local pode promover quedas, aumentos ou oscilações nas densidades populacionais das espécies dependendo dos parâmetros considerados. Além disso, diferentes padrões espaciais podem ser observados.

A taxia quase-local também pode causar diferenças significativas nas distribuições espaciais das espécies, podendo ser obtidos diferentes padrões espaciais para os mesmos parâmetros, dependendo da movimentação considerada. A prospecção quase-local pode promover oscilações de grandes ou pequenas amplitudes para as densidades populacionais de ambas as espécies. Para predadores, pode ainda promover picos ou extinção.

Em termos de sobrevivência das espécies, obtivemos diferentes resultados dependendo da estratégia considerada. A coexistência pode ser possível apenas para a movimentação por taxia quase-local para alguns parâmetros.

Para o modelo presa-predador-pesticida, as simulações desenvolvidas mostram que diferentes condições iniciais para os predadores podem promover a coexistência das espécies bem como diminuir as concentrações de substância química aplicadas ao sistema. Além disso, podem promover diferentes padrões espaciais.

À medida que diminuímos o limiar de controle, isto é, diminuímos a densidade de presas a partir da qual a aplicação da substância química é necessária, observamos que a mortalidade de presas é maior e, em consequência disso, ocorre a extinção de predadores. Por outro lado, a concentração de inseticida necessária para o controle eficiente da praga é cada vez maior.

Concluímos, portanto, que o uso racional e planejado de pesticidas pode ter um papel fundamental no controle de pragas. A partir de nossos resultados vemos que é necessário ter um profundo conhecimento do comportamento de prospecção de presas e predadores e de todas as características favoráveis ou desfavoráveis quanto ao uso de um pesticida para que a aplicação desta substância química seja feita de forma adequada de modo que os danos causados sejam os mínimos possíveis.

Apesar do modelo presa-predador-pesticida estudado aqui ser bastante simples, ele pode ser facilmente modificado para analisar diferentes estratégias como uso integrado de repelentes e movimentação não local das espécies na fuga da substância química. As ideias desenvolvidas neste trabalho podem ser usadas para uma melhor aplicação de pesticidas nas lavouras ou para um controle biológico mais eficaz.

Dados os riscos de trabalho com pesticidas em modelos reais (os testes de campo), as simulações antes dos ensaios de campo podem economizar tempo, recursos e causar menor impacto ambiental.

Referências Bibliográficas

- [1] ALLEN, L. J. S. An Introduction to Mathematical Biology. Pearson Education, New Jersey, 2007.
- [2] BEDDINGTON, J.R., FREE, C.A., LAWTON, J. H.. Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. Nature 225, v. 58-60, 1975.
- [3] COMINS, H. N., HASSEL, M. P., MAY, R. M.. The Spatial Dynamics of Host-Parasitoid Systems. Journal of Animal Ecology 61, p.735-748, 1992.
- [4] EDELSTEIN-KESHET, L.. Mathematical Models in Biology. McGraw-Hill, New York, 1988.
- [5] GUEDES, J. V. C., MAZIERO, H., Tecnologia de Aplicações de Inseticidas. In: ANTUNIASSI, V. R., BOLLER, W. (orgs) Tecnologia de Aplicação para culturas Anuais. Aldeia Norte Botucatu. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, v. 330, p. 175-190, 1990.
- [6] GUEDES, J. V. C., FIORIN, R. A., STÜRMER, G. R., DAL PRÁ, E., PERINI, C. R., BIGOLIN, M., Sistemas de aplicação e inseticidas no controle de Anticarsia Gemmatalis na soja. Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental v.16, n.8, p. 910–914, 2012.
- [7] HOLMES, E. E., LEWIS, M. A., BANKS, J. E., VEIT, R. R.. Partial Differential Equations in Ecology: Spatial Interactions and Population Dynamics. Ecology 75 (1), p. 17-29, 1994.
- [8] HASSEL, M. P., COMINS, N. H. and MAY, R. M. Spatial Structure and Chaos in Insect Population Dynamics. Nature, 353, p. 248-255, 1991.

- [9] KANEKO, K. Periodicic-Doubling of Kink-Antikink Patterns, Quasiperiodicity in Antiferro-Like Structures and Spatial Intermittency in Coupled Logistic Lattice. Progress of Theoretical Physics 72, p. 480-486, 1984.
- [10] KELLER, E. F., SEGEL, L. A. Models for chemotaxis. Journal Theoretical Biology, v. 30, p. 225-234, 1971.
- [11] KOT, M..Elements of Mathematical Ecology. Cambridge University Press, Cambridge, 2001.
- [12] MISTRO, D. C.. Modelos para Dispersão de Abelhas Africanizadas: Um Zoom Matemático. 1998, 172f. Tese de Doutorado, Matemática Aplicada - Instituto de Matemática, Estátistica e Computação Científica, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1998.
- [13] MURRAY, J. D.: Mathematical Biology. Springer-Verlag, Berlin, 1989.
- [14] NORRIS,R. F., CASWELL-CHEN, E.P. and KOGAN, M.. Concepts in integrated pest management. Pearson Education, New Jersey, 586p, 2003.
- [15] OLIVEIRA, L. J., GARCIA, A. M., HOFFMANN-CAMPO, C. B., GOMES-SOSA, D. R., FARIAS, J. R. B., CORSO, I. C..Coró-da-soja *Phyllophaga cuyabana*. Londrina, 1997. 30p. (EMBRAPA-CNPSo. Circular Técnica, 20).
- [16] PARIGI, A. R.. Modelos de Redes de Mapas Acoplados para interações Herbívoro-Predador. Dissertação de Mestrado, Matemática Aplicada. Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2013.
- [17] PARRA, J. R. P., COSTA, V. A., PINTO, A. S.. Insetos Parasitóides. Ciência & Ambiente/ Universidade Federal de Santa Maria. Santa Maria- v. 1, 43, p. 19-37, 2011.
- [18] PARRA, J. R. P., BOTELHO, P. S. M., CORRÊA-FERREIRA, B. S. e BENTO, J. M. S.. Controle biológico no Brasil: parasitóides e predadores. São Paulo: Manole, p. 409-425, 2002.
- [19] RODRIGUES, L. A. D.. O Acaso e a Decisão: Modelos Matemáticos para Dispersão Populacional. Tese de Doutorado, Matemática Aplicada Instituto de

- Matemática, Estátistica e Computação Científica, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1998.
- [20] RODRIGUES, L. A. D.. Modelos Discretos de Reação-Difusão em Dinâmica de Populações. In: Notas y resúmenes I - CPMPA, p. 174-197, 2011.
- [21] RODRIGUES, L. A. D., MISTRO, D. C..Modelos Discretos Espacialmente Distribuídos em Dinâmica Populacional. XIV Congresso Latino-Americano de Biomatemática, Campinas-Brasil, 2007.
- [22] RODRIGUES, L. A. D., VARRIALE, M. C., GODOY, W.A.C., MISTRO, D.C.. Spatiotemporal dynamics of an insect population in response to Chemical substances. Ecological Complexity 358, p. 51-58, 2012.
- [23] RODRIGUES, L. A. D., VARRIALE, M. C., GODOY, W. C. and MISTRO, D. C.Coupled Map Lattice model for insects and spreadable substances. In: GODOY, W.A.C., FERREIRA, C.P., editors. Ecological Modelling Applied to Entomology. Berlin: springer (in press).
- [24] ROZENSWEIG, M.L., MACARTHUR, R.H.. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. American Naturalist 97, p. 209-223, 1963.
- [25] SEGEL, L. A.. Taxes in Cellular Ecology. Lect. Notes Biomath., v. 54, p. 407-424, 1984.
- [26] SILVEIRA, P. A.. Perseguição e Fuga em Modelos Presa-Predador. Dissertação de Mestrado. Matemática Aplicada. Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2010.
- [27] SILVEIRA NETO, S., NAKANO, O., BARDIN, D., VILLA NOVA, N. A.. Manual de ecologia de insetos. Livro Ceres, Piracicaba, SP, 420p, 1976.
- [28] SOLÉ, R. and BASCOMPTE, J.. Self-Organization in Complex Ecosystems. Princeton University Press, 2006.
- [29] SOIÉ, R. and VALLS, J..Order and Caos in a Two-Dimensional Lotka-Volterra Coupled Map Lattice. Physics Letters, A153, p. 330-336, 1991.

- [30] STROGATZ, S. H. Nonlinear dynamics and caos: with applications to physics, biology, chemistry and engineering. Perseus Books. United States, 1994.
- [31] TRACKER, J. R. M. An Introduction to Arthropod Pest Control. Cambridge University Press, Cambridge, 2002.