

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

FITOTAXIA E AGREGAÇÃO NÃO LOCAL  
EM UM SISTEMA PLANTA HERBÍVORO

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Otonio Dutra da Silva

Santa Maria, RS, Brasil

2013

# FITOTAXIA E AGREGAÇÃO NÃO LOCAL EM UM SISTEMA PLANTA HERBÍVORO

Otonio Dutra da Silva

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

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

**Santa Maria, RS, Brasil**

**2013**

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

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

**FITOTAXIA E AGREGAÇÃO NÃO LOCAL EM UM  
SISTEMA PLANTA HERBÍVORO**

elaborada por  
**Otonio Dutra da Silva**

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

**COMISSÃO EXAMINADORA:**

**Luiz Alberto Díaz Rodrigues, Prof. Dr.**  
(Orientador)

**Jacques Aveline Loureiro da Silva, Prof. Dr. (UFRGS)**

**Lucy Tiemi Takahashy, Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. (UFJF)**

Santa Maria, 11 de abril de 2013.

# AGRADECIMENTOS

Ao concluir este trabalho agradeço...

À minha mãe que sempre acreditou em mim.

Ao meu pai, que sempre me apoiou e incentivou.

À Tatiele, pelo apoio, carinho e incentivo durante todo o curso.

Ao Prof. Luiz, pela dedicação, amizade e paciência na orientação deste trabalho.

À Prof.<sup>a</sup> Diomar, pelo apoio e ajuda ao longo desta pesquisa.

À minha família, aos amigos e colegas que sempre estiveram ao meu lado.

Aos professores do Programa, pelo conhecimento transmitido.

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

*"Vou deslizando nos palcos do mundo*

*Levando minha tradição*

*Levo no peito o orgulho de ser bem gaúcho*

*E amar este chão"*

(Rodrigo Cavalheiro)

# RESUMO

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

## TAXIA E AGREGAÇÃO NÃO LOCAL EM UM SISTEMA PLANTA HERBÍVORO

AUTOR: OTONIO DUTRA DA SILVA

ORIENTADOR: LUIZ ALBERTO DÍAZ RODRIGUES

Data e Local da Defesa: Santa Maria, 11 de abril de 2013.

A dispersão de insetos herbívoros em uma plantação deve ser descrita levando em conta o complexo movimento individual do inseto na procura do alimento. Este movimento é influenciado pela textura da plantação e, fundamentalmente, pela qualidade da vegetação definida pela atratividade que as plantas exercem sobre o inseto.

Além disso, muitos herbívoros apresentam um comportamento de agregação como uma estratégia para melhorar sua eficiência na alimentação ou simplesmente porque o agrupamento favorece a sobrevivência da espécie.

Neste trabalho, desenvolvemos um modelo do tipo Rede de Mapas Acoplados para analisar a dinâmica espaço-temporal de uma população de insetos (crescimento e dispersão) em grandes plantações texturizadas sob a hipótese de movimento orientado dos herbívoros com relação à qualidade do seu alimento e um comportamento de agregação não local em relação aos coespecíficos.

Observamos, na escala macroscópica, a formação de padrões espaciais heterogêneos estáveis e dinâmicos quando a diferença entre as escalas de movimentação é significativa.

**Palavras-chave:** Dispersão Não Local. Fitotaxia. Agregação. Múltiplas Escalas.

# ABSTRACT

Dissertation  
Graduate Program in Mathematics  
Universidade Federal de Santa Maria

## HERBIVORY-TAXIS AND NON-LOCAL AGGREGATION IN A PLANT HERBIVORE SYSTEM

AUTHOR: OTONIO DUTRA DA SILVA

ADVISOR: LUIZ ALBERTO DÍAZ RODRIGUES

Date and Location of Defense: Santa Maria, April 11, 2013.

The dispersal of herbivorous insects in large plantations must be modelled by taking into account many behavioral aspects of the individual movement. The insect ability to search for (and find) better plant quality are of fundamental importance to the development of a mathematical model. Also, many insects present an aggregation tendency which seems to be a population strategy to optimize harvesting and survival.

In the present work, in order to analyze the spatio-temporal dynamics of an insect population, both kinds of behaviour are microscopically described by a Coupled Map Lattice model which includes a short range taxis for plant quality to a long range taxis with respect to their own population density.

We observed, in the macroscopic scale, stable and dynamical heterogeneous spatial pattern formation when the difference between the scales is significant.

**Keywords:** Non-Local Dispersal. Herbivore-taxis. Aggregation. Multiple Scale.

# SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO</b>	<b>8</b>
<b>1 MODELO CONTÍNUO DE M. A. LEWIS (1994)</b>	<b>10</b>
1.1 Dinâmica Vital . . . . .	11
1.2 Modelo de Fitotaxia . . . . .	12
1.3 Movimento de agregação . . . . .	13
1.4 Incorporando os Fluxos em um Termo de Movimentação . . . . .	15
<b>2 MODELOS DISCRETOS PARA DISPERSÃO POPULACIONAL</b>	<b>18</b>
2.1 Movimento Aleatório . . . . .	18
2.2 Movimento por Fitotaxia . . . . .	21
2.3 Movimento de Agregação . . . . .	26
<b>3 MODELO DISCRETO PLANTA-HERBÍVORO</b>	<b>28</b>
3.1 Múltiplas Escalas . . . . .	28
3.2 Dinâmica Vital . . . . .	29
3.3 Pontos de Equilíbrio . . . . .	30
3.4 Estudo da estabilidade . . . . .	31
3.5 Dinâmica espacial . . . . .	39
3.5.1 Movimentação de Fitotaxia . . . . .	39
3.5.2 Movimento de Agregação . . . . .	39
3.5.3 Acoplamento das movimentações . . . . .	40
<b>4 SIMULAÇÕES</b>	<b>42</b>
4.1 Formação de padrões espaço-temporais . . . . .	42
4.2 Variações do parâmetro $c$ . . . . .	43
4.3 Baixa recuperação das plantas . . . . .	44
4.4 Processos de Invasão . . . . .	46
4.5 Plantação periódica . . . . .	49
<b>5 CONCLUSÃO</b>	<b>52</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>54</b>



# INTRODUÇÃO

As relações entre planta e herbívoro são de grande importância econômica, compreender estas interações trazem benefícios à produção de controle biológico, tanto no controle de pragas como herbivoria (Angelo e DalMolin, 2007). Com isso, compreender o complexo comportamento individual dos insetos, a capacidade destes para procurar (e encontrar) o que é o melhor para as suas necessidades de nutrição, e identificar o mecanismo correspondente responsável por isso é de fundamental importância para o desenvolvimento de um modelo matemático.

O estudo das relações planta-herbívoro pode ser comparado, mais especificamente, a um modelo parasita-hospedeiro (Edelstein-Keshet, 1986), mas não podemos considerar que ambas as espécies movimentem-se. Por isso, no capítulo 1 apresentaremos a dinâmica desenvolvida por M. A. Lewis, onde é apresentado um modelo contínuo para as interações planta-herbívoro. Tal dinâmica mostrará uma formulação alternativa para formações de padrões baseados na ideia de Turing (1952) para instabilidade difusiva. Esta maneira alternativa de abordar a formação de padrões, considera os insetos movendo-se segundo um gradiente gerado pelas plantas e por seus coespecíficos, sendo este último um fluxo não local.

Os insetos interagem com o ambiente que estão inseridos. E a maioria destas interações se dá em resposta a estímulos, por vezes atrativos outras repulsivos. Um exemplo é a cigarra que utiliza seu som para atrair seus coespecíficos e aumentar o número de encontros sexuais (Rodrigues, 1998). Esse tipo de movimento é o que chamamos de taxia. Existem diferentes tipos de taxia: aerotaxia, quimiotaxia, fototaxia, termotaxia, fitotaxia e outros.

No modelo de M. A. Lewis o fluxo que relaciona planta e herbívoro é a taxia que direciona o movimento em relação as plantas, a fitotaxia. Os insetos possuem a capacidade de perceber, através de estímulos, um aumento na qualidade das plantas. E com algum dos seus sentidos podem perceber substâncias químicas liberadas pelo seu alimento, alguns podem perceber tal estímulo por quilômetros, outros necessitam tocar a planta para poder identificá-la (Rodrigues, 1998). A atração pode estar ligada a uma característica alimentar como concentração de nitrogênio, suculência foliar, tamanho do grão ou concentração de toxinas (Lewis, 1994).

O outro fluxo considerado no modelo de Lewis (1994) corresponde a resposta positiva dos insetos aos seus coespecíficos, ou seja, da mesma forma que a plantação, a

densidade de herbívoros também gera um campo de atração. Os pulgões (*Alphids varians*) encontrados em fireweeds (*Epilobium angustifolium*), alimentam-se da seiva, são encontrados frequentemente em aglomerados nas hastas da planta, desta forma conseguem melhorar sua alimentação desviando mais seiva para região colonizada [Turchin, 1989; Rodrigues, 1998]. Esta formação proporciona uma melhor forma de alimentação para os insetos, sendo vista como uma vantagem evolutiva que se comporta muitas vezes como uma unidade com características próprias, a agregação é uma fonte de benefícios para cada indivíduo da colônia (Parrish, Edelstein-Kesht, 1999).

No capítulo 2, baseados nestes dois fluxos, analisamos os efeitos de múltiplas escalas sobre a dispersão dos insetos. Para tanto, construímos núcleos de dispersão discretos para difusão, fitotaxia e agregação, os quais serão utilizados como base para construção do modelo discreto de múltiplas escalas.

No capítulo 3, construiremos um modelo discreto baseados nas ideias de Lewis, sobre a movimentação dos insetos dentro de uma plantação. A construção do modelo que queremos apresentar, será desenvolvido segundo uma dinâmica espaço-temporal de uma população de insetos herbívoros em grandes plantações texturizadas sob a hipótese de movimento orientado dos insetos com respeito a qualidade do seu alimento, incluindo um comportamento de agregação não local em relação aos coespecíficos. Ambos tipos de comportamento são microscopicamente descritos por um modelo matemático discreto de múltiplas escalas que acopla uma taxia de curto alcance em relação à qualidade das plantas a uma taxia não local com respeito a sua própria densidade populacional.

No capítulo 4, utilizaremos um modelo de redes mapas acoplados para analisar a natureza das variações da qualidade da vegetação e da densidade dos herbívoros no espaço e no tempo para valores dos parâmetros que representam diversas situações de interesse. Serão apresentadas simulações para espaço e tempo discretos, considerando um domínio bidimensional de  $n \times n$  sítios, onde serão distribuídas as populações de ambas as espécies.

# Capítulo 1

## MODELO CONTÍNUO DE M. A. LEWIS (1994)

Como uma primeira motivação para este trabalho estudamos o modelo apresentado por M. A. Lewis em 1994.

Neste artigo, o autor analisa um sistema planta-herbívoros espacialmente distribuído utilizando um modelo contínuo de equações diferenciais parciais.

A aproximação matemática clássica para explicar a formação de padrões biológicos é baseada na ideia de instabilidade difusiva proposta por Alan Turing (Turing, 1952; Jones e Sleeman, 2003). Nesta aproximação, a formação de padrões depende de taxas de dispersão diferentes para as duas espécies e, portanto, não se aplica em princípio a sistemas planta-herbívoros. Embora os insetos tenham mobilidade, as plantas permanecem estacionárias durante a escala de tempo de formação de padrões na população dos insetos. Por exemplo, em um processo de invasão de uma plantação os pulgões formam aglomerados de altas densidades após um ou dois dias.

A abordagem alternativa de M. A. Lewis para modelar o aparecimento de padrões espaço-temporais em um sistema planta-herbívoros é baseada na descrição detalhada do movimento dos herbívoros. Em particular, ele considera que os herbívoros se movem em resposta a variação da qualidade das plantas que são consumidas e a variações na densidade de coespecíficos.

As relações inseto-planta não dependem exclusivamente da biomassa da planta. A escolha do alimento pelo herbívoro é determinado por respostas positivas a açúcares, sais e aminoácidos, associados com respostas positivas ou negativas a substâncias secundárias (substâncias atratoras ou toxinas). A população de plantas é caracterizada no modelo por uma variável denominada *qualidade de planta* (Edelstein-Keshet, 1986) que considera diversas características das plantas, como a qualidade nutricional da planta como alimento, substâncias atratoras e a presença de toxinas e outras defesas. Em outras palavras, a qualidade da planta representa o fator preponderante na escolha do alimento pelo herbívoro ou uma variável que possibilita agrupar os principais aspectos da planta na interação com

o herbívoro.

Para construção do modelo o autor primeiramente descreve a dinâmica sem movimentação, acoplando herbívoros e plantas. E então descreve o processo de movimentação, o qual inclui três formas distintas de movimentação: movimento aleatório, um movimento direcionado para regiões de maior qualidade das plantas (fitotaxia) e uma movimentação na direção de seus coespecíficos (agregação). A densidade local dos herbívoros é representada por  $u(x, t)$ ,  $x$  representando o espaço e  $t$  o tempo, e a qualidade local das plantas é representada por  $v(x, t)$ . O que resulta em um sistema de equações da seguinte forma

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u, v) + \text{termo de movimentação}, \quad (1.1)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = g(u, v), \quad (1.2)$$

onde  $f(u, v)$  descreve a dinâmica de nascimentos e mortes para os herbívoros, e  $g(u, v)$  descreve a dinâmica das plantas (crescimento e prejuízos causados pelos herbívoros).

## 1.1 Dinâmica Vital

Para formulação do modelo sem movimentação são feitas algumas hipóteses gerais que englobam uma grande variedade de interações planta-herbívoro:

1. A reprodução e a sobrevivência dos herbívoros se relacionam positivamente com a qualidade das plantas. Assim, um aumento na qualidade das plantas ( $v$ ) causa um aumento na taxa de crescimento dos herbívoros,  $f(u, v)$ .
2. O crescimento dos herbívoros é auto-regulado para densidades suficientemente altas de herbívoros  $u$ , um aumento em  $u$  resulta em um decréscimo em  $f(u, v)$ .
3. Os herbívoros danificam as plantas reduzindo a qualidade da planta. Assim, um aumento em  $u$  resulta em correspondente decréscimo na taxa de crescimento da qualidade das plantas  $g(u, v)$ .
4. Na ausência dos herbívoros a qualidade das plantas apresenta um caráter auto-regulador, ou seja, se  $u = 0$  e  $v$  é grande, um aumento em  $v$  resulta em um decréscimo em  $g(u, v)$ .
5. É assumido, para  $u$  grande, que herbivoria e a defesa induzida eventualmente dominam o mecanismo compensatório.

Um modelo específico para a dinâmica de crescimento, satisfazendo as regras acima, é dado por

$$f(u, v) = \rho u + \gamma uv - \delta u^2, \quad (1.3)$$

$$g(u, v) = \mu - \frac{sv}{1 + hu} - \phi u, \quad (1.4)$$

onde  $\rho$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $\mu$ ,  $s$ ,  $h$  e  $\phi$  são parâmetros não negativos. O primeiro termo da equação (1.3) representa o crescimento dos insetos independente da qualidade das plantas o segundo termo descreve o crescimento dependente da qualidade das plantas e o último está ligado à de mortalidade dos herbívoros depende da densidade. Na equação (1.4) que descreve a dinâmica vital das plantas, o primeiro termo é a taxa de reposição da qualidade das plantas, o segundo termo descreve os efeitos inibitórios que podem ser reduzidos pela herbivoria e o terceiro termo representa os danos causados pelos herbívoros à qualidade das plantas.

## 1.2 Modelo de Fitotaxia

Como já comentado anteriormente os insetos movimentam-se através de estímulos, logo é de se esperar que estes respondam positivamente ao aumento na qualidade das plantas. Mas nem todo movimento dos herbívoros é direcionado, existe um balanço entre o movimento aleatório e o direcionado.

Por esta análise, e desconsiderando os mecanismos de nascimentos e mortes, o movimento de taxia é descrito assumindo duas componentes: (1) uma componente aleatório e (2) uma tendência de mover-se na direção do gradiente de qualidade das plantas. Como o próprio autor comenta, fluxos que combinam movimento orientado e direcionado têm sido utilizados na literatura de biomatemática para descrever processos de quimiotaxia (Keller e Segel, 1971), presa-taxia (Kareiva e Odell, 1987) e fitotaxia (Morris e Kareiva, 1991).

Seja, então,  $p(x, t)$  a probabilidade de se encontrar um indivíduo escolhido ao acaso no intervalo  $(x - \lambda/2, x + \lambda/2)$  no tempo  $t$ . Durante o intervalo de tempo  $\tau$  um indivíduo pode mover-se, dentro do intervalo considerado, com probabilidade  $R(x, t)$  para a direita, e para esquerda com probabilidade  $L(x, t)$ , ou permanecer na posição original com probabilidade  $N(x, t)$ .

Sem considerar nascimentos e mortes, tem-se  $p(x, t)$  satisfazendo a seguinte equação:

$$p(x, t) = N(x, t)p(x, t-\tau) + R(x-\lambda, t-\tau)p(x-\lambda, t-\tau) + L(x+\lambda, t-\tau)p(x+\lambda, t-\tau). \quad (1.5)$$

Assumindo que os herbívoros podem sentir a qualidade das plantas sobre um intervalo igualmente espaçado para direita e esquerda, e que a probabilidade dos herbívoros moverem-se em uma dada direção depende linearmente do aumento na qualidade das plantas. Assim a probabilidade de movimento para direita e para esquerda são dados por:

$$\begin{aligned} R(x, t) &= \text{componente de movimento aleatório} \\ &\quad + \alpha \times \text{aumento na qualidade para a direita} \\ &= \frac{1}{2}r(x, t) + \alpha[v(x + \lambda, t) - v(x, t)], \end{aligned} \quad (1.6)$$

$$\begin{aligned}
L(x, t) &= \text{componente de movimento aleatório} \\
&\quad + \alpha \times \text{aumento na qualidade para a esquerda} \\
&= \frac{1}{2}r(x, t) + \alpha[v(x - \lambda, t) - v(x, t)],
\end{aligned} \tag{1.7}$$

onde  $0 < r(x, t) < 1$  é a componente aleatória do movimento e  $\alpha$  relaciona a probabilidade de movimento na direção do aumento na qualidade das plantas.

Expandindo todos os termos da equação (1.5) em torno do ponto  $(x, t)$ , temos

$$\tau \frac{\partial p}{\partial t}(x, t) = -\lambda \frac{\partial}{\partial x} \{(R(x, t) - L(x, t))p(x, t)\} + \frac{\lambda^2}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \{(R(x, t) + L(x, t))p(x, t)\} + \mathcal{O}(\lambda^3), \tag{1.8}$$

onde

$$R(x, t) - L(x, t) = \alpha[v(x + \lambda, t) - v(x - \lambda, t)] \tag{1.9}$$

$$= 2\alpha\lambda \frac{\partial v}{\partial x}(x, t) + \mathcal{O}(\lambda^4) \tag{1.10}$$

$$R(x, t) + L(x, t) = r(x, t) + \alpha[v(x + \lambda, t) - 2v(x, t) + v(x - \lambda, t)] \tag{1.11}$$

$$= r(x, t) + \alpha\lambda^2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}(x, t) + \mathcal{O}(\lambda^4) \tag{1.12}$$

Substituindo (1.12) e (1.10) em (1.8), e tomando adequadamente o limite de  $\lambda$  e  $\tau$  tendendo a zero, tem-se:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial}{\partial x} \left[ r \frac{\partial u}{\partial x} - 4\alpha u \frac{\partial v}{\partial x} \right]. \tag{1.13}$$

O primeiro termo dentro dos colchetes representa o fluxo difusivo, e o segundo termo representa o movimento devido à taxia.

### 1.3 Movimento de agregação

Muitos herbívoros respondem positivamente uns aos outros. Além disso, a presença de coespecíficos pode representar uma boa fonte de alimento e uma melhora na capacidade alimentar, como no caso dos pulgões. Acredita-se que os pulgões alimentam-se mais eficientemente em grupos, pois eles conseguem desviar o alimento de outras partes da planta para a folha colonizada. Assim em agregados de alta concentração os pulgões conseguem reduzir a qualidade da planta. A agregação destes insetos funciona como um atrator local para os nutrientes, competindo com sucesso com os atratores naturais da planta, como partes em crescimento e órgãos de armazenamento. Outra vantagem desta habilidade é a redução da predação em regiões de maior densidade.

Assim, ignorando os nascimentos e mortes e o movimento de taxia, por enquanto,

é assumido que os indivíduos podem mover-se de duas maneiras: 1) uma componente completamente aleatória, 2) uma tendência de mover-se na direção de um grupo de co-específicos. Os modelos que analisam uma agregação somente local, onde os indivíduos só conseguem responder a diferenças de densidades próximas a sua posição, apresentam uma abordagem muito restritiva, e tipicamente geram um problema mal posto do ponto de vista matemático.

A movimentação construída leva em consideração não somente a percepção local dos indivíduos, mas também a capacidade de perceber uma variação na densidade de herbívoros a uma curta distância. O que irá determinar a movimentação por agregação será uma média espacial das densidades dos coespecíficos, ponderada pela distância entre os indivíduos. Desta forma, a força de influência da densidade é uma função não-crescente com a distância e igual a zero para longas distâncias.

A dedução da equação para o movimento de agregação levará em consideração a média ponderada da densidade populacional circundante, dada por

$$A(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} w(y)u(x + y, t)dy, \quad (1.14)$$

onde  $w(y)$  é a função peso ou núcleo. Tal função mede a percepção dos herbívoros em relação aos indivíduos da própria espécie, considerando dando um peso em relação a distância.

A forma mais usada para a função núcleo é dada por

$$w(y) = \sqrt{\frac{b}{\pi}} \exp(-bx^2). \quad (1.15)$$

Ao observarmos (1.6) verifica-se que o aumento líquido em  $A(x, t)$  pelo deslocamento do ponto  $x_0$  para o ponto  $x_1$  no tempo  $t$  é

$$A(x_1, t) - A(x_0, t) = \int_{-\infty}^{\infty} w(y)[u(x_1 + y, t) - u(x_0 + y, t)]dy. \quad (1.16)$$

A variação na média ponderada espacial da densidade da população indica a direção do movimento de agregação. Se (1.16) é positivo o deslocamento ocorre de  $x_0$  para  $x_1$ , se o resultado for negativo o inverso é verdadeiro. Assim, o movimento de agregação é modelado levando em conta um movimento individual dos herbívoros através de um movimento aleatório com uma direção de regiões onde o valor de  $A(x, t)$  aumenta.

A partir de uma dedução que considera as probabilidades de movimento tanto para esquerda quanto para a direita, da mesma forma que feito na dedução do movimento de taxa. Obtém-se a seguinte equação integro diferencial parcial:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial}{\partial x} \left[ r \frac{\partial u}{\partial x} - 4mu \int_{-\infty}^{\infty} w(y) \frac{\partial u}{\partial x}(x + y, t) dy \right]. \quad (1.17)$$

Alternativamente, a equação (1.17) pode ser reduzida a uma equação diferencial parcial com derivadas de ordem maior,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial}{\partial x} \left[ r \frac{\partial u}{\partial x} - 4mu \sum_{j>0} w_{j-1} \frac{\partial^j u}{\partial x^j} \right]. \quad (1.18)$$

onde

$$w_j = \frac{1}{j!} \int_{-\infty}^{\infty} y^j w(y) dy, \quad j = 0, 1, 2, \dots, \quad (1.19)$$

define os momentos do núcleo  $w(y)$ .

Para ser possível estudar analiticamente e numericamente a dinâmica de agregação, a série (1.18) é truncada mantendo somente os termos de ordem mais baixa.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial}{\partial x} \left[ (r - 4mw_0u) \frac{\partial u}{\partial x} - 4muw_2 \frac{\partial^3 u}{\partial x^3} \right]. \quad (1.20)$$

No segundo membro da equação acima, o primeiro termo descreve o movimento difusivo dos indivíduos, o segundo descreve o fluxo devido a agregação local dos indivíduos, e o terceiro termo representa o caráter não local da agregação.

## 1.4 Incorporando os Fluxos em um Termo de Movimentação

A partir da dedução das equações para a movimentação podemos, agora, escrever o termo geral que une os três tipos de movimento como segue:

$$\begin{aligned} & \text{Movimento aleatório} + \text{Fitotaxia} + \text{Movimento de Agregação} \\ &= D \frac{\partial^2}{\partial x^2} [ru] - 4D \frac{\partial}{\partial x} \left( \alpha u \frac{\partial v}{\partial x} \right) - 4D \frac{\partial}{\partial x} \left( mw_0u \frac{\partial u}{\partial x} + mw_2 \frac{\partial u^3}{\partial x^3} \right) \\ &= D \frac{\partial}{\partial x} \left[ (r - 4mw_0u) \frac{\partial u}{\partial x} - 4muw_2 \frac{\partial^3 u}{\partial x^3} - 4\alpha u \frac{\partial v}{\partial x} \right]. \end{aligned} \quad (1.21)$$

Assim, as equações (1.1)-(1.4) e (1.21) modelam as interações planta-herbívoros. Após adimensionalização adequada, o sistema (1.1)-(1.4) e (1.21) pode ser reescrito, como segue:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u, v) + \frac{\partial}{\partial x} \left[ (r - u) \frac{\partial u}{\partial x} - \omega u \frac{\partial^3 u}{\partial x^3} - \alpha u \frac{\partial v}{\partial x} \right], \quad (1.22)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = g(u, v), \quad (1.23)$$



onde

$$f(u, v) = u + \gamma uv - \delta u^2 \quad (1.24)$$

$$g(u, v) = \mu - \frac{sv}{1 + hu} - \phi u. \quad (1.25)$$

Fazendo a análise do sistema, temos as seguintes nulóclinas para  $f$  e  $g$ :

$$\begin{aligned} f = 0 &\rightarrow u = 0 \text{ e } v = \frac{1}{\gamma}(\delta u - 1); \\ g = 0 &\rightarrow v = \frac{1}{s}(\mu - \phi u)(1 + hu) \end{aligned}$$

A intersecção das nulóclinas dá origem a 3 pontos de equilíbrios biologicamente significativos. O ponto  $(0, 0)$  chamado equilíbrio trivial,  $(0, \mu/s)$  equilíbrio de persistência das plantas e extinção dos insetos, onde pequenas perturbações no equilíbrio das plantas decrescem com o tempo, já perturbações na densidade de insetos pode crescer,  $(u_0, v_0)$  equilíbrio de coexistência.

Analisando a estabilidade linear sobre o ponto de coexistência são obtidas condições para ocorrência de bifurcação. Determinando que a condição necessária para isto é que  $r < u_0$ , o que significa uma tendencia dominante do movimento de agregação sobre o movimento aleatório. Isto é, o termo de movimento de curto alcance na equação (1.22) é desestabilizado contrastando com os termos de longo alcance e de movimento de fitotaxia que se estabilizam.

Utilizando o princípio da superposição e procurando soluções do tipo

$$u - u_0, \quad v - v_0 \propto \exp(\sigma t + ikx), \quad (1.26)$$

obtemos uma relação entre  $\sigma$  e  $k^2$ , dada por:

$$\sigma^2 + B(k^2)\sigma + C(K^2) = 0, \quad (1.27)$$

onde

$$B(k^2) = \omega u_0 k^4 + [r - u_0]k^2 - f_u - g_v \quad (1.28)$$

$$C(k^2) = -g_v \omega u_0 k^4 - [g_v(r - u_0)k^2 + g_u \alpha u_0]k^2 + f_u g_v - g_u f_v. \quad (1.29)$$

Logo, para que o equilíbrio uniforme seja estável, precisamos que as raízes da equação (1.27) tenham parte real negativa, para todo  $k^2$ . As condições necessárias e suficientes para que as raízes de (1.27) tenham parte real positiva são

$$B(k^2) > 0 \text{ e } C(k^2) > 0, \quad (1.30)$$

para todo  $k^2$ .

Ao violar uma das condições acima dentro do intervalo  $k_- < k < k_+$ . Pela análise de (1.26) a solução com este número de onda crescerá exponencialmente. Ou seja, crescerá para algum  $n$  inteiro,

$$k_- < \frac{n\pi}{L} < k_+ \quad (1.31)$$

onde  $L$  é o tamanho do domínio,  $0 \leq x \leq L$ .

A igualdade em (1.31) descreve a solução neutralmente estável, ou seja, não cresce nem decresce. O autor descreve a bifurcação para instabilidade linear, como

$$\max_{1,2} \Re\{\sigma_i\} \begin{cases} = 0 & \text{se } k = k_c, \\ < 0 & \text{se } k \neq k_c. \end{cases}$$

Assim, a bifurcação de Hopf surge quando é violado a primeira desigualdade de (1.31), assim obtém-se um auto valor imaginário puro  $\sigma = \pm i\sigma_H$ . A bifurcação real ocorre com o aparecimento de um autovalor nulo, o qual ocorre quando a segunda desigualdade de (1.31) é violada.

Após a dedução das condições para instabilidade, e o aparecimento de bifurcações tipo Hopf e real, o autor descreve o potencial do modelo, onde obtém padrões espaciais na densidade de insetos. Concluindo que o crescimento e propagação das ondas dinâmicas e estacionárias depende das interações entre os movimentos aleatórios e não aleatórios.

Além disso, conclui que estes padrões são possíveis, por considerar uma agregação não-local para os herbívoros. Verificou-se também que os padrões estacionários podem, também, ser formados quando se desconsidera o movimento de taxia e a fase de reação do modelo.

O autor comenta ainda que padrões dinâmicos só são possíveis com a introdução do movimento de fitotaxia, ocorrendo devido a uma bifurcação de Hopf.

## Capítulo 2

# MODELOS DISCRETOS PARA DISPERSÃO POPULACIONAL

Neste capítulo apresentamos uma formulação discreta para descrever processos de movimentação de longo alcance.

Na seção 2.1 construímos um núcleo de redistribuição de difusão a partir do movimento aleatório dos indivíduos.

Em 2.2 apresentamos um núcleo de movimentação por taxia em relação à qualidade das plantas. Neste caso, o núcleo depende da distância e da distribuição de qualidade da plantação.

Um processo de agregação não local é descrito na seção 2.3.

### 2.1 Movimento Aleatório

Muitas partículas e seres vivos em seu deslocamento descrevem trajetórias que podem ser consideradas aleatórias; os insetos fitófagos, por exemplo, utilizam o movimento aleatório para identificar seu alimento (Morris e Kareiva, 1991; Rodrigues, 1998). Alguns insetos respondem somente a informações locais, por exemplo, sugestões de tato ou sabor da planta em que se encontram enquanto outros podem perceber a qualidade do alimento a partir de informações não locais tais como odores ou estímulos visuais. Se o inseto é capaz de perceber pequenos gradientes de qualidade, ele poderá orientar seu movimento a partir de um movimento aleatório em pequena escala espacial. Por outro lado, quando o sistema sensorial do inseto for "pouco sofisticado" o movimento aleatório de prospecção deverá ser mais amplo.

O nosso interesse não é descrever o movimento de um indivíduo, mas da população como um todo, ou seja, a partir do movimento aleatório de cada indivíduo construir um modelo macroscópico de movimentação que reflita o movimento individual. Neste caso, o fluxo macroscópico (ou populacional) resultante denomina-se difusão clássica ou de Fick (Edelstein-Keshet, 1988; Okubo e Levin, 2001).

Para construir um modelo discreto com movimentação aleatória vamos considerar a dispersão em um reticulado bidimensional. Por hipótese, a cada intervalo de tempo discreto, uma fração  $\mu$  de indivíduos abandona seu sítio distribuindo-se equitativamente entre os quatro vizinhos mais próximos (figura 2.1).  $(1 - \mu)$  é a fração que permanece no sítio de origem.

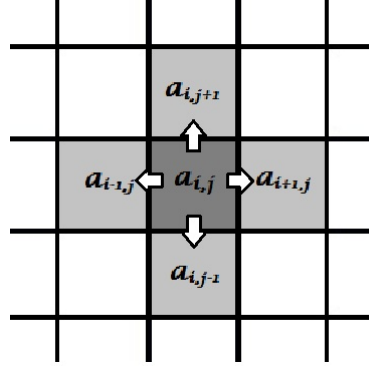


Figura 2.1: Fluxo difusivo local em um reticulado bidimensional.

Assim, a densidade populacional no sítio  $(i, j)$  após uma etapa de movimentação é dada pela seguinte equação:

$$a_{i,j}^{t+1} = (1 - \mu)a_{i,j}^t + \frac{\mu}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} a_{r,s}^t, \quad (2.1)$$

onde  $V_{i,j} = \{(i-1, j), (i+1, j), (i, j-1), (i, j+1)\}$  é a vizinhança de Von Neumann do sítio  $(i, j)$ .

Observamos que esta regra de movimentação é essencialmente local: os indivíduos se deslocam somente para os vizinhos mais próximos em uma etapa de tempo.

Quando os indivíduos apresentam uma capacidade de movimentação de longo alcance ou quando a dinâmica vital ocorre em uma escala de tempo mais lenta, a expressão (2.1) não é adequada. Neste caso, uma formulação alternativa é necessária.

Construiremos a seguir um núcleo de redistribuição de difusão não local, isto é, descrevemos uma maneira de obter a fração de indivíduos que migrará para cada sítio a partir de um sítio central. A ideia básica é implementar a expressão (2.1)  $N$  vezes partindo de uma densidade inicial unitária no sítio central. Assim, para cada valor de  $N$  obtemos um núcleo discreto difusivo (ou gaussiano); quanto maior o valor de  $N$  maior será o alcance do movimento dos insetos.

Isto implica que o núcleo de dispersão deve se estender sobre um número de sítios que é precisamente determinado pelo parâmetro  $N$ . O núcleo de dispersão para  $N = 2$  é ilustrado na figura (2.2). A partir do sítio central, representado por 0, os indivíduos se distribuem nos 12 sítios da vizinhança de acordo com a posição do sítio com relação a posição central.

		3		
	2	1	2	
3	1	0	1	3
	2	1	2	
		3		

Figura 2.2: Dispersão por difusão não local para  $N = 2$ .

As frações correspondentes a cada sítio, numerados de 0 a 3, são dadas a seguir:

$$\begin{aligned}
 \text{sítio 0} &: (1 - \mu)^2 + \frac{\mu^2}{4}; \\
 \text{sítio 1} &: \frac{\mu}{2}(1 - \mu); \\
 \text{sítio 2} &: \frac{\mu^2}{8}; \\
 \text{sítio 3} &: \frac{\mu^2}{16}.
 \end{aligned} \tag{2.2}$$

Observamos que a soma total das frações de indivíduos que migram para os sítios é igual a 1 (sítio 0 + 4(sítio 1 + sítio 2 + sítio 3)), isto é, não há perda de indivíduos durante a dispersão.

A atualização da densidade populacional no sítio  $(i, j)$  para  $N = 2$  é dada pela fórmula:

$$a_{i,j}^{t+1} = \left[ (1 - \mu)^2 + \frac{\mu^2}{4} \right] a_{i,j}^t + \sum_{(r,s) \in V_1} \frac{\mu}{2} (1 - \mu) a_{r,s}^t + \sum_{(p,q) \in V_2} \frac{\mu^2}{8} a_{p,q}^t + \sum_{(u,w) \in V_3} \frac{\mu^2}{16} a_{u,w}^t, \tag{2.3}$$

onde

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

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

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

Na figura (2.3) ilustramos um corte dos núcleos de redistribuição difusiva para diferentes valores de  $N$ .

Fórmulas similares para outros valores de  $N$  podem ser obtidas de maneira análoga porém, à medida que  $N$  aumenta, as contas tornam-se mais complexas. Por outro lado, um núcleo difusivo para simulações pode ser determinado facilmente após  $N$  iterações de movimentação.

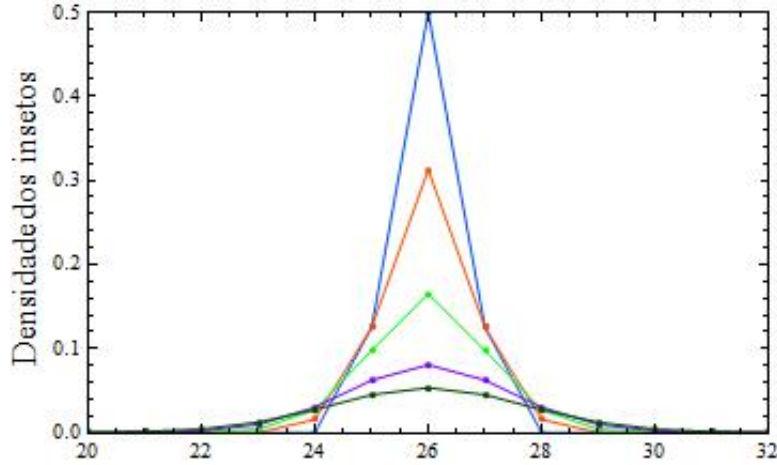


Figura 2.3: Corte de núcleos de redistribuição difusiva para os parâmetros  $\mu = 0,5$  e  $N = 1, 2, 4, 8$  e  $12$ .

## 2.2 Movimento por Fitotaxia

Como comentado na introdução deste trabalho, os seres vivos interagem com o meio onde vivem, essa interação muitas vezes ocorre através de estímulos. Os herbívoros, nosso objeto de atenção, possuem diversos mecanismos de interação com o meio. Por exemplo, o bicudo (*Anthonomus grandis*) do algodão consegue detectar a substância exalada pela planta a vários quilômetros, esta característica é de fundamental importância na construção de armadilhas biológicas. Além da atração gerada pelas plantas os insetos podem atrair seus parceiros sexuais através de uma substância química denominada feromônios. Um exemplo é a mariposa do bicho-da-seda (*Bombyx mori*) cujos machos conseguem detectar a vários quilômetros o feromônio expelido pela fêmea [Rodrigues, 1998].

Vamos nos deter agora a resposta de insetos herbívoros a um gradiente de qualidade de plantas, estamos interessados em determinar como ocorre o movimento orientado dos insetos na direção das melhores plantas.

Denotaremos por  $a_{i,j}^t$  a densidade de herbívoros no sítio  $(i, j)$  no instante  $t$  e por  $p_{i,j}^t$  a qualidade das plantas na mesma posição no tempo  $t$ .

Assim, como no esquema de movimentação difusivo, assumimos que os insetos podem se movimentar em cada iteração na direção dos seus quatro vizinhos mais próximos ou ainda permanecerem na sua posição original.

A fração de indivíduos que migra do sítio  $(i, j)$  para cada sítio  $(r, s)$  de sua vizinhança é dada por

$$\frac{p_{r,s}^t}{m_{i,j}^t}, \quad (2.4)$$

onde

$$m_{i,j}^t = \sum_{(r,s) \in \bar{V}_{i,j}} p_{i,j}^t = p_{i,j}^t + p_{i-1,j}^t + p_{i+1,j}^t + p_{i,j-1}^t + p_{i,j+1}^t \quad (2.5)$$

é a qualidade total na vizinhança  $\bar{V}_{i,j} = V_{i,j} \cup \{(i,j)\}$  no instante  $t$ .

Neste caso, a atualização, a cada etapa de tempo, da densidade dos herbívoros no sítio  $(i,j)$  ocorre em função da qualidade das plantas conforme a seguinte regra:

$$a_{i,j}^{t+1} = a_{i,j+1}^t \frac{p_{i,j}^t}{m_{i,j+1}^t} + a_{i,j-1}^t \frac{p_{i,j}^t}{m_{i,j-1}^t} + a_{i+1,j}^t \frac{p_{i,j}^t}{m_{i+1,j}^t} + a_{i-1,j}^t \frac{p_{i,j}^t}{m_{i-1,j}^t} + a_{i,j}^t \frac{p_{i,j}^t}{m_{i,j}^t}. \quad (2.6)$$

Por exemplo, o termo  $a_{i,j+1}^t \frac{p_{i,j}^t}{m_{i,j+1}^t}$  representa a fração da população de herbívoros presentes no sítio  $(i,j+1)$  no instante  $t$  que migra para o sítio  $(i,j)$  em  $t+1$ .

A regra de atualização (2.6) para cada sítio leva em conta os valores da qualidade das plantas em uma vizinhança de 12 sítios além do próprio sítio (figura 2.4).



Figura 2.4: Vizinhança da qualidade das plantas considerada para a atualização da densidade de insetos no sítio  $(i,j)$ .

Para construir um núcleo de movimentação por taxia não local, a ideia é a mesma usada para construção do núcleo de redistribuição difusivo: implementar a expressão (2.3)  $N$  vezes a partir de uma densidade inicial igual a 1 no sítio central.

Observamos que o núcleo de redistribuição dos indivíduos por taxia não depende apenas da distância, mas fundamentalmente da distribuição espacial da qualidade das plantas. Ilustramos esta questão por meio do seguinte exemplo: consideramos uma plantação periódica em uma única direção e liberamos os insetos em um único sítio.

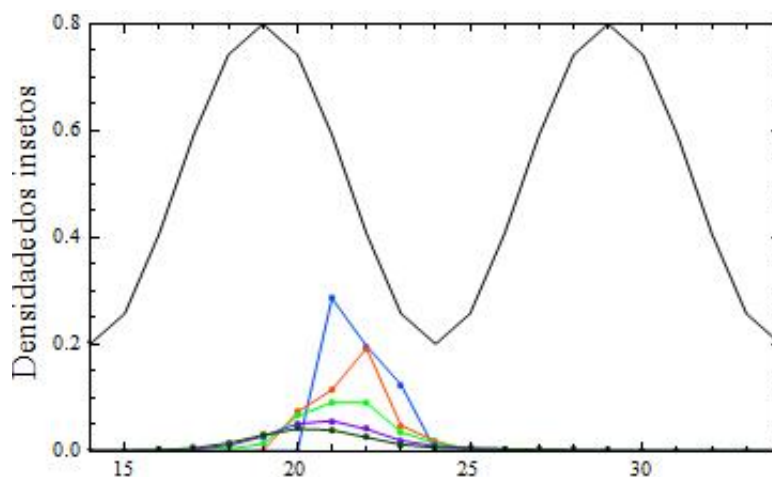


Figura 2.5: Cortes de núcleos de redistribuição de fitotaxia, com insetos distribuídos em na posição (26,26) e plantas periodicamente em uma direção, com variações de  $N = 1, 2, 4, 8$  e  $12$ .

A figura (2.5) mostra núcleos de redistribuição por fitotaxia para distintos valores de  $N$ . À medida que  $N$  aumenta nota-se uma clara tendência de movimentação para regiões de maior qualidade das plantas. Observou-se que a dispersão, como esperado, não é igual para todas as direções; há uma maior movimentação de herbívoros na direção do gradiente de qualidade das plantas. O pico de maior densidade gerado pelos insetos movimenta-se para uma região de maior densidade e mantém-se na mesma posição (figura 2.6), diminuindo somente sua amplitude ao passar do tempo.

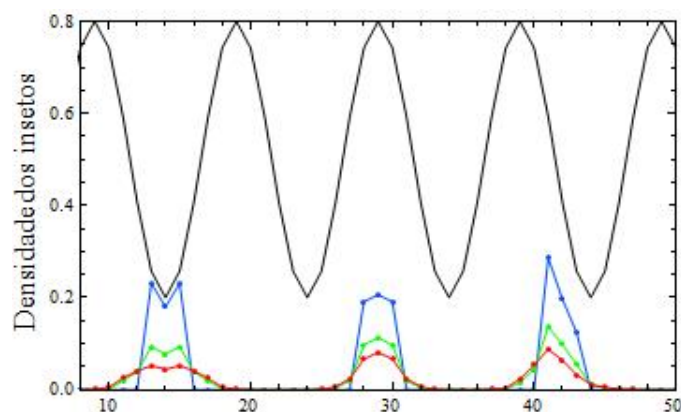


Figura 2.6: Núcleo de dispersão por taxia com insetos distribuídos em três sítios diferentes do hábitat e plantas periodicamente em uma direção.



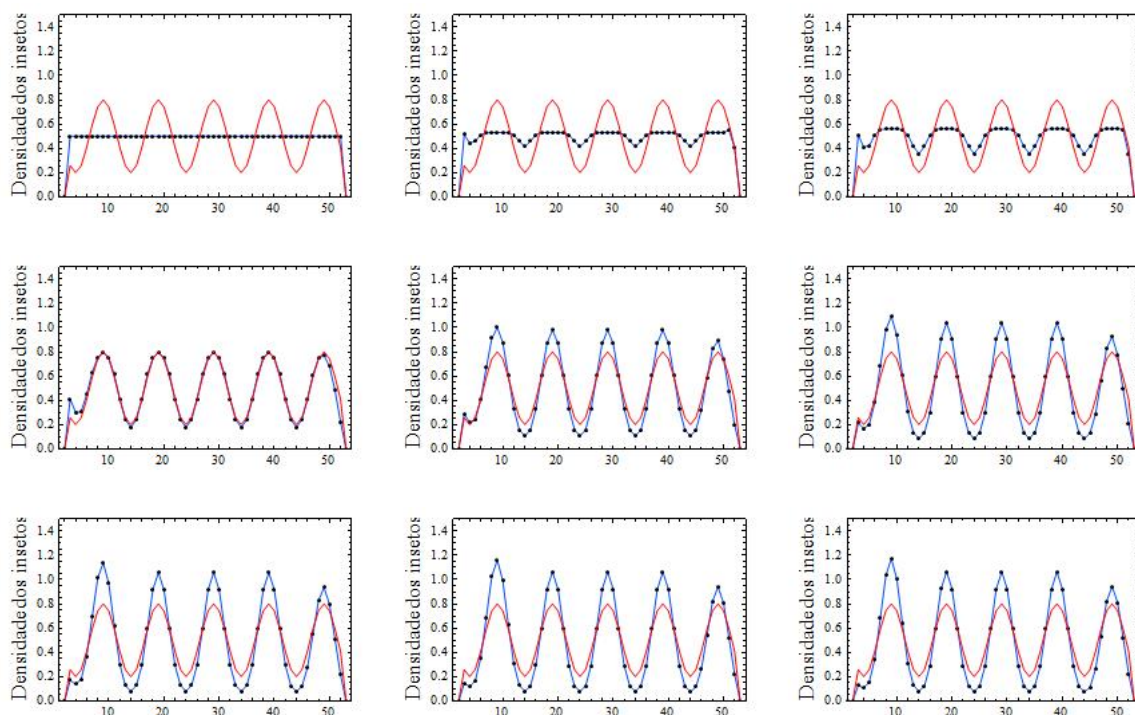


Figura 2.7: Dispersão por taxia dos insetos, os quais estão distribuídos homogeneamente no habitat e as plantas distribuídas periódicas em uma direção, a curva em azul representa os insetos e a curva em vermelho as plantas nos tempos  $t = 1, 2, 3, 10, 20, 30, 40, 50, 60$ .

Na figura (2.7) ilustramos um corte na distribuição espacial dos insetos e das plantas para diferentes instantes de tempo. Nesta simulação consideramos uma distribuição inicial homogênea para os insetos em uma plantação periódica. Podemos perceber a preferência do deslocamento na direção das melhores plantas. Como era de se esperar, os insetos apresentam picos maiores onde a qualidade apresentada pelas plantas é maior.

Considerando os insetos liberados em um único sítio de uma plantação periódica, observamos que o processo de invasão é mais rápido quando o fluxo de fitotaxia é não local (figura (2.8)).

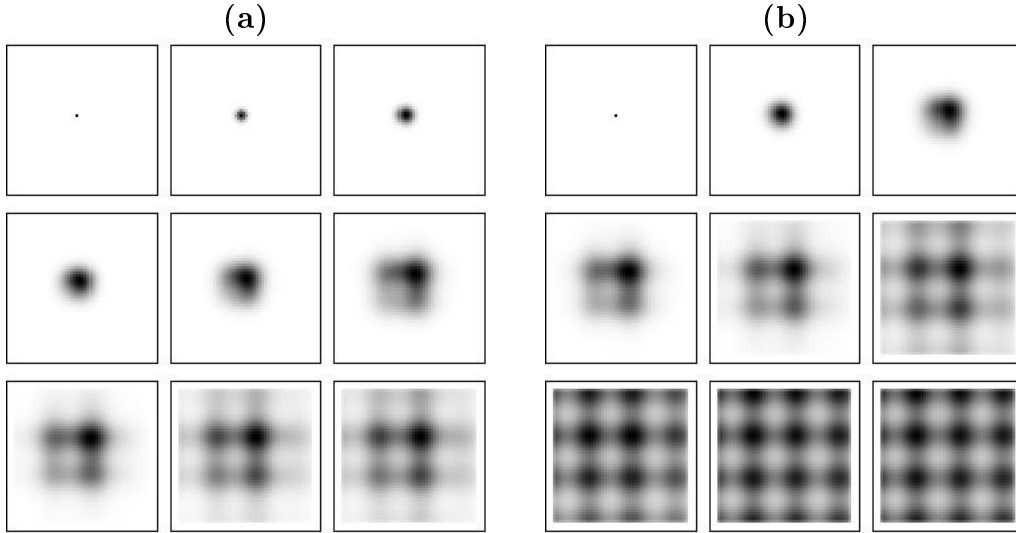


Figura 2.8: Dispersão dos herbívoros por taxia em uma plantação periódica para  $t = 1, 5, 10, 30, 50, 100, 200, 350, 400$ :(a) taxia local; (b) taxia não local.

Para quantificar a eficiência dos herbívoros em encontrar as melhores plantas utilizamos a *qualidade média experimentada* (Morris e Kareiva, 1991), definida por:

$$qme = \frac{\sum a_{ij} p_{ij}}{\sum a_{ij} \sum p_{ij}}, \quad (2.7)$$

onde  $\sum a_{ij}$  representa a densidade total de herbívoros e  $\sum p_{ij}$  representa a qualidade total das plantas. A expressão (2.7) mede a capacidade da população de insetos em localizar as regiões de maior qualidade da vegetação em função do tempo.

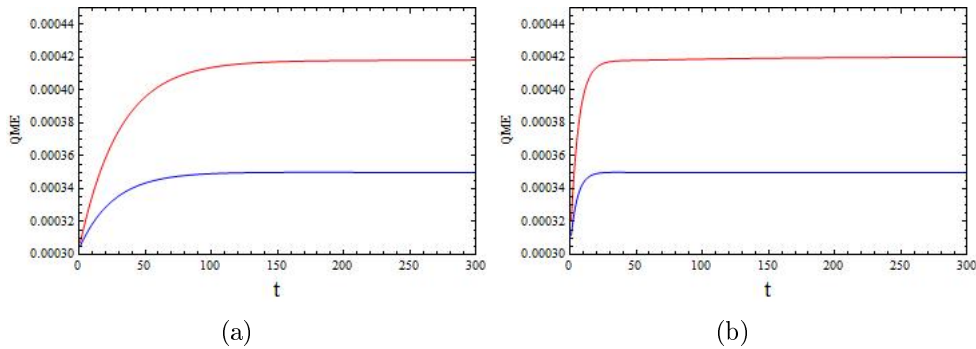


Figura 2.9: Qualidade média experimentada, a curva azul representa fluxo por difusão e a curva em vermelho fluxo por taxia. (a) taxia local; (b) taxia não local.

Uma comparação entre a qualidade média experimentada pelos insetos quando eles se movimentam por difusão e quando a movimentação é por fitotaxia é mostrada na figura 2.9. Em 2.9(a) o fluxo de fitotaxia é local enquanto em 2.9(b) é não local. Observamos que o fluxo não local não alterou a qualidade média experimentada, somente acelerou o processo de invasão, distribuindo mais rapidamente os insetos nas melhores plantas.

## 2.3 Movimento de Agregação

A sobrevivência e reprodução de algumas espécies aumenta quando os indivíduos formam agrupamentos com densidades altas. E, como já comentado anteriormente, um aumento na concentração de indivíduos pode melhorar a eficiência de alimentação. Com esta hipótese vamos determinar uma equação de dispersão dependente da densidade dos insetos.

Obtemos uma expressão para a movimentação por agregação substituindo  $p_{i,j}^t$  por  $a_{i,j}^t$ , na expressão (2.6), ou seja, supondo que a atração é produzida pela distribuição dos indivíduos da própria espécie. Escrevemos então,

$$a_{i,j}^{t+1} = a_{i,j+1}^t \frac{a_{i,j}^t}{\bar{m}_{i,j+1}^t} + a_{i,j-1}^t \frac{a_{i,j}^t}{\bar{m}_{i,j-1}^t} + a_{i+1,j}^t \frac{a_{i,j}^t}{\bar{m}_{i+1,j}^t} + a_{i-1,j}^t \frac{a_{i,j}^t}{\bar{m}_{i-1,j}^t} + a_{i,j}^t \frac{a_{i,j}^t}{\bar{m}_{i,j}^t}. \quad (2.8)$$

onde

$$\bar{m}_{i,j}^t = \sum_{(r,s) \in \bar{V}_{i,j}} a_{r,s}^t. \quad (2.9)$$

Como nos casos anteriores, para obter uma agregação de longo alcance, implementamos esta expressão N vezes. É importante observar que não haverá migração para um sítio com densidade de insetos nula. Por este motivo, não é possível exibir um núcleo de redistribuição de agregação como foi feito nos casos anteriores. Ilustramos os efeitos desta regra de movimentação, implementado-a em uma distribuição não homogênea de insetos, com 80% dos sítios ocupados com densidades diferentes. Na figura (2.10) temos um corte da densidade de insetos para diferentes valores de N.

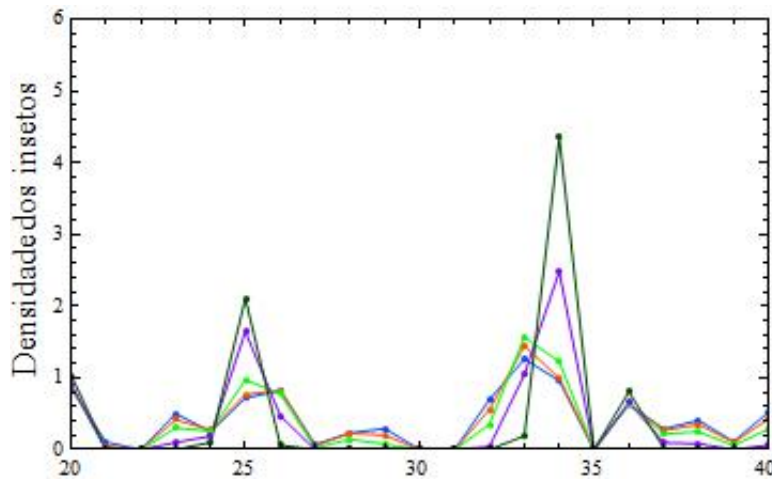


Figura 2.10: Cortes da distribuição espacial de insetos para a movimentação de agregação para N=1(azul), 2(vermelho), 4(verde), 8(roxo) e 12(preto).

Definidos, então, as formas de movimentação dos insetos, verifiquemos o comportamento da população ao considerarmos ambas movimentações, agregação e taxaia. Distribuindo as plantas periodicamente por todo o habitat e liberando os insetos em 10%

dos sítios, os insetos terão a capacidade de identificar uma variação na qualidade das plantas e também uma variação na densidade dos insetos.

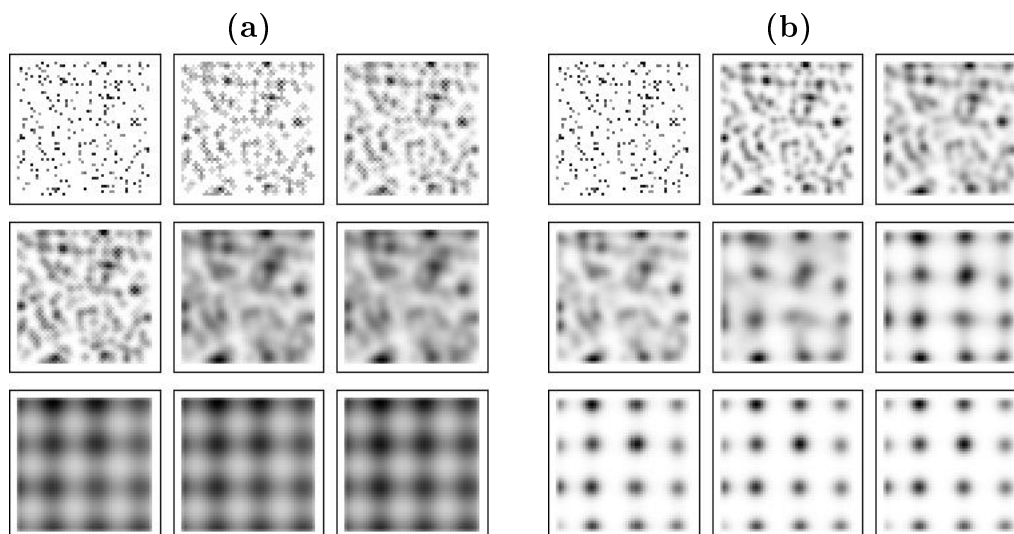


Figura 2.11: Distribuição espacial dos indivíduos, em diferentes etapas de tempo, por (a)taxia e (b)taxia + agregação.

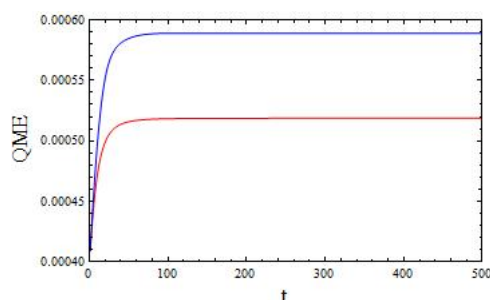


Figura 2.12: Qualidade média experimentada: fluxo de taxia (curva vermelha) e fluxo de agregação e taxia (curva azul).

Implementando alternadamente as expressões (2.6) e (2.8) obtemos um fluxo composto de fitotaxia e agregação. Nas figuras (2.11) e (2.12) mostramos os resultados de uma comparação entre os fluxos de fitotaxia e o fluxo composto. Utilizamos uma plantação periódica e uma distribuição inicial aleatória para os insetos. Observamos que quando o fluxo é composto os indivíduos apresentam uma eficiência maior de fixação nas regiões de maior qualidade das plantas.

# Capítulo 3

## MODELO DISCRETO PLANTA-HERBÍVORO

Neste capítulo, apresentaremos o objeto alvo de nosso trabalho, um modelo planta-herbívoro discreto de múltiplas escalas espaciais para a movimentação dos insetos herbívoros. A dispersão acopla um fluxo local de fitotaxia e um fluxo não local de agregação. Na seção 1, apresentamos alguns exemplos da presença de múltiplas escalas em problemas de dinâmica de populações.

A dinâmica vital do modelo proposto é analisada nas seções 3.2, 3.3 e 3.4. Em 3.5 apresentamos o modelo discreto de múltiplas escalas para dispersão dos insetos.

### 3.1 Múltiplas Escalas

A identificação das diferentes escalas espaciais e temporais presentes em um fenômeno biológico e sua inclusão nos modelos matemáticos para revelar importantes propriedades do sistema.

Alguns exemplos de fenômenos que envolvem múltiplas escalas são:

1. Descrição macroscópica de um fenômeno.

O comportamento coletivo ou populacional pode ser expressa a partir das interações entre os indivíduos em uma escala microscópica. Este processo de transição de escalas é essencial para identificar as informações relevantes a serem incorporadas em uma representação macroscópica efetiva (Segel, 1978; Levin e Pacala, 1997)

2. Dispersão rápida/ Crescimento Lento.

Em Ecologia, com frequência o processo de dispersão ocorre em uma escala de tempo muito mais rápida do que o processo de crescimento. Alguns animais fazem migrações diárias, procurando recursos e colonizando novas regiões, enquanto se reproduzem somente uma vez por ano (Shigesada, 1984).

### 3. Interação presa-predador.

Em muitos casos, a dinâmica de um sistema presa-predador apresenta mais de uma escala temporal. O processo de reprodução do predador pode ser muito mais rápido do que o da presa. A inclusão de duas escalas de tempo em modelos presa-predador altera significativamente os resultados obtidos (Andrade, 2010).

## 3.2 Dinâmica Vital

Para descrever a dinâmica temporal de plantas e herbívoros, utilizamos equações a diferenças. Estas equações representam a evolução na densidade de ambas as espécies em intervalos de tempo pré-determinados. Existe uma semelhança na análise da evolução destas equações e o método das aproximações sucessivas, a cada passo das iterações a atualização nas densidades dá-se segundo a relação  $x_{t+1} = \varphi(x_t)$ , isto é, a densidade no tempo  $t + 1$  depende da densidade no tempo  $t$ .

Para representar as interações de plantas e herbívoros utilizamos um sistema de equações a diferenças acoplados. No modelo, a densidade de insetos na etapa  $t+1$  depende das densidades das plantas e insetos na etapa  $t$ , o mesmo vale para as atualizações das plantas. Os insetos se beneficiam com o aumento da qualidade das plantas e as plantas são prejudicadas com o aumento da predação dos insetos. Representamos por  $a_t$  a densidade de insetos e por  $p_t$  a qualidade das plantas na geração  $t$ . O sistema de equações a diferenças para a interação inseto-planta é:

$$p_{t+1} = f(p_t, a_t), \quad (3.1)$$

$$a_{t+1} = g(p_t, a_t), \quad (3.2)$$

onde  $f(p, a)$  descreve a dinâmica vital das plantas e  $g(p, a)$  descreve o crescimento dos insetos.

Consideramos as seguintes funções para a dinâmica vital (Neubert e Kot, 1992):

$$f(p_t, a_t) = p_t \text{Exp}\left[r\left(1 - \frac{p_t}{k}\right) - \frac{da_t}{1 + bp_t}\right], \quad (3.3)$$

$$g(p_t, a_t) = \frac{cp_t a_t}{1 + bp_t}, \quad (3.4)$$

onde  $r$ ,  $k$ ,  $b$ ,  $c$  e  $d$  são constantes positivas.

Na ausência dos insetos a qualidade das plantas cresce segundo uma função do tipo Ricker (Kot, 2001), com capacidade suporte  $k$  e taxa de crescimento  $r$ . Já na presença dos herbívoros a dinâmica das plantas apresenta uma resposta funcional do tipo dois (Murray, 1989), que determinará os efeitos da herbivoria sobre a densidade das plantas. Esta função leva em conta a saciedade dos insetos, ou seja, existe um limite máximo para a taxa de herbivoria.

Para facilitar a análise do modelo, fazemos uma adimensionalização do sistema (Segel, 1972). Tomando as seguintes equações adimensionais

$$p^* = \frac{p}{k}, \quad a^* = da, \quad (3.5)$$

e desconsiderando os asteriscos obtemos as seguintes equações adimensionais:

$$p_{t+1} = p_t \text{Exp} \left[ r(1 - p_t) - \frac{a_t}{1 + \eta p_t} \right]; \quad (3.6)$$

$$a_{t+1} = \frac{C p_t a_t}{1 + \eta p_t}; \quad (3.7)$$

onde  $\eta = bk$ , e  $C = ck$ ,  $a_t$  e  $p_t$  são, respectivamente, as densidades adimensionais de insetos e plantas.

### 3.3 Pontos de Equilíbrio

A solução de um sistema de equações a diferenças é uma fórmula geral que relaciona as populações na geração  $t$  com as condições iniciais especificadas (Edelstein-Keshet, 1988). Como não é simples explicitar uma solução exata para o sistema, vamos analisar aquelas que permanecem constantes no tempo, ou seja, soluções que indicam uma ausência de mudanças no sistema. Tais valores são chamados pontos de equilíbrio ou estados estacionários.

Os valores de equilíbrio  $\bar{a}$  e  $\bar{p}$  para o sistema (3.6) e (3.7) satisfazem

$$\bar{p} = \bar{p} \text{Exp} \left[ r(1 - \bar{p}) - \frac{\bar{a}}{1 + \eta \bar{p}} \right]; \quad (3.8)$$

$$\bar{a} = \frac{C \bar{p} \bar{a}}{1 + \eta \bar{p}} \quad (3.9)$$

Resolvendo a equação (3.9)

$$\bar{a} = 0 \quad \text{ou} \quad \bar{p} = \frac{1}{c - \eta} \quad (3.10)$$

Substituindo  $\bar{p} = \frac{1}{c - \eta}$  temos

$$\bar{a} = \frac{rc}{c - \eta} \left( 1 - \frac{1}{c - \eta} \right). \quad (3.11)$$

Finalmente, substituindo  $\bar{a} = 0$  em (3.8) resulta em

$$\bar{p} = 1;$$

Assim, os pontos de equilíbrio do sistema (3.6) e (3.7) são:  $(p_1, a_1) = (0, 0)$  ponto de equilíbrio trivial que representa a extinção das duas espécies,  $(p_2, a_2) = (1, 0)$  que indica a permanência das plantas e extinção dos insetos e o equilíbrio de coexistência dado por  $(p_3, a_3) = \left(\frac{1}{c - \eta}, \frac{rc(c - \eta - 1)}{(c - \eta)^2}\right)$ .

### 3.4 Estudo da estabilidade

A análise da estabilidade dos pontos de equilíbrio de um sistema está baseado na análise de como pequenas perturbações em torno do equilíbrio afetam o desenvolvimento temporal do sistema, ou seja, se essas pequenas perturbações tendem a zero, ou crescem levando a população a mudar sua configuração para um outro estado. Diz-se que um ponto de equilíbrio é estável se uma pequena perturbação diminui à medida que o tempo passa, fazendo o sistema retornar ao equilíbrio, caso contrário, dizemos que o ponto é instável.

A estabilidade linear de um ponto de equilíbrio pode ser determinado escrevendo

$$\begin{aligned} p_t &= \bar{p} + p'_t, \\ a_t &= \bar{a} + a'_t, \end{aligned}$$

onde  $a'_t$  e  $p'_t$  são pequenas perturbações.

Substituindo no sistema (3.6), (3.7) e retendo somente os termos lineares obtemos um sistema de equações para as pequenas perturbações  $a'_t$  e  $p'_t$ . Para fazer isto usamos expansões em séries de Taylor para funções de duas variáveis. Isto é, aproximamos  $f(\bar{p} + p'_t, \bar{a} + a'_t)$  por

$$f(\bar{p} + p'_t, \bar{a} + a'_t) = f(\bar{p}, \bar{a}) + \left. \frac{\partial f}{\partial p} \right|_{\bar{p}, \bar{a}} p'_t + \left. \frac{\partial f}{\partial a} \right|_{\bar{p}, \bar{a}} a'_t + \dots, \quad (3.12)$$

Tomamos uma aproximação análoga para  $g(\bar{p} + p'_t, \bar{a} + a'_t)$ .

O sistema linear resultante para as perturbações é

$$p'_{t+1} = b_{11}p'_t + b_{12}a'_t, \quad (3.13)$$

$$a'_{t+1} = b_{21}p'_t + b_{22}a'_t, \quad (3.14)$$



onde

$$b_{11} = \left. \frac{\partial f}{\partial p} \right|_{\bar{p}, \bar{a}}, \quad b_{12} = \left. \frac{\partial f}{\partial a} \right|_{\bar{p}, \bar{a}}, \quad (3.15)$$

$$b_{21} = \left. \frac{\partial g}{\partial p} \right|_{\bar{p}, \bar{a}}, \quad b_{22} = \left. \frac{\partial g}{\partial a} \right|_{\bar{p}, \bar{a}}. \quad (3.16)$$

As equações (3.13) e (3.14) formam um sistema de equações de recorrência, o qual pode ser resolvido como uma equação de recorrência de segunda ordem na variável  $p$ , da seguinte forma

$$p'_{t+2} = b_{11}p'_{t+1} + b_{12}a'_{t+1} = \quad (3.17)$$

$$= b_{11}p'_{t+1} + b_{12}(b_{21}p'_t + b_{22}a'_t). \quad (3.18)$$

De (3.13) temos  $b_{12}a'_t = p'_{t+1} - b_{11}p'_t$ . Substituindo em (3.18) e fazendo as simplificações necessárias, obtemos

$$p'_{t+2} - (b_{11} + b_{22})p'_{t+1} + (b_{22}b_{11} - b_{12}b_{21})p'_t = 0. \quad (3.19)$$

Procurando soluções do tipo  $p'_t = \lambda^t$ , chegamos a seguinte equação em  $\lambda$ :

$$\lambda^{n+2} - (b_{11} + b_{22})\lambda^{n+1} + (b_{22}b_{11} - b_{12}b_{21})\lambda^n = 0 \quad (3.20)$$

ou

$$\lambda^n(\lambda^2 - (b_{11} + b_{22})\lambda^1 + (b_{22}b_{11} - b_{12}b_{21})\lambda) = 0. \quad (3.21)$$

As raízes do polinômio quadrático em (3.21) são os autovalores do sistema.

Se analisarmos a matriz  $A$  dos coeficientes de (3.13) e (3.14), temos a matriz Jacobiana do sistema (3.6) e (3.7), e o polinômio da equação (3.21) é exatamente o polinômio característico desta matriz.

As perturbações só tendem a zero se os autovalores do polinômio característico de  $A$  forem menores do que um em módulo, ou seja,  $|\lambda_i| < 1$ ,  $i = 1, 2$ .

Calculando as raízes do polinômio característico, obtemos

$$\lambda_{1,2} = \frac{\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}, \quad (3.22)$$

onde

$$\beta = b_{11} + b_{22}, \quad (3.23)$$

$$\gamma = b_{11}b_{22} - b_{12}b_{21}. \quad (3.24)$$

Vamos analisar o caso de duas raízes reais para a equação (3.26). Se  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$  são reais, podemos afirmar que elas são equidistantes do valor  $x$  do vértice, no nosso caso  $\frac{\beta}{2}$ ,

temos, então

$$\left| \frac{\beta}{2} \right| < 1, \quad (3.25)$$

já que devemos ter  $|\lambda_i| < 1$ ,  $i = 1, 2$ . As seguintes distâncias  $|\beta/2 - 1| > |\beta/2 - \lambda_i|$   $i = 1, 2$  podem ser consideradas e  $|\beta/2 - \lambda_i| = \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}$ . Como  $\frac{|\beta|}{2} < 1$ , implica  $\beta^2 < 4$ , pelas raízes serem reais temos  $\beta^4 \geq 4\gamma$ , assim

$$1 - \frac{|\beta|}{2} > \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} \quad (3.26)$$

e elevando ambos os lados ao quadrado  $1 - \frac{|\beta|}{2} + \frac{\beta^2}{4} > \frac{\beta^2 - 4\gamma}{4}$ , e simplificando chegamos em

$$1 + \gamma > |\beta|, \quad (3.27)$$

e

$$\gamma < 1; \quad (3.28)$$

Deste modo, um ponto de equilíbrio é estável se satisfaz as relações (3.27) e (3.28). Devemos, então, calcular a matriz Jacobiana do sistema, e aplica-lá em cada ponto de equilíbrio, para que possamos verificar a estabilidade.

A matriz Jacobiana  $J$  do sistema é dada por:

$$J = J(p, a) = \begin{bmatrix} \frac{\partial f}{\partial p} & \frac{\partial f}{\partial a} \\ \frac{\partial g}{\partial p} & \frac{\partial g}{\partial a} \end{bmatrix}.$$

Aplicando nos pontos de equilíbrio temos:

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} Exp[r] & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad (3.29)$$

$$J(1, 0) = \begin{bmatrix} (1-r) & \frac{-1}{1+\eta} \\ 0 & \frac{1}{1+\eta} \end{bmatrix}, \quad (3.30)$$

$$J\left(\frac{1}{c-\eta}, \frac{rc(c-\eta-1)}{(c-\eta)^2}\right) = \begin{bmatrix} \frac{c^2 + c(\eta(-1+r) - r) - \eta(1+\eta)r}{c(c-\eta)} & \frac{-1}{c} \\ r(c-\eta-1) & 1 \end{bmatrix}. \quad (3.31)$$

Aplicando as relações (3.27) e (3.28) em cada ponto, temos

No ponto (0, 0):

$$\gamma = 0, \quad \beta = Exp[r] \quad (3.32)$$

$$1 > Exp[r] \Rightarrow r < 0; \quad (3.33)$$

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

No ponto  $(1, 0)$ :

$$\gamma = \frac{(1-r)c}{1+\eta}, \quad \beta = (1-r) + \frac{c}{1+\eta}. \quad (3.34)$$

Da inequação (3.28)

$$2 > 1 + \frac{(1-r)c}{1+\eta} \quad (3.35)$$

$$1 > \frac{(1-r)c}{1+\eta} \quad (3.36)$$

$$\frac{1+\eta}{c} > (1-r) \quad (3.37)$$

$$r > 1 - \frac{1+\eta}{c} \quad (3.38)$$

Da desigualdade (3.27) escrevemos

$$-\left(1 + \frac{(1-r)c}{1+\eta}\right) < (1-r) + \frac{c}{1+\eta} < 1 + \frac{(1-r)c}{1+\eta}. \quad (3.39)$$

Da primeira desigualdade acima

$$-\left(1 + \frac{(1-r)c}{1+\eta}\right) < (1-r) + \frac{c}{1+\eta} \quad (3.40)$$

$$-\frac{(1+\eta+c)(-2+r)}{1+\eta} > 0 \quad (3.41)$$

$$r < 2 \quad (3.42)$$

e da segunda parte

$$(1-r) + \frac{c}{1+\eta} < 1 + \frac{(1-r)c}{1+\eta} \quad \Rightarrow \quad \frac{c}{1+\eta} - r < \frac{(1-r)c}{1+\eta} \quad (3.43)$$

$$c - r - r\eta < c - cr \quad \Rightarrow \quad r + r\eta > cr \quad (3.44)$$

$$1 + \eta > c \quad (3.45)$$

Assim, as condições de estabilidade do ponto  $(1, 0)$  dependem de:

$$r < 2 \text{ e } 1 + \eta > c; \quad (3.46)$$

Para o ponto de equilíbrio de coexistência  $\left(\frac{1}{c-\eta}, \frac{rc(c-\eta-1)}{(c-\eta)^2}\right)$ , da inequação (3.27), tem-se

$$2 > 1 + \frac{c-\eta-2r+cr-\eta r}{c-\eta} \quad \Rightarrow \quad c < \eta + 2 \quad (3.47)$$

e da desigualdade (3.28),

$$\overbrace{-\left(1 + \frac{c - \eta - 2r + cr - \eta r}{c - \eta}\right)}^{(i)} < \frac{c^2 + c(\eta(r - 1) - r) - \eta(1 + \eta)r}{c(c - \eta)} + \underbrace{1}_{(ii)} < 1 + \frac{c - \eta - 2r + cr - \eta r}{c - \eta}. \quad (3.48)$$

De (i)

$$\frac{-\eta(2 + \eta)r + c^2(4 + r) - c(4\eta + 3r)}{c(c - \eta)} > 0 \Rightarrow r < \frac{4c(c - \eta)}{c^2 - 3c - \eta(\eta + 1)}; \quad (3.49)$$

de(ii)

$$\frac{r(c - \eta - 1)}{c} > 0 \Rightarrow c > \eta + 1. \quad (3.50)$$

Assim, a estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência depende de:

$$r < \frac{4c(c - \eta)}{c^2 - 3c - \eta(\eta + 1)} \text{ e } c > \eta + 1; \quad (3.51)$$

Descritas as regiões dos parâmetros onde os pontos de equilíbrio são estáveis e instáveis, e tomando  $\eta = 1$ , tem-se as seguintes condições de estabilidade para cada ponto de equilíbrio:

$$(p_1, a_1) = (0, 0), \quad r < 0; \text{ o ponto é sempre instável.} \quad (3.52)$$

$$(p_2, a_2) = (1, 0), \quad r < 2 \text{ e } c < 2; \text{ estável} \quad (3.53)$$

$$(p_3, a_3) = \left(\frac{1}{c - 1}, \frac{rc(c - 2)}{(c - 1)^2}\right) \quad 2 < c < 3 \text{ e } r < \frac{4c(c - 1)}{c^2 - 3c - 2} \text{ estável} \quad (3.54)$$

Analisando as condições podemos construir o seguinte gráfico, o qual representa as regiões de estabilidade para os pontos de equilíbrio  $(1, 0)$  e  $\left(\frac{1}{c - 1}, \frac{rc(c - 2)}{(c - 1)^2}\right)$ :

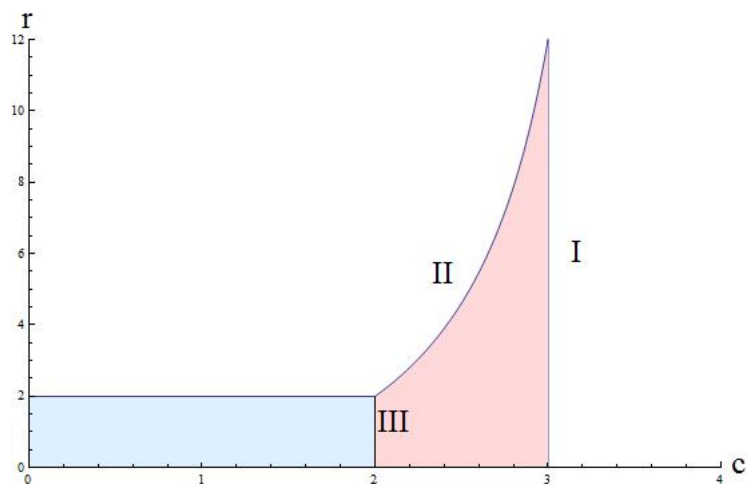


Figura 3.1: Região de estabilidade dos pontos de equilíbrio da dinâmica, I região de ciclos limite, II região de bifurcação de Flip e caos e III ponto de bifurcação Transcrítica.

A região em azul representa a região de estabilidade do ponto de equilíbrio  $(1, 0)$ , e a região em vermelho representa a estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência.

O ponto  $c = 2$  representa um ponto de bifurcação, pois neste local há uma mudança de estabilidade entre os pontos de equilíbrio  $(p_2, a_2)$  e  $(p_3, a_3)$ , caracterizando uma bifurcação transcritical. O ponto  $(p_2, a_2)$  que era estável para  $c < 2$  passa a ser instável, e o ponto  $(p_3, a_3)$  que era instável passa a ser estável. A figura (3.2) representa o gráfico de bifurcação transcritical.

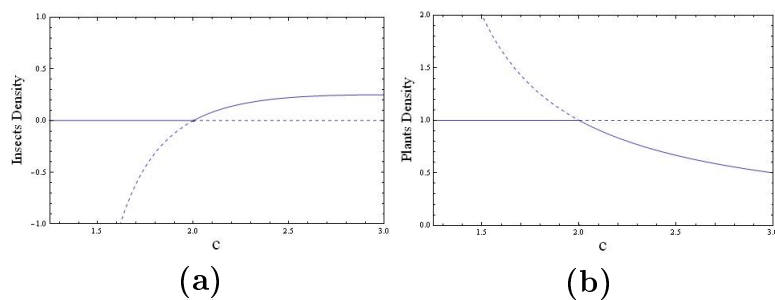


Figura 3.2: (a) Representa a mudança de estabilidade do equilíbrio dos insetos; (b) Representa a mudança de equilíbrio das plantas.

À medida que variamos o valor de  $c$  de maneira que ele assuma valores além da fronteira  $I$ , o ponto de equilíbrio  $(p_3, a_3)$  perde sua estabilidade e comportamentos cíclicos surgem a medida que nos afastamos de  $I$ . Tal fato se reflete em ambas as espécies, caracterizando uma *bifurcação de Hopf*, a figura (3.3) representa algumas simulações para valores dos parâmetros  $c$  e  $r$  dentro da região de ciclos limites.

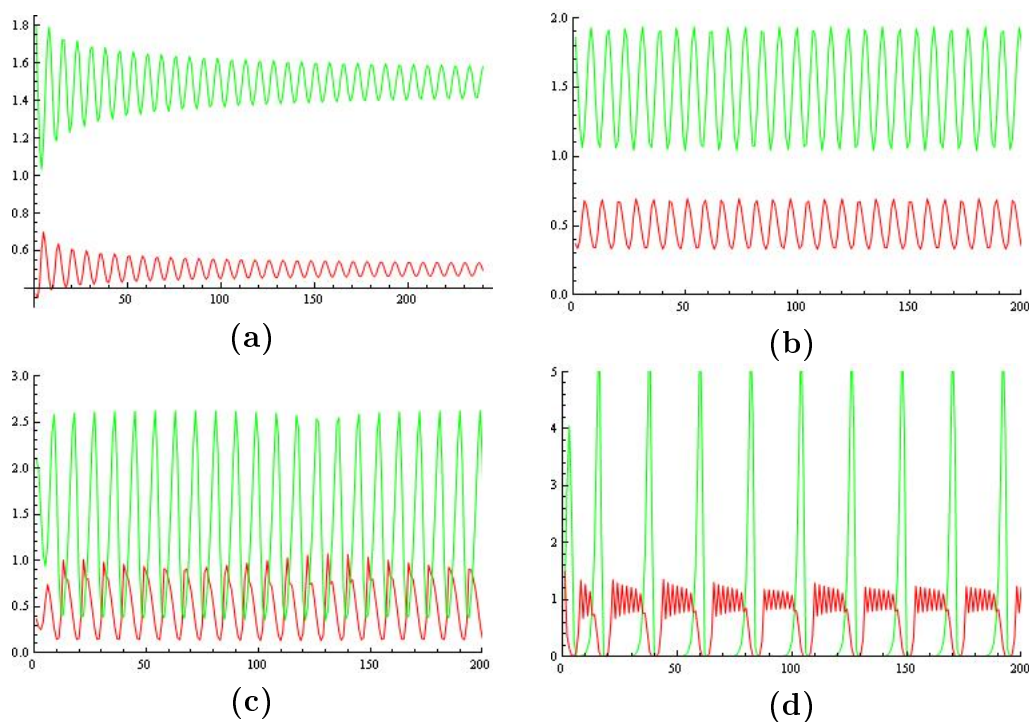


Figura 3.3: As figuras representam a dinâmica local de plantas (curva em vermelho) e insetos (curva em verde), com condição inicial próxima ao equilíbrio com uma perturbação de 10% para ambas as espécies, os valores dos parâmetros usados foram (a)  $c = 3, 1; r = 2, 5$ ; (b)  $c = 3, 1; r = 2, 5$ ; (c)  $c = 3, 5; r = 2$ ; (d)  $c = 4, 5; r = 2$ .

Quando fixamos  $c$  dentro da região de estabilidade de coexistência e variamos o valor do parâmetro  $r$  de maneira que ele torne falsa a desigualdade  $r < \frac{4c(c-1)}{c^2-3c-2}$ , ou seja ultrapasse para a região II, obtemos áreas caóticas onde as plantas oscilam de tal maneira que a população de insetos vai a extinção (figura (3.4)).

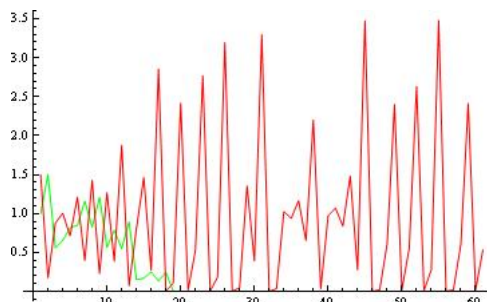


Figura 3.4: Dinâmica local de plantas (curva em vermelho) e herbívoros (curva em verde), para os valores dos parâmetros  $c = 2, 5$ ;  $r = 4, 7$  e condição inicial próxima ao ponto de equilíbrio com perturbação de 10%.

Fixando o valor de  $r$  e variando o valor  $c$  construímos o diagrama de bifurcação da dinâmica (figura (3.5)), o qual representa a variação de estabilidade dos pontos de equilíbrio, tal diagrama representa a perda da estabilidade do ponto de coexistência, e o surgimento de ciclo limites.

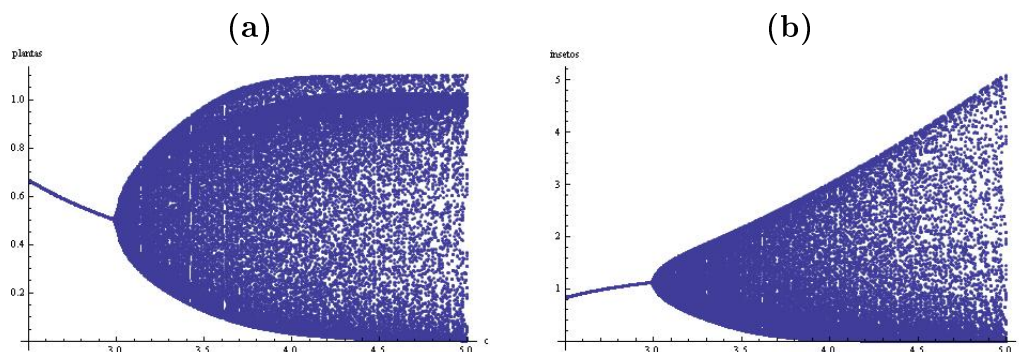


Figura 3.5: Diagramas de bifurcação (a) plantas e (b) insetos, com condições iniciais próximas ao equilíbrio com perturbação de 10%, e valor do parâmetro  $r = 1, 5$  fixo.

Agora, se fixarmos o valor de  $c$  dentro da região de coexistência e variarmos o valor de  $r$ , obtemos os diagramas de bifurcação descritos na figura (3.6)

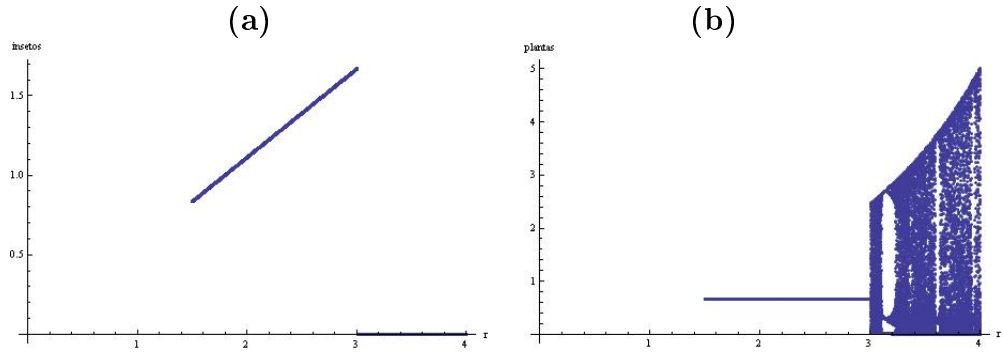


Figura 3.6: Diagramas de bifurcação (a) insetos e (b) plantas, com condição inicial próxima ao equilíbrio com perturbação de 10%, e valor do parâmetro  $c = 2,5$  fixo.

## 3.5 Dinâmica espacial

No modelo, consideramos que os insetos se movimentam em relação ao gradiente de qualidade das plantas (fitotaxia) e na direção de maior concentração de coespecíficos (agregação).

### 3.5.1 Movimentação de Fitotaxia

O movimento orientado dos insetos em relação as plantas, denominado de fitotaxia, é determinado por gradientes de qualidade das plantas. No modelo, consideramos um movimento de fitotaxia local, isto é, a cada etapa discreta de tempo os indivíduos movimentam-se por fitotaxia somente para os quatro vizinhos mais próximos. Para descrever a quantidade de indivíduos que saem de cada sítio, vamos utilizar a seguinte função:

$$l_{i,j} = \begin{cases} \frac{p_{r,s}^t}{m_{i,j}}, & \text{se } m_{i,j}^t \neq 0 \\ 0.2, & \text{se } m_{i,j}^t = 0, \end{cases} \quad (3.55)$$

onde  $m_{i,j} = \sum_{(k,q) \in \bar{V}_{i,j}} p_{k,q}^t$ , e  $\bar{V}_{i,j} = V_{i,j} \cup \{(i,j)\}$ .

A função  $l_{i,j}$  representa a fração da população que sai do sítio  $(i,j)$  e vai para o sítio  $(r,s)$ , caso a qualidade total seja igual a zero em algum dos vizinhos a movimentação se dará através de difusão simples.

### 3.5.2 Movimento de Agregação

Alguns insetos apresentam uma tendência bem definida de agregação que parece ser uma estratégia da população para otimizar sua alimentação e reprodução. De maneira similar à fitotaxia, o movimento de agregação ocorre em função de gradientes de densidade, neste caso, dos indivíduos da mesma espécie. Para descrever a quantidade de indivíduos



que saem de cada sítio vamos utilizar a seguinte função:

$$l_{i,j} = \begin{cases} \frac{a_{r,s}^t}{m_{i,j}}, & \text{se } m_{i,j}^t \neq 0 \\ 0, 2, & \text{se } m_{i,j}^t = 0, \end{cases} \quad (3.56)$$

onde  $m_{i,j} = \sum_{(k,q) \in \bar{V}_{i,j}} a_{k,q}^t$ , e  $\bar{V}_{i,j} = V_{i,j} \cup \{(i,j)\}$ .

A movimentação de agregação será de carácter não local como descrita na próxima seção.

### 3.5.3 Acoplamento das movimentações

A densidade de insetos dentro do sítio  $(i,j)$ , após a movimentação na geração  $t$ , é dada pela superposição de  $N$  movimentos de agregação e um movimento de fitotaxia, os quais representam a escala de agregação de longo alcance e a escala de taxia de curto alcance, respectivamente.

O modelo discreto de múltiplas escalas proposto é representado pelo seguinte esquema:

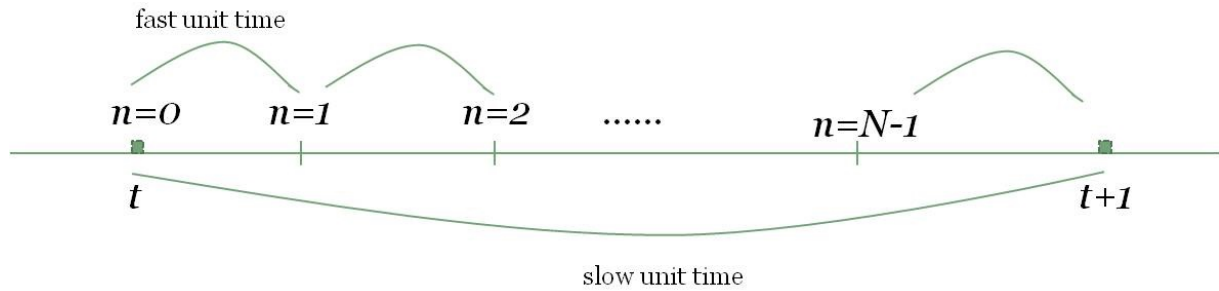


Figura 3.7: Esquema da dinâmica de múltiplas escalas. Após  $N$  passos de agregação ocorre um de taxia e um de reação.

A regra de movimentação dos insetos pode ser construída a partir do seguinte esquema:

$$\begin{pmatrix} \text{densidade de} \\ \text{insetos na} \\ \text{posição } (i, j) \text{ no} \\ \text{instante } t + 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \text{densidade de} \\ \text{insetos na} \\ \text{posição } (i, j) \text{ no} \\ \text{instante } t \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} \text{densidade de} \\ \text{insetos que} \\ \text{abandonam } (i, j) \\ \text{no instante } t \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \text{densidade de} \\ \text{insetos que} \\ \text{migram para } (i, j) \\ \text{no instante } t \end{pmatrix}.$$

Considerando que a movimentação dos insetos é em relação à qualidade das plantas

escrevemos a seguinte regra de atualização para fitotaxia de alcance local:

$$a_{i,j}^{t+1,N} = a_{i,j}^{t,N} - \sum_{(r,s) \in V_{ij}} a_{i,j}^{t,N} \left( \frac{p_{rs}^{t,N}}{m_{ij}^{t,N}} \right) + \sum_{(r,s) \in V_{ij}} a_{rs}^{t,N} \left( \frac{p_{ij}^{t,N}}{m_{rs}^{t,N}} \right). \quad (3.57)$$

Analogamente, a regra de atualização para a movimentação de agregação não local é dada por

$$a_{i,j}^{t,n+1} = a_{i,j}^{t,n} - \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} a_{i,j}^{t,n} \left( \frac{a_{rs}^{t,n}}{m_{ij}^{t,n}} \right) + \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} a_{rs}^{t,n} \left( \frac{a_{ij}^{t,n}}{m_{rs}^{t,n}} \right), \quad n = 0, \dots, N-1. \quad (3.58)$$

# Capítulo 4

## SIMULAÇÕES

### 4.1 Formação de padrões espaço-temporais

As simulações numéricas do modelo foram feitas com o auxílio do "software" Mathematica. Buscamos analisar o comportamento de uma população de insetos em uma plantação na qual as plantas são caracterizadas por sua qualidade. As simulações foram feitas considerando um habitat de 50x50 sítios e valor da densidade inicial em cada sítio correspondente a uma perturbação de 10% em torno da densidade de equilíbrio de ambas as espécies.

Os processos de dispersão e reação ocorrem em diferentes escalas de tempo caracterizadas pelo parâmetro  $N$ , a análise do sistema será feita através da variação de  $N = 1, 2, 3, 4, 5$  e 10.

Considerando as condições iniciais descritas acima e parâmetros da dinâmica vital dentro da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência ( $c = 2, 5$  e  $r = 1, 5$ ) tomamos diferentes valores de  $N$ . Para  $N = 1, 2$  e 3, isto é, quando a diferença entre escalas é relativamente pequena, não há formação de padrões heterogêneos na população de insetos. Ambas populações retornam às densidades de equilíbrio de coexistência.

Quando aumentamos o valor de  $N$  de maneira a aumentar o alcance do fluxo de agregação ( $N = 5, 10$ ), mantendo as mesmas condições iniciais, observamos o surgimento de padrões heterogêneos estáveis na densidade insetos; os insetos formam grupos agregados estáveis em regiões do habitat (figura 4.1). As plantas também apresentam padrões heterogêneos estáveis determinados pelos padrões espaciais dos insetos.

Esta configuração heterogênea na densidade dos herbívoros é uma consequência da agregação não local considerada no modelo. As simulações mostram que à medida que a escala espacial deste fluxo se aproxima da escala do fluxo de fitotaxia ambas populações retornam ao equilíbrio. A mesma verificação pode ser feita ao se desconsiderar a fase de reação, somente considerando o dois tipos de movimentação.

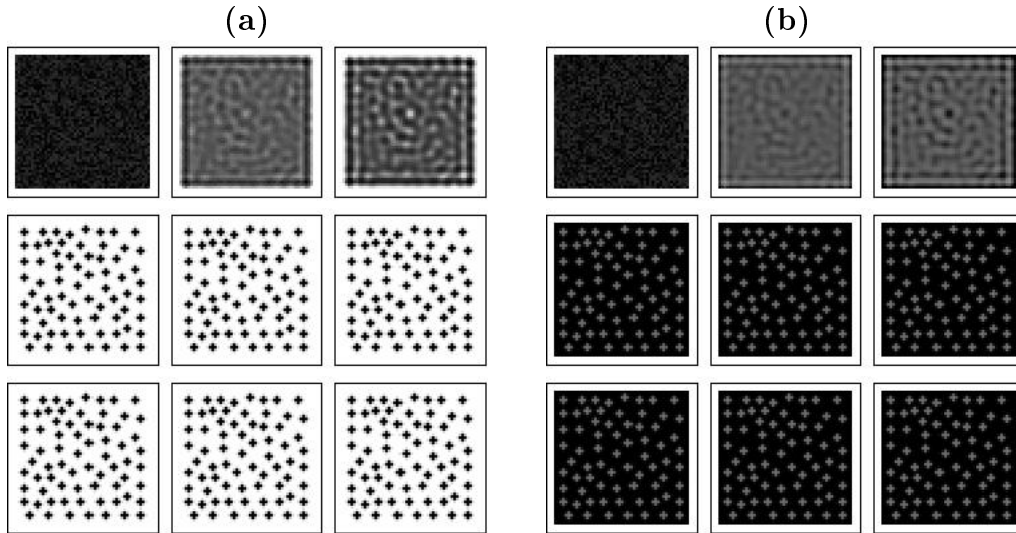


Figura 4.1: Simulações foram feitas com os seguintes valores dos parâmetros:  $c = 2, 5$  e  $r = 1, 5$ , com diferença de escalas  $N = 5$ . O item (a) representa a densidade de insetos e (b) representa a qualidade das plantas, nos tempos 1, 5, 10, 400, 500, 700, 750, 800, 1000.

## 4.2 Variações do parâmetro $c$ .

Analizamos nesta seção as variações da densidade de insetos e qualidade das plantas à medida que variamos a taxa de crescimento dos insetos  $c$ .

Nestas simulações foram realizadas variações no parâmetro  $c$ , de modo com que ele ultrapasse a fronteira I da região de estabilidade de coexistência (figura (3.4)). Utilizamos, também, como condição inicial para plantas e insetos, uma distribuição homogênea em todo o habitat com uma pequena perturbação de 10% em torno do equilíbrio.

Para valores da taxa de crescimento dos insetos próxima ao ponto de bifurcação transcítica, a dinâmica apresenta padrões heterogêneos estáveis para  $N = 4, 5, 10$ , semelhantes aos apresentados na figura (4.1). Ao aumentarmos o valor de  $c = 2,4$  gradativamente até  $2,7$ , para  $N = 4$ , observamos um padrão de isolamento para os insetos. Há uma redução na densidade dos insetos deixando-os confinados em uma pequena região central. As plantas, por sua vez, recuperam-se retornando ao ponto de equilíbrio nas regiões onde não há mais insetos, sendo somente afetadas na região de confinamento (figura 4.2). Este comportamento ocorre também quando  $N = 5$ , com alguma mudança nos valores do parâmetro de crescimento dos insetos.

Para valores de  $c = 2,8$  até  $3,2$  e mantendo a diferença de escalas  $N = 4$ , insetos e plantas permanecem em equilíbrio, ocupando todo o habitat.

Outro comportamento interessante de insetos e plantas obtido através das simulações é o aparecimento de padrões heterogêneos dinâmicos (figura 4.3). Este comportamento surge para valores do parâmetro  $c$  dentro da região de bifurcação de Hopf.

Para valores de  $c$  dentro da região de estabilidade e  $N = 10$ , há somente o surgimento de padrões espaciais heterogêneos estáveis para a população de insetos.

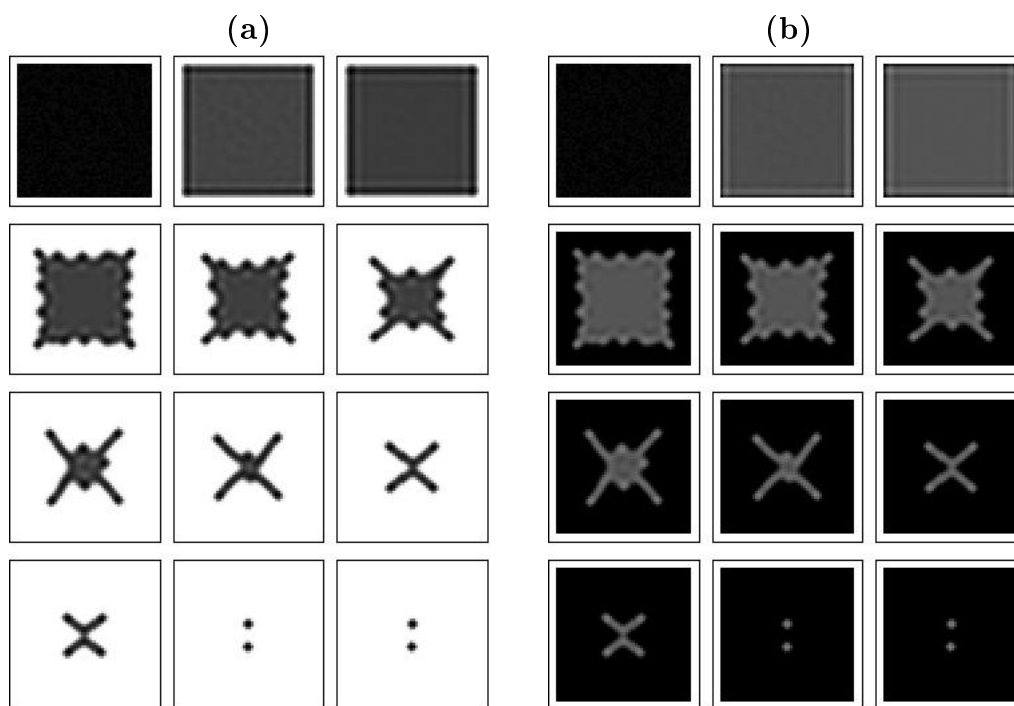


Figura 4.2: Os gráficos acima representam as variações nas densidades dos insetos(a) e qualidade das plantas(b), para  $N = 4$ ,  $c = 2, 5$  e  $r = 1, 5$ .

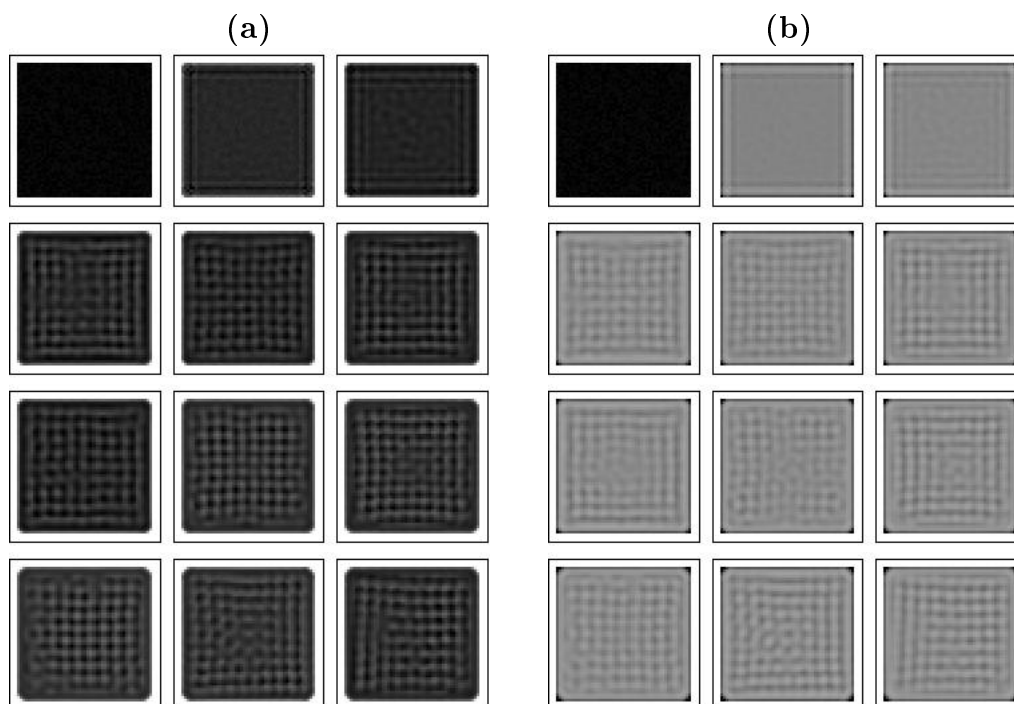


Figura 4.3: Padrão heterogêneo dinâmico de (a)insetos e (b)plantas, os parâmetros utilizados para as simulações foram  $N = 5$ ,  $c = 3, 2$  e  $r = 1, 5$ .

### 4.3 Baixa recuperação das plantas

O parâmetro  $r$  representa a taxa de recuperação da qualidade das plantas, valores grandes  $r$  significam uma recuperação rápida para as plantas, já um valor de  $r$  pequeno

representa uma recuperação lenta. Foram realizadas simulações com  $r = 0,5$  para um valor de  $c$  fixo.

Foram observados resultados similares aos obtidos anteriormente. Quando tomamos  $N \leq 3$  e variamos  $c$  dentro da região de estabilidade e na região de bifurcação de Hopf, a população permanece estável ao passar do tempo em todo o habitat. Para  $N = 4$  e valores de  $c = 2,1$  à  $2,5$  há formação de padrões estáveis, onde a densidade total da população diminui a medida que o valor de  $c$  aumenta. Quando  $c = 2,6$  ocorre um padrão lento de isolamento. Para valores de  $c > 2,6$  a dinâmica apresenta padrões dinâmicos para a população de insetos.

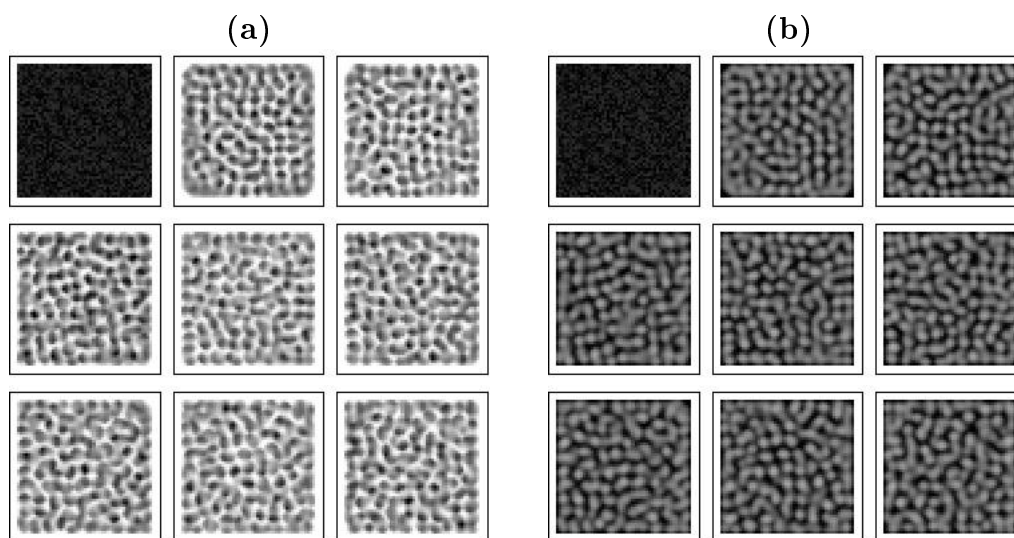


Figura 4.4: Padrão heterogêneo dinâmico de (a) insetos e (b) plantas, os parâmetros utilizados para as simulações foram  $N = 4$ ,  $c = 2,7$  e  $r = 0,5$ .

Podemos perceber que inicialmente os insetos formam um padrão heterogêneo estável nos primeiros passos das iterações, e nos passos seguintes os aglomerados de insetos movimentam-se em direção a locais onde há plantas de qualidade maior.

Se a taxa de crescimento das plantas é próxima de zero, os insetos não conseguem se desenvolver de modo a ocupar todo o habitat. Com uma distribuição inicial em todo habitat, os insetos como reação inicial agrupam-se formando um padrão heterogêneo estável, à medida que o tempo passa esse padrão se dissolve e surge um padrão dinâmico.

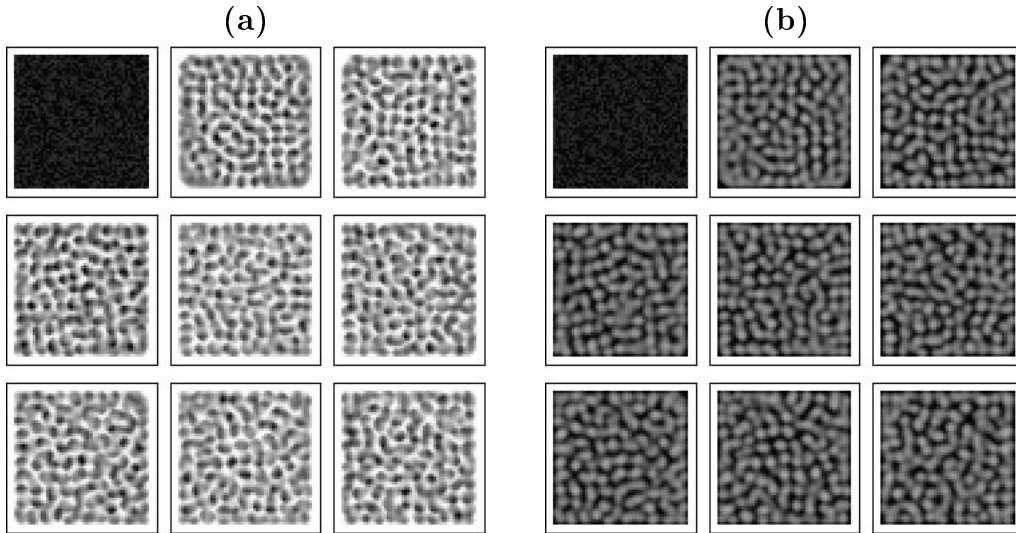


Figura 4.5: Padrão heterogêneo dinâmico de (a)insetos e (b)plantas, os parâmetros utilizados para as simulações foram  $N = 4$ ,  $c = 2,7$  e  $r = 0,5$ .

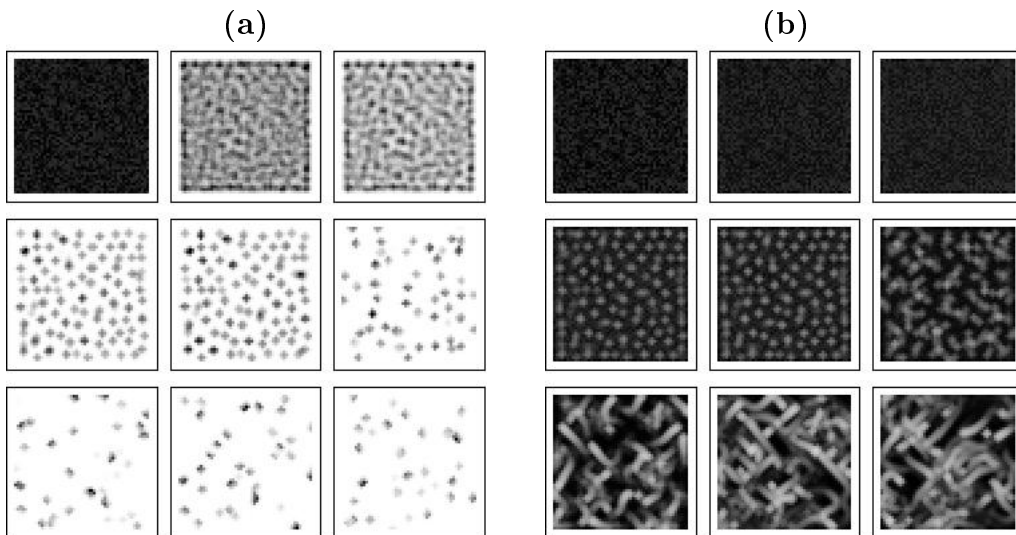


Figura 4.6: Padrão heterogêneo dinâmico de (a)insetos e (b)plantas, os parâmetros utilizados para as simulações foram  $N = 4$ ,  $c = 2,8$  e  $r = 0,03$ .

## 4.4 Processos de Invasão

Agora apresentamos algumas simulações realizadas para determinar as condições para invasão de insetos, em uma ambiente com condições adequadas, ou seja, onde a qualidade das plantas é propícia ao crescimento dos insetos.

Consideramos os insetos distribuídos somente em 4 sítios centrais, próximo à densidade de equilíbrio de coexistência com a mesma perturbação utilizada anteriormente e as plantas distribuídas em todo habitat da mesma forma que nas simulações anteriores.

Para valores de  $N = 1, 2, 3$ , ocorrem invasões bem sucedidas pelos insetos, para as mesmas variações do parâmetro  $c$  utilizadas nas simulações anteriores. Já com  $N = 4$ ,

a população mantém sua configuração inicial, para  $c$  variando de 2 até 2,7; a partir de  $c = 2,8$ , a população consegue desenvolver-se e ocupar todo o habitat (figura 4.7). Para  $N = 5$ , os insetos não conseguem invadir todo habitat (figura 4.9), já para  $c = 3,2$ , a população cresce de maneira a ocupar todo o habitat, surgindo durante sua expansão um padrão heterogêneo em ambas as espécies. O mesmo ocorre quando  $N = 1$  (figura 4.8) e  $c = 3,2$ . Para  $N=10$  e  $c$  assumindo valores no intervalo  $(2,7; 3,2)$  a população de insetos fica isolada e a população de plantas fica homogênea distribuída.

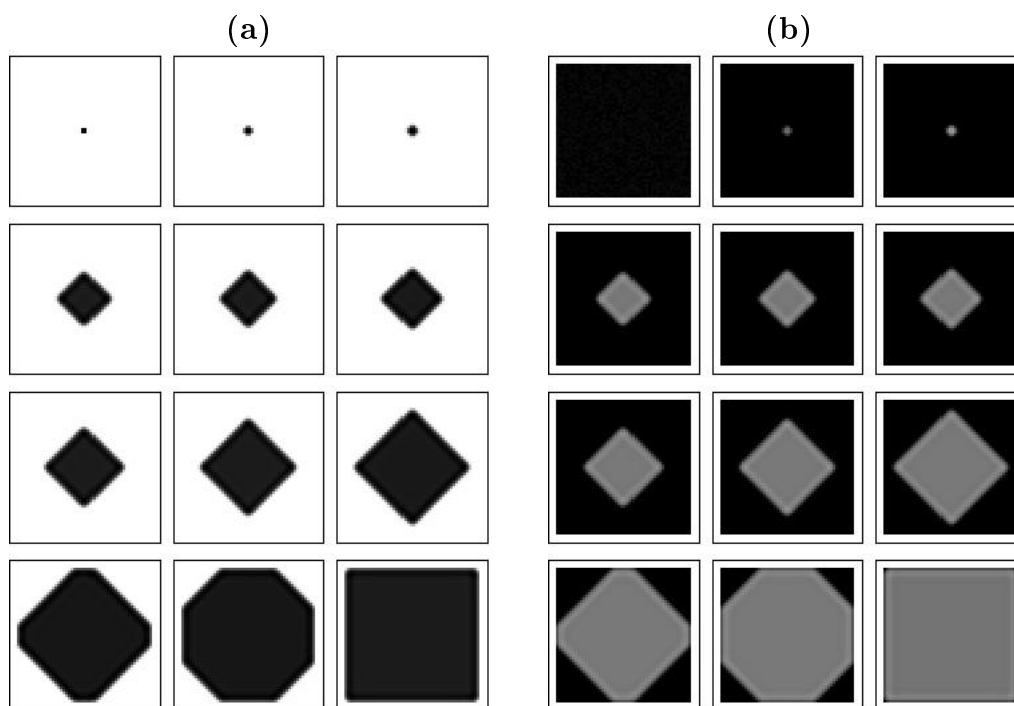


Figura 4.7: Simulações feitas para  $N = 4$ ,  $c = 2,9$ ,  $r = 1,5$ . O item (a) representa a densidade de insetos e o item (b) a qualidade das plantas, ambos nos tempos 1, 5, 10, 130, 140, 150, 200, 250, 300, 400, 500, 700.



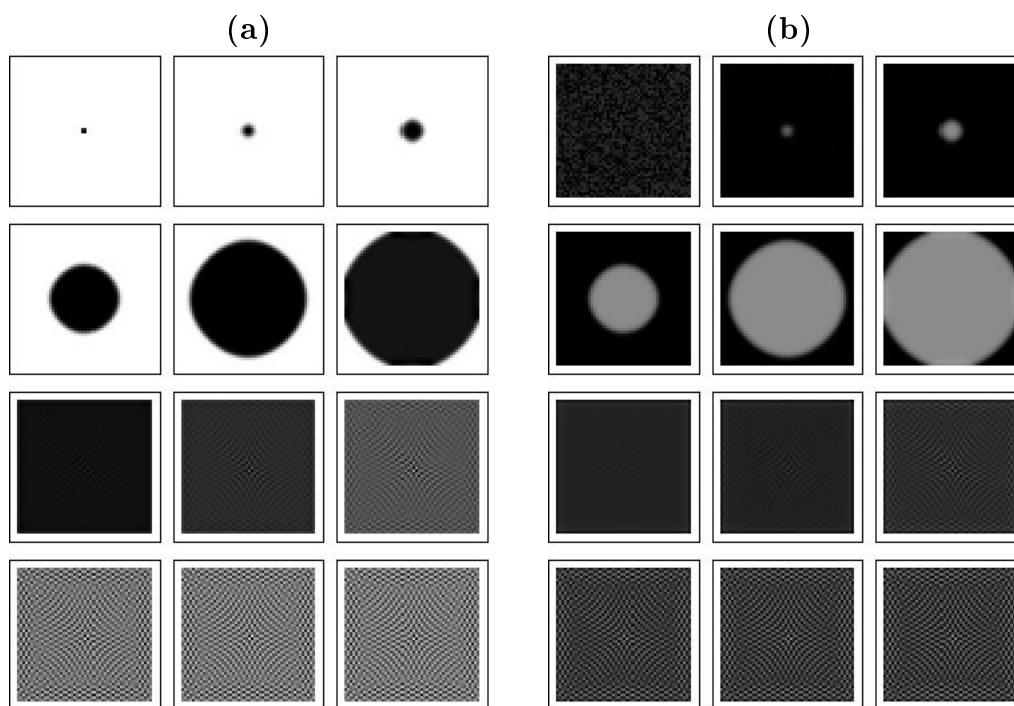


Figura 4.8: Simulações feitas para  $N = 1$ ,  $c = 3, 2$ ,  $r = 1, 5$ . O item (a) representa a densidade de insetos e o item (b) a qualidade das plantas, ambos nos tempos 1, 5, 10, 130, 140, 150, 200, 250, 300, 400, 500, 700.

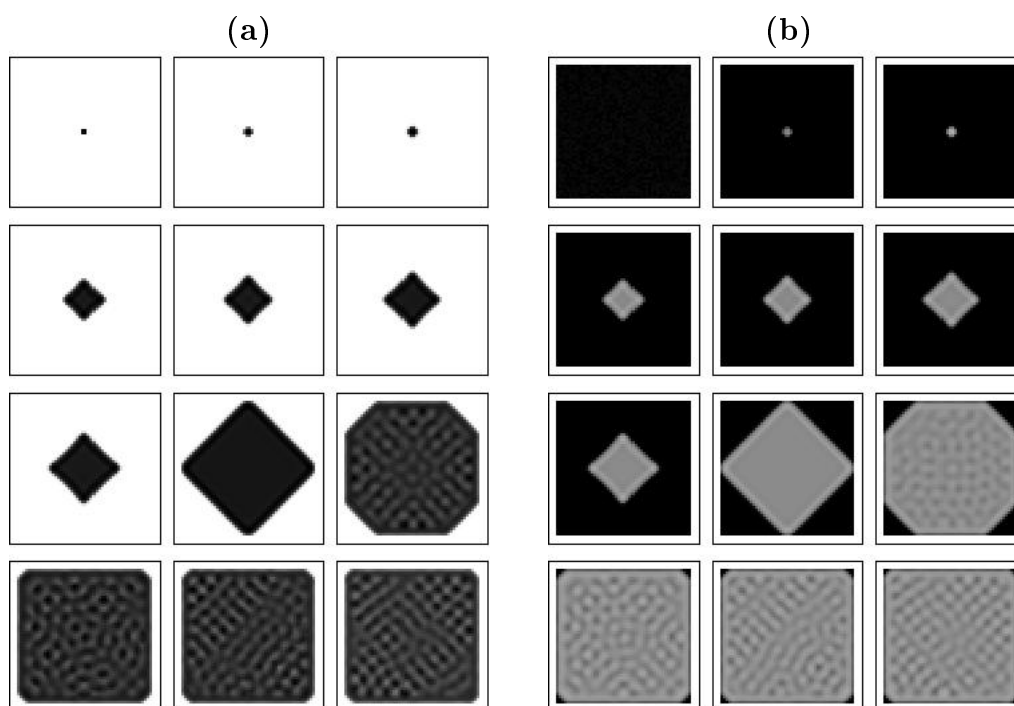


Figura 4.9: Simulações feitas para  $N = 5$ ,  $c = 3, 2$ ,  $r = 1, 5$ . O item (a) representa a densidade de insetos e o item (b) a qualidade das plantas, ambos nos tempos 1, 5, 10, 200, 250, 300, 400, 1000, 2000, 3000, 4000, 5000.

## 4.5 Plantação periódica

Rodrigues (1998) comenta que em plantações reais que apresentam importância econômica as plantas estão distribuídas de forma regular e periódica. Para as simulações que serão apresentadas a seguir utilizamos uma distribuição periódica da qualidade das plantas. Esta distribuição, como descrito em Rodrigues (1998), procura representar uma plantação mecanizada, onde é possível determinar exatamente os espaçamentos entre linhas dentro da plantação.

Consideramos os insetos, primeiramente, distribuídos em todo habitat, com densidade inicial próxima ao equilíbrio com uma perturbação de 10% em todos os sítios. As simulações anteriores mostram que, para uma diferença de escala pequena ( $N < 4$ ), as populações coexistiam em equilíbrio, já para valores maiores de  $N$  havia o surgimento de padrões heterogêneos estáveis. Assim, considerando valores dos parâmetros dentro da região de estabilidade (como nas simulações mencionadas anteriormente), resultados semelhantes foram obtidos.

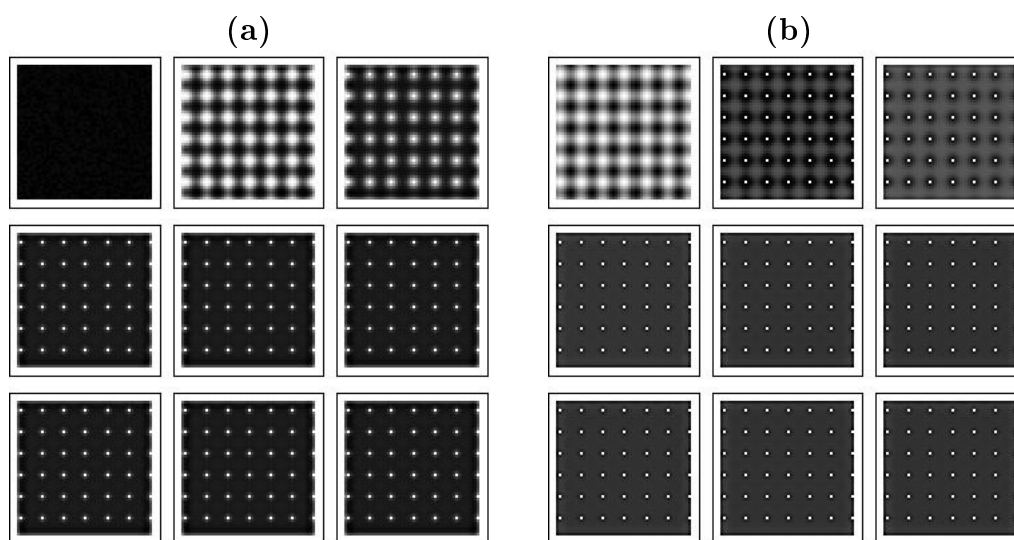


Figura 4.10: (a) Densidade dos Insetos, (b) Qualidade das Plantas, com os parâmetros  $N = 2$ ,  $c = 2, 5$  e  $r = 1, 5$ .

Fica claro, com este tipo de distribuição, a movimentação direcionada dos insetos em direção às melhores plantas, mesmo quando a diferença de escalas é grande. Os insetos agrupam-se em picos que representam uma qualidade melhor de plantas, o que em uma plantação real pode representar o local de plantas desenvolvidas.

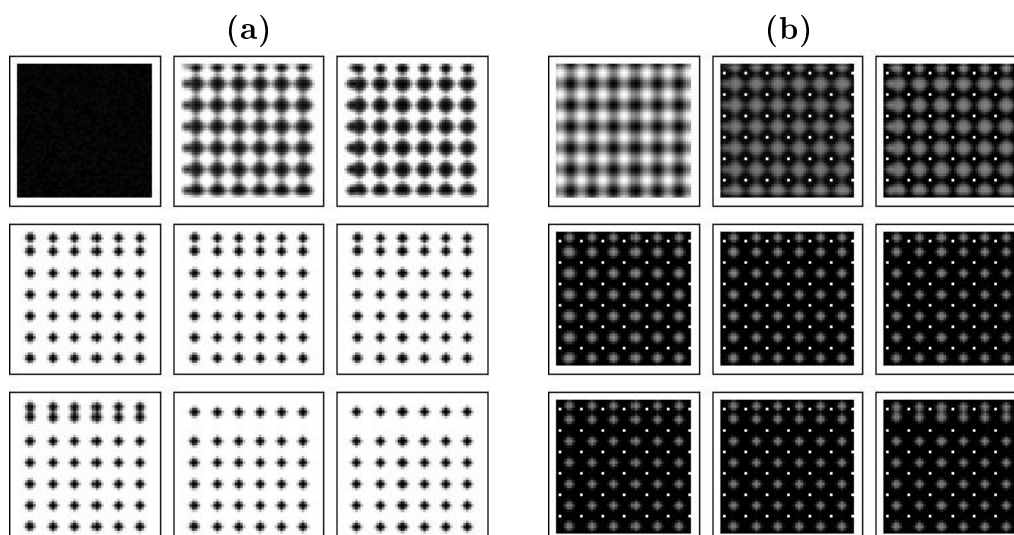


Figura 4.11: (a) Densidade dos Insetos, (b) Qualidade das Plantas, com os parâmetros  $N = 4, c = 2, 5$  e  $r = 1, 5$ .

Quando consideramos processos de invasão para esta distribuição espacial da qualidade das plantas, obtemos resultados semelhantes aos obtidos anteriores. A distribuição inicial de insetos é feita em uma pequena região central formada de quatro sítios, onde para uma pequena diferença de escala ( $N = 1, 2, 3$ ) esta população consegue ocupar todo o habitat, já para uma diferença de escala maior ( $N = 4, 5, 10$ ) os insetos ficam isolados em sua distribuição inicial. Algo que já era esperado, pelos resultados obtidos na construção dos núcleos de redistribuição.

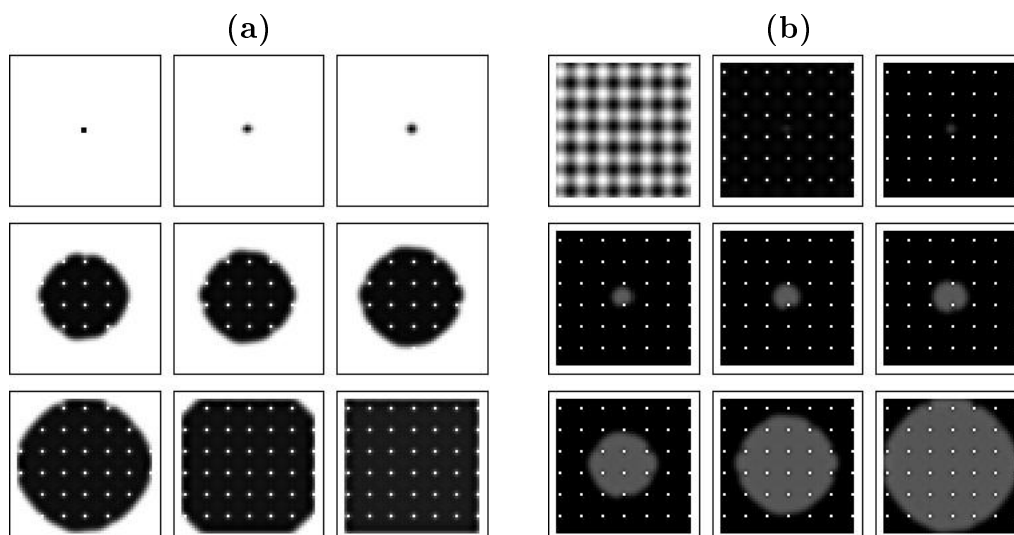


Figura 4.12: (a) Densidade dos Insetos, (b) Qualidade das Plantas, com os parâmetros  $N = 2, c = 2, 5$  e  $r = 1, 5$ .

Quando considera-se uma condição inicial deslocada do centro do habitat para valores dos parâmetros  $c = 2, 5$  e  $r = 1, 5$ , a população consegue ocupar todo o habitat para  $N = 1, 2, 3$ , ficando isolada para  $N = 4, 5, 10$ . Ao mudarmos os valores dos parâmetros  $c = 2, 5$  e  $r = 2, 5$ , a dinâmica apresenta caos espacial.

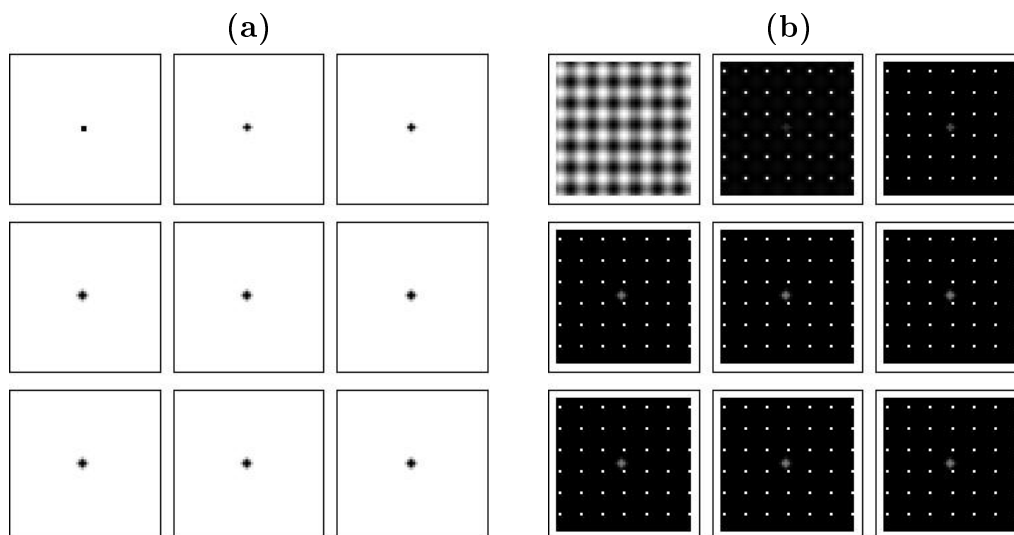


Figura 4.13: (a)Densidade dos Insetos, (b)Qualidade das Plantas, com os parâmetros  $N = 2$ ,  $c = 2, 5$  e  $r = 1, 5$ .

Quando consideramos uma condição inicial dos insetos em 4 sítios centrais separados, a população ocupa todo o habitat para  $N = 1, 2, 3$ , e a população fica isolada para  $N = 4, 5, 10$ . Já para os parâmetros  $c = 2, 5$  e  $r = 2, 5$  a dinâmica apresenta caos espacial.

# Capítulo 5

## CONCLUSÃO

No presente trabalho propomos um modelo discreto de múltiplas escalas para a descrição de uma dinâmica planta-herbívoro. Como motivação para a construção do mesmo, estudamos o modelo contínuo de equações diferenciais parciais desenvolvido por M. A. Lewis (Lewis, 1994).

Consideramos uma dinâmica planta-herbívoro na qual as plantas, sem capacidade de movimentação, são caracterizadas de acordo com os fatores que mais influenciam sua interação com os insetos. Tais características são agrupadas em uma única variável que chamamos qualidade das plantas (Edelstein-Keshet, 1986). As plantas geram um campo de atração, que direciona o movimento dos insetos herbívoros para regiões de maior qualidade. Por outro lado, os insetos têm a capacidade de perceber tanto um aumento na qualidade das plantas como também na densidade de coespecíficos. Estes dois comportamentos de movimentação dos insetos são levados em conta para a construção de um modelo com movimento orientado local de fitotaxia acoplado a um movimento não local de agregação em relação aos indivíduos da mesma espécie.

Após a apresentação do artigo de M. A. Lewis no primeiro capítulo, focamos nossa atenção na construção de mecanismos de movimentação para os herbívoros. Assim, no capítulo 2, apresentamos regras de movimentação por difusão, fitotaxia e agregação. Especial atenção é dada a processos de movimentação não local.

No capítulo 3, propomos um modelo de reação difusão discreto para analisar as interações planta-herbívoros. Inicialmente analisamos a dinâmica vital determinando os pontos de equilíbrio, a região de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência e as bifurcações do sistema de equações a diferenças. Em seguida, um processo de múltiplas escalas foi utilizado na construção do termo de movimentação dos insetos. O fluxo é determinado por uma fitotaxia em escala local acoplada com um movimento de agregação de longo alcance. Isto significa que na escala de tempo padrão do sistema, os herbívoros percorrem uma região bem maior no movimento de agregação.

Nas simulações do capítulo 4, consideramos primeiramente as plantas e os herbívoros distribuídos homogeneamente no espaço no valor de equilíbrio de coexistência. Com

uma pequena perturbação do equilíbrio, obtivemos a formação de padrões heterogêneos estáveis do tipo Turing. Estes padrões espaciais estáveis somente são observados quando a diferença entre as escalas de movimentação é significativa ( $N \geq 4$ ). Para  $N \leq 3$  as perturbações espaciais decaem e o sistema retorna à distribuição espacial de equilíbrio. Padrões heterogêneos dinâmicos são encontrados na região de ciclos limites para valores de  $N \geq 4$  e na região de estabilidade para valores de  $r < 1$ .

Os resultados obtidos neste trabalho são qualitativamente semelhantes aos determinados por M. A. Lewis (Lewis, 1994) em um sistema de reação-difusão contínuo, o que corrobora o potencial do modelo discreto de múltiplas escalas desenvolvido aqui.

# REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andrade, C. L., *Múltiplas Escalas em Interações Presa-Predador*. Dissertação de Mestrado, UFSM, Santa Maria, 2010.

Edelstein-Keshet, L., *Mathematical Models in Biology*. Random House, New York, 1988.

Edelstein-Keshet, L., *Mathematical theory for plant-herbivore systems*. Journal of Mathematical Biology 24, 25-58, 1986.

Jones, D. S., Sleemar, B. D.. *Differential Equations and Mathematical Biology*. Chapman & Hall/CRC Mathematical Biology and Medicine Series, 2003.

Kareiva, P., Odell, G.. *Swarms of predators exhibit "prey-taxis" if individual predators use area-restricted search*. Am. Nat. 130, 233-270, 1987.

Kareiva, P., Turchin, P.. *Aggregation in Aphis Varians: an effective strategy for reducing predation risk*. Ecology 70(4), 1008-1016, 1989.

Keller, E. F., Segel, L. A.. *Traveling bands of chemotactic bacteria: A theoretical analysis*. J. Theor. Biol. 30, 235-248, 1971.

Kot, M.. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 2001.

Levin, S. A.. *Multiple Scales and the Maintenance of Biodiversity*. Ecosystems 3, 498-506, 2000.

Lewis M. A., *Spatial Coupling of Plant and Herbivore Dynamics: The Contribution of Herbivore Dispersal to Transient and Persistent "Waves" of Damage*. Theoretical Population Biology 45, 277-312, 1994.

Mistro, D. C., Rodrigues, L. A. D. and Petrovskii, S.. *Spatiotemporal complexity of biological invasion in a space- and time-discrete predator-prey system with the strong Allee effect*. Ecological Complexity v.9, 16-32, 2012.

Morris, W. F., Kareiva, P. M.. *How insect herbivores find suitable host plants: The interplay between random and nonrandom movement, in "Insect-plant Interactions".* (E. Bernays, Ed.), vol. 3, 175-209, CRC Press, Boca Raton, FL, 1991.

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

Neubert, M. G., Kot, M.. *The Subcritical Collapse of Predator Populations in Discrete-Time Predator-Prey Models.* Mathematical Biosciences 110, 45-66, 1992.

Parrish, J. K., Edelstein-Keshet, L., *Complexity, Pattern, and Evolutionary Trade-Offs in Animal Aggregation.* Science 284, 99-101, 1999.

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

Segel, L. A.. *Simplification and Scaling.* SIAM Review Vol. 14, No.4, 547-571, 1972.

Shigesada, N.. *Spatial Distribution of Rapidly Dispersing Animals in Heterogeneous Environments.* In: Lecture Notes in Biomathematics 54: Mathematical Ecology, S. A. Levin and T. G. Hallam (eds). Springer , 478-491, 1984.

Turchin, P.. *Population Consequences of Aggregative Movement.* Journal of Animal Ecology 58, 75-100, 1989.

Turing, A.. *The Chemical Basis of Morphogenesis.* Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B 237, 37-72, 1952.