

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

# **Bifurcação de Turing-Hopf em um Sistema Presa-Predador**

**CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM MATEMÁTICA**

**Luiz Eduardo Rosa Farias**

Mestrado em Matemática - Santa Maria - RS

**Orientador: Prof. Dr. João Paulo Lukaszczyk**

**Coorientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Diomar Cristina Mistro**

# Bifurcação de Turing-Hopf em um Sistema Presa-Predador

Este exemplar corresponde à redação final da dissertação devidamente corrigida e defendida por **Luiz Eduardo Rosa Farias** e aprovada pela comissão julgadora.

Santa Maria, RS, 4 de abril de 2012.

---

**Prof. Dr. João Paulo Lukaszczyk.**  
Orientador

---

**Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Diomar Cristina Mistro.**  
Coorientadora

---

**Prof. Dr. Mario Rocha Retamoso.**

## **Banca examinadora:**

Prof. Dr. João Paulo Lukaszczyk

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Diomar Cristina Mistro

Prof. Dr. Mario Rocha Retamoso

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

*“Dedico este trabalho à minha esposa Marta e minha filha Évelin, minhas fontes de inspiração e alegria”*

# Agradecimentos

Agradeço inicialmente a Deus, por me iluminar com muita saúde e determinação para que, dia após dia, conseguisse alçar perna de madrugada, para uma jornada de estudos, antes de ir para o trabalho.

Agradeço à minha esposa Marta, pelo amor e pela compreensão das muitas horas de introspecção e ausência que foram necessárias para confecção deste trabalho, à minha filha Évelin, que, com seu constante sorriso, faz qualquer coisa no mundo valer a pena, à minha família, por ser um porto seguro, com um enorme calor humano, pronto para aliviar qualquer dificuldade.

Agradeço ao professor João Paulo Lukaszczyk pela dedicação e competência na orientação deste trabalho, à professora Diomar Cristina Mistro e ao professor Luiz Alberto Dias Rodriguez, pelo incentivo e pelo exemplo e ao Departamento de Matemática e à Coordenação do Mestrado em Matemática pela formação e pelo apoio.

Agradeço aos meus colegas de trabalho Hélio e Paulo pela mão amiga em todos os momentos deste caminho e a todos os meus amigos pelo incentivo durante esta jornada.

# Resumo

Neste trabalho estudamos um sistema presa-predador generalizado, num domínio espacial, sob o aspecto de formação de bifurcações. Regiões de parâmetros onde bifurcações transcritical, de Hopf e de Turing aparecem são apresentadas, assim como alguns padrões espaciais que surgem para parâmetros específicos na região de Turing também são mostrados.

Palavras-chave: presa-predador; bifurcações; padrões espaciais.

# Abstract

In this work we studying a generalized predator-prey system in a spatial domain, in terms of formation. We show parameter, regions where transcritical, Hopf and Turing bifurcations appear are presented, and also some spatial patterns that arise for specific parameters in the Turing region are also shown.

Keywords: predator-prey, bifurcations, spatial patterns.

# Sumário

<b>Introdução</b>	<b>1</b>
<b>1 Resultados Preliminares</b>	<b>3</b>
1.1 Plano de Fase e Análise de Estabilidade . . . . .	3
1.2 Bifurcações . . . . .	5
<b>2 Estabilidade do Sistema Presa-Predador</b>	<b>20</b>
2.1 Descrição do Modelo Generalizado . . . . .	20
2.2 Linearização . . . . .	21
2.3 Estabilidade . . . . .	25
2.4 Parâmetros . . . . .	27
2.5 A relação das instabilidades de Turing com outras bifurcações . . . . .	35
<b>3 Modelo de Rosenzweig-McArthur</b>	<b>43</b>
3.1 Descrição do Modelo . . . . .	43
3.2 Linearização e Estabilidade . . . . .	44
3.3 Padrões Resultantes . . . . .	48
<b>Referências Bibliográficas</b>	<b>50</b>

# Introdução

O presente trabalho destina-se a um estudo da estabilidade, bifurcações e formação de padrões espaciais na distribuição dos indivíduos, em sistemas presa-predador.

Na natureza, a interação entre espécies é um fato normal e necessário tanto para a sobrevivência de algumas, quanto para o controle de outras. Assim, estudar o comportamento de espécies que interagem e a maneira como reagem à influência de outra espécie em seu crescimento populacional pode ser muito interessante para diversas áreas da ciência, sobretudo, para a ecologia, biologia, agronomia, zootecnia, entre outras.

Mas para que esta interação seja estudada de maneira mais dinâmica e sem a necessidade de grandes intervalos de tempo para conhecimento de resultados e projeções de comportamento, o uso de uma ferramenta matemática foi primordial, que é a modelagem. Inicialmente com Malthus (1798), que apresentou um modelo simplificado para crescimento populacional, passando por Volterra (1926), com o primeiro modelo para interações entre espécies, e diversos outros que surgiram desde então.

Um tipo de interação, em especial, que vem sendo estudado com maior afinco devido à importância que apresenta no desenvolvimento das espécies, é a predação. Assim, os modelos presa-predador têm sido motivo de diversos estudos neste último meio século, veja [14]. Nestes estudos, pode-se perceber que a distribuição espacial de indivíduos, recebe influência da disponibilidade de nutrientes, bem como das interações entre espécies e da migração, entre outros. A distribuição espacial de indivíduos pode apresentar diversos regimes, como estados estacionários, oscilações ou caos. Ao supor que os indivíduos procuram alimentos de maneira aleatória, sabemos que este comportamento leva a uma descrição via equação de difusão. Este comportamento, conforme Turing (1952), sob certas condições, pode produzir instabilidades das quais, surgem padrões espaciais estacionários.

Bifurcações ocorrem quando uma pequena alteração nos valores de parâmetro do sistema provoca uma alteração súbita no seu comportamento. Como os modelos que estudaremos utilizam EDP's, vamos elucidar de que forma ocorrem algumas bifurcações, como a bifurcação transcítica, a bifurcação de Hopf e a de Turing, além de calcular os pontos onde estas bifurcações colidem e formam bifurcações de codimensão 2.

Uma região compreendida entre as bifurcações de Turing, Hopf e transcítica, denominada em [2] de espaço de Turing, será estudada em maiores detalhes baseada em resultados apresentados em [2], como a finalidade de descrever locais de surgimento de determinados padrões de distribuição espacial de indivíduos.



Este trabalho será dividido em quatro capítulos, a seguir, onde veremos alguns conceitos preliminares importantes. Em seguida o comportamento de um sistema presa-predador generalizado, o modelo de Rosenzweig-McArthur e por ultimo faremos uma análise de resultados.

No capítulo 1, abordaremos alguns conceitos matemáticos necessários para nossos estudos posteriores, incluindo a análise de estabilidade para em um sistema de EDO's, além de abordar o surgimento de algumas bifurcações importantes que serão utilizadas nos capítulos 2 e 3. A bifurcação transcítica, a bifurcação de Hopf , as instabilidades de Turing e a decorrente bifurcação, terão uma maior atenção, neste capítulo, já que as outras bifurcações não serão utilizadas nos capítulos posteriores.

No capítulo 2 estudaremos um modelo presa-predador generalizado, que tem a difusão como mecanismo de movimento.

Faremos a linearização do modelo, vamos definir parâmetros e calcular condições para o surgimento de bifurcações, além de relacionarmos as instabilidades de Turing com as bifurcações de Hopf e transcítica, ilustrando através de gráficos a influência dos parâmetros sobre o sistema.

No capítulo 3, ao contrário de usarmos um modelo generalizado, como o do capítulo 2, vamos usar o modelo clássico de Rosenzweig-McArthur, fazendo a linearização, definição de parâmetros e análise de comportamento da solução do modelo. Por último, vamos fazer a discussão dos resultados obtidos nos capítulos 2 e 3 e analisar o comportamento do sistema para dados de [2].

# Capítulo 1

## Resultados Preliminares

### 1.1 Plano de Fase e Análise de Estabilidade

Consideremos o seguinte sistema de duas EDOs de primeira ordem,

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(x, y), \quad \frac{dy(t)}{dt} = g(x, y), \quad (1.1)$$

em que  $f$  e  $g$  são determinadas funções, que podemos chamar de autônomas, no caso  $f$  e  $g$  não dependerem da variável  $t$ . Em um sistema autônomo, para cada valor de  $t$ , o par  $x(t), y(t)$  pode ser convenientemente interpretado como um ponto no plano  $(x, y)$ , que é chamado o plano de fase do sistema (1.1). As soluções do sistema, então, correspondem às curvas ou trajetórias no plano de fase. Aparentemente, uma solução do sistema (1.1) com as condições iniciais  $x(0) = x_0, y(0) = y_0$  corresponde a uma trajetória originária do ponto  $(x_0, y_0)$ . Num caso geral, quando o lado direito das equações depende também de  $t$ , as propriedades das trajetórias do sistema podem ser muito complicadas. No entanto, no caso particular, mas importante de um sistema autônomo (1.1), as propriedades das trajetórias são um pouco mais simples e podem ser estudadas com mais detalhes. A seguir, vamos recordar resumidamente algumas propriedades que podem ser úteis para a compreensão do conteúdo deste trabalho.

O ponto  $(\bar{x}, \bar{y})$  no plano de fase do sistema (1.1) é chamado um estado estacionário (pode ser dito estado de equilíbrio, ponto de equilíbrio) se

$$f(\bar{x}, \bar{y}) = 0, g(\bar{x}, \bar{y}) = 0 \quad (1.2)$$

O conjunto  $\omega_\epsilon = \{(x, y) : ([x - \bar{x}]^2 + [y - \bar{y}]^2)^{\frac{1}{2}} < \epsilon\}$  onde  $\epsilon > 0$  é um ponto na vizinhança de  $(\bar{x}, \bar{y})$ .

Um estado estacionário  $(\bar{x}, \bar{y})$  é chamado assintoticamente estável se existe  $\epsilon > 0$  de modo que qualquer trajetória originária na vizinhança de  $(\bar{x}, \bar{y})$  se aproxima do estado estacionário quando o tempo é grande. Um estado de equilíbrio  $(\bar{x}, \bar{y})$  é chamado instável

se, para qualquer  $\epsilon > 0$ , existe  $(x_0, y_0) \in \omega_\epsilon$  de modo que a trajetória originada em  $(x_0, y_0)$  vai se afastar de  $\omega_\epsilon$  para um  $t$  suficientemente grande.

Quanto à estabilidade, os estados estacionários do sistema autônomo (1.1) são classificados em alguns tipos. Para chegar a esta classificação, em primeiro lugar, vamos considerar um sistema linear correspondente ao (1.1):

$$\frac{dX(t)}{dt} = a_{11}X + a_{12}Y, \quad \frac{dY(t)}{dt} = a_{21}X + a_{22}Y \quad (1.3)$$

onde

$$a_{11} = \left( \frac{\partial f}{\partial x} \right)_{(x_0, y_0)}, \quad a_{12} = \left( \frac{\partial f}{\partial y} \right)_{(x_0, y_0)},$$

$$a_{21} = \left( \frac{\partial g}{\partial x} \right)_{(x_0, y_0)}, \quad a_{22} = \left( \frac{\partial g}{\partial y} \right)_{(x_0, y_0)}$$

e os desvios em relação ao estado estacionário,  $X = x - \bar{x}$  e  $Y = y - \bar{y}$ , assumimos como sendo pequenos.

A equação a seguir apresenta os autovalores do sistema linearizado:

$$\det(A - \lambda I) = 0 \quad (1.4)$$

onde  $A = (a_{ij})$  e  $I$  é a matriz unidade.

O tipo de estado estacionário é definido de acordo com as propriedades dos autovalores. Uma vez que (1.3) é um sistema linear, a sua solução é uma combinação linear de  $e^{\lambda_1 t}$  e  $e^{\lambda_2 t}$ , assim, a estabilidade no estado estacionário está sujeita a  $Re\lambda_{1,2}$ .

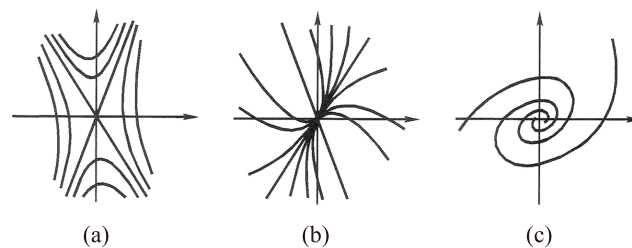


Figura 1.1: Sela, nó e foco

O estado estacionário  $(\bar{x}, \bar{y})$  é estável se  $Re\lambda_1 < 0$  e  $Re\lambda_2 < 0$  e é instável se pelo menos um deles é positivo. Os detalhes do comportamento das trajetórias nas imediações de um estado de equilíbrio também pode ser diferente, dependendo se os autovalores são reais ou complexos (ver Figura 1.1). No caso de ambos serem reais e terem sinais diferentes, por exemplo,  $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$ , o estado estacionário é chamado de sela ou ponto de sela, o campo correspondente de trajetórias é mostrado na Figura (1.1 a). No caso de ambos os autovalores serem reais e terem o mesmo sinal, o estado de equilíbrio é chamado de nó (ver Figura 1.1 b). No caso de ambos os autovalores serem complexos, o estado estacionário é chamado de foco (ver Figura 1.1 c). Aparentemente, a sela é sempre instável, enquanto o nó e o foco podem ser estável ou instável. A classificação completa também inclui os casos em que um ou ambos os autovalores são iguais a zero, no entanto, uma vez que estes casos são estruturalmente instáveis não vamos abordá-los aqui, mas podemos ver na Figura 1.2 todos os casos possíveis.

Considere na Figura 1.2 que  $\tau$  é o traço da matriz Jacobiana da equação e  $\Delta$  é o determinante da matriz Jacobiana do sistema.

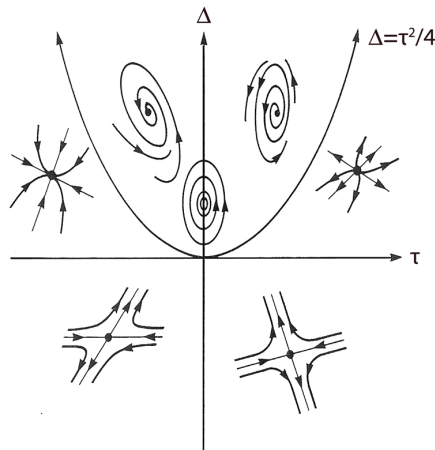


Figura 1.2: Estados de equilíbrio possíveis

## 1.2 Bifurcações

Quando estudamos a dinâmica de campos vetoriais, temos um comportamento muito limitado: todas as soluções se dirigem ao equilíbrio ou a  $\pm\infty$ . Dada a trivialidade da dinâmica, o que é interessante sobre sistemas unidimensionais? Resposta: Dependência dos parâmetros. A estrutura qualitativa do fluxo pode mudar quando os parâmetros são variados. Em particular, os pontos fixos pode ser criados ou extintos, ou a sua estabilidade pode mudar. Estas mudanças qualitativas na dinâmica são chamadas bifurcações e os valores dos parâmetros em que elas ocorrem são chamados pontos de bifurcação. Bifurcações

são importantes cientificamente porque fornecem modelos de transições e instabilidades quando algum parâmetro de controle é variado.

Começamos com a bifurcação mais fundamental de todas.

### BIFURCAÇÃO SELA-NÓ

A bifurcação sela-nó é o mecanismo básico pelo qual os pontos fixos são criados ou desaparecem. Quando um parâmetro é variado, dois pontos fixos se movem em direção um ao outro, colidem, e mutuamente somem.

O exemplo típico de uma bifurcação sela-nó, é dado pelo sistema de primeira ordem

$$\dot{x} = r + x^2. \quad (1.5)$$

onde  $r$  é um parâmetro que pode ser positivo, negativo, ou zero. Quando  $r$  é negativo, há dois pontos fixos, um estável e um instável (Figura (1.3a)).

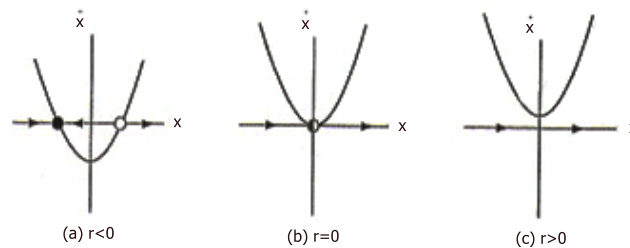


Figura 1.3: Pontos fixos em relação a  $r$

A medida que  $r$  se aproxima de 0 por baixo, a parábola se move para cima e os dois pontos fixos se movem um em direção ao outro. Quando  $r = 0$ , os pontos fixos coexistem em um ponto meio-estável, meio-fixo em  $x^* = 0$  (Figura 1.3b). Este tipo de ponto fixo é extremamente instável, ele desaparece com  $r > 0$ , e agora não há pontos fixos (Figura 1.3c). Neste exemplo, podemos dizer que uma bifurcação ocorreu em  $r = 0$ , uma vez que o campo vetorial para  $r < 0$  e  $r > 0$  são qualitativamente diferentes.

A curva mostrada Figura (1.4) é  $r = -x^2$ , isto é,  $\dot{x} = 0$ , o que dá diferentes pontos fixos para  $r$ . Para distinguir os pontos fixos entre estáveis e instáveis, usamos uma linha sólida para os pontos estáveis e linha tracejada para os instáveis.

No entanto, a forma mais comum para descrever a bifurcação é inverter os eixos da Figura (1.4). O raciocínio é que  $r$  desempenha o papel de uma variável independente, e assim deve ser plotado horizontalmente. Figura (1.5)

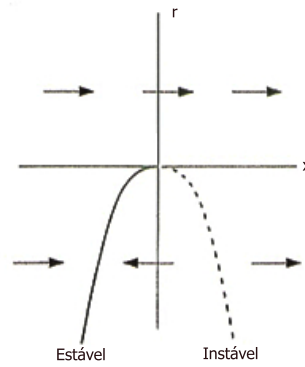


Figura 1.4: Gráfico de  $r$  em relação a  $x$

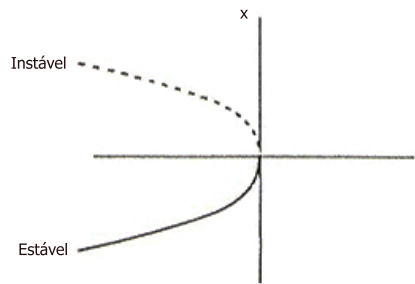


Figura 1.5: Bifurcação Sela-Nó

A desvantagem é que agora o eixo  $x$  tem que ser traçado verticalmente, o que parece estranho à primeira vista. As setas são por vezes incluídas na imagem, mas nem sempre. Esse quadro é chamado de diagrama de bifurcação para a bifurcação sela-nó.

### BIFURCAÇÃO TRANSCRÍTICA

Há certas situações científicas onde um ponto fixo deve existir para todos os valores de um parâmetro e nunca pode desaparecer. Por exemplo, na equação logística e outros modelos simples para o crescimento de uma única espécie, existe um ponto fixo no zero população, independentemente do valor da taxa de crescimento. No entanto, o ponto fixo pode alterar a sua estabilidade quando o parâmetro é variado. A bifurcação transcritical é o mecanismo padrão para tais mudanças de estabilidade.

A forma normal para uma bifurcação transcritical é

$$\dot{x} = rx - x^2. \quad (1.6)$$

Esta parece com uma equação logística, mas nós permitimos que  $x$  e  $r$  sejam positivos

ou negativos. A Figura (1.6) mostra o campo de vetores com  $r$  variando. Note-se que há um ponto fixo em  $x^* = 0$  para todos os valores de  $r$ .

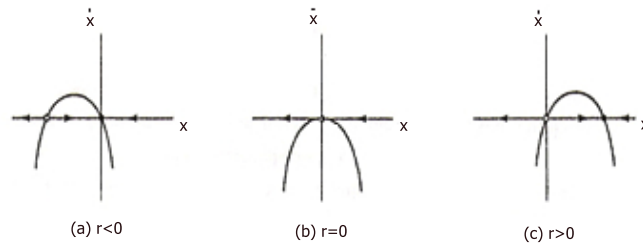


Figura 1.6: Pontos fixos em relação a  $r$

Para  $r < 0$ , existe um ponto fixo instável em  $x^* = r$  e um ponto estável fixo em  $x^* = 0$ . À medida que  $r$  aumenta, o ponto fixo instável se aproxima da origem, e se funde com ela quando  $r = 0$ . Finalmente, quando  $r > 0$ , a origem se torna instável, e  $x^* = r$  agora é estável. Note a diferença importante entre a bifurcação sela-nó e a bifurcação transcritical: no caso transcritical, os dois pontos fixos não desaparecem após a bifurcação, em vez disso, eles simplesmente mudam a sua estabilidade.

A Figura (1.7) mostra o diagrama de bifurcação para a bifurcação transcritical. Como na Figura (1.5), o parâmetro  $r$  é considerado como a variável independente, e os pontos fixos  $x^* = 0$  e  $x^* = r$  são mostrados como variáveis dependentes.

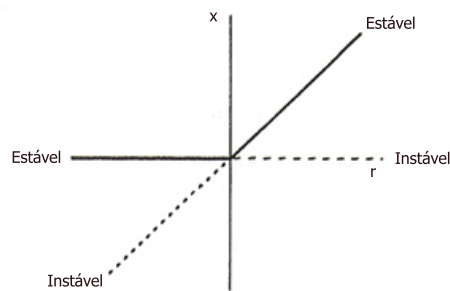


Figura 1.7: Bifurcação Transcritical

## BIFURCAÇÃO DE HOPF

Suponhamos que um sistema bidimensional tem um ponto fixo estável. Quais são todas as formas possíveis que este ponto poderia perder a estabilidade quando um parâmetro  $\mu$  varia? Os autovalores da matriz Jacobiana são a chave. Se o ponto fixo é estável, os autovalores  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$  devem estar no semi-plano esquerdo  $Re \lambda < 0$ . Uma vez que os  $\lambda$ 's satisfaçam uma equação quadrática com coeficientes reais, existem duas imagens possíveis: ou os autovalores são ambos reais e negativos (Figura 1.8a) ou são conjugados complexos (Figura 1.8b). Para desestabilizar o ponto fixo, precisamos que um ou que ambos os autovalores cruzem para o semi-plano da direita, com  $\mu$  variando.

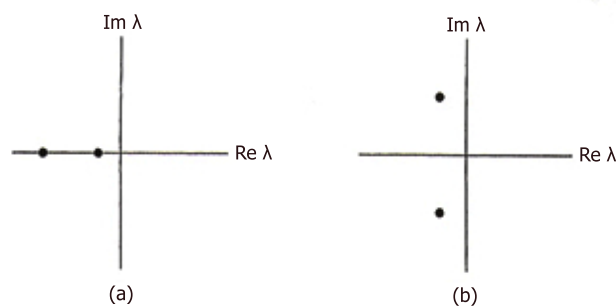


Figura 1.8: Pontos fixos estáveis

Agora vamos considerar o outro cenário possível, em que dois autovalores complexos conjugados atravessem ao mesmo tempo o eixo imaginário para o semi-plano da direita.

### Bifurcação de Hopf Supercrítica

Suponha que temos um sistema físico que se estabelece o equilíbrio através de oscilações amortecidas exponencialmente. Em outras palavras, aplicando-se pequenas perturbações "toque", após algum tempo, o sistema estabiliza (Figura (1.9a)). Agora, suponha que a taxa de decaimento depende de um parâmetro de controle  $\mu$ . Se a taxa de amortecimento vai se tornando mais lenta e mais lenta e, finalmente, muda para um estado de crescimento para um valor crítico de  $\mu_c$ . O equilíbrio vai perder estabilidade. Em muitos casos, o movimento resultante é uma pequena amplitude, sinusoidal, oscilação de ciclo-limite sobre o estado anterior de equilíbrio (Figura (1.9b)). Então dizemos que o sistema foi submetido a uma bifurcação de Hopf supercrítica.

Em termos de fluxo no espaço de fase, uma bifurcação de Hopf supercrítica ocorre quando uma espiral estável muda para uma espiral instável rodeada por um pequeno ciclo



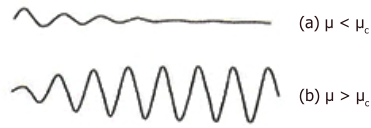


Figura 1.9: Amortecimento em um sistema físico

limite, quase elíptico. Bifurcações de Hopf podem ocorrer em espaços de fase de qualquer dimensão  $n > 2$ , mas vamos nos restringir ao estudo em duas dimensões.

Um exemplo simples de uma bifurcação Hopf supercrítica é dado pelo seguinte sistema:

$$\begin{aligned}\dot{r} &= \mu r - r^3 \\ \dot{\theta} &= \omega + br^2.\end{aligned}\tag{1.7}$$

Há três parâmetros:  $\mu$  controla a estabilidade do ponto fixo na origem,  $\omega$  dá a frequência das oscilações infinitesimais, e  $b$  determina a dependência da frequência em amplitudes, para oscilações de maior amplitude. A Figura (1.10) mostra os retratos de fase para  $\mu$  acima e abaixo da bifurcação. Quando  $\mu < 0$  a origem  $r = 0$  é uma espiral estável cujo sentido de rotação depende do sinal de  $\omega$ . Para  $\mu = 0$  a origem ainda é uma espiral estável, embora muito fraca: o decaimento é apenas algebricamente rápido. Finalmente, para  $\mu > 0$  que é uma espiral instável na origem e um ciclo limite estável circular em  $r = \sqrt{\mu}$ .

Para ver como se comportam os autovalores durante a bifurcação, reescrevemos o sistema em coordenadas cartesianas, o que torna mais fácil encontrar a matriz Jacobiana. Nós escrevemos  $x = r\cos\theta$ ,  $y = r\sin\theta$ . Então

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \dot{r}\cos\theta - r\dot{\theta}\sin\theta \\ &= (\mu r - r^3)\cos\theta - r(\omega + br^2)\sin\theta \\ &= (\mu - [x^2 + y^2])x - (\omega + b[x^2 + y^2])y \\ &= \mu x - \omega y + \text{termos cúbicos.}\end{aligned}$$

e similarmente

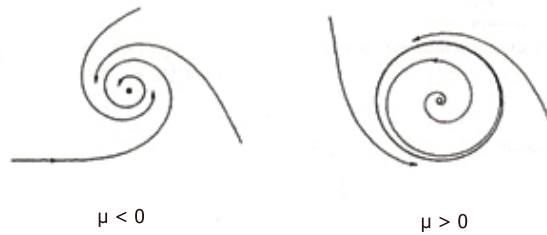


Figura 1.10: Ciclos limites para a Bifurcação de Hopf Supercrítica

$\dot{y} = \omega x + \mu y + \text{termos cúbicos}$ .

Assim, a matriz Jacobiana na origem é

$$A = \begin{pmatrix} \mu & -\omega \\ \omega & \mu \end{pmatrix}, \quad (1.8)$$

que tem autovalores

$$\lambda = \mu \pm i\omega.$$

Como esperado, os autovalores cruzam o eixo imaginário da esquerda para a direita a medida que  $\mu$  aumenta de valor negativo para positivo.

#### Bifurcação de Hopf Subcrítica

Bifurcações de Hopf tem duas formas, super e subcrítica. Para ilustrar a bifurcação subcrítica, considere o exemplo bidimensional

$$\begin{aligned} \dot{r} &= \mu r + r^3 - r^5 \\ \dot{\theta} &= \omega + br^2. \end{aligned} \quad (1.9)$$

A diferença importante do processo anterior supercrítico é que o termo cúbico  $r^3$  é agora desestabilizador, o que ajuda a afastar as trajetórias mais rapidamente da origem.

Os retratos de fase são mostrados na Figura (1.11). Para  $\mu < 0$  existem dois atratores, um ciclo limite estável e um ponto fixo estável na origem. Entre eles encontra-se um ciclo instável, mostrado como uma curva tracejada na Figura (1.11). Como  $\mu$  aumenta, o ciclo instável aperta como um laço em torno do ponto fixo. A bifurcação de Hopf

subcrítica ocorre em  $\mu = 0$ , onde o ciclo instável encolhe a zero amplitude e engole a origem, tornando-a instável. Para  $\mu > 0$ , um ciclo limite de maior amplitude é o atrator, nas vizinhanças da origem. Soluções que costumavam ficar perto da origem, são agora forçadas a crescer em oscilações de grande amplitude.

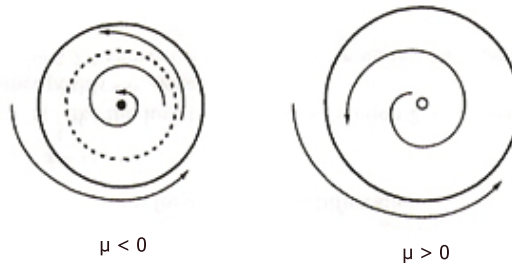


Figura 1.11: Ciclos limites para a Bifurcação de Hopf Subcrítica

Note-se que o sistema exibe histerese: uma vez que oscilações de grande amplitude começam, eles não podem ser paradas, trazendo  $\mu$  de volta a zero. Na verdade, as grandes oscilações irão persistir até que  $\mu = -1/4$ , onde os ciclos estáveis e instáveis colidem e desaparecem.

### INSTABILIDADES DE TURING E FORMAÇÃO DE PADRÕES

Aqui nós discutimos o papel do desenvolvimento de padrões em biologia e os mecanismos propostos para analisá-lo de um ponto de vista matemático. Para começar, apresentamos os seguintes conceitos biológicos:

**Embriologia:** embriologia é a parte da biologia que se preocupa com a formação e o desenvolvimento do embrião desde a fecundação até o nascimento. Desenvolvimento embrionário é um processo sequencial e segue um plano de chão deitados no início da gestação.

**Morfogênese:** morfogênese é aquela parte da embriologia que se preocupa com o desenvolvimento de padrão e forma. Como o desenvolvimento da planta é estabelecido não é realmente compreendido.

**Padrão e forma:** Qualquer que seja o padrão é observado no mundo animal, é quase certo que o processo que o produziu é desconhecido. O mecanismo deve ser controlado geneticamente, mas dos genes em si, não é possível criar o padrão.

Isto promove a pergunta: como a informação genética é traduzida em padrões?

Em 1952 Alan Turing sugeriu que sob certas condições produtos químicos podem

reagir e se difundem de tal modo a produzir no estado estacionário, padrões espaciais heterogêneos de concentração química. É essa idéia contra-intuitiva que buscamos aqui.

Para começar, discutir o que levou à derivação da segunda lei de Fick. No entanto, em vez de se considerar o fluxo de solutos através de um volume arbitrário de fluido, primeiro vamos supor o volume  $V$  para conter uma mistura de produtos químicos de concentração  $c_i = 1, \dots, n$  e ainda que existe uma fonte química  $f$  que é vector valorizado e depende somente das concentrações químicas  $c_i$ . Usando a lei da conservação de massa, isto é, a taxa de variação de uma concentração química em  $V$  deve ser igual à taxa de variação do fluxo de produto químico em toda a superfície  $S$ , juntamente com a concentração química criada em  $V$ . Por conseguinte, para cada químico  $c_i$ , temos

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_V c_i(x, t) dV = - \int_S J_i n dS + \int_V f_i dV, \quad (1.10)$$

onde  $J_i = -D_i \nabla c_i$  com  $D_i$  sendo a constante de difusão para  $c_i$ . Mais uma vez, ao notar que  $V$  é arbitrário, chegamos à equação evolutiva

$$\frac{\partial c_i}{\partial t} = D_i \Delta c_i + f_i(c_1, \dots, c_n), i = 1, 2, \dots, n. \quad (1.11)$$

Em notação matricial

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \Delta c + f(c), \quad (1.12)$$

onde  $D$  é uma matriz difusividade diagonal com entradas  $D_i, i = (c_1, \dots, c_n)$ .  $f(c) = (f_1(c_1, \dots, c_n), \dots, f_n(c_1, \dots, c_n))$ .

Durante o estudo, vamos considerar o caso de produtos químicos  $c_1, c_2, n = 2$ . Isto é, considera-se o sistema

$$\begin{aligned} \frac{\partial c_1}{\partial t} &= D_1 \Delta c_1 + f_1(c_1, c_2), \\ \frac{\partial c_2}{\partial t} &= D_2 \Delta c_2 + f_2(c_1, c_2). \end{aligned} \quad (1.13)$$

Suponha num primeiro momento, que o domínio espacial é unidimensional e infinito em sua extensão. A situação em que o domínio é finito será considerada mais tarde. Neste caso, temos o sistema

$$\begin{aligned} \frac{\partial c_1}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 c_1}{\partial x^2} + f_1(c_1, c_2), \\ \frac{\partial c_2}{\partial t} &= D_2 \frac{\partial^2 c_2}{\partial x^2} + f_2(c_1, c_2). \end{aligned} \quad (1.14)$$

Suponha que existe um estado estacionário para este sistema em que os produtos químicos são bem estáveis e uniformes. A idéia de Turing é profunda e simples. Ele sugeriu

que se, na ausência de difusão (isto é,  $D_1 = D_2 = 0$  em (1.14)),  $c_1$  e  $c_2$  se aproximam de um estado linearmente estável, permanente e uniforme com  $t \rightarrow \infty$ , em seguida, sob certas condições, padrões espacialmente heterogêneos podem evoluir para "instabilidades orientadas por difusão" para  $D_1 \neq D_2 \neq 0$ .

É esta ideia fundamental de que devemos explorar.

Suponha que há soluções

$$c_1 = c_{1,0}, c_2 = c_{2,0} \quad (1.15)$$

de (1.14), que são independentes do tempo  $t$  e espaço  $x$ . Note-se que se  $c_{1,0}$  e  $c_{2,0}$  são estados estacionários, então, a partir de (1.14), devem satisfazer

$$f_1(c_1, c_2) = f_2(c_1, c_2) = 0 \quad (1.16)$$

Por conseguinte, podem haver vários estados estacionários, cada um determinado como uma solução de (1.16).

Temos agora uma pergunta fundamental:

Podem surgir espontaneamente padrões espacialmente heterogêneos, a partir de perturbações arbitrariamente pequenas de um estado estacionário uniforme linearmente estável?

Para investigar esta questão, vamos fazer

$$\begin{aligned} c_1(x, t) &= c_{1,0} + d_1, \\ c_2(x, t) &= c_{2,0} + d_2. \end{aligned} \quad (1.17)$$

onde  $|d_i| \ll 1, i = 1, 2$ .

Nós agora "linearizamos"(1.14), expandindo  $f_i(c_1, c_2)$  como uma série de Taylor sobre  $(c_{1,0}, c_{2,0})$ . Ou seja,

$$f_i(c_1, c_2) = f_i(c_{1,0}, c_{2,0}) + d_1 \frac{\partial f_i}{\partial c_1}(c_{1,0}, c_{2,0}) + d_2 \frac{\partial f_i}{\partial c_2}(c_{1,0}, c_{2,0})$$

+ termos de ordem superior em  $d_1, d_2, i = 1, 2$ .

Para uma aproximação de primeira ordem em que nós negligenciamos os termos de ordem superior e observando que  $f_i(c_1, c_2) = 0$  chegamos ao sistema linear

$$\frac{\partial d_i}{\partial t} = D_i \frac{\partial^2 d_i}{\partial x^2} + \frac{\partial f_i}{\partial c_1}(c_{1,0}, c_{2,0}) + d_2 \frac{\partial f_i}{\partial c_2}(c_{1,0}, c_{2,0}), i = 1, 2. \quad (1.18)$$

Por conveniência de notação e facilidade de apresentação, vamos definir os quantitativos

$$a_{ij} \equiv \frac{\partial f_i}{\partial c_j}(c_{1,0}, c_{2,0}), i = 1, 2. \quad (1.19)$$

Então, (1.18) pode ser escrita como

$$\begin{aligned}\frac{\partial d_1}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 d_1}{\partial x^2} + a_{11}d_1 + a_{12}d_2, \\ \frac{\partial d_2}{\partial t} &= D_2 \frac{\partial^2 d_2}{\partial x^2} + a_{21}d_1 + a_{22}d_2.\end{aligned}\quad (1.20)$$

ou, em forma de matriz,

$$\frac{\partial d}{\partial t} = D \frac{\partial^2 d}{\partial x^2} + Ad, \quad (1.21)$$

onde  $d = (d_1, d_2)^T$ ,  $D = \text{diag}(D_1, D_2)$  e  $A$  é a matriz  $2 \times 2$  com entradas  $a_{i,j}$ .

O sistema (1.21) pode ser resolvido pelo método de separação de variáveis. Vamos procurar soluções da forma

$$\begin{bmatrix} d_1 \\ d_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \end{bmatrix} e^{\sigma t} \cos kx, \quad (1.22)$$

em que  $\alpha_i (i = 1, 2)$ ,  $\sigma$  e  $k$  são constantes. Esta forma de solução não é a solução mais geral para (1.21). Com isto, podemos escolher uma solução da forma

$$\begin{bmatrix} d_1 \\ d_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \beta_1 \\ \beta_2 \end{bmatrix} e^{\sigma t} \text{sen } kx, \quad (1.23)$$

ou mesmo uma combinação linear de tais soluções. Qualquer que seja a escolha é feita leva para a mesma análise e por isso não há perda de generalidade. A importância da forma (1.22) irá tornar-se evidente quando se considera a instabilidade orientada por difusão para sistemas definidos em domínios espaciais finitos, em que as condições de contorno têm de ser tomadas em consideração.

Substituindo (1.22) em (1.21) e dividindo as equações resultantes por  $e^{\sigma t} \cos kx$  chegamos ao par de equações algébricas

$$\begin{aligned}\alpha_1 \sigma &= a_{11}\alpha_1 + a_{12}\alpha_2 - D_1 k^2 \alpha_1, \\ \alpha_2 \sigma &= a_{21}\alpha_1 + a_{22}\alpha_2 - D_2 k^2 \alpha_2,\end{aligned}$$

ou seja,

$$\begin{aligned}\alpha_1(\sigma - a_{11} + D_1 k^2) - \alpha_2 a_{12} &= 0, \\ -\alpha_1 a_{21} + \alpha_2(\sigma - a_{22} + D_2 k^2) &= 0.\end{aligned}\quad (1.24)$$

Se pensarmos este par de equações como equações simultâneas para a determinação de  $(\alpha_1, \alpha_2)$ , em seguida, para uma solução não-trivial existir, devemos ter

$$\begin{vmatrix} \sigma - a_{11} + D_1 k^2 & -a_{12} \\ -a_{21} & -\sigma - a_{22} + D_2 k^2 \end{vmatrix} = 0, \quad (1.25)$$

ou seja,

$$\sigma^2 + \sigma((D_1 + D_2)k^2 - (a_{11} + a_{22})) + ((a_{11} - D_1k^2)(a_{22} - D_2k^2) - a_{12}a_{21}) = 0 \quad (1.26)$$

Esta é a equação característica para a determinação de  $\sigma$ . De fundamental importância é o fato de que  $\sigma$  determina a diminuição ou o crescimento, no tempo, da solução (1.22). Isto é, se  $\Re\sigma > 0$ , então a solução (1.22) cresce exponencialmente com o tempo e assim é instável. Isto significa que o estado estacionário homogêneo  $(c_{1,0}, c_{2,0})$  é instável a pequenas perturbações espacialmente heterogêneas. Da mesma forma, se  $\Re\sigma < 0$  então o estado estacionário  $(c_{1,0}, c_{2,0})$  é estável para pequenas perturbações espacialmente heterogêneas.

Lembrando que, na ausência de difusão, é necessário o estado estacionário uniforme  $(c_{1,0}, c_{2,0})$ , para ser linearmente estável. Então, definindo  $D_i = D_2 = 0$  em (1.26) que nos fornece as raízes  $\sigma_1, \sigma_2$ , de

$$\sigma^2 + \sigma(a_{11} + a_{22}) + (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) = 0, \quad (1.27)$$

para satisfazer  $\Re\sigma_i < 0, i = 1, 2$ . Agora

$$\begin{aligned} \sigma_1 + \sigma_2 &= a_{11} + a_{22}, \\ \sigma_1\sigma_2 &= (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}), \end{aligned}$$

do qual é claro que se  $\sigma_1, \sigma_2$  são reais ou complexas,  $\Re\sigma_i < 0$  se e somente se

$$\begin{aligned} a_{11} + a_{22} &< 0, \\ a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} &> 0. \end{aligned} \quad (1.28)$$

Estas desigualdades são as condições cruciais para que padrões espacialmente heterogêneos possam surgir por meio de instabilidades orientadas por difusão.

Quando  $D_1, D_2 \neq 0$  exigimos que as raízes  $\sigma'_1, \sigma'_2$  de (1.26) sejam tais que  $\Re\sigma'_1$  e/ou  $\Re\sigma'_2$  seja não-negativa.

Agora

$$\sigma'_1 + \sigma'_2 = (a_{11} + a_{22}) - (D_1 + D_2)k^2. \quad (1.29)$$

e

$$\sigma'_1\sigma'_2 \equiv H(k^2) = (a_{11} - D_1k^2)(a_{22} - D_2k^2) - a_{12}a_{21}. \quad (1.30)$$

Uma vez que  $D_1, D_2$  são positivos e considerando (1.28), é evidente que

$$\sigma'_1 + \sigma'_2 < 0. \quad (1.31)$$

Se  $\sigma'_1, \sigma'_2$  são complexos, então, (1.31) implica que  $\Re\sigma'_i < 0, (i = 1, 2)$  e  $\sigma'_1\sigma'_2 = |\sigma'_1|^2 > 0$  e assim a perturbação (1.21) decai exponencialmente e os padrões não se formam. Assim, a única possibilidade é que  $\sigma'_1, \sigma'_2$  são reais e  $\sigma'_1\sigma'_2 < 0$ , isto é,  $H(k^2) < 0$ .

Vamos examinar  $H(k^2)$  mais de perto. Como uma equação quadrática em  $k^2$  temos

$$H(k^2) = D_1 D_2 k^4 - (D_1 a_{22} + D_2 a_{11}) k^2 + a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}. \quad (1.32)$$

Quando  $k = 0$ ,  $H(k^2) > 0$  e se  $H(k^2) < 0$  para alguns valores de  $k^2$  então (1.32) deve ter raízes reais positivas e assim

$$D_1 a_{22} + D_2 a_{11} > 0. \quad (1.33)$$

e

$$(D_1 a_{22} + D_2 a_{11})^2 \geq 4 D_1 D_2 (a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}). \quad (1.34)$$

Em geral, o gráfico de  $H(k^2)$  contra  $k^2$  terá uma das formas ilustradas nas Figuras (1.12), (1.13), (1.14).

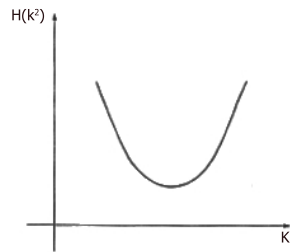


Figura 1.12: Estado de equilíbrio estável, sem a formação de padrões.

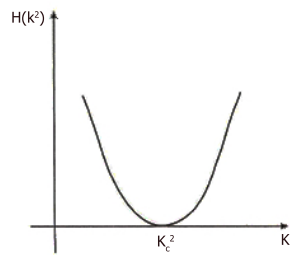


Figura 1.13: Caso crítico; início da instabilidade.

Figura (1.12)  $H(k^2) > 0$  e o estado estacionário é estável a pequenas perturbações; b)  $H(k^2)$  tem uma única raiz  $k_c^2$  crítica indicando o início da instabilidade do estado estacionário para pequenas perturbações; c)  $H(k^2) < 0$  para uma série de  $k^2$  para o qual o estado de equilíbrio é instável a pequenas perturbações.



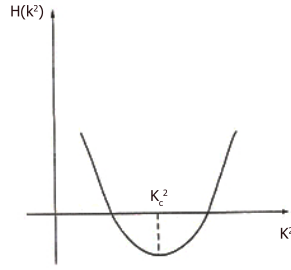


Figura 1.14: Estado estacionário instável; forma padrões.

De (1.33), (1.34) e Figuras (1.12), (1.13), (1.14) chegamos a algumas conclusões muito importantes sobre o tipo de sistemas reação-difusão que levam à instabilidades orientadas por difusão. De (1.28) e (1.33) podemos imediatamente concluir que  $D_1 \neq D_2$ . Em outras palavras um morfogênio deve difundir mais rápido do que o outro. Novamente a partir dessas desigualdades, vemos que todos  $a_{11}$  e  $a_{22}$  deve ser de sinais contrários.

Suponha que  $a_{11} > 0$  e  $a_{22} < 0$ . Em seguida, a partir de (1.19), temos

$$a_{11} = \frac{\partial f_1}{\partial c_1}(c_{1,0}, c_{2,0}) > 0, a_{22} = \frac{\partial f_2}{\partial c_2}(c_{1,0}, c_{2,0}) > 0,$$

o que significa que  $c_1$  é ativado por sua própria taxa de produção, enquanto  $c_2$  é inibido pela sua taxa de produção. Neste caso, naturalmente se referem a  $c_1$  como ativador e  $c_2$  como o inibidor.

Além disso, vemos também que

$$\frac{D_2}{D_1} > \frac{a_{22}}{a_{11}} > 1,$$

ou

$$D_2 > D_1. \quad (1.35)$$

Em outras palavras, o inibidor  $c_2$  difunde mais rápido do que o ativador  $c_1$ .

Com a escolha de  $a_{11} > 0$ ,  $a_{22} < 0$ , o fato de que (ver (1.28))  $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0$  significa que  $a_{12}a_{21} < 0$ . Se  $a_{12} < 0$ ,  $a_{21} > 0$  então temos um sistema ativador-inibidor enquanto se  $a_{12} > 0$ ,  $a_{21} < 0$ , temos um sistema de feedback positivo.

Voltando agora para Figuras (1.12), (1.13), (1.14), vemos que em a) não há valores de  $k^2$  para os quais  $H(k^2) < 0$  e assim, as pequenas perturbações são estáveis e não formam padrões. A Figura (1.13) mostra o caso crítico em que há um valor preciso  $k_c^2$  de  $k^2$ , que ocorre quando  $H(k^2) = 0$ . Este valor é facilmente calculado fazendo

$$k_c^2 = \frac{1}{2} \left( \frac{a_{11}}{D_1} + \frac{a_{22}}{D_2} \right), \quad (1.36)$$

onde  $D_1$  e  $D_2$  são constantes de difusão críticas que satisfaçam

$$(D_1 a_{22} + D_2 a_{11})^2 = 4D_1 D_2 (a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}).$$

Em outras palavras, o número de onda crítico e constantes de difusão críticas estão relacionadas por

$$k_c^2 = \left[ \frac{(a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21})}{D_1 D_2} \right]^2, \quad (1.37)$$

Na Figura (1.14),  $H(k^2) < 0$  e por isso há uma gama de padrões espaciais que podem evoluir pela instabilidade orientada pela difusão para uma gama de  $k^2$  que satisfazem

$$k_1^2 < k^2 < k_2^2, \quad (1.38)$$

onde  $H(k_i^2) = 0, i = 1, 2$ .

# Capítulo 2

## Estabilidade do Sistema Presa-Predador

### 2.1 Descrição do Modelo Generalizado

Neste capítulo, vamos descrever e analisar um sistema predação-difusão generalizado, que tem como principal de movimento a difusão. As equações que descrevem o sistema são:

$$\begin{cases} \frac{\partial U}{\partial \tau} = S(U) - F(U, V) + D_u \Delta U \\ \frac{\partial V}{\partial \tau} = \eta F(U, V) - M(V) + D_v \Delta V. \end{cases} \quad (2.1)$$

sendo denotado:

$\tau$  é o tempo

$U$  representa a densidade de biomassa de presas

$V$  representa a densidade de biomassa de predadores

$S$  é uma função que representa a produção primária de presas

$M$  é uma função que representa a mortalidade de predadores

$F$  é a taxa de predação

$\eta$  é a fração de biomassa de presas que é convertida em biomassa de predadores

$D_u$  é o coeficiente de difusão das presas

$D_v$  é o coeficiente de difusão dos predadores

$\Delta$  é o operador laplaciano

Observando que  $U$  e  $V$  variam com o tempo e com a posição.

Consideramos que a interação presa-predador ocorre em cada ponto do espaço, por isso, denominamos este modelo de modelo local. Ao considerar este modelo como local, os termos da equação (2.1) que descrevem a dinâmica populacional em um ponto do domínio espacial não são tidos em conta, de maneira que o movimento dos indivíduos é

desconsiderado. Ou seja, o termo que representa a difusão vai ser desconsiderado nesta parte inicial do estudo.

## 2.2 Linearização

Vamos supor que este modelo possui valores de equilíbrio positivos de presa e predador.  $U_s$  será o valor de equilíbrio para presas e  $V_s$  o valor de equilíbrio para predadores. Para a equação (2.1) vamos considerar condições de contorno periódicas como sendo as ideais e  $U(\vec{z}) = U_s$  e  $V(\vec{z}) = V_s$  são as funções constantes no espaço que constituem o equilíbrio do sistema. Usando este equilíbrio, vamos adimensionalizar as variáveis  $U$  e  $V$ , fazendo a introdução das variáveis normalizadas. Vamos tomar

$$u(\vec{z}, \tau) = \frac{U(\vec{z}, \tau)}{U_s} \quad e \quad v(\vec{z}, \tau) = \frac{V(\vec{z}, \tau)}{V_s}. \quad (2.2)$$

Utilizando as variáveis normalizadas, obtemos  $U = uU_s$  e  $V = vV_s$ . Assim introduzimos as funções normalizadas

$$f(u, v) = \frac{F(U_s u, V_s v)}{F(U_s, V_s)}, \quad s(u) = \frac{S(U_s u)}{S(U_s)}, \quad m(v) = \frac{M(V_s v)}{M(V_s)}. \quad (2.3)$$

Faremos a substituição das variáveis e das funções normalizadas na equação (2.1), além disso, usaremos a condição de equilíbrio  $S(U_s) = F(U_s, V_s)$ , que representa a produção de presas igual à predação e  $\eta F(U_s, V_s) = M(V_s)$ , que representa a conversão de biomassa de presas em predadores igual à mortalidade dos predadores. Assim:

$$\begin{cases} \frac{\partial u U_s}{\partial \tau} = S(u U_s) - F(u U_s, v V_s) + D_u \Delta u U_s, \\ \frac{\partial v V_s}{\partial \tau} = \eta F(u U_s, v V_s) - M(v V_s) + D_v \Delta v V_s. \end{cases} \quad (2.4)$$

Dividindo ambas por  $U_s$  e  $V_s$ , respectivamente, temos:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial \tau} = \frac{S(u U_s)}{U_s} - \frac{F(u U_s, v V_s)}{U_s} + \frac{D_u \Delta u U_s}{U_s}, \\ \frac{\partial v}{\partial \tau} = \frac{\eta F(u U_s, v V_s)}{V_s} - \frac{M(v V_s)}{V_s} + \frac{D_v \Delta v V_s}{V_s}. \end{cases} \quad (2.5)$$

Assim

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial \tau} = \frac{S(U_s u)}{U_s} - \frac{F(U_s u, V_s v)}{U_s} + D_u \Delta u, \\ \frac{\partial v}{\partial \tau} = \frac{\eta F(U_s u, V_s v)}{V_s} - \frac{M(V_s v)}{V_s} + D_v \Delta v. \end{cases} \quad (2.6)$$

Vamos multiplicar e dividir por  $S(U_s)$  o primeiro termo da primeira equação, por  $F(U_s, V_s)$  o segundo termo da primeira equação e o primeiro termo da segunda equação e por  $M(V_s)$  o segundo termo da segunda equação:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial \tau} = \frac{S(U_s u)S(U_s)}{U_s S(U_s)} - \frac{F(U_s u, V_s v)F(U_s, V_s)}{U_s F(U_s, V_s)} + D_u \Delta u, \\ \frac{\partial v}{\partial \tau} = \frac{\eta F(U_s u, V_s v)F(U_s, V_s)}{V_s F(U_s, V_s)} - \frac{M(V_s v)M(V_s)}{V_s M(V_s)} + D_v \Delta v. \end{cases} \quad (2.7)$$

Então, utilizamos (2.3):

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial \tau} = \frac{s(u)S(U_s)}{U_s} - \frac{f(u, v)F(U_s, V_s)}{U_s} + D_u \Delta u, \\ \frac{\partial v}{\partial \tau} = \frac{\eta f(u, v)F(U_s, V_s)}{V_s} - \frac{m(v)M(V_s)}{V_s} + D_v \Delta v. \end{cases} \quad (2.8)$$

Usando as condições de equilíbrio  $S(U_s) = F(U_s, V_s)$  e  $\eta F(U_s, V_s) = M(V_s)$ , substituímos nas equações:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial \tau} = \frac{S(U_s)}{U_s} s(u) - \frac{S(U_s)}{U_s} f(u, v) + D_u \Delta u, \\ \frac{\partial v}{\partial \tau} = \frac{\eta F(U_s, V_s)}{V_s} f(u, v) - \frac{\eta F(U_s, V_s)}{V_s} m(v) + D_v \Delta v. \end{cases} \quad (2.9)$$

Vamos chamar, de maneira adequada, de  $\alpha_u = \frac{S(U_s)}{U_s} = \frac{F(U_s, V_s)}{U_s}$  a taxa de produção per-capita de presas no estado estacionário e  $\alpha_v = \frac{\eta F(U_s, V_s)}{V_s} = \frac{M(V_s)}{V_s}$  a taxa de

produção per-capita de predadores no estado estacionário. Desta forma, substituindo no sistema temos:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial \tau} = \alpha_u s(u) - \alpha_u f(u, v) + D_u \Delta u, \\ \frac{\partial v}{\partial \tau} = \alpha_v f(u, v) - \alpha_v m(v) + D_v \Delta v. \end{cases} \quad (2.10)$$

e

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial \tau} = \alpha_u (s(u) - f(u, v)) + D_u \Delta u, \\ \frac{\partial v}{\partial \tau} = \alpha_v (f(u, v) - m(v)) + D_v \Delta v. \end{cases} \quad (2.11)$$

Agora faremos uma adimensionalização do tempo e do espaço  $(\tau, \vec{z}) \rightarrow (t, \vec{x})$ , tomando

$$t = \alpha_v \tau \text{ e } \vec{x} = \sqrt{\frac{\alpha_v}{D_v}} \vec{z}.$$

Assim

$$(x_1, x_2) = \sqrt{\frac{\alpha_v}{D_v}} (z_1, z_2) \Rightarrow x_1 = \sqrt{\frac{\alpha_v}{D_v}} z_1, x_2 = \sqrt{\frac{\alpha_v}{D_v}} z_2,$$

$$u(\tau, z) = \bar{u}(t, x),$$

$$v(\tau, z) = \bar{v}(t, x).$$

Observamos que

$$\frac{\partial u}{\partial \tau} = \frac{\partial \bar{u}}{\partial t} \frac{\partial t}{\partial \tau} = \frac{\partial \bar{u}}{\partial t} \alpha_v,$$

$$\frac{\partial v}{\partial \tau} = \frac{\partial \bar{v}}{\partial t} \frac{\partial t}{\partial \tau} = \frac{\partial \bar{v}}{\partial t} \alpha_v \text{ e}$$

$$\Delta u = u_{z_1 z_1} + u_{z_2 z_2}.$$

Mas

$$u_{z_1} = \bar{u}_{x_1} \frac{\partial x_1}{\partial z_1} = \bar{u}_{x_1} \sqrt{\frac{\alpha_v}{D_v}}.$$

Logo

$$u_{z_1 z_1} = \bar{u}_{x_1 x_1} \frac{\partial x_1}{\partial z_1} \sqrt{\frac{\alpha_v}{D_v}} = \bar{u}_{x_1 x_1} \sqrt{\frac{\alpha_v}{D_v}} \sqrt{\frac{\alpha_v}{D_v}} = \bar{u}_{x_1 x_1} \frac{\alpha_v}{D_v}.$$

Analogamente

$$\begin{aligned} u_{z_2 z_2} &= \bar{u}_{x_2 x_2} \frac{\alpha_v}{D_v}, \\ v_{z_1 z_1} &= \bar{v}_{x_1 x_1} \frac{\alpha_v}{D_v} \text{ e} \\ v_{z_2 z_2} &= \bar{v}_{x_2 x_2} \frac{\alpha_v}{D_v}. \end{aligned}$$

Substituindo as derivadas em relação às novas variáveis em (2.11)

$$\begin{cases} \frac{\partial \bar{u}}{\partial t} \alpha_v = \alpha_u (s(\bar{u}) - f(\bar{u}, \bar{v})) + \frac{\alpha_v}{D_v} D_u \Delta \bar{u}, \\ \frac{\partial \bar{v}}{\partial t} \alpha_v = \alpha_v (f(\bar{u}, \bar{v}) - m(\bar{v})) + \frac{\alpha_v}{D_v} \Delta \bar{v}. \end{cases} \quad (2.12)$$

Dividindo a primeira equação de (2.12) por  $\alpha_v$

$$\begin{cases} \frac{\partial \bar{u}}{\partial t} = \frac{\alpha_u}{\alpha_v} (s(\bar{u}) - f(\bar{u}, \bar{v})) + \frac{D_u}{D_v} \Delta \bar{u}, \\ \frac{\partial \bar{v}}{\partial t} = (f(\bar{u}, \bar{v}) - m(\bar{v})) + \Delta \bar{v}. \end{cases} \quad (2.13)$$

Vamos denotar  $\frac{\alpha_u}{\alpha_v} = \rho_r$  e  $\frac{D_u}{D_v} = \rho_d$ .

Assim,

$$\begin{cases} \frac{\partial \bar{u}}{\partial t} = \rho_r (s(\bar{u}) - f(\bar{u}, \bar{v})) + \rho_d \Delta \bar{u}, \\ \frac{\partial \bar{v}}{\partial t} = (f(\bar{u}, \bar{v}) - m(\bar{v})) + \Delta \bar{v}. \end{cases} \quad (2.14)$$

Com o intuito de simplificar a notação, vamos suprimir o "barra", assim

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \rho_r(s(u) - f(u, v)) + \rho_d \Delta u, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = f(u, v) - m(v) + \Delta v. \end{cases} \quad (2.15)$$

## 2.3 Estabilidade

Com as equações adimensionalizadas, o sistema (2.15) será o objeto de nosso estudo. Vamos analisar a estabilidade com relação a perturbações não homogêneas do sistema (2.15).

Para isso vamos considerar  $u_s$  e  $v_s$  como soluções de equilíbrio do sistema. Assim

$$\begin{cases} \rho_r(s(u_s) - f(u_s, v_s)) + \rho_d \Delta u_s = 0, \\ f(u_s, v_s) - m(v_s) + \Delta v_s = 0. \end{cases} \quad (2.16)$$

Agora vamos buscar as soluções de (2.16) perturbando a solução  $(u_s, v_s)$  na forma:

$$W = \begin{pmatrix} u_s + ue^{(ik_x x + ik_y y)} \\ v_s + ve^{(ik_x x + ik_y y)} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \bar{u} \\ \bar{v} \end{pmatrix} \quad (2.17)$$

$$W_t = \begin{pmatrix} (u_s)_t + u_t e^{(ik_x x + ik_y y)} \\ (v_s)_t + v_t e^{(ik_x x + ik_y y)} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \rho_r(s(\bar{u}) - f(\bar{u}, \bar{v})) + \rho_d \Delta \bar{u} \\ f(\bar{u}, \bar{v}) - m(\bar{v}) + \Delta \bar{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (i) \\ (ii) \end{pmatrix} \quad (2.18)$$

Desenvolvendo em Série de Taylor o termo  $(s(\bar{u}) - f(\bar{u}, \bar{v}))$  em torno de  $(u_s, v_s)$  na expressão (i) e o termo  $f(\bar{u}, \bar{v}) - m(\bar{v})$  também em torno de  $(u_s, v_s)$  na expressão (ii) acima e desconsiderando os termos com derivadas acima de 2ª ordem obtemos:

$$\begin{aligned} (i) &= \rho_r(s(u_s) - f(u_s, v_s)) + \rho_r(s'(u_s) - f_u(u_s, v_s))ue^{(ik_x x + ik_y y)} - \rho_r f_v(u_s, v_s)ve^{(ik_x x + ik_y y)} + \\ &\quad + \rho_d \Delta u_s + \rho_d \Delta ue^{(ik_x x + ik_y y)} + \rho_d u(-k_x^2 - k_y^2)e^{(ik_x x + ik_y y)} + \rho_d 2u_x(ik_x e^{(ik_x x + ik_y y)}) + \\ &\quad + \rho_d 2u_y(ik_y e^{(ik_x x + ik_y y)}), \\ (ii) &= f(u_s, v_s) - m(v_s) + f_u(u_s, v_s)ue^{(ik_x x + ik_y y)} + (f_v(u_s, v_s) - m'(v_s))ve^{(ik_x x + ik_y y)} + \Delta v_s + \\ &\quad + \Delta ve^{(ik_x x + ik_y y)} + v(-k_x^2 - k_y^2)e^{(ik_x x + ik_y y)} + 2v_x(ik_x e^{(ik_x x + ik_y y)}) + 2v_y(ik_y e^{(ik_x x + ik_y y)}). \end{aligned} \quad (2.19)$$



Simplificando, obtemos:

$$(i) = \rho_r(s(u_s) - f(u_s, v_s)) + \rho_d \Delta u_s + \rho_r(s'(u_s) - f_u(u_s, v_s))u e^{(ik_x x + ik_y y)} - \\ - \rho_r f_v(u_s, v_s)v e^{(ik_x x + ik_y y)} + \rho_d \Delta u e^{(ik_x x + ik_y y)} + \rho_d u(-k_x^2 - k_y^2)e^{(ik_x x + ik_y y)} + \\ + \rho_d 2u_x(ik_x e^{(ik_x x + ik_y y)}) + \rho_d 2u_y(ik_y e^{(ik_x x + ik_y y)}),$$

$$(ii) = f(u_s, v_s) - m(v_s) + \Delta v_s + f_u(u_s, v_s)u e^{(ik_x x + ik_y y)} + (f_v(u_s, v_s) - m'(v_s))v e^{(ik_x x + ik_y y)} + \\ + \Delta v e^{(ik_x x + ik_y y)} + v(-k_x^2 - k_y^2)e^{(ik_x x + ik_y y)} + 2v_x(ik_x) e^{(ik_x x + ik_y y)} + 2v_y(ik_y) e^{(ik_x x + ik_y y)}. \quad (2.20)$$

Substituindo em (2.18) e utilizando (2.16), obtemos

$$\left\{ \begin{array}{l} u_t e^{(ik_x x + ik_y y)} = \rho_r(s'(u_s) - f_u(u_s, v_s))u e^{(ik_x x + ik_y y)} - \rho_r f_v(u_s, v_s)v e^{(ik_x x + ik_y y)} + \\ \quad + \rho_d \Delta u e^{(ik_x x + ik_y y)} + \rho_d u(-k_x^2 - k_y^2)e^{(ik_x x + ik_y y)} + \\ \quad + \rho_d 2u_x(ik_x e^{(ik_x x + ik_y y)}) + \rho_d 2u_y(ik_y e^{(ik_x x + ik_y y)}), \\ \\ v_t e^{(ik_x x + ik_y y)} = f_u(u_s, v_s)u e^{(ik_x x + ik_y y)} + (f_v(u_s, v_s) - m'(v_s))v e^{(ik_x x + ik_y y)} + \\ \quad + \Delta v e^{(ik_x x + ik_y y)} + v(-k_x^2 - k_y^2)e^{(ik_x x + ik_y y)} + 2v_x(ik_x) e^{(ik_x x + ik_y y)} + \\ \quad + 2v_y(ik_y) e^{(ik_x x + ik_y y)}. \end{array} \right. \quad (2.21)$$

Podemos cancelar  $e^{(ik_x x + ik_y y)}$  em ambas as equações

$$\left\{ \begin{array}{l} u_t = \rho_r(s'(u_s) - f_u(u_s, v_s))u - \rho_r f_v(u_s, v_s)v + \rho_d \Delta u + \rho_d u(-k_x^2 - k_y^2) + \\ \quad + \rho_d 2u_x(ik_x) + \rho_d 2u_y(ik_y), \\ \\ v_t = f_u(u_s, v_s)u + (f_v(u_s, v_s) - m'(v_s) - (k_x^2 + k_y^2))v + \Delta v + 2v_x(ik_x) + 2v_y(ik_y). \end{array} \right. \quad (2.22)$$

Como estamos buscando soluções para  $u$  e  $v$  com valores reais devemos ter

$$\begin{cases} u_t = [\rho_r(s'(u_s) - f_u(u_s, v_s)) - \rho_d(k_x^2 + k_y^2)]u + \rho_d\Delta u - \rho_r f_v(u_s, v_s)v + \\ \quad + [2u_x(ik_x) + 2u_y(ik_y)]\rho_d, \\ v_t = f_u(u_s, v_s)u + (f_v(u_s, v_s) - m'(v_s))v + \Delta v + v(-k_x^2 - k_y^2) + 2v_x(ik_x) + \\ \quad + 2v_y(ik_y). \end{cases} \quad (2.23)$$

No sentido de estudar a estabilidade do ponto de equilíbrio homogêneo,  $(U_s, V_s)$  com relação a perturbações do tipo  $e^{ik_x x + ik_y y}$  consideramos o sistema linear abaixo

$$\begin{cases} u_t = [\rho_r(s'(u_s) - f_u(u_s, v_s)) - \rho_d(k_x^2 + k_y^2)]u - \rho_r f_v(u_s, v_s)v, \\ v_t = f_u(u_s, v_s)u + [f_v(u_s, v_s) - m'(v_s) - (k_x^2 + k_y^2)]v. \end{cases} \quad (2.24)$$

cuja a matriz Jacobiana em relação a  $u$  e  $v$ , correspondente é

$$J_d(k_x, k_y) = \begin{bmatrix} \rho_r(s'(u_s) - f_u(u_s, v_s)) - \rho_d(k_x^2 + k_y^2) & -\rho_r f_v(u_s, v_s) \\ f_u(u_s, v_s) & [f_v(u_s, v_s) - m'(v_s) - (k_x^2 + k_y^2)] \end{bmatrix}. \quad (2.25)$$

## 2.4 Parâmetros

Para analisar melhor o comportamento do sistema, vamos usar as letras  $\phi$ ,  $\gamma$ ,  $\psi$  e  $p$ , na matriz Jacobiana (2.25), definindo da seguinte forma:

$$\begin{aligned} \phi &= s'(u_s) = \left. \frac{ds(u)}{du} \right|_{u=1} \\ \gamma &= f_u(u_s, v_s) = \left. \frac{\partial f(u, v)}{\partial u} \right|_{u=1, v=1} \\ \psi &= f_v(u_s, v_s) = \left. \frac{\partial f(u, v)}{\partial v} \right|_{u=1, v=1} \\ p &= m'(v_s) = \left. \frac{dm(v)}{dv} \right|_{v=1} \end{aligned} \quad (2.26)$$

Acima, observamos que os pontos de equilíbrio após a adimensionalização  $u = \frac{U}{U_s}$  e  $v = \frac{V}{V_s}$  são  $u_s = 1$  e  $v_s = 1$ , pois para obter tais pontos basta substituir  $U = U_s$  e  $V = V_s$ . Assim,

$$J_d(k_x, k_y) = \begin{bmatrix} [\rho_r(\phi - \gamma) - \rho_d(k_x^2 + k_y^2)] & -\rho_r\psi \\ \gamma & [\psi - p - (k_x^2 + k_y^2)] \end{bmatrix}. \quad (2.27)$$

Estes parâmetros podem ser interpretados em termos ecológicos, assim, uma propriedade da adimensionalização, é que se  $s(u)$  tem o seguinte formato linear  $s(u) = u + b$ , então o correspondente parâmetro  $\phi = \left. \frac{ds(u)}{du} \right|_{u=1} = 1$ . Caso  $s(u)$  tenha o seguinte formato quadrático  $s(u) = u^2 + b$ , então o parâmetro  $\phi = \left. \frac{ds(u)}{du} \right|_{u=1} = 2$ . Dessa forma, podemos dizer que se a função crescer mais que linearmente, o parâmetro é maior do que um, porém, se a função crescer menos que linearmente, o parâmetro é menor que um, sendo a função constante o extremo, que corresponde a um valor de parâmetro igual a zero. Então, podemos dizer que os parâmetros  $\phi$ ,  $\gamma$ ,  $\psi$  e  $\rho$  descrevem a linearidade ou a não-linearidade das funções do sistema. Vamos fazer um estudo detalhado de cada parâmetro, e como a alteração de cada um deles modifica o comportamento do sistema.

#### Estudo de $\phi$

Em populações livres espera-se  $\phi$  positivo, o que pode ser observado no modelo de Malthus (1798), para crescimento da população:

$$\frac{\partial u}{\partial \tau} = ru, \text{ onde } r \text{ é a taxa de crescimento.}$$

Podemos interpretar esta equação como o sistema (2.24), com  $v_t = 0$ ,  $s'(u_s) = 1$  e os demais coeficientes nulos. Desta forma,  $\phi = 1$ .

Em termos do sistema 2.15, podemos interpretar esta equação com  $s(u) = u$ ,  $\rho_r = 1$ ,  $f(u, v) = 0$  e  $v(t) = 1$ , neste caso teremos  $\phi = 1$ . Observando o parâmetro  $\phi$ , vemos que a razão  $\frac{ds(u)}{du}$  nos indica o quanto o crescimento da população de presas depende do seu próprio tamanho, pois  $s(u)$  vem de uma sequência de normalizações da função  $S(U)$ , que quantifica a produção primária de presas e como  $\phi$  é a derivada de  $s$ , então  $\phi$  fornece a taxa de variação das presas em relação à quantidade das próprias presas. Sendo assim, nos modelos de populações livres como o modelo de Crescimento Exponencial de Malthus, onde o crescimento da população é ilimitado e os recursos são inesgotáveis, o valor de  $\phi$  é 1. Estudando as diferenças entre o modelo de populações livres e o modelo de populações

com recursos externos limitados apresentados por Bazykin (1998), vemos que no modelo de populações livres o crescimento da população é ilimitado:

Modelo das populações livres

$$s(u) = \frac{\partial u}{\partial \tau} = u \rightarrow \frac{ds}{du} = 1 \rightarrow \phi|_{u=1}.$$

Mas não é comum populações crescerem infinitamente, assim, podemos tomar como exemplo um modelo com recursos externos limitados, no qual a população é limitada pela quantidade de recursos disponível. Neste sentido, vamos analisar o modelo Logístico de Verhulst (1938), que é usado com frequência para modelagem do crescimento de populações de presas:

Modelo de Verhulst

$$\frac{\partial u}{\partial \tau} = r\left(1 - \frac{u}{k}\right)u \quad (2.28)$$

onde  $k$  é o limite populacional determinado pelos recursos disponíveis e  $r$  é a taxa de crescimento.

A solução do modelo de Verhulst é

$$u(\tau) = \frac{u_0 k}{u_0 + (k - u_0)e^{-r\tau}}, \quad (2.29)$$

onde  $u_0 = u(0)$  é a população inicial.

Assim, representamos na Figura (2.1) a variação de  $\phi$ , em relação a  $U_s$ :

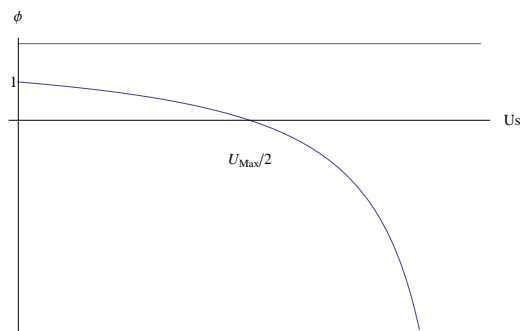


Figura 2.1: Variação de  $\phi$

Observando a Figura (2.1), vemos que se  $U_s$  é pequeno em relação a  $U_{max}$ , o parâmetro  $\phi$  é um pouco menor que 1. A medida que  $U_s$  cresce, os valores de  $\phi$  diminuem. Obtemos

$\phi = 0$  quando  $U_s = U_{max}/2$  e quando  $U_s \rightarrow U_{max}$ ,  $\phi \rightarrow -\infty$ . O parâmetro  $\phi$  mede a competição intra-específica de presas individuais por nutrientes, assim podemos chamá-lo de sensibilidade em relação aos nutrientes.

#### Estudo de $\gamma$

O parâmetro  $\gamma = f_u(u_s, v_s) = \frac{\partial f(u, v)}{\partial u}$  representa a sensibilidade da predação em relação ao fornecimento de presas, pois a função  $f(u, v)$  representa a taxa de predação. Vamos supor três hipóteses para a  $f(u, v)$ :  $f(u, v)$  é uma função quadrática em  $u$ ,  $f(u, v)$  é linear em  $u$  ou  $f(u, v)$  é uma constante  $k$ .

Para  $f(u, v)$  quadrática, ou seja  $f(u, v) = au^2 + bu + c$  temos:

$$\frac{\partial f(u, v)}{\partial u} = \frac{\partial (au^2 + bu + c)}{\partial u} = 2au + b$$

Quando  $a = 1, b = c = 0$ , temos  $\gamma = 2u$  e fazendo  $u = 1$ , temos  $\gamma = 2$

Para  $f(u, v)$  linear, ou seja,  $f(u, v) = au + b$ , temos  $\frac{\partial f(u, v)}{\partial u} = a$ , então, para  $a = 1$ ,  $\gamma = 1$ .

Empiricamente, se as presas são escassas, a taxa de predação cresce linear ou quadraticamente com a densidade das presas. Se a presa é abundante, a taxa de predação se aproxima de um valor limite constante, pois ocorre saturação de predação, o que corresponde a  $\gamma = 0$ . Este comportamento geral pode ser descrito na Figura (2.2):

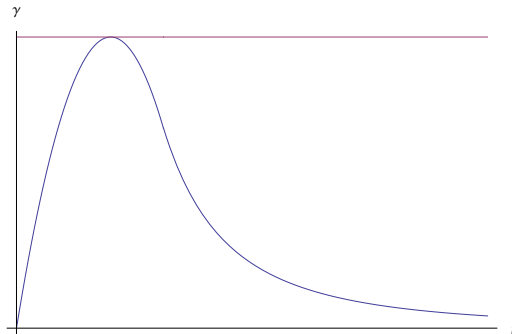


Figura 2.2: Variação de  $\gamma$

#### Estudo de $\psi$

O parâmetro  $\psi = f_v(u_s, v_s) = \frac{\partial f(u, v)}{\partial v}$  descreve a dependência da taxa de predação em relação ao número de predadores. Em modelos em que a taxa de predação varia linearmente com a densidade de predadores, temos  $\psi = 1$ , pois basicamente  $f(u, v) = v$  e

$$\psi = \frac{\partial f(u, v)}{\partial v} = 1$$

Mas no caso do modelo usado por Bartumeus et al (2001), onde a equação do predador é

$$\frac{\partial V}{\partial t} = \eta \frac{bUV}{kV + U} - V\mu,$$

temos um valor intermediário para  $\psi$ , ou seja,  $0 < \psi < 1$ , pois:

$$f(u, v) = \frac{buv}{kv + u}$$

$$\psi = \left. \frac{\partial f}{\partial v} \right|_{(u,v)=(1,1)} = \frac{bu(kv + u) - buvk}{(kv + u)^2} = \frac{b(k + 1) - bk}{(k + 1)^2} = \frac{b}{(k + 1)^2},$$

desde que  $b < (k + 1)^2$ .

$$\gamma = \left. \frac{\partial f}{\partial u} \right|_{(u,v)=(1,1)} = \frac{bv(kv + u) - buv}{(kv + u)^2} = \frac{b(k + 1) - b}{(k + 1)^2} = \frac{bk}{(k + 1)^2}.$$

Observe que  $\psi = 1 - \gamma$ , desde que  $b = k + 1$

$$\gamma + \psi = \frac{b}{(k + 1)^2} + \frac{bk}{(k + 1)^2} = \frac{b(k + 1)}{(k + 1)^2} = \frac{b}{k + 1}.$$

Estudo do  $p$

Este parâmetro nos indica o grau em que a taxa de mortalidade de predadores depende da densidade populacional. Isto é importante, pois para casos em que a população de predadores é alta, a disseminação de doenças, concorrência pelas presas, superlotação do ambiente e estresse podem causar uma taxa de mortalidade alta, podendo ser até mesmo quadrática. Assim, o parâmetro  $p$  pode chegar a dois. Já em modelos em que a taxa mortalidade é menor, como no modelo de Rosenzweig-MacArthur, o parâmetro  $p$  assume valor um pois a taxa de mortalidade é proporcional à densidade. Basicamente  $m(v) = v$ , então  $p = \left. \frac{\partial m(v)}{\partial v} \right|_{v=1}$ .

Finalmente, há modelos em que o parâmetro  $p$  é proposto para variar entre 1 e 2, como exemplo, veja Segel and Jackson (1972).

## INFLUÊNCIA DOS PARÂMETROS SOBRE A DINÂMICA DO MODELO

Para analisar a influência dos parâmetros no modelo, inicialmente vamos levar em consideração a matriz Jacobiana descrita em (2.27), substituindo a soma dos números de onda  $k_x^2 + k_y^2$  por  $k^2$ , obtemos a matriz Jacobiana:

$$J_d(k) = \begin{bmatrix} [\rho_r(\phi - \gamma) - \rho_d k^2] & -\rho_r \psi \\ \gamma & [\psi - p - k^2] \end{bmatrix}. \quad (2.30)$$

Ao desconsiderarmos a difusão em (2.15), vemos que  $J := J_d(0)$  é a matriz Jacobiana para o modelo local, que fica:

$$J_d(k) = \begin{bmatrix} \rho_r(s'(u_s) - f_u(u_s, v_s)) - \rho_d & -\rho_r f_v(u_s, v_s) \\ f_u(u_s, v_s) & f_v(u_s, v_s) - m'(v_s) \end{bmatrix}. \quad (2.31)$$

Assim, podemos perceber que a sensibilidade do modelo quando usamos perturbações homogêneas é igual à do modelo local, no qual a difusão não é considerada. Desta forma, o equilíbrio não pode ser desestabilizado por perturbações homogêneas, no caso do estado estacionário ser um equilíbrio local atrator. Segundo Turing (1952), a difusão pode induzir perda de estabilidade quando utilizamos perturbações de número de ondas específicos, nos dando a condição  $\det(J_d(k^2)) < 0$ .

Neste caso,

$$\det J_d(k^2) = [\rho_r(\phi - \gamma) - \rho_d k^2](\psi - p - k^2) + \gamma \rho_r \psi.$$

Assim

$$\begin{aligned} \det J_d(k^2) &= \rho_r(\phi - \gamma)\psi - \rho_r(\phi - \gamma)p - \rho_r(\phi - \gamma)k^2 - \rho_d \psi k^2 + \rho_d p k^2 + \rho_d k^4 + \gamma \rho_r \psi \\ &= \rho_d k^4 + (\rho_d p - \rho_d \psi - \rho_r(\phi - \gamma))k^2 + \gamma \rho_r \psi + \rho_r(\phi - \gamma)\psi - \rho_r(\phi - \gamma)p. \end{aligned} \quad (2.32)$$

Vemos que  $\det(J_d(k^2))$ , descrito pela equação acima, representa um polinômio quadrático em relação a  $k^2$  e seu vértice é um mínimo em relação a  $k^2$ . Supondo a estabilidade no modelo local, para  $\det(J) > 0$ , encontramos duas condições para ocorrência de instabilidades de Turing, conforme descrito por Baurmann (2004). A primeira condição é que o ponto de vértice  $k_v^2$  seja maior que 0,  $k_v^2 > 0$ . Quando esta condição é violada,  $\det(J_d(0)) = \det(J) > 0$  em que  $\det(J_d(k^2)) > 0$  para todo  $k^2$ . Desta forma, o ponto de vértice  $k_v^2 > 0$  é a condição necessária para a ocorrência de instabilidades de Turing e  $\det(J_d(k_v^2)) \leq 0$  é a condição suficiente para ocorrência destas instabilidades.

Assim, calculamos a condição necessária para ocorrência de instabilidades de Turing, na expressão (2.32), em termos dos parâmetros generalizados, utilizando as coordenadas do vértice da parábola

$$\frac{-b}{2a} > 0$$

de (2.32)

$$\frac{-\rho_d p + \rho_d \psi + \rho_r(\phi - \gamma)}{2\rho_d} > 0, \text{ ou,}$$

$$-\rho_d p + \rho_d \psi + \rho_r(\phi - \gamma) > 0,$$

$$\rho_d(\psi - p) + \rho_r(\phi - \gamma) > 0,$$

$$\rho_r(\phi - \gamma) > \rho_d(p - \psi),$$

$$\frac{\rho_r}{\rho_d}(\phi - \gamma) > (p - \psi) - \text{que é a primeira condição de Turing.} \quad (2.33)$$

Para obtermos a segunda condição de Turing, devemos ter a ordenada do vértice da parábola assumindo o valor negativo, pois neste caso poderemos ter a condição  $\det(J_d(k_v^2)) \leq 0$ , que é a segunda condição de Turing, a condição suficiente em (2.32). Assim, devemos ter

$$-\left(\frac{(\rho_d p - \rho_d \psi - \rho_r(\phi - \gamma))^2 - 4\rho_d(\rho_r \gamma \psi + \rho_r(\phi - \gamma)\psi - \rho_r(\phi - \gamma)p)}{4\rho_d}\right) \leq 0$$

$$-\left(\frac{(\rho_d p - \rho_d \psi - \rho_r(\phi - \gamma))^2 - 4\rho_d(\rho_r \gamma \psi + \rho_r(\phi - \gamma)\psi - \rho_r(\phi - \gamma)p)}{4\rho_d}\right) \leq 0$$

$$-((\rho_d(p - \psi)\rho_r(\phi - \gamma))^2 - 4\rho_d\rho_r(\gamma\psi + (\phi - \gamma)\psi - (\phi - \gamma)p)) \leq 0$$

$$-((\rho_d^2(p - \psi)^2\rho_r^2(\phi - \gamma)^2 - 2\rho_d\rho_r(p - \psi)(\phi - \gamma) - 4\rho_d\rho_r(\gamma\psi + (\phi - \gamma)\psi - (\phi - \gamma)p)) \leq 0$$

$$-\rho_d^2(p - \psi)^2 - \rho_r^2(\phi - \gamma)^2 + 2\rho_d\rho_r(p\phi - \psi\phi - \gamma\psi + \psi\gamma) + 4\rho_d\rho_r(\gamma\psi + \phi\psi - \gamma\psi - p\phi + \gamma p) \leq 0$$

$$-\rho_d^2(p - \psi)^2 - \rho_r^2(\phi - \gamma)^2 + 2\rho_d\rho_r(\phi\psi + p\gamma + \psi\gamma - p\phi) \leq 0 \text{ (dividindo por } \rho_d^2)$$

$$-(p - \psi)^2 - \frac{\rho_r^2}{\rho_d^2}(\phi - \gamma)^2 + 2\frac{\rho_r}{\rho_d}(\phi\psi + p\gamma + \psi\gamma - p\phi) \leq 0 \text{ (multiplicando por -1)}$$

$$\frac{\rho_r^2}{\rho_d^2}(\phi - \gamma)^2 - 2\frac{\rho_r}{\rho_d}(\phi\psi + p\gamma + \psi\gamma - p\phi) + (p - \psi)^2 \geq 0 - \text{condição para que a ordenada do vértice seja}$$

Vamos resolver a equação  $\frac{\rho_r^2}{\rho_d^2}(\phi - \gamma)^2 - 2\frac{\rho_r}{\rho_d}(\phi\psi + p\gamma + \psi\gamma - p\phi) + (p - \psi)^2 = 0$  em termos de  $\frac{\rho_r}{\rho_d}$ , assim



$$\frac{\rho_r}{\rho_d} = \frac{2(\phi\psi + p\gamma + \psi\gamma - p\phi) \pm \sqrt{4(\phi\psi + p\gamma + \psi\gamma - p\phi)^2 - 4(\phi - \gamma)^2(p - \psi)^2}}{2(\phi - \gamma)^2}$$

$$\frac{\rho_r}{\rho_d} = \frac{(\phi\psi + p\gamma + \psi\gamma - p\phi) \pm \sqrt{\phi^2\psi^2 - 2\phi^2\psi p + 2\phi\psi\gamma p + 2\phi\gamma\psi^2 + \phi^2p^2 - 2\phi\gamma p^2 - \phi p\gamma\psi + \psi^2p^2 - 2\phi\gamma\psi^2 - \phi p\gamma\psi + \psi^2p^2}}{(\phi - \gamma)^2}$$

$$\frac{\rho_r}{\rho_d} = \frac{(\phi\psi + p\gamma + \psi\gamma - p\phi) \pm \sqrt{\phi^2\psi^2 - 2\phi^2\psi p + 2\phi\psi\gamma p + 2\phi\gamma\psi^2 + \phi^2p^2 - 2\phi\gamma p^2 - \phi p\gamma\psi + \psi^2p^2 - 2\phi\gamma\psi^2 - \phi p\gamma\psi + \psi^2p^2}}{(\phi - \gamma)^2}$$

$$\frac{\rho_r}{\rho_d} = \frac{(\phi\psi + p\gamma + \psi\gamma - p\phi) \pm \sqrt{4\phi\gamma\psi^2 + 4p\psi\gamma^2 - 4p\psi\phi\gamma}}{(\phi - \gamma)^2}$$

$$\frac{\rho_r}{\rho_d} = \frac{(\phi\psi + p\gamma + \psi\gamma - p\phi) \pm 2\sqrt{(\gamma\psi)(\phi\psi - p\phi + p\gamma)}}{(\phi - \gamma)^2}$$

Desde que  $\gamma\psi$  é positivo, e  $(\phi\psi - p\phi + p\gamma) = \frac{\det(J)}{\rho_r} > 0$ , então as duas raízes  $r_1$  e  $r_2$  da equação acima são reais.

O desenho geral do gráfico da parábola  $h\left(\frac{\rho_r}{\rho_d}\right) = \frac{\rho_r^2}{\rho_d^2}(\phi - \gamma)^2 - 2\frac{\rho_r}{\rho_d}(\phi\psi + p\gamma + \psi\gamma - p\phi) + (p - \psi)^2$  pode ser visto na Figura (2.3):

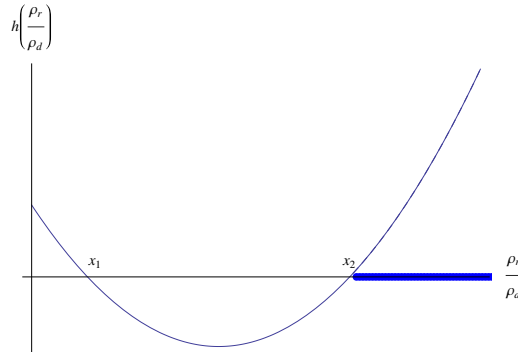


Figura 2.3: Segunda condição de Turing

Assim, a parábola assume valores positivos quando

$$\frac{\rho_r}{\rho_d} > r_2 = \frac{(\phi\psi + p\gamma + \psi\gamma - p\phi) \pm 2\sqrt{(\gamma\psi)(\phi\psi - p\phi + p\gamma)}}{(\phi - \gamma)^2},$$

que é igual a  $r_2 = \frac{(\sqrt{\phi\psi - p\phi + p\gamma} + \sqrt{\gamma\psi})^2}{(\phi - \gamma)^2}$ , resultando assim em:

$$\frac{\rho_r}{\rho_d} > \frac{(\sqrt{\phi\psi - p\phi + p\gamma} + \sqrt{\gamma\psi})^2}{(\phi - \gamma)^2} - \text{que constitui a segunda condi\c{c}\~ao de Turing. (2.35)}$$

Considerando as condi\c{c}\~oes de Turing (2.33) e (2.35), vemos que, no modelo definido em (2.15), a desestabiliza\c{c}\~ao devido \~a difus\~ao \u00e9 mais prov\u00e1vel se os valores dos par\u00e2metros  $\gamma$  (sensibilidade do predador) e  $\rho_d$  (raz\u00e3o entre os coeficientes de difus\u00e3o) s\u00e3o baixos e se a sensibilidade em rela\c{c}\~ao aos nutrientes  $\phi$  e o tempo-escala relativo  $\rho_r$ , s\u00e3o elevados. Um pequeno expoente de encerramento  $p$  pode garantir a validade da condi\c{c}\~ao (2.33), mas pode levar a uma viola\c{c}\~ao de (2.35). Por outro lado, a interfer\u00eancia do n\u00famero de predadores sobre a taxa de preda\c{c}\~ao  $\psi$  deve ser pequena para atender a (2.35) e tem de ter grandes valores para promover a validade da (2.33). No entanto, como vimos acima, a condi\c{c}\~ao fundamental para a perda de estabilidade \u00e9 a (2.35), para que possamos identificar os seguintes fatores como promotores das instabilidades induzidas pela difus\u00e3o: (i) elevada oferta de alimento, nenhuma ou fraca concorr\u00eancia para obten\c{c}\~ao de alimentos; (ii) a abund\u00e2ncia de presas, (iii) forte concorr\u00eancia intra-espec\u00edfica dos predadores individuais, (iv) a influ\u00eancia da alta densidade populacional de predadores sobre a mortalidade dos predadores (termo de mortalidade quadr\u00e1tico), (v) r\u00e1pido movimento difusivo do predador e presas lentas, (vi) longa escala de tempo para os predadores, curta escala de tempo para as presas. Os pontos (v) e (vi) descrevem as caracter\u00edsticas mantidas por muitos sistemas presa-predador encontrados na natureza. Pelo contr\u00e1rio, (i) - (iv) mostram caracter\u00edsticas especiais de um grupo de sistemas que podem ser encontrados na natureza sob certas condi\c{c}\~oes, por exemplo, em sistemas onde os nutrientes s\u00e3o abundantes. Da\u00ed a eutrofiza\c{c}\~ao antr\u00f3pica, ou seja, o aumento acelerado da popula\c{c}\~ao devido ao excesso de nutrientes, que \u00e9 observada em um grande n\u00famero de sistemas ecol\u00f3gicos (Verhoeven et al., 2006) pode desestabilizar o equil\u00edbrio espacialmente homog\u00eaneo em sistemas presa-predador.

## 2.5 A rela\c{c}\~ao das instabilidades de Turing com outras bifurca\c{c}\~oes

At\u00e9 agora analisamos a bifurca\c{c}\~ao de Turing. Isso significa que estudamos os casos em que a difus\u00e3o leva a uma desestabiliza\c{c}\~ao de um equil\u00edbrio homog\u00eaneo. A instabilidade de Turing resulta no surgimento de padr\u00f5es fixos espacialmente heterog\u00eneos de predadores e presas. No entanto, a regi\u00e3o de estabilidade local \u00e9 delimitada por duas bifurca\c{c}\~oes: a bifurca\c{c}\~ao de Hopf, em que o equil\u00edbrio atrator perde a sua estabilidade e a bifurca\c{c}\~ao transc\u00edtica em que dois ramos de equil\u00edbrrios se encontram e trocam suas propriedades de estabilidade. Na bifurca\c{c}\~ao de Hopf os autovalores do sistema local s\u00e3o um par de valores imagin\u00e1rios conjugados. Assim, podemos detect\u00e1-los por duas condi\c{c}\~oes a seguir

$$\lambda_1 + \lambda_2 = \text{tr}(J) = 0, \lambda_1\lambda_2 = \text{det}(J) > 0$$

No sistema que estamos estudando , temos

$$J = J_d(0) = \begin{bmatrix} [\rho_r(\phi - \gamma)] & -\rho_r\psi \\ \gamma & [\psi - p] \end{bmatrix}$$

Logo as condições acima se traduzem em

$$\lambda_1 + \lambda_2 = Tr(J) = \rho_r(\phi - \gamma) + \psi - p = 0 \text{ e}$$

$$\lambda_1\lambda_2 = Det(J) = \rho_r(\phi - \gamma)(\psi - p) = 0.$$

Então

$$\lambda_1 + \lambda_2 = \rho_r\phi - \rho_r\gamma + \psi - p = 0. \quad (2.36)$$

Tomando  $\lambda_1\lambda_2 = det(J) > 0$ ,

$$\lambda_1\lambda_2 = det(J) = \rho_r(\phi - \gamma)(\psi - p) + \rho_r\psi\gamma > 0$$

$$(\rho_r\phi - \rho_r\gamma)(\psi - p) + \rho_r\psi\gamma > 0$$

$$\rho_r\phi\psi - \rho_r\gamma\psi - \rho_r\phi p + \rho_r\gamma p + \rho_r\psi\gamma > 0$$

$$\rho_r(\phi\psi - \phi p + \gamma p) > 0$$

Como  $\rho_r$  é sempre positivo, podemos dizer que

$$\phi\psi - \phi p + \gamma p > 0. \quad (2.37)$$

Na bifurcação transcítica, um autovalor real do modelo local se anula. Assim, para encontrarmos esta bifurcação resolvemos

$$\lambda_1\lambda_2 = det(J) = 0.$$

Assim, obtemos a condição

$$\phi\psi - \phi p + \gamma p = 0$$

Para um estudo gráfico, vamos reescrever todas as condições de bifurcações em termos da sensibilidade da predação em relação ao fornecimento de presas  $\gamma$ , além disso, usaremos  $\rho_r = \frac{10}{3}$ ,  $\psi = 1$ ,  $p = 2$ ,  $\rho_d = 0.3$  e vamos variar o  $\phi$ , assim

Bifurcação Transcrítica:

$$\gamma_{tc} = \phi - \frac{\phi\psi}{p} = \left(1 - \frac{\psi}{p}\right)\phi \quad (2.38)$$

que é representada pelo gráfico da Figura (2.4)

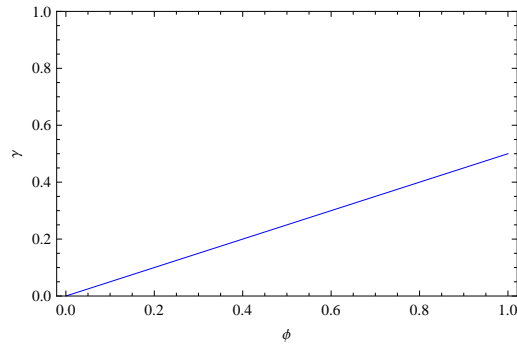


Figura 2.4: Bifurcação Transcrítica

Bifurcação de Hopf:

$$\gamma_H = \phi + \frac{\psi - p}{\rho_r} \quad (2.39)$$

cujo gráfico é representado na Figura (2.5)

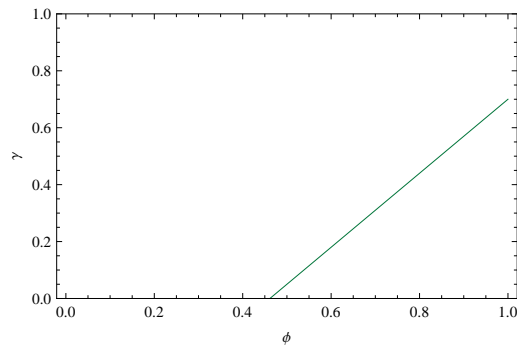


Figura 2.5: Bifurcação de Hopf

Para a primeira condição de Turing (Turing 1), de (2.33) temos

$$\gamma_{T_1} = \phi + \frac{\rho_d}{\rho_r}(\psi - p) \quad (2.40)$$

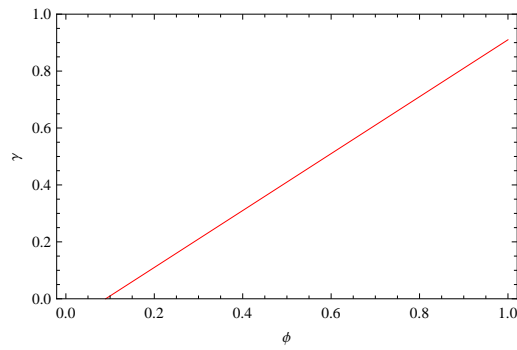


Figura 2.6: Primeira condição de Turing

cujo gráfico esta representado na Figura (2.6)

Para a segunda condição de Turing (Turing 2), podemos escrever  $\gamma_{T_2}$  da seguinte forma:

$$\gamma_{T_2} = \frac{\rho_d}{\rho_r} \left( \sqrt{r\psi} - \sqrt{p + \frac{\rho_r}{\rho_d} \phi} \right)^2 \quad (2.41)$$

onde  $r$  tem uma expressão algébrica relativamente complexa, que não reproduziremos aqui.

O gráfico de  $\gamma_{T_2}$  é representado na Figura (2.7)

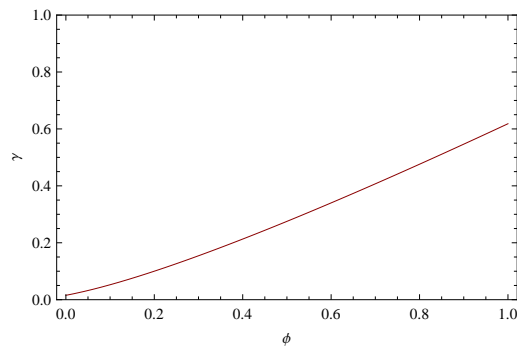


Figura 2.7: Segunda condição de Turing

Ao sobrepormos todas as curvas obtemos o gráfico da Figura (2.8)

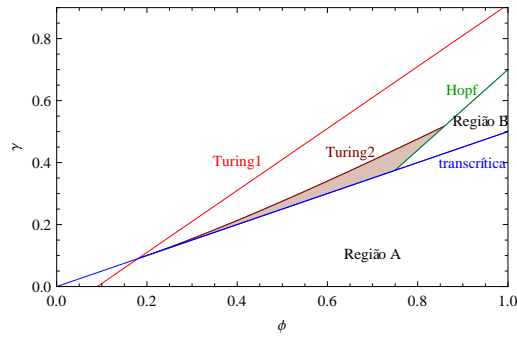


Figura 2.8: Espaço de Turing

Segundo a nossa hipótese  $\psi < p$  o intervalo que nos referimos na segunda condição de Turing é não-vazio se, e somente se,  $\rho_d < 1$ . Isto significa que a difusão do predador ocorre mais rapidamente do que a da presa.

Vamos discutir as bifurcações representadas por essas equações no espaço de parâmetro estendido pela sensibilidade do predador à presa  $\gamma$  e a sensibilidade aos nutrientes  $\phi$ . Note que cada ponto neste espaço de parâmetros representa toda uma classe de sistemas. A parte superior do espaço de parâmetro exibido corresponde a sistemas com equilíbrios homogêneos, que são incondicionalmente estáveis.

O comportamento qualitativo do equilíbrio muda se a região é deixada através de uma bifurcação (transcrítica, Turing 2 ou Hopf). Se um equilíbrio é representado por um ponto na metade inferior do espaço de parâmetro mostrado na Figura (2.8), pode ser desestabilizado por uma perturbação homogênea (Região A) e o sistema converge para um outro estado, dependendo da escolha específica da resposta funcional presa-predador. O mesmo vale para os equilíbrios, que podem ser encontrados entre a bifurcação de Hopf e bifurcação transcrítica (Região B). Nesta região, poderíamos esperar oscilações homogêneas. Como mostraremos mais tarde, a dinâmica é mais complicada. Os equilíbrios que podem ser encontrados na região triangular cinza são estáveis com relação a perturbações homogêneas, mas perdem a sua estabilidade com relação às alterações de número de onda específico  $k$ . Nesta região, padrões não homogêneos estacionários podem ser observados. A figura também mostra três pontos, em que as curvas de bifurcação se encontram. Estes pontos correspondem a bifurcações de codimensão-2 e suas coordenadas podem ser obtidas fazendo a igualdade:

$$\gamma_{tc} = \gamma_{T_1} = \gamma_{T_2};$$

$$\gamma_{tc} = \gamma_H \cdot c$$

$$\gamma_{T_2} = \gamma_H \cdot$$

Assim, para determinar o ponto de intersecção entre as bifurcações Transcrítica e Turing, faremos:

$\gamma_{tc} = \gamma_{T_1}$ , com  $k_e^2 = 0$  e  $\lambda_1(0) = 0$ , então

$$\phi - \frac{\phi\psi}{p} = \phi + \frac{\rho_d}{\rho_r}(\psi - p)$$

$$-\frac{\phi\psi}{p} = \frac{\rho_d}{\rho_r}(\psi - p)$$

$$\phi_{tcT_1} = \frac{\rho_d p}{\rho_r \psi}(p - \psi)$$

Substituindo  $\phi_{tcT_1}$  em  $\gamma_{T_1}$ ,

$$\gamma_{tcT_1} = \frac{\rho_d p}{\rho_r \psi}(p - \psi) + \frac{\rho_d}{\rho_r}(\psi - p)$$

$$\gamma_{tcT_1} = \frac{\rho_d p^2 - \rho_d \psi}{\rho_r \psi} + \frac{\rho_d \psi - \rho_d p}{\rho_r} = \frac{\rho_d p^2 - \rho_d p \psi + \rho_d \psi^2 - \rho_d p \psi}{\rho_r \psi}$$

$$\gamma_{tcT_1} = \frac{\rho_d p^2 - 2p\psi + \psi^2}{\rho_r \psi} = \frac{\rho_d (p - \psi)^2}{\rho_r \psi}.$$

Desta forma, a intersecção das bifurcações transcrítica com Turing 1 e com Turing 2 ocorre em

$$\phi_{tcT} = \frac{\rho_d p}{\rho_r \psi}(p - \psi) \text{ e } \gamma_{tcT} = \frac{\rho_d (p - \psi)^2}{\rho_r \psi}. \quad (2.42)$$

A intersecção das bifurcações de Hopf e transcrítica, também conhecida como bifurcação de Takens-Bogdanov \*, com  $\lambda_1(0) = \lambda_2(0) = 0$ , pode ser encontrada calculando

$\gamma_{tc} = \gamma_H$ , assim

$$\phi - \frac{\phi\psi}{p} = \phi + \frac{\psi - p}{\rho_r}$$

$$\phi_{tcH} = -\frac{(\psi - p)p}{\psi \rho_r}$$

$$\phi_{tcH} = \frac{p(p - \psi)}{\psi \rho_r}$$

Substituindo  $\phi_{tcH}$  em  $\gamma_H$ ,

---

\*Este nome se deve ao fato de Rifkat Bogdanov e Takens Floris terem descrito esta bifurcação simultaneamente.

$$\begin{aligned}\gamma_{tcH} &= \frac{p(p-\psi)}{\psi\rho_r} + \frac{\psi-p}{\rho_r} \\ \gamma_{tcH} &= \frac{p^2 - p\psi + \psi^2 - p\psi}{\psi\rho_r} \\ \gamma_{tcH} &= \frac{(p-\psi)^2}{\psi\rho_r}\end{aligned}$$

Portanto o ponto de intersecção das bifurcações de Hopf e transcítica, ocorre em

$$\phi_{tcH} = \frac{p(p-\psi)}{\psi\rho_r} \text{ e } \gamma_{tcH} = \frac{(p-\psi)^2}{\psi\rho_r}. \quad (2.43)$$

O ponto de intersecção entre a bifurcação de Turing 2 e a bifurcação de Hopf, com  $\lambda_{1,2}(0) = \pm ia$  e  $\lambda_1(k_e^2) = 0$  para  $k_e^2 \geq 0$  ocorre em

$$\phi_{T_2H} = \frac{p-\psi}{\rho_r\psi} \left( \frac{(p-\psi)(\rho_d-1)^2}{4\rho_d} + p \right) \text{ e } \gamma_{T_2H} = \frac{(p-\psi)^2}{\rho_r\psi} \left( \frac{(\rho_d-1)^2}{4\rho_d} + 1 \right). \quad (2.44)$$

Para  $\rho_d = 1$  (ou seja,  $Du = Dv$ ), obtemos uma bifurcação de codimensão-3 em  $(\phi_{trH}, \gamma_{trH})$ . Para um equilíbrio neste ponto, podemos calcular os autovalores e encontrar  $\lambda_1(k^2) = \lambda_2(k^2)$ .

Se tomarmos os diagramas de bifurcação da Figura (2.9) e diminuir a diferença entre os coeficientes de difusão de modo que a razão entre eles  $\rho_d$  se aproxime de 1, em seguida, o espaço de Turing se contrai e desaparece em  $\rho_d = 1$ , então temos uma bifurcação de codimensão-3, como podemos observar nos gráficos abaixo.

As bifurcações obtidas da maior codimensão podem ser relevantes para os sistemas ecológicos. Apesar de analisarmos apenas bifurcações de equilíbrios, podemos usar o conhecimento sobre a ocorrência de bifurcações de codimensão maior para tirar conclusões sobre a possibilidade de dinâmica complexa dos sistemas em consideração. Assim, a bifurcação de Takens-Bogdanov é o ponto de partida para uma linha de bifurcações homoclínicas. A bifurcação homoclínica indica a colisão de um ciclo limite com uma sela que faz com que o ciclo-limite desapareça. A região em torno de uma bifurcação de Hopf-Turing é de maior interesse para o nosso estudo da formação de estruturas espaço-temporais complexas. Na vizinhança desta bifurcação nós temos que esperar o surgimento de caos espaço-temporal em sistemas presa-predador, que analisaremos na próxima seção. Em particular, o comportamento caótico pode ser observado na vizinhança desta bifurcação.



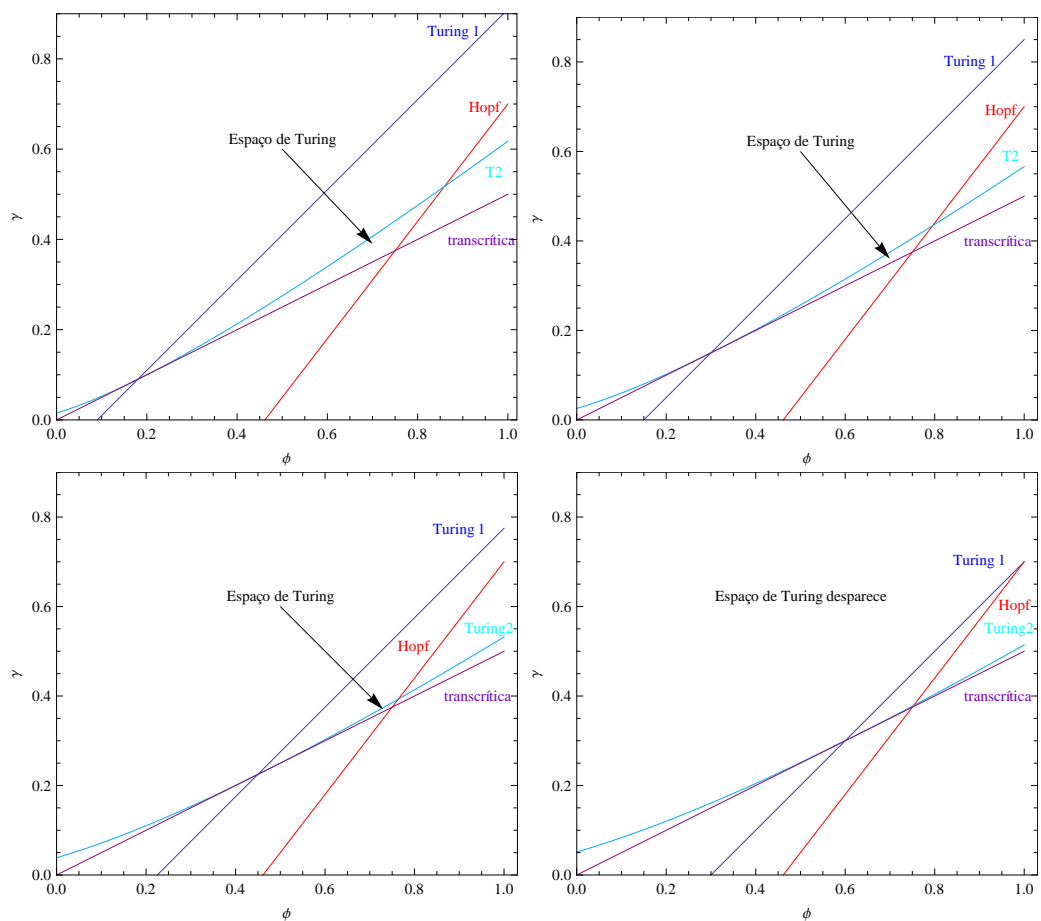


Figura 2.9: Gráficos com  $\rho_d = 0.3, 0.5, 0.75$  e  $1$ , respectivamente

# Capítulo 3

## Modelo de Rosenzweig-McArthur

### 3.1 Descrição do Modelo

No capítulo anterior descrevemos como instabilidades de Turing podem causar uma pequena perturbação para afastar um equilíbrio homogêneo, que corresponde a um estado estacionário de atração no modelo local. No entanto, estamos mais interessados nos mecanismos que levam a comportamento espaço-temporal complexo. Esta situação ocorre se focamos em equilíbrios que não estão atraindo no modelo local como aqueles além da bifurcação de Hopf - um caso que não é abordado pela teoria de Turing clássica. Foram encontradas dinâmicas interessantes nas vizinhanças de focos repulsores. Uma análise do caso em estudo não é possível com base em uma linearização em torno da solução homogênea. Deste modo, foi estudado o comportamento do modelo através da realização de simulações para os conjuntos de parâmetros de interesse. Para este efeito, é necessário especificar um determinado modelo para a dinâmica populacional.

Neste contexto, vamos utilizar um modelo clássico da Biomatemática, o modelo de Rosenzweig-McArthur, tomando uma taxa de mortalidade quadrática para a dinâmica populacional.

$$\begin{cases} \frac{\partial U}{\partial \tau} = rU\left(1 - \frac{U}{k}\right) - q\frac{UV}{W+U} + D_u\Delta U \\ \frac{\partial V}{\partial \tau} = \eta q\frac{UV}{W+U} - V^2 + D_v\Delta V \end{cases} \quad (3.1)$$

onde:

U → densidade de biomassa de presas

V → densidade de biomassa de predadores

r → diferença per capita entre nascimentos e mortes

k → quantidade limite da população

$q$  → probabilidade do contato resultar em consumo  
 $W$  → quantifica a saciedade dos predadores  
 $\eta$  → fração de biomassa de presa convertida em predador  
 $D_u$  e  $D_v$  → coeficientes de difusão  
 \* Resposta funcional do tipo II

## 3.2 Linearização e Estabilidade

De maneira semelhante ao procedimento que fizemos no capítulo anterior, vamos adimensionalizar o modelo de Rosenzweig-McArthur tomando

$$u = \frac{U}{U_s} \quad e \quad v = \frac{V}{V_s}. \quad (3.2)$$

Utilizando estas variáveis normalizadas, introduzimos as funções normalizadas

$$f(u, v) = \frac{F(U_s u, V_s v)}{F(U_s, V_s)}, \quad s(u) = \frac{S(U_s u)}{S(U_s)}, \quad m(v) = \frac{M(V_s v)}{M(V_s)}. \quad (3.3)$$

Assim, escrevemos a primeira equação de 3.1 como

$$\frac{\partial U}{\partial \tau} = rU \left(1 - \frac{U}{k}\right) - q \frac{UV}{w + U} + D_u \Delta U. \quad (3.4)$$

De (3.2),  $U = uU_s$  e  $V = vV_s$ , logo  $\frac{\partial U}{\partial \tau} = \frac{\partial u}{\partial \tau} U_s$  e  $\frac{\partial v}{\partial \tau} = \frac{\partial v}{\partial \tau} V_s$ , então

$$\frac{\partial U}{\partial \tau} = \frac{\partial u}{\partial \tau} U_s = ruU_s \left(1 - \frac{uU_s}{k}\right) - q \frac{uU_s vV_s}{w + uU_s} + D_u \Delta u U_s. \quad (3.5)$$

Dividindo por  $U_s$

$$\frac{\partial u}{\partial \tau} = ru \left(1 - \frac{uU_s}{k}\right) - q \frac{uvV_s}{w + uU_s} + D_u \Delta u. \quad (3.6)$$

Da mesma forma, reescrevemos a segunda equação de (3.2)

$$\frac{\partial V}{\partial \tau} = \eta q \frac{UV}{W + U} - V^2 + D_v \Delta V. \quad (3.7)$$

Então

$$\frac{\partial v}{\partial \tau} V_s = \eta q \frac{u U_s v V_s}{W + u U_s} - v^2 V_s^2 + D_v \Delta v V_s. \quad (3.8)$$

Dividindo por  $V_s$

$$\frac{\partial v}{\partial \tau} = \frac{\eta q U_s u v}{W + u U_s} - V_s v^2 + D_v \Delta v. \quad (3.9)$$

Assim

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial \tau} = ru \left(1 - \frac{u U_s}{k}\right) - q \frac{u v V_s}{W + u U_s} + D_u \Delta u, \\ \frac{\partial v}{\partial \tau} = \frac{\eta q U_s u v}{W + u U_s} - V_s v^2 + D_v \Delta v. \end{cases} \quad (3.10)$$

Vamos adimensionalizar o tempo e o espaço, conforme feito no modelo generalizado do capítulo 2, assim

$$(\tau, \vec{z}) \rightarrow (t, \vec{x}), \text{ tomando } t = \alpha_v \tau, \vec{x} = \sqrt{\frac{\alpha_v}{D_v}} \vec{z}, \text{ logo}$$

$$\rho_r = \frac{V_s}{\eta U_s}, \vec{x} = \sqrt{\frac{M' V_s}{D_v}} \vec{z} \text{ e } t = M' V_s \tau$$

Então

$$s(u) = \frac{r \cancel{U_s} u \left(1 - \frac{U_s u}{k}\right)}{r \cancel{U_s} \left(1 - \frac{U_s}{k}\right)} = \frac{u \left(1 - \frac{U_s u}{k}\right)}{1 - \frac{U_s}{k}} = \frac{u(k - U_s u)}{k - U_s}$$

$$f(u, v) = \frac{q \frac{\cancel{U_s} u \cancel{U_s} v}{W + U_s u}}{q \frac{\cancel{U_s} \cancel{U_s}}{W + U_s}} = \frac{(W + U_s) u v}{W + U_s u}$$

e

$$m(v) = \frac{M(V_s v)}{M(V_s)} = \frac{M' \cancel{V_s}^2 v^2}{M' \cancel{V_s}^2} = v^2.$$

Assim, o sistema de Rosenzweig-McArthur adimensionalizado, fica

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \rho_r \left( u \frac{(k - U_s u)}{k - U_s} - \frac{(W + U_s)}{W + U_s u} u v \right) + \rho_d \Delta u \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \frac{(W + U_s)}{k - U_s} u v - v^2 + \Delta v, \end{cases} \quad (3.11)$$

onde  $\rho_r = \frac{\alpha_u}{\alpha_v}$  e  $\rho_d = \frac{D_u}{D_v}$

Calculando os parâmetros  $\phi$ ,  $\gamma$ ,  $\psi$  e  $p$  para a equação (3.11) acima

$$\phi = s'(u)|_{u=1}$$

$$\phi = \frac{1}{k - U_s}((k - U_s u) - uU_s) = \frac{1}{k - U_s}(k - 2U_s u), \text{ como } u = 1$$

$$\phi = \frac{k - 2U_s}{k - U_s}$$

$$\gamma = f_u = \left. \frac{\partial f(u, v)}{\partial u} \right|_{u=1, v=1}$$

$$\gamma = \frac{v(W + U_s)(W + U_s u) - uv(W + U_s)U_s}{(W + U_s u)^2} = v \frac{(W + U_s)((W + U_s u) - uU_s)}{(W + U_s u)^2}$$

$$\gamma = \frac{v(W + U_s)W}{(W + U_s u)^2}, \text{ como } u = v = 1$$

$$\gamma = \frac{W}{(W + U_s)}$$

$$\psi = f_v = \left. \frac{\partial f(u, v)}{\partial v} \right|_{u=1, v=1}$$

$$\psi = u(W + U_s)W + U_s u, \text{ como } u = v = 1$$

$$\psi = 1$$

$$p = m'(v)|_{v=1} = 2v = 2$$

$$p = 2$$

$$\rho_r = \frac{\alpha_u}{\alpha_v} = \frac{\frac{qV_s}{W + U_s}}{M'V_s} = \frac{q}{M'(W + U_s)}, \text{ sendo } M' = 1, \text{ então}$$

$$\rho_r = \frac{q}{W + U_s}.$$

O modelo de Rosenzweig-McArthur pode ser interpretado como sendo um modelo mais específico de uma classe dos modelos considerados no sistema generalizado estudado no capítulo 2.

Substituiremos  $\psi = 1$  e  $p = 2$  na equações (2.38), (2.39), (2.40) e (2.41), desta forma,

Transcrítica

$$\gamma_{tc} = \phi - \frac{\phi\psi}{p} = \phi - \frac{\phi \cdot 1}{2} = \frac{\phi}{2}$$

Hopf

$$\gamma_H = \phi + \frac{\psi - p}{\rho_r} = \phi + \frac{1 - 2}{\rho_r} = \phi - \frac{1}{\rho_r}$$

sendo  $\gamma_H > \gamma_{tc}$

Turing 1

$$\gamma_{T_1} = \phi + \frac{\rho_d}{\rho_r}(\psi - p) = \phi + \frac{\rho_d}{\rho_r}(1 - 2) = \phi - \frac{\rho_d}{\rho_r}$$

Turing 2

$$\gamma_{T_2} = \frac{\rho_d}{\rho_r}(\sqrt{r\psi} - \sqrt{p + \frac{\rho_r}{\rho_d}\phi})^2 = \frac{\rho_d}{\rho_r}\left(1 - \sqrt{2 + \frac{\rho_r}{\rho_d}\phi}\right)^2$$

$$\gamma_{T_2} \in \left(\gamma_H, \phi - \frac{\rho_d}{\rho_r}\right)$$

Assim, o ponto de encontro das bifurcações de Hopf e transcrítica, conhecido por Takens-Bogdanov, tem as coordenadas  $(\rho_r = \frac{2}{\phi}, \gamma = \frac{\phi}{2})$  e se além disso, tiver  $\rho_d = 1$ , a bifurcação de Takens-Bogdanov colide com a bifurcação de Turing e obtemos uma bifurcação codimensão-3.

### 3.3 Padrões Resultantes

Vamos fazer um estudo da formação de padrões, com base em dados produzidos por Baurmann et. al. (2007). A Figura (3.1) mostra o diagrama de bifurcação para o modelo Rosenzweig-McArthur, com  $\rho_d = 0,30$  e  $\rho_r = 3,333$ . Temos representada na cor preta a bifurcação transcritical, na cor azul a bifurcação de Hopf e na cor vermelha a bifurcação de Turing. Os símbolos representam os resultados de simulações: quadrados azuis correspondem a equilíbrios homogêneos, quer com os valores (1, 1) (azul claro) ou com outros valores positivos (azul escuro). Os quadrados vermelhos e laranja simbolizam estruturas fixas heterogêneas como pontos quentes (laranja, quadro 1 da figura 3.2), listras ou faixas (vermelho claro, quadro 2 da Figura (3.2)) ou pontos frios (vermelho escuro). Padrões espaço-temporais foram observados em simulações representadas por quadrados verdes. Podemos distinguir entre competição persistente de estruturas fixas (geralmente pontos frios), com a dinâmica espaço-temporal (verde claro, quadro 3 da Figura (3.2)) e um comportamento caótico em todo o domínio (verde escuro, do quadro 4 da Figura (3.2)).

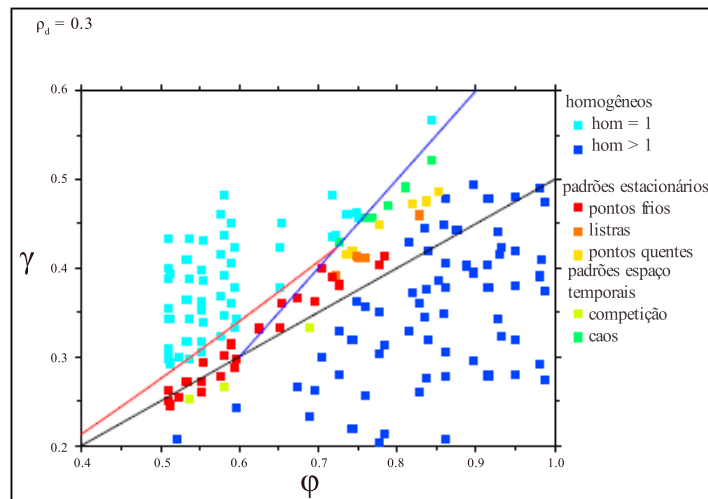


Figura 3.1: Pontos de simulação

Com o objetivo de obter informações mais detalhadas sobre a dinâmica do modelo, analisamos uma série de simulações, não desenvolvidas neste trabalho, mas sim, resultados apresentados por Baurmann et. al. (2007). Para esse efeito, foi utilizado o modelo de Rosenzweig-McArthur em um domínio bidimensional com condições de contorno periódicas. Como condição inicial foi usada uma distribuição homogênea  $u(x, y) = 1$ ,  $v(x, y) = 1$  e adicionada uma pequena perturbação. As simulações foram realizadas até atingirem um estado estacionário, ou até eles mostrarem um comportamento que pareça não mudar mais suas características. Nas simulações, diferentes tipos de dinâmica são

observados e pode-se ver que as distribuições de predador e presa são sempre do mesmo tipo. Consequentemente, vamos ilustrar apenas a distribuição de presas.

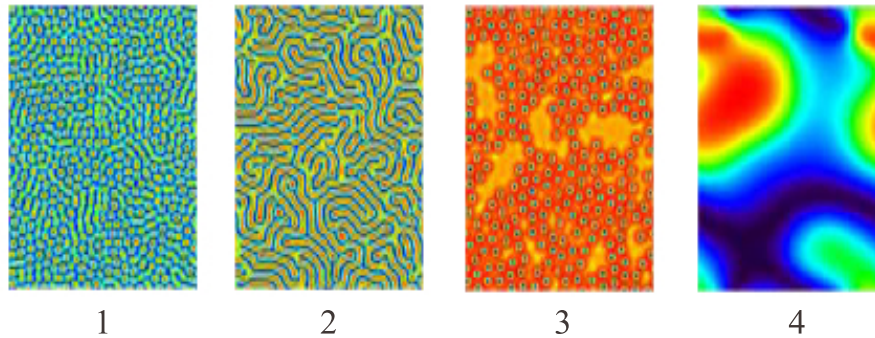


Figura 3.2: Padrões formados

Para efeitos de classificação distinguimos os tipos de dinâmica da seguinte forma:

**Distribuições homogêneas:** A simulação pode convergir para um perfil homogêneo de um nível que representa um dos estados de equilíbrio do modelo local.

**Padrões Estacionários:** O sistema se aproxima de um padrão estacionário heteromogêneo. Dependendo da estrutura particular, falamos de "hot spots", ou pontos quentes, (zonas isoladas com alta densidade populacional de presas), "stripes" (listras entrelaçadas de alta e baixa densidade populacional) ou "cold spots", pontos frios, (zonas isoladas com baixa densidade populacional de presas).

**Padrões espaço-temporal:** o modelo nem sempre converge para uma distribuição estacionária. Foram encontradas estruturas com pequenos defeitos em seus padrões que não mudam suas posições (veja o quadro 3 na Figura (3.2)). As zonas em que ocorrem os defeitos parecem oscilar. Estas oscilações parecem prosseguir nas estruturas fixas, mas elas são atenuadas com o aumento da distância para o defeito. Em outros casos, as estruturas regulares extintas e grandes mudanças temporais são encontradas sempre em toda parte do domínio, em quase todo intervalo de tempo. Nestes casos, consideramos a dinâmica do modelo como caótica no espaço e no tempo. No entanto, a existência de caos não se mostrou rigorosamente.

O diagrama de bifurcação na Figura (3.1) mostra que a distribuição homogênea com  $u = 1$  e  $v = 1$  somente ocorre para valores elevados de sensibilidade do predador à presa



$\gamma$  e baixos valores de sensibilidade aos nutrientes  $\phi$ . Este resultado numérico corresponde perfeitamente às nossas conclusões teóricas: acima da bifurcação de Hopf e Turing (e somente lá) todas as simulações convergem para uma distribuição estável homogênea (1,1). Cruzando a bifurcação de Turing o perfil homogêneo torna-se instável e temos o surgimento de estruturas do tipo ponto frio. Um aumento de  $\phi$  e  $\gamma$  provoca uma mudança na estrutura de listas para a estrutura de pontos quentes. Ao longo da bifurcação de Hopf (no lado do foco repulsor) foi constatado que não ocorrem oscilações homogêneas, como se poderia esperar, mas, a dinâmica caótica, é mais frequentemente encontrada. Algumas simulações com valores próximos aos principais pontos frios podem mostrar um comportamento espaço-temporal diferente: Os quadrados em verde claro abaixo da bifurcação transcítica indicam que as simulações correspondentes mostram a coexistência de zonas com diferentes padrões. Em particular, foi obtido um padrão local de pontos frios que é interrompido por zonas homogêneas (veja o quadro 3 na Figura (3.2)). Enquanto as regiões de ponto frio parecem estar paradas, foi obtida uma onda como a dinâmica das zonas homogêneas (de seus centros para as suas margens). Para valores elevados de  $\phi$  e baixos de  $\gamma$ , observamos a convergência de distribuições homogêneas que têm densidade de presas com valor diferente de 1. Consequentemente, fazemos a distinção destas distribuições a partir de uma homogênea, localizada no outro lado das linhas de bifurcação. Para obter uma visão mais profunda do comportamento do modelo, foram selecionados diferentes valores do parâmetro  $\rho_d$ , produzindo para cada valor um diagrama semelhante ao mostrado na Figura (3.1). Um aumento de  $\rho_d$  não muda as bifurcações transcítica e de Hopf, mas faz com que a linha da bifurcação de Turing diminua sua declividade, para um  $\phi$  maior. Isto leva à contração sucessiva do espaço Turing e sua extinção para  $\rho_d > 1$ . Este fenômeno está de acordo com a teoria de Turing, e com o que foi visto no Capítulo 2 deste trabalho. A escolha  $\rho_d = 1$  significa que o ativador e inibidor difundem igualmente rápidos, para que nenhuma instabilidade de Turing possa ocorrer. No caso que  $\rho_d > 1$ , a presa (ativador) se move mais rápido do que o predador e ocorre assim, a violação da condição de instabilidade. De acordo com estas alterações, a área correspondente ao espaço de parâmetros das simulações convergindo para o perfil homogêneo, torna-se maior. Da mesma forma, o comportamento caótico torna-se mais provável quando  $\rho_d$  toma valores mais elevados. As simulações mostram que a dinâmica caótica substitui a convergência para padrões estacionários. Para o valor  $\rho_d = 0,55$ , este processo é concluído: Todos os pontos vermelhos e laranja são substituídos por quadrados verdes escuros. A competição dinâmica (ver Figura (3.2), quadro 3) desaparece juntamente com os padrões estacionários, de modo que para valores elevados de  $\rho_d$  foi encontrado apenas o comportamento caótico e equilíbrios homogêneos (dos dois tipos). Na série de simulações, a área de distribuição homogênea em um nível de presas maiores do que 1 parece ser uma região mais ou menos invariante no canto inferior direito do diagrama que cobre (para cada  $\rho_d$ ), aproximadamente 40% do espaço de parâmetros estudado.

# Referências Bibliográficas

- [1] Abrams, P. A., *The Evolution of Predator-Prey Interactions: Theory and Evidence*, Annu. Rev. Ecol. Syst. (2000), 31: 79-105.
- [2] Baurmann, M., Gross, T., Feudel, U., *Instabilities in spatially extended predator-prey systems: Spatio-temporal patterns in the neighborhood of Turing-Hopf bifurcations*, Journal of Theoretical Biology, 245 (2007), 220-229.
- [3] Bartumeus, F., Alonso D. and Catalan J., *Self-organized spatial structures in a ratio-dependent predator-prey model*, Physica A 295 (2001) 53-57.
- [4] Bazykin, A. D., *Nonlinear Dynamics of Interacting Populations*, World Scientific, (1998).
- [5] Benson, D. L., Maini, P. K., Sherratt, J. A. *Unravelling the Turing bifurcation using spatially varying diffusion coefficients*, Journal of Mathematical Biology (1988), 37: 381-417.
- [6] Edwards, A. M., Bees, M. A., *Generic dynamics of a simple plankton population model with a non-integer exponent of closure*, Chaos, Solitons and Fractals 12 (2001), 289-300.
- [7] Feng, W., Hinson, J., *Stability and Pattern in two-patch Predator-prey Population Dynamics*, Discrete and Continuous Dynamical Systems, Supplement Volume, (2005), 268-279.
- [8] Gross, T., Feudel, U., *Analytical Search fo Bifurcation Surfaces in Parameter Space*, Phys. D 195 (3-4), (2004), 292-302.
- [9] Gross, T., Ebenhoh, W., Feudel, U., *Enrichment and foodchain stability: the impact of different forms of predator-prey interaction*, Journal of Theoretical Biology, 227 (3), (2004), 349-358.
- [10] Hale, K. H., Koçak, H., *Dynamics and Bifurcations*, Springer-Verlag, New York, Inc., (1991).
- [11] Jones, D. S., Sleeman, B. D., *Differential Equations and MATHematical Biology*, Chapman and Hall / CRC (2003).

- [12] Kuznetsov, Y. A., *Elements of Applied Bifurcation Theory*, 2nd edition, Springer, New York, Inc., v. 112 (1998).
- [13] Miranda Junior, G. F., *Bifurcações Elementares em Sistemas Reversíveis*, Dissertação, Unicamp, 2003.
- [14] McArthur, R., *Population ecology of some warblers of north-eastern coniferous forests*, *Ecology* (39), 599-619, 1958.
- [15] Murray, J. D., *Mathematical Biology*, Springer, Berlin, 2nd edition, (1993).
- [16] Pascual, M. *Diffusion-induced Chaos in a Spatial Predator-Prey System*, Vol. 251, No. 1330 (Jan. 22, 1993), pp. 1-7
- [17] Petrovskii, S. V., Li, B., *Exactly Solvable Models of Biological Invasion*, Chapman and Hall/CRC, U.S., (2006).
- [18] Rodrigues, L. A. D., Seidel, J. D., Mistro, D. C., *Padrões de Turing em um Sistema Presa-Predador*, *Biomatemática*, (2007), 65-72.
- [19] Segel, L. A., Jackson, J. L., *Dissipative Structure: An Explanation and an Ecological Example*, *Journal of Theoretical Biology* (1972) 37, 545-559.
- [20] Strogatz, S. H., *Nonlinear Dynamics and Chaos*, Addison-Wesley Co., 1994.
- [21] Topaz, M. C., Catllá, A. J., *Forced patterns near a Turing-Hopf bifurcation*, *Physical Review*, E 81, 026213 (2010).
- [22] Turing, A. M., *The Chemical Basis of Morphogenesis*, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 237 (1952), 37-52.
- [23] Yang, L., Epstein, I. R., *Oscillatory Turing Patterns in Reaction-Diffusion Systems with Two Coupled Layers*, *Physical Review Letters*, vol. 90, number 17, (2003).
- [24] Yang, L., Zhabotinsky, A. M., Epstein, I. R., *Stable Squares and Other Oscillatory Turing Patterns in a Reaction-Diffusion Model*, *Physical Review Letters*, vol. 92, number 19, (2004).