

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

MODELOS DE REDES DE MAPAS
ACOPLADOS PARA INTERAÇÕES
HERBÍVORO-PREDADOR

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Aline da Rosa Parigi

Santa Maria, RS, Brasil

2013

MODELOS DE REDES DE MAPAS ACOPLADOS PARA INTERAÇÕES HERBÍVORO-PREDADOR

Aline da Rosa Parigi

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.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Diomar Cristina Mistro

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

**MODELOS DE REDES DE MAPAS ACOPLADOS
PARA INTERAÇÕES HERBÍVORO-PREDADOR**

elaborada por
Aline da Rosa Parigi

como requisito parcial para obtenção do grau de
Mestre em Matemática

COMISSÃO EXAMINADORA:

Diomar Cristina Mistro, Prof^a. Dr^a.
(Orientadora)

Luiz Alberto Díaz Rodrigues, Prof. Dr. (UFSM)

Maria Cristina Varriale, Prof^a. Dr^a. (UFRGS)

Santa Maria, 12 de Abril de 2013.

AGRADECIMENTOS

Ao concluir este trabalho agradeço...

A Deus.

À minha família pelo amor, compreensão e apoio.

Aos amigos especiais.

À Prof^a. Diomar, pela dedicação, paciência e compreensão durante este trabalho.

Ao Prof. Luiz Alberto, pela colaboração.

Ao Prof. Jerson Guedes, pela colaboração.

Ao PPGM pela oportunidade.

À CAPES, pelo apoio financeiro.

À Banca Examinadora por aceitar o convite.

Aos meus pais!

Há quem diga que todas as noites são de sonhos...

Mas há também quem diga nem todas...

Só as de verão...

Mas no fundo isso não tem muita importância...

O que interessa mesmo não são as noites em si...

São os sonhos...

Sonhos que o homem sonha sempre...

Em todos os lugares, em todas as épocas do ano...

Dormindo ou acordado...

(Sonhos de uma Noite de Verão-

Shakespeare, adaptado por Ana Maria Machado)

RESUMO

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

MODELOS DE REDES DE MAPAS ACOPLADOS PARA INTERAÇÕES HERBÍVORO-PREDADOR

AUTORA: ALINE DA ROSA PARIGI

ORIENTADORA: DIOMAR CRISTINA MISTRO

Data e Local da Defesa: Santa Maria, 12 de Abril de 2013.

Neste trabalho construímos um modelo presa-predador discreto com objetivo de analisar a dinâmica espaço-temporal de insetos herbívoros e seus predadores. Para tal, consideramos explicitamente a dispersão de ambas as espécies através de modelos de Rede de Mapas Aco- plados, isto é, sistemas de equações a diferenças acopladas pela dispersão. Consideramos que as presas apresentam crescimento dependente da densidade e os predadores, resposta funci- onal Holling do tipo II. Para analisar os efeitos da movimentação de taxia dos predadores, isto é, o movimento direcionado às regiões de maiores densidades de presas, implementamos computacionalmente o modelo para diferentes esquemas de movimentação: difusão para am- bas as espécies, presas imóveis e taxia para predadores e difusão para presas e taxia para predadores. Concluímos que o comportamento de movimentação de presas e predadores tem um papel relevante na sua dinâmica espaço-temporal e não pode ser ignorado na modelagem destes sistemas.

Palavras-chave: Presa-Predador, Taxia, Difusão, Rede de Mapas Aco- plados .

ABSTRACT

Dissertation
Graduate Program in Mathematics
Universidade Federal de Santa Maria

TÍTULO

AUTHOR: ALINE DA ROSA PARIGI
ADVISOR: DIOMAR CRISTINA MISTRO

Date and Location of Defense: Santa Maria, 12 de Abril, 2013.

In this work we propose a discrete predator-prey model with the purpose of analyzing the spatio-temporal dynamics of herbivorous and their predators. For that, we explicitly consider the dispersion of both species through Coupled Map Lattice models, that is, systems of difference equations coupled by dispersal. We suppose that the prey population presents density-dependent growth and predators, Holling type II functional response. In order to analyze the effects of prey-taxis showed by predators, which means, that predators direct their movement to regions of high prey densities, we computationally implemented our model for different movement schemes: diffusion for both species, immobile prey and taxis for predators and, diffusion for prey and taxis for predators. We conclude that the dispersal behavior of predators and preys plays a crucial role on their spatio-temporal dynamics and hence cannot be omitted when modeling predator-prey interactions.

Keywords: Prey-Predator, Taxis, Diffusion, Coupled Map Lattice .

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	8
1 DISPERSÃO POPULACIONAL	11
1.1 Equação de Conservação	11
1.2 Modelos Contínuos de Reação-Difusão	14
1.3 Redes de Mapas Acoplados em Modelos de Reação-Difusão	15
1.4 Limite Contínuo-Equação de Difusão	18
2 MODELOS DISCRETOS DE REAÇÃO-DIFUSÃO	21
2.1 Modelo Parasitoide-Hospedeiro	21
2.1.1 Modelo Parasitoide-Hospedeiro: Dinâmica Local	22
2.1.2 Modelo Parasitoide-Hospedeiro com Difusão	25
2.1.3 Simulações	26
2.2 Modelo Presa-Predador	31
2.2.1 Modelo Presa-Predador: Dinâmica Local	31
2.2.2 Modelo Presa-Predador com Difusão	36
2.2.3 Simulações	37
2.3 Modelo Herbívoro-Predador	42
2.3.1 Modelo Herbívoro-Predador: Dinâmica Local	42
2.3.2 Modelo Herbívoro-Predador com Difusão	49
2.3.3 Simulações	49
3 MODELO HERBÍVORO-PREDADOR COM TAXIA QUASE-LOCAL	56
3.1 Modelo Herbívoro-Predador com Taxia	56
3.1.1 Limite Contínuo-Equação com Fluxo de Taxia	58
3.1.2 Simulações	61
3.2 Movimentação Limitada para Presas e Taxia Quase-local para Predadores . . .	66
3.2.1 Simulações	67
3.3 Difusão x Taxia	70
3.4 Crescimento Ilimitado de Predadores	76
CONCLUSÕES	81

A CRITÉRIO DE ESTABILIDADE PARA EQUAÇÕES A DIFERENÇAS NÃO LINEARES E BIFURCAÇÕES	83
B RESPOSTAS FUNCIONAIS DOS PREDADORES	88
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	90

INTRODUÇÃO

Em culturas agrícolas é comum a existência de insetos que se alimentam de plantas. Quando os danos causados por estes insetos tornam-se significativos, o inseto é considerado uma praga e é necessária uma intervenção de modo a tentar controlar seu crescimento, seja através do uso de produtos químicos, biológicos, da introdução de uma outra espécie, ou de outros métodos de controle.

O uso de produtos químicos, apesar da grande e rápida eficiência, muitas vezes apresenta falhas acarretando a necessidade de repetidas aplicações o que gera altos gastos, impacto ambiental e ainda compromete a qualidade do produto. Outro fator que precisa ser levado em consideração, é que as pragas podem passar por um processo evolutivo, tornando-se resistentes aos químicos lançados.

Em contrapartida, o controle realizado através do Manejo Integrado de Pragas, visa manter as pragas abaixo dos níveis de dano econômico, através do uso simultâneo de diferentes técnicas e métodos aplicados de maneira criteriosa e em harmonia com o ambiente (Guedes & Maziero, 2011). O controle biológico, em particular, vem assumindo grande importância em programas de manejo integrado de pragas. Trata-se de um processo natural em que um organismo vivo (inimigo natural) regula a população de outro organismo (praga). Os agentes do controle biológico podem ser parasitoides, predadores ou patógenos, nativos da região ou até mesmo introduzidos (Parra et al., 2011).

Todavia, a introdução de uma nova espécie em uma região assume grande importância tanto no aspecto econômico quanto ecológico. Uma vez introduzida, segundo as condições do ecossistema e suas condições adaptativas, a espécie poderá estabilizar-se, continuar crescendo ou decair a níveis muito baixos, tornando-se extinta.

Muitas introduções de insetos podem ser consideradas benéficas e a maioria das introduções acidentais raramente alcançam níveis populacionais altos. Entretanto, uma minoria de espécies exóticas, por vezes, torna-se abundante e causa considerável impacto ecológico, econômico e evolutivo (Liebhold & Tobin, 2008). Uma vez que, espécies invasoras podem atuar reduzindo a diversidade biológica e provendo mudança no ecossistema, sobretudo, quando o meio não apresenta inimigos naturais que limitem seu crescimento e mantenham o equilíbrio da população (Cara, 2012; Shigesada, 1995).

O conceito de controle biológico em particular está baseado na suposição de que o impacto de determinados agentes biológicos pode reduzir a velocidade de invasão ou bloquear a expansão de espécies não nativas (Cara, 2012; Petrovskii et al., 2005). Uma melhor

compreensão de invasão de espécies exóticas, os mecanismos envolvidos em seu sucesso e seu impacto sobre o ecossistema nativo são, portanto, problemas práticos e de elevada importância (Petrovskii, 2010). Para tanto, modelos matemáticos têm sido utilizados para descrever e explicar sistemas ecológicos, em particular fenômenos de invasão biológica.

Modelos matemáticos do tipo reação-dispersão têm sido desenvolvidos e estudados com propósito de melhor descrever as interações populacionais. Apresentam basicamente três tipos de variáveis que podem ser consideradas contínuas ou discretas: o tempo, o espaço e a densidade populacional. Modelos que consideram as três variáveis contínuas são descritos via Equações Diferenciais Parciais, adequados para a descrição de fenômenos nos quais as populações se reproduzem e dispersam continuamente no tempo e no espaço; são denominados Modelos de Reação-Difusão.

Quando o objetivo é a descrição de eventos em que as populações se movimentam longas distâncias porém reproduzem em etapas bem definidas de tempo, o modelo mais adequado considera as variáveis que representam espaço e densidade contínuas, enquanto a variável tempo é discreta. Tais modelos são representados por Equações a Diferenças Integrais.

Os modelos que consideram apenas a variável que representa o espaço discreta, são descritos por sistemas de Equações Diferenciais Ordinárias, denominados Modelos Metapopulacionais.

Modelos que consideram o tempo discreto são ideais para descrever o comportamento de indivíduos cujos processos de reprodução acontecem em etapas bem definidas de tempo. Se o espaço também for considerado discreto, o modelo é do tipo Rede de Mapas Acoplados ou Autômato Celular. Em Autômatos Celulares as três variáveis (espaço, tempo e densidade populacional) são consideradas discretas, a dinâmica é definida através de um conjunto de regras qualitativas que atualizam cada célula de um reticulado que caracteriza o sistema.

Finalmente, Rede de Mapas Acoplados são modelos que consideram as variáveis que representam espaço e tempo discretos, enquanto a variável que representa densidade populacional é contínua. Em particular, nosso estudo considerará modelos do tipo Rede de Mapas Acoplados. Tais modelos podem ser menos precisos do ponto de vista quantitativo comparado aos modelos contínuos, contudo, podem revelar importantes padrões qualitativos (Rodrigues, 2011).

Rede de Mapas Acoplados (RMA) foram introduzidos pelo físico japonês, K. Kaneko, em 1981, com o objetivo de estudar sistemas com dinâmica espaço-temporal caótica. Têm sido usados como um poderoso modelo de formação de padrões em Biologia, Física e Química (Solé and Bascompte, 2006; Kaneko and Tsuda, 2000). Rede de Mapas Acoplados foram introduzidos em um contexto ecológico no início dos anos 90, mas algumas abordagens similares já haviam sido utilizadas por ecologistas. Desde então a utilização de RMA em modelos espaço-temporais sob o cenário ecológico tem crescido rapidamente.

Sabe-se que durante a evolução muitos organismos desenvolveram adaptações que lhes permitiram a sobrevivência e a coexistência. Insetos e outros animais conseguiram

desenvolver habilidades que lhes permitem manter comunicações com seus coespecíficos ou animais de outras espécies, através de estímulos visuais, acústicos, de substâncias químicas, entre outros.

Esta comunicação exerce tamanha influência sobre os organismos que possuem capacidade de detectar estes sinais seja a longas ou pequenas distâncias e, com base nestas informações recebidas ou coletadas, direcionam seu movimento, permanecem ou partem do local em que estão em busca de uma região "mais" favorável. Por exemplo, cigarras macho produzem um canto com o intuito de promover a formação de grupos facilitando a reprodução, todavia este som atrai seus parasitas *Colcondamyia auditrix* (Silveira, 2010; Hassel, 1978).

Particularmente, em sistemas presa-predador, os predadores tendem a agregar-se em regiões de maior concentração de presas como resultado de uma busca não aleatória. Analogamente, presas tendem a agregar-se em regiões de menor concentração de predadores (Silveira, 2010; Hassel, 2000). Esta capacidade de orientar a movimentação em resposta a estímulos ou sinais emitidos pelo meio, denominada *taxia*, em geral não é considerada nos modelos matemáticos para invasões de presas e predadores.

Neste trabalho estamos especialmente interessados em analisar os efeitos da movimentação dos predadores com relação às presas sobre a sua dinâmica espaço-temporal. Vamos supor que predadores possuem a capacidade de detectar regiões de maior concentração de presas e então orientar sua movimentação. Estudamos e construímos modelos matemáticos discretos que descrevem a interação entre duas populações, formulados via RMA.

No Capítulo 1 apresentamos aspectos básicos para formulação de modelos contínuos de reação-dispersão, seguido da construção de modelos discretos de reação-difusão via Rede de Mapas Acoplados. Ainda neste capítulo, apresentamos a formulação contínua correspondente ao modelo discreto.

O modelo clássico de Hassel e colaboradores (1991), no qual a dinâmica parasitoide-hospedeiro de Nicholson-Bailey é acrescentada a movimentação espacial, é apresentado no Capítulo 2. Ainda neste capítulo, analisamos um modelo de RMA com a dinâmica presa-predador de Neubert et al. (1992) e propomos, para uma RMA, uma dinâmica presa-predador com resposta funcional Holling tipo II.

No Capítulo 3, desenvolvemos um modelo presa-predador discreto com o objetivo de analisar e simular a dinâmica espaço-temporal de uma população de insetos herbívoros (presas) e seus predadores. Consideramos explicitamente o comportamento de movimentação das espécies, isto é, o comportamento de *taxia*, e analisamos seus efeitos sobre os resultados dos modelos através da comparação das séries temporais e do padrão espacial das espécies quando diferentes tipos de movimentação são implementados. Finalmente, reservamos as Conclusões para as considerações finais sobre o trabalho.

Capítulo 1

DISPERSÃO POPULACIONAL

Muitos pesquisadores têm desenvolvido modelos matemáticos com a finalidade de melhor interpretar os fenômenos que descrevem os comportamentos populacionais.

Tal interesse surge da necessidade de compreender problemas como epidemias, organização de ecossistemas e impactos ambientais assim como a preocupação de entender como funcionam as interações ecológicas (Araujo & Aguiar, 2012; Murray, 1993). Sobretudo no aspecto das invasões biológicas que representam uma das maiores ameaças à biodiversidade e à agricultura em todo mundo e frequentemente resultam em grandes perdas econômicas (Petrovskii & McKay, 2010).

Os modelos buscam a descrição de interações entre espécies com o objetivo de capturar a essência dos processos biológicos envolvidos no sistema, utilizando para tanto formalismos matemáticos que descrevam o comportamento das populações (Battell, et al., 2012; Kot, 2001).

Apresentaremos, neste capítulo, aspectos básicos para a descrição de processos contínuos de crescimento e dispersão populacional. Inicialmente representaremos a equação de conservação seguida dos principais fluxos de movimentação. Por fim, comentaremos detalhes gerais para a formulação de tais processos através de modelos discretos.

1.1 Equação de Conservação

Muitos modelos matemáticos que descrevem interações populacionais e que consideram a dispersão e seus efeitos sobre a distribuição espacial dos indivíduos são formulados via Equações Diferenciais Parciais, obtidas fundamentalmente por meio de princípios de conservação (Mistro, 1998).

As mudanças da densidade dos indivíduos e conseqüentemente da distribuição em uma região do espaço são determinadas pelos processos de entrada e saída através das fronteiras do domínio considerado e pelos processos de aparecimento e eliminação de indivíduos dentro da região. Podemos descrever tais mecanismos definindo as seguintes quantidades:

$a(x, t) \equiv$ densidade de indivíduos na posição x no tempo t ;

$J(x, t) \equiv$ fluxo de indivíduos na posição x no tempo t , isto é, representa o número de indivi-

duos que atravessam uma unidade de área em x no sentido positivo, por unidade de tempo; $f(x, t) \equiv$ função que descreve o número de indivíduos que estão surgindo e/ou desaparecendo por unidade de volume em x no tempo t .

Assumimos que os indivíduos se movimentam em um espaço unidimensional, por exemplo um tubo, e que a área da seção transversal deste "tubo", $A(x, t)$, é constante ao longo de sua extensão. Fixamos um intervalo $(x, x + \Delta x)$ para que possamos descrever os processos. Assumindo que o fluxo é positivo, ou seja, as entradas ocorrem na direção crescente de x , o número total de indivíduos, em $(x, x + \Delta x)$ no tempo t é:

$$\int_x^{x+\Delta x} a(s, t)A(s, t)ds, \quad (1.1)$$

e a taxa líquida de indivíduos criados e/ou eliminados em $(x, x + \Delta x)$, no tempo t , será:

$$\int_x^{x+\Delta x} f(s, t)A(s, t)ds. \quad (1.2)$$

Com isto, a taxa de variação do número de indivíduos no intervalo $(x, x + \Delta x)$ corresponde ao fluxo líquido de indivíduos através das fronteiras do intervalo mais a taxa de indivíduos criados/eliminados.

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_x^{x+\Delta x} a(s, t)A(s, t)ds = J(x, t)A(x, t) - J(x + \Delta x, t)A(x + \Delta x, t) + \int_x^{x+\Delta x} f(s, t)A(s, t)ds, \quad (1.3)$$

onde $J(x, t)A(x, t)$ e $J(x + \Delta x, t)A(x + \Delta x, t)$ representam as entradas e saídas de indivíduos pelas fronteiras x e $(x + \Delta x)$, respectivamente, por unidade de tempo.

Aplicando o Teorema Fundamental do Cálculo, obtemos

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

Da continuidade do integrando segue que

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

Supondo que a seção transversal do tubo é constante, isto é, $A(x, t) = A$, substituímos na equação (1.5) obtendo:

$$\frac{\partial a(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial J(x, t)}{\partial x} + f(x, t). \quad (1.6)$$

Esta é a equação de conservação unidimensional aplicada em muitas situações, em cada caso é necessário escolher o fluxo J e a função de crescimento $f(x, t)$ que melhor capturem os efeitos particulares que levam ao movimento e crescimento da população.

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

(i) Convecção

Indivíduos em um fluido em movimento podem assumir a velocidade deste fluido, como por exemplo, quando partículas de pó, sementes ou pólen são carregados pelo vento. Se v for a velocidade do fluido, o fluxo dos indivíduos é dado por:

$$J(x, t) = va(x, t), \quad (1.7)$$

onde v pode variar de acordo com a posição e o tempo.

Substituindo na equação de conservação, obtemos:

$$\frac{\partial a(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial[va(x, t)]}{\partial x} + f(x, t) \quad (1.8)$$

com $v > 0$ se o movimento for na direção crescente de x .

Esta é a equação de conservação unidimensional com fluxo convectivo.

(ii) Difusão

Algumas partículas e seres vivos exibem em sua movimentação, trajetórias individuais irregulares que podem ser consideradas aleatórias, de modo que o espalhamento coletivo apresenta um padrão regular. Este processo é chamado Difusão. Isto é, o processo difusivo é uma descrição macroscópica de sucessivas combinações de movimentos individuais microscópicos aleatórios e independentes.

O processo difusivo é um dos mais importantes mecanismos de transporte utilizado por organismos biológicos (Silveira, 2010; Holmes et al. 1994). Por exemplo, alguns insetos herbívoros utilizam o movimento aleatório como estratégia para encontrar alimento (Rodrigues, 1998). Outros exemplos são o de partículas de pó no ar que se movimentam sob a influência de choques com as moléculas do meio, e a condução de calor em fluidos, em que a energia térmica é difundida de regiões de maiores temperaturas para menores.

O fluxo difusivo segue a lei de Fick, isto é, o fluxo é proporcional ao gradiente de concentração e no sentido contrário ao das maiores concentrações (Mistro, 1998):

$$J(x, t) = -D \frac{\partial a(x, t)}{\partial x}, \quad (1.9)$$

onde D representa o coeficiente de difusão, isto é, a capacidade de dispersão dos indivíduos. Pode depender da posição e/ou da densidade, $D > 0$.

Substituindo na equação de conservação obtemos,

$$\frac{\partial a(x, t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[D \frac{\partial a(x, t)}{\partial x} \right] + f(x, t). \quad (1.10)$$

Esta é a equação de conservação unidimensional com fluxo difusivo.

(iii) Taxia

Trata da tendência de movimento em resposta a estímulos emitidos pelo meio, seja local ou não local. Segundo Segel (1984) apud Rodrigues (1998), todo organismo móvel responde por taxia a pelo menos um estímulo. Estes estímulos podem ser atratores, taxia positiva, ou repulsores, taxia negativa. Existem muitos tipos de taxia conhecidos, tais como: quimiotaxia, fototaxia, termotaxia, fitotaxia, presa-taxia, entre outros. O processo de quimiotaxia, transporte estimulado por substâncias químicas, foi estudado por Keller- Segel (1970) no clássico artigo em que analisam o processo de agregação das amebas *Dictyostelium discoideum* em resposta à falta de alimento. As amebas excretam e movimentam-se em direção às maiores concentrações da substância química adenosina monofosfato cíclica (AMPC).

Outros exemplos são o do girassol que apresenta fototaxia, isto é, orienta seu movimento em resposta a estímulos luminosos, posicionando-se sempre à frente da luz, e das formigas que secretam feromônios como forma de prevenir o restante do grupo contra perigos e/ou para trilhar caminhos da fonte de alimento até o formigueiro.

Para descrever o fluxo por taxia consideremos uma função $\rho(x, t)$, representando a fonte de atração ou repulsão para os indivíduos e χ a constante que indica a intensidade de atração ($\chi > 0$) ou repulsão ($\chi < 0$) do gradiente de $\rho(x, t)$. A direção e magnitude do movimento de taxia serão determinadas pelo gradiente de $\rho(x, t)$ (Silveira, 2010). Nestas condições o fluxo por taxia é descrito por:

$$J(x, t) = \chi a(x, t) \frac{\partial \rho(x, t)}{\partial x}, \quad (1.11)$$

substituindo na equação de conservação, segue que

$$\frac{\partial a(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \left[a(x, t) \chi \frac{\partial \rho(x, t)}{\partial x} \right] + f(x, t), \quad (1.12)$$

é a equação de conservação unidimensional com fluxo por taxia.

1.2 Modelos Contínuos de Reação-Difusão

A primeira tentativa de modelagem matemática de invasões biológicas foi apresentada por Brownlee (1911) na descrição de dispersão de epidemias (Mistro, 1998). Após alguns anos, Fisher (1937) desenvolveu um modelo para analisar o processo de dispersão de um gene dominante sobre uma população. Fisher considerou em seu modelo que a população crescia localmente segundo a equação logística e apresentava dispersão por difusão. A equação utilizada por Fisher foi:

$$\frac{\partial a}{\partial t} = D \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} + ra(1 - a), \quad (1.13)$$

onde D e r representam o coeficiente de difusão e a constante de crescimento específica, respectivamente.

Em 1951 Skellam, através de uma adaptação do modelo de Fisher, descreveu o processo de invasão do rato almiscarado pela Europa. O modelo era composto por um fluxo difusivo

associado a um crescimento malthusiano e permitiu concluir que a raiz quadrada da área colonizada cresce linearmente com o tempo.

$$\frac{\partial a}{\partial t} = D \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} + ra. \quad (1.14)$$

A partir daí, modelos de reação-difusão têm sido amplamente utilizados na descrição de invasões biológicas (Mistro, 1998; Androw et al., 1993; Okubo, 1980; Murray, 1989, Kareiva et al., 1992; Shigesada, 1997; entre outros).

Os modelos de Equações Diferenciais Parciais são particularmente adequados para analisar a dinâmica de populações quando a densidade, o espaço e o tempo podem ser tratados como contínuos. Quando uma destas hipóteses não é válida, uma formulação matemática alternativa deve ser adotada.

1.3 Redes de Mapas Acoplados em Modelos de Reação-Difusão

Para muitas espécies os processos de crescimento e/ou dispersão ocorrem em etapas discretas de tempo, sendo em muitas situações, sem sobreposição de gerações. Por exemplo o *P. cuyabana*, uma espécie de besouro que danifica principalmente plantações de soja, apresenta uma única geração por ano (Oliveira et al., 1997). Fenômenos como este são melhores descritos via modelos em que o tempo é considerado discreto. Se além do tempo discreto, o espaço também for composto de "manchas" de regiões favoráveis, então a variável espacial também deverá ser considerada discreta. Neste caso, a formulação matemática mais adequada à dinâmica da população é a chamada Rede de Mapas Acoplados (Coupled Map Lattices- CML). São sistemas dinâmicos que consideram as variáveis que representam o tempo e o espaço discretas, enquanto a variável que representa densidade é considerada contínua. Assim, o modelo é descrito por equações a diferenças acopladas pela dispersão.

Para a formulação dos modelos vamos admitir o espaço como um domínio finito bidimensional, dividido em regiões ou sítios ("patches") discretos (como uma rede) cujos pontos centrais são identificados pelos índices i e j com $1 \leq i, j \leq n$. Em cada vértice desse reticulado, representaremos uma densidade média da população do sítio centrado nesse vértice (Rodrigues, 2011). Assim o estado do "patch" (i, j) , é descrito por um ou mais valores simultâneos, representando a(s) densidade(s) dos indivíduos. Portanto, o estado do sistema dinâmico na etapa t será descrito por uma ou mais matrizes que se atualizam em paralelo a cada etapa de tempo (Rodrigues, 1998). O comportamento coletivo exibido é resultado de sucessivas etapas de dispersão e interação em cada "patch" que compõe o reticulado.

Após a etapa de movimentação, as interações entre os indivíduos ocorrem localmente, isto é, em cada "patch". Esta etapa é descrita por um conjunto de equações a diferenças,

dependendo do número de espécies envolvidas,

$$N_{i,j}^{t+1} = f(N_{i,j}^t), \quad (1.15)$$

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

Assim, o modelo fica composto por dois estágios, uma etapa de movimentação seguida pela etapa de interação, que ocorrem em cada intervalo discreto de tempo.

Durante a etapa de movimentação, cada indivíduo pode migrar para um dos sítios de uma vizinhança pré-determinada através de regras que representarão o comportamento de movimentação da espécie. Como vizinhança podemos considerar apenas os vizinhos mais próximos ou até mesmo todo o reticulado, caso este, em que teríamos um acoplamento global. Podemos ainda estabelecer uma vizinhança que melhor descreva o fenômeno a ser estudado. Dentre as vizinhanças mais utilizadas destacamos a vizinhança de von Neumann (Figura 1.1), que considera um acoplamento com os quatro "patches" mais próximos, isto é,

$$V_{i,j} = \{(i-1, j), (i+1, j), (i, j-1), (i, j+1)\}, \quad (1.16)$$

e a de Moore (Figura 1.2), em que o acoplamento é com os oito "patches" mais próximos

$$\begin{aligned} \bar{V}_{i,j} = \{ & (i-1, j-1), (i-1, j), (i-1, j+1), (i, j-1), (i, j+1), (i+1, j-1), \\ & (i+1, j), (i+1, j+1)\}. \end{aligned} \quad (1.17)$$

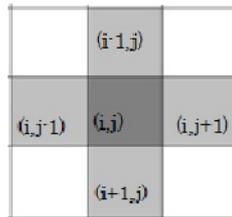


Figura 1.1: Vizinhança de von Neumann.

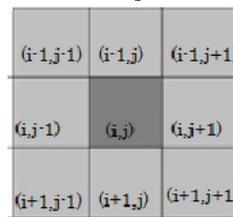


Figura 1.2: Vizinhança de Moore.

Neste trabalho, utilizamos a vizinhança de Neumann.

Para os "patches" que pertencem às fronteiras do domínio são necessárias condições que descrevam o fluxo de indivíduos. Há três tipos de condições de fronteira usuais:

- fronteira reflexiva- neste caso os indivíduos não podem atravessar as fronteiras, permanecendo no interior do domínio. Apropriada para descrever situações em que a

população se encontra em uma região fechada (como uma ilha), ou quando a espécie é dotada de sistema de percepção capaz de distinguir o domínio como uma região adequada ao seu desenvolvimento;

- fronteira absorvente- os indivíduos que se dispersam para fora do domínio são perdidos;
- fronteira cíclica- nesta situação, o domínio é considerado infinito, isto é, os indivíduos que atravessam uma fronteira são automaticamente inseridos na fronteira oposta. Desta forma, as fronteiras delimitadas pela primeira e última linha tornam-se adjacentes, de maneira analoga à primeira e última coluna.

Vamos agora descrever o processo de dispersão via difusão em um modelo de Rede de Mapas Acoplados. A cada iteração, uma fração μ , ($0 \leq \mu \leq 1$), de indivíduos deixará o "patch" (i, j) e dispersar-se-á equitativamente para cada um dos quatro "patches" pertencentes a $V_{i,j}$, permanecendo $(1 - \mu)$ em (i, j) . Analogamente em (i, j) entrarão frações proporcionais às densidades de seus quatro vizinhos mais próximos. A Figura (1.3) representa o esquema de movimentação.

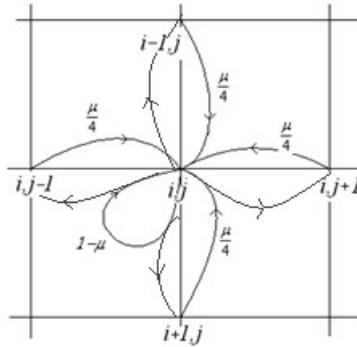


Figura 1.3: Esquema de movimentação.

Podemos, então, descrever os processos de abandono e entrada de indivíduos em um "patch" com as seguintes expressões:

$$S_{i,j}^t = \mu N_{i,j}^t, \quad (1.18)$$

$$E_{i,j}^t = \frac{\mu}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} N_{r,s}^t, \quad (1.19)$$

onde $S_{i,j}^t$ e $E_{i,j}^t$ representam as saídas e entradas em (i, j) , na geração t , respectivamente. Assim, a equação que descreve a dispersão dos indivíduos em cada sítio é:

$$N_{i,j}^{t+1} = N_{i,j}^t - S_{i,j}^t + E_{i,j}^t. \quad (1.20)$$

Ou ainda,

$$N'_{i,j}{}^t = (1 - \mu)N_{i,j}{}^t + \frac{\mu}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} N_{r,s}{}^t, \quad (1.21)$$

onde $N'_{i,j}{}^t$ representa a densidade indivíduos no "patch" (i, j) após a etapa de movimentação da geração t .

A simples apresentação das regras de movimentação não deixa claro que, de fato, o processo é difusivo. No entanto, na seção 1.4 apresentaremos a passagem ao limite contínuo, onde podemos perceber claramente o caráter de difusão da regra de movimentação (1.21).

No que segue, vamos nos referir a este tipo de movimentação por difusão e a fração μ será chamada de coeficiente difusivo.

1.4 Limite Contínuo-Equação de Difusão

Nosso objetivo agora é construir uma aproximação contínua macroscópica correspondente ao modelo discreto. Isto é, construir um modelo contínuo que represente o processo de movimentação a partir de um modelo discreto microscópico, que representa a trajetória individual da população. Em particular, vamos utilizar um modelo de caminhos aleatórios que, apesar de assumir hipóteses simplistas sobre movimentação individual, apresentam grande precisão em escala macroscópica. Com isto, poderemos verificar a consistência do modelo discreto comparado a um modelo contínuo via Equações Diferenciais Parciais.

Vamos assumir que os indivíduos movimentam-se em um reticulado bidimensional com passos constantes de comprimento Δx ou Δy em um intervalo de tempo Δt , supondo Δx , Δy e Δt suficientemente pequenos. Consideraremos que cada indivíduo pode se movimentar para um de seus quatro vizinhos mais próximos ou permanecer na posição original. Denotaremos por $H(x, y, t)$ a densidade de indivíduos na posição (x, y) , no tempo t . Definimos $\frac{\mu}{4}$ a probabilidade de um indivíduo dispersar-se à direita, à esquerda, para cima ou para baixo. Com isto, a probabilidade de permanecer na posição (x, y) será $(1 - \mu)$. A Figura 1.4 representa o esquema de movimentação.

Nestas condições, a equação que descreve os processos de saídas e entradas na posição (x, y) em um intervalo de tempo Δt é dada por:

$$\begin{aligned} H(x, y, t + \Delta t) = & H(x, y, t) - \mu H(x, y, t) + \frac{\mu}{4} H(x - \Delta x, y, t) + \frac{\mu}{4} H(x + \Delta x, y, t) + \\ & + \frac{\mu}{4} H(x, y - \Delta y, t) + \frac{\mu}{4} H(x, y + \Delta y, t), \end{aligned} \quad (1.22)$$

onde $\mu H(x, y, t)$ representa o número de indivíduos que abandona a posição (x, y) e, $\frac{\mu}{4} H(x - \Delta x, y, t)$, $\frac{\mu}{4} H(x + \Delta x, y, t)$, $\frac{\mu}{4} H(x, y - \Delta y, t)$, $\frac{\mu}{4} H(x, y + \Delta y, t)$ representam a densidade de indivíduos que dispersam para a posição (x, y) oriundos das posições $(x - \Delta x, y)$, $(x + \Delta x, y)$, $(x, y - \Delta y)$ e $(x, y + \Delta y)$, respectivamente.

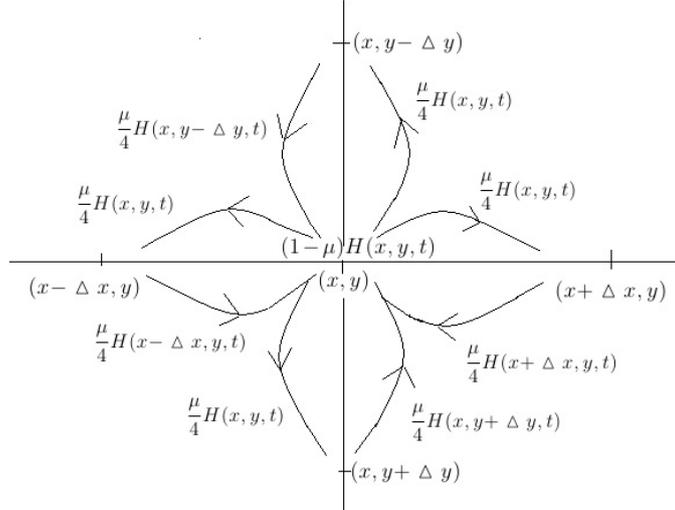


Figura 1.4: Esquema de Movimentação.

Observe que a hipótese de movimento aleatório pressupõe que não há interação entre os indivíduos e/ou com o meio, uma vez que supomos que a probabilidade de dispersão para posições vizinhas (especificadas) é a mesma para qualquer posição do espaço.

Como estamos supondo que não ocorre nada notável no fenômeno em um intervalo de tempo Δt , é razoável substituir a função $H(x, y, t)$ por uma função contínua $h(x, y, t)$ definida $\forall x, y, t \in \mathbb{R}$. A função $h(x, y, t)$ deve satisfazer a equação (1.22):

$$h(x, y, t + \Delta t) = h(x, y, t) - \mu h(x, y, t) + \frac{\mu}{4} h(x - \Delta x, y, t) + \frac{\mu}{4} h(x + \Delta x, y, t) + \frac{\mu}{4} h(x, y - \Delta y, t) + \frac{\mu}{4} h(x, y + \Delta y, t). \quad (1.23)$$

Expandindo $h(x, y, t + \Delta t)$, $h(x \pm \Delta x, y, t)$ e $h(x, y \pm \Delta y, t)$ em séries de Taylor em potências de Δt , Δx e Δy :

$$h(x, y, t + \Delta t) = h(x, y, t) + \frac{\partial h}{\partial t}(x, y, t) \Delta t + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 h}{\partial t^2}(x, y, t) (\Delta t)^2 + O[(\Delta t)^3], \quad (1.24)$$

$$h(x \pm \Delta x, y, t) = h(x, y, t) \pm \frac{\partial h}{\partial x}(x, y, t) \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 h}{\partial x^2}(x, y, t) (\Delta x)^2 + O[(\Delta x)^3], \quad (1.25)$$

$$h(x, y \pm \Delta y, t) = h(x, y, t) \pm \frac{\partial h}{\partial y}(x, y, t) \Delta y + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 h}{\partial y^2}(x, y, t) (\Delta y)^2 + O[(\Delta y)^3], \quad (1.26)$$

onde $O[(\Delta x)^3]$, $O[(\Delta y)^3]$ e $O[(\Delta t)^3]$ representam os termos de ordens maiores ou iguais a $(\Delta x)^3$, $(\Delta y)^3$ e $(\Delta t)^3$, respectivamente. Vamos substituir as expressões (1.24), (1.25) e (1.26) na expressão (1.23). Após algumas simplificações, mantemos os termos até a ordem de $(\Delta x)^2$,

$(\Delta y)^2$ e $(\Delta t)^2$, obtendo:

$$\frac{\partial h}{\partial t}(x, y, t)\Delta t + \frac{\partial^2 h}{\partial t^2}(x, y, t)(\Delta t)^2 = \frac{\mu}{4} \left(\frac{\partial^2 h}{\partial x^2}(x, y, t)(\Delta x)^2 + \frac{\partial^2 h}{\partial y^2}(x, y, t)(\Delta y)^2 \right). \quad (1.27)$$

Dividindo ambos os lados da equação por Δt , obtemos

$$\frac{\partial h}{\partial t}(x, y, t) \approx -\frac{\partial^2 h}{\partial t^2}(x, y, t)(\Delta t) + \frac{\mu}{4} \left(\frac{\partial^2 h}{\partial x^2}(x, y, t) \frac{(\Delta x)^2}{(\Delta t)} \right) + \frac{\mu}{4} \left(\frac{\partial^2 h}{\partial y^2}(x, y, t) \frac{(\Delta y)^2}{(\Delta t)} \right). \quad (1.28)$$

Tomamos os limites $\Delta x \rightarrow 0$, $\Delta y \rightarrow 0$ e $\Delta t \rightarrow 0$ e definimos

$$\lim_{\Delta x, \Delta t \rightarrow 0} \frac{\mu}{4} \frac{(\Delta x)^2}{\Delta t} = D_1 \quad e \quad \lim_{\Delta y, \Delta t \rightarrow 0} \frac{\mu}{4} \frac{(\Delta y)^2}{\Delta t} = D_2. \quad (1.29)$$

Como os demais termos da equação tendem a zero, resulta em

$$\frac{\partial h}{\partial t}(x, y, t) = D_1 \frac{\partial^2 h}{\partial x^2}(x, y, t) + D_2 \frac{\partial^2 h}{\partial y^2}(x, y, t). \quad (1.30)$$

Considerando $D_1 = D_2 = D$, obtemos segue que

$$\frac{\partial h}{\partial t}(x, y, t) = D\Delta h, \quad (1.31)$$

a equação de difusão bidimensional, onde Δ é o operador Laplaciano.

No próximo capítulo vamos apresentar três modelos do tipo Rede de Mapas Acoplados que descrevem a dinâmica de duas espécies que interagem e se dispersam via difusão.

Capítulo 2

MODELOS DISCRETOS DE REAÇÃO-DIFUSÃO

O estudo de modelos matemáticos que descrevem as interações presas-predadores e hospedeiros-parasitoides são de grande importância em Ecologia, sobretudo quando empregado de modo a analisar as relações entre pragas agrícolas e seus inimigos naturais em programas de Controle Biológico (Battell, et al., 2012). Nestes sistemas é imprescindível analisar se o parasitoide ou predador poderia de fato regular o crescimento populacional das pragas instaladas sobre uma plantação de interesse econômico, de modo a reduzi-las a níveis toleráveis à agricultura.

Neste capítulo, estudamos modelos que descrevem a interação de parasitoides-hospedeiros e presas-predadores. Estudamos primeiramente a evolução temporal de presas e predadores assumindo que os indivíduos encontram-se homoganeamente distribuídos no espaço e que interagem igualmente uns com os outros. A seguir admitimos que o espaço é heterogêneo e incluímos a variável espacial explicitamente através de um modelo de Rede de Mapas Acoplados. Com isto, vamos estudar a evolução espaço-temporal das espécies considerando que se dispersam via difusão.

2.1 Modelo Parasitoide-Hospedeiro

Uma das primeiras aplicações de modelos matemáticos em tempo discreto para analisar o crescimento populacional entre duas espécies de insetos foi desenvolvido por Nicholson-Bailey (1935) (Allen, 2007). O modelo foi desenvolvido para analisar o comportamento do parasitoide *Encarsia formosa* e seu hospedeiro *Trialeurodes vaporariorum* (Allen, 2007).

Parasitoides são organismos que exploram seus hospedeiros até a morte. Ambos, parasitoide e hospedeiro, apresentam ciclo de vida composto pelas fases: ovos, larva, pupa e adulto. Durante seu ciclo de vida, a fêmea do parasitoide após uma busca, deposita seus ovos sobre ou dentro do corpo do seu hospedeiro. Por este motivo, são frequentemente utilizados como agentes no controle biológico de insetos praga (Allen, 2007). Um exemplo bem sucedido de Controle Biológico é o da praga *Phyllocnistis citrella*, também conhecida

como larva-minadora-dos-citrus, que afeta as plantações de citrus no Brasil. Esta praga foi controlada com a liberação de seu parasitoide *Ageniaspis citricola*.

2.1.1 Modelo Parasitoide-Hospedeiro: Dinâmica Local

Em seu modelo Nicholson & Bailey (1935) consideram uma população de insetos parasitoides especialista e seus hospedeiros, assumindo que ambos possuem gerações discretas e sincronizadas. As hipóteses para a construção do modelo são as seguintes:

- hospedeiros parasitados dão origem a parasitoides na próxima geração;
- hospedeiros não parasitados dão origem a hospedeiros na próxima geração;
- a fração de hospedeiros parasitados depende da taxa de encontros com os parasitoides;
- apenas o primeiro encontro entre as espécies é relevante à população de parasitoides.

Consideraremos que H^t e P^t representam as densidades de hospedeiros e parasitoides na geração t . As equações de Nicholson-Bailey que descrevem a dinâmica parasitoide-hospedeiro são:

$$\begin{cases} H^{t+1} = rH^t e^{-aP^t}, \\ P^{t+1} = cH^t(1 - e^{-aP^t}), \end{cases} \quad (2.1)$$

para r , a , e c constantes positivas que representam:

r - a taxa de crescimento intrínseca dos hospedeiros;

a - a eficiência do parasitoide em encontrar um hospedeiro;

c - o número médio de ovos viáveis liberados por um parasitoide sobre um hospedeiro.

Observe que quando $P^t = 0$, $H^{t+1} = rH^t$. Isto é, na ausência dos parasitoides a população de hospedeiros cresce segundo a equação de Malthus, a uma taxa constante. Contudo, na presença dos parasitoides, podemos observar um decaimento na população de hospedeiros. Assim, o termo e^{-aP^t} indica a fração de hospedeiros que escapa do parasitismo, enquanto $1 - e^{-aP^t}$ representa a fração de hospedeiros parasitada na geração t .

Pontos de Equilíbrio do Modelo Parasitoide-Hospedeiro

O modelo de Nicholson-Bailey admite duas soluções de equilíbrio, as quais serão representadas por (\bar{H}_k, \bar{P}_k) , com $0 \leq k \leq 1$. Para que possamos determiná-las é necessário que:

$$\begin{cases} H^{t+1} = H^t = \bar{H}_k, \\ P^{t+1} = P^t = \bar{P}_k. \end{cases} \quad (2.2)$$

Substituindo (2.2) em (2.1) encontramos $(H_0, P_0) = (0, 0)$, que corresponde à extinção de ambas as espécies e $(H_1, P_1) = \left(\frac{r \ln r}{ac(r-1)}, \frac{\ln r}{a} \right)$, com $r > 1$, para que o ponto seja biologicamente viável. Este último corresponde à coexistência das espécies.

Estabilidade dos Pontos de Equilíbrio do Modelo Parasitoide-Hospedeiro

A seguir vamos analisar se os pontos de equilíbrio são estáveis e quais as condições para que isto aconteça. Utilizaremos o Critério de Estabilidade para Equações a Diferenças, estabelecido pelo seguinte teorema:

Teorema 1 (Allen, 2007): Considere $f(x, y)$ e $g(x, y)$ com derivadas parciais de primeira ordem contínuas em x e y em um conjunto aberto de \mathbb{R}^2 que contenha (\bar{x}, \bar{y}) . Então, o ponto de equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) do sistema não linear

$$\begin{cases} x_{t+1} = f(x_t, y_t) \\ y_{t+1} = g(x_t, y_t) \end{cases} \quad (2.3)$$

é localmente (assintoticamente) estável e os autovalores da matriz jacobiana aplicada no equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) satisfazem $|\lambda_i| < 1$ se,

$$|Tr[J_{(\bar{x}, \bar{y})}]| < 1 + det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] < 2, \quad (2.4)$$

onde $J_{(\bar{x}, \bar{y})}$ é a matriz Jacobiana associada ao sistema avaliada no ponto de equilíbrio. O equilíbrio será instável se algum $|\lambda_i| > 1$, isto é, se alguma das inequações em (A.32) não for satisfeita. Ou seja, se

$$Tr[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] > 1 + det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}], \quad (2.5)$$

ou

$$Tr[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] < -1 - det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}], \quad (2.6)$$

ou

$$det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] > 1. \quad (2.7)$$

Aplicamos o Teorema 1 a

$$\begin{aligned} f(H, P) &= rHe^{-aP}, \\ g(H, P) &= cH(1 - e^{-aP}), \end{aligned}$$

onde omitimos os índices que indicam tempo afim de simplificar a notação. Assim,

$$J_{(H_k, P_k)} = \begin{bmatrix} \frac{\partial f}{\partial H}(H_k, P_k) & \frac{\partial f}{\partial P}(H_k, P_k) \\ \frac{\partial g}{\partial H}(H_k, P_k) & \frac{\partial g}{\partial P}(H_k, P_k) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} re^{-aP_k} & -arH_ke^{-aP_k} \\ c(1 - e^{-aP_k}) & acH_ke^{-aP_k} \end{bmatrix}.$$

- Para $(H_1, P_1) = (0, 0)$, segue que

$$J_{(H_1, P_1)} = \begin{bmatrix} r & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

Assim

$$\text{Tr}[J_{(H_1, P_1)}] = r, \quad (2.8)$$

e

$$\det[J_{(H_1, P_1)}] = 0. \quad (2.9)$$

Pelo Critério de Estabilidade (A.32) temos

$$|r| < 1. \quad (2.10)$$

Logo, o ponto $(0,0)$ será estável para $0 < r < 1$, já que $r > 0$ por hipótese.

- Para $(H_2, P_2) = \left(\frac{r \ln r}{ac(r-1)}, \frac{\ln r}{a} \right)$, temos

$$J_{(H_2, P_2)} = \begin{bmatrix} 1 & \frac{-r \ln r}{c(r-1)} \\ \frac{c(r-1)}{r} & \frac{\ln r}{r-1} \end{bmatrix}.$$

Com isto,

$$\text{Tr}[J_{(H_2, P_2)}] = 1 + \frac{\ln r}{r-1}, \quad (2.11)$$

e

$$\det[J_{(H_2, P_2)}] = \frac{\ln r}{r-1} + \ln r. \quad (2.12)$$

De (A.32)

$$\left| 1 + \frac{\ln r}{r-1} \right| < 1 + \frac{\ln r}{r-1} + \ln r < 2. \quad (2.13)$$

Da primeira desigualdade de (2.13), temos:

$$-1 - \frac{\ln r}{r-1} - \ln r < 1 + \frac{\ln r}{r-1}, \quad (2.14)$$

$$2 + \frac{(r+1)\ln r}{r-1} > 0. \quad (2.15)$$

Podemos observar que a desigualdade (2.15) será sempre válida para $r > 1$. Da segunda desigualdade de (2.13) segue:

$$1 + \frac{\ln r}{r-1} < 1 + \frac{\ln r}{r-1} + \ln r, \quad (2.16)$$

de onde também verificamos veracidade para $r > 1$.

Por fim, da última desigualdade de (2.13), devemos ter

$$\det[J_{(H_2, P_2)}] = \frac{\ln r}{r-1} + \ln r < 1, \quad (2.17)$$

a qual é equivalente a

$$r \ln r - r + 1 < 0. \quad (2.18)$$

Vamos mostrar que (2.17) não é satisfeita para nenhum dos valores dos parâmetros. Definimos

$$S(r) = 1 - r + r \ln r. \quad (2.19)$$

Observe que $S(1) = 0$, e

$$S'(r) = \ln r. \quad (2.20)$$

Assim $S'(r) = \ln r > 0, \forall r > 1$. Portanto $S(r)$ é uma função crescente de r e consequentemente $S(r) > 0, \forall r > 1$. Assim (2.17) nunca é satisfeita.

Logo, o ponto (H_2, P_2) é instável para $r > 1$. Para $r < 1$, o ponto deixa de existir biologicamente.

A Figura 2.1 ilustra a evolução temporal das populações de parasitoide e hospedeiro. Fixamos $a = 0,5$ e $c = 1$ e as densidades inicial de hospedeiros e parasitoides correspondentes aos valores 1 e 0,5, respectivamente. As curvas azul e verde representam as populações de parasitoide e hospedeiro, respectivamente.

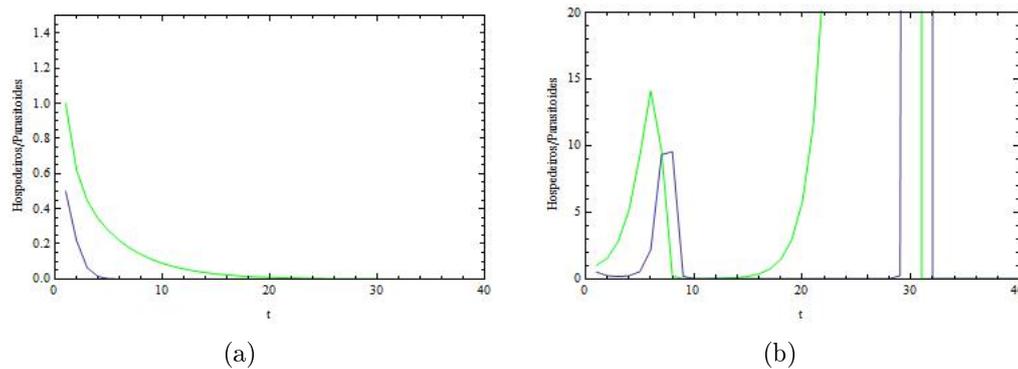


Figura 2.1: Evolução temporal das populações de parasitoide (azul) e hospedeiros (verde) para (a) $a = 0,5, r = 0,8$ e $c = 1$; (b) $a = 0,5, r = 2$ e $c = 1$.

A Figura 2.1 (a) representa a evolução temporal de parasitoides e hospedeiros considerando $r = 0,8, a = 0,5$ e $c = 1$. Podemos observar que os hospedeiros vão à extinção logo após os parasitoides. Na Figura 2.1 (b), escolhemos $r = 2, a = 0,5$ e $c = 1$. Neste caso, ambas as espécies apresentam oscilações com amplitudes crescentes que conduzem à extinção. Para algumas escolhas dos parâmetros, as soluções apresentam oscilações divergentes, seguidas de extinção de parasitoides e crescimento exponencial para os hospedeiros.

2.1.2 Modelo Parasitoide-Hospedeiro com Difusão

Nesta seção vamos considerar o modelo de Nicholson-Bailey (1935) em um meio espacialmente estruturado, com objetivo de investigar os possíveis efeitos da inclusão de movimentação para parasitoides e hospedeiros sobre a sua dinâmica. Este problema foi estudado por Hassell et al. (1991), onde verificaram que a dinâmica do modelo é claramente alterada ao considerarmos o espaço explicitamente no sistema. A persistência das espécies e diferentes padrões espaciais surgem neste modelo, como veremos a seguir.

A formulação do modelo se dá sob o viés de Rede de Mapas Acoplados. A cada geração t o estado do "patch" (i, j) é descrito por dois valores simultâneos, a densidade de hospedeiros $H_{i,j}^t$ e a densidade de parasitoides $P_{i,j}^t$. Para cada etapa de tempo, hospedeiros e parasitoides movimentam-se por difusão sendo que a dinâmica local (vital) que atua em cada sítio após o estágio de movimentação, será dada pelas equações (2.1). Vamos considerar que durante o estágio de movimentação uma fração μ_H de hospedeiros e uma fração μ_P de parasitoides abandonam cada sítio. Desta forma, de acordo com a equação (1.21), o estágio de movimentação do modelo parasitoide-hospedeiro com difusão é descrito pelas seguintes equações.

Estágio de dispersão para hospedeiros e parasitoides:

$$\begin{cases} H_{i,j}^{t'} = (1 - \mu_H)H_{i,j}^t + \frac{\mu_H}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} H_{r,s}^t, \\ P_{i,j}^{t'} = (1 - \mu_P)P_{i,j}^t + \frac{\mu_P}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} P_{r,s}^t. \end{cases} \quad (2.21)$$

Estágio de interação entre as espécies:

$$\begin{cases} H_{i,j}^{t+1} = rH_{i,j}^{t'}e^{-aP_{i,j}^{t'}}, \\ P_{i,j}^{t+1} = cH_{i,j}^{t'}(1 - e^{-aP_{i,j}^{t'}}). \end{cases} \quad (2.22)$$

2.1.3 Simulações

Implementamos os programas desenvolvidos com o software Mathematica. Consideramos um domínio cujas dimensões são 50×50 , com condições de fronteira reflexivas. As distribuições iniciais são:

$$H_{i,j}^0 = P_{i,j}^0 = \begin{cases} 0, & \text{para } i \neq 25 \text{ ou } j \neq 25 \\ 0,8 & \text{para } i = j = 25. \end{cases} \quad (2.23)$$

Para todos os resultados apresentados consideramos $r = 2$, $a = 0,5$ e $c = 2$ e variamos os coeficientes difusivos de hospedeiros e parasitoides.

Os diferentes tipos de dinâmica espacial observados dependem criticamente das frações de hospedeiros e parasitoides adultos que dispersam em cada geração (Comins et al., 1992). Três tipos de padrões espaciais foram observados: caos espacial, formação de ondas espirais e padrões heterogêneos estáveis. Para valores baixos de μ_H , a dinâmica tende a apresentar caos espacial, a menos que μ_P seja muito alto, caso em que observamos a formação de padrões heterogêneos estáveis. Se supusermos valores intermediários para μ_H e μ_P , o que encontraremos são padrões espirais. Há combinações de valores muito pequenos de μ_H ou μ_P para os quais a dinâmica vital prevalece, isto é, uma ou ambas as espécies tornam-se extintas.

Os gráficos a seguir apresentam a evolução temporal e as respectivas distribuições espaciais de parasitoides e hospedeiros. Nas figuras que representam a distribuição espacial, os tons de cinza mais escuros (claros) correspondem a maiores (menores) densidades

populacionais.

Na Figura 2.2 apresentamos as densidades de hospedeiros e parasitoides para o modelo (2.1), isto é, estamos assumindo que o meio é espacialmente homogêneo. Podemos observar que a população de parasitoides vai à extinção enquanto a de hospedeiros cresce ilimitadamente. Na Figura 2.3 (a), exibimos a evolução temporal de hospedeiros e parasitoides para o modelo (2.21) e (2.22) e $\mu_H = 0,8$ e $\mu_P = 0,7$. Podemos observar a persistência de ambas as espécies quando a movimentação é acrescentada ao modelo. A série temporal das populações exibem um comportamento aparentemente caótico. Na Figura 2.3 (b), apresentamos a variação temporal de densidades de parasitoides e hospedeiros no sítio (25, 25). A distribuição espacial apresenta a formação de ondas espirais para parasitoides e hospedeiros, como ilustram as figuras 2.4 e 2.5, respectivamente. As estruturas espirais são caracterizadas por densidades populacionais locais formando ondas espirais, que giram em uma ou outra direção em torno de pontos focais quase imóveis. As ondas espirais de hospedeiros e parasitoides se movimentam de maneira justaposta uma acompanhando o movimento da outra (Rodrigues, 2011).

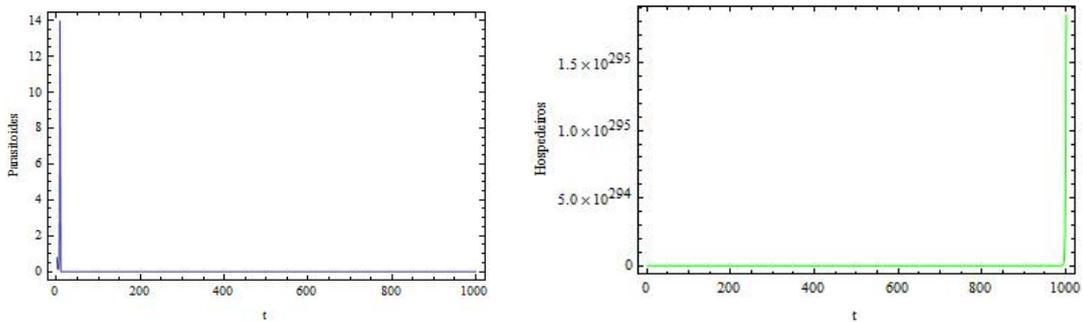


Figura 2.2: Evolução temporal para hospedeiros (à esquerda) e parasitoides (à direita), respectivamente, para $a = 0,5$, $r = 2$ e $c = 2$.

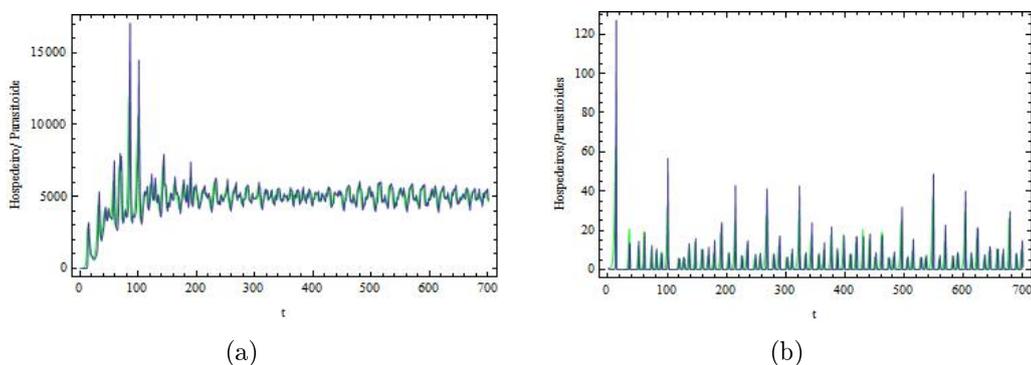


Figura 2.3: (a) Densidade total de hospedeiros (verde) e parasitoides (azul); (b) Densidade populacional de hospedeiros e parasitoides no "patch" (25, 25), para $a = 0,5$, $r = 2$, $c = 2$, $\mu_H = 0,8$ e $\mu_P = 0,7$.

Para confeccionar as figuras 2.6, 2.7 e 2.8 escolhemos $\mu_H = 0,01$ e $\mu_P = 1$. Observamos na Figura 2.6 (a) que as densidades populacionais totais de parasitoides e hospedeiros

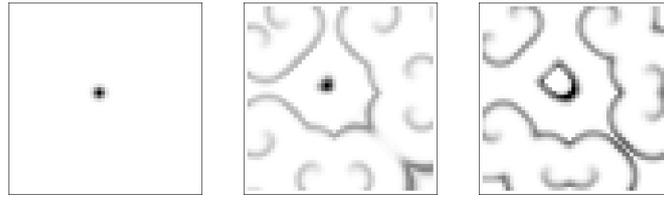


Figura 2.4: Distribuição espacial de parasitoides nas iterações 10, 550 e 1000, para $a = 0,5$, $r = 2$, $c = 2$, $\mu_H = 0,8$ e $\mu_P = 0,7$.

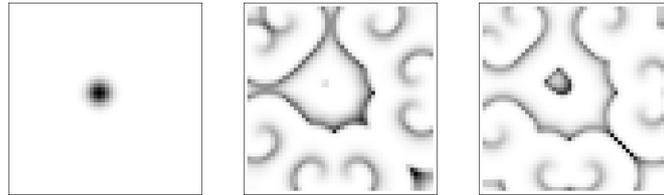


Figura 2.5: Distribuição espacial de hospedeiros nas iterações 10, 550 e 1000, respectivamente, para $a = 0,5$, $r = 2$, $c = 2$, $\mu_H = 0,8$ e $\mu_P = 0,7$.

tornam-se constantes os transientes. Os resultados apresentados na Figura 2.6 (b) exibem densidades constantes para hospedeiros e parasitoides no sítio (25,25). Nas distribuições espaciais, verificamos a formação de padrões heterogêneos estáveis, ou estruturas cristalinas, que caracterizam-se por apresentar densidades constantes em cada "patch". "Patches" com altas densidades são cercados por "patches" com densidades menores. Pode-se acompanhar a distribuição espacial das espécies nas figuras 2.7 e 2.8.

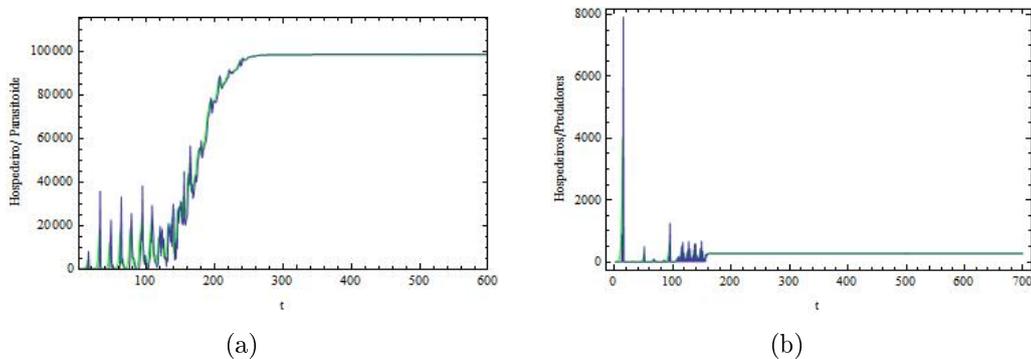


Figura 2.6: (a) Densidade total de hospedeiros (verde) e parasitoides (azul); (b) Densidade populacional de hospedeiros e parasitoides no "patch" (25,25), para $a = 0,5$, $r = 2$, $c = 2$, $\mu_H = 0,01$ e $\mu_P = 1$.

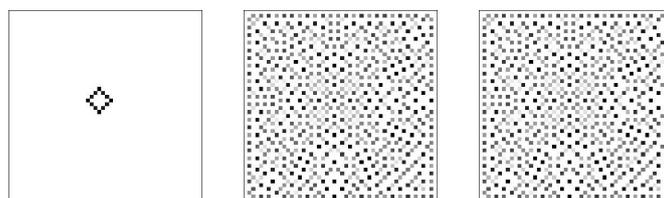


Figura 2.7: Distribuição espacial de parasitoides nas iterações 30, 999 e 1000, respectivamente, para $a = 0,5$, $r = 2$, $c = 2$, $\mu_H = 0,01$ e $\mu_P = 1$.

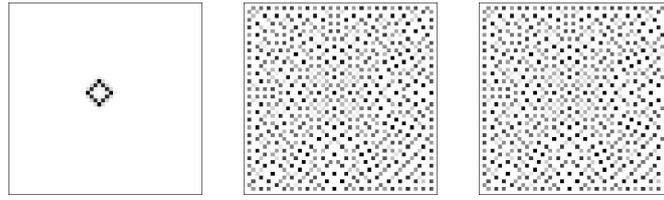


Figura 2.8: Distribuição espacial de hospedeiros nas iterações 30, 999 e 1000, respectivamente, para $a = 0,5$, $r = 2$, $c = 2$, $\mu_H = 0,01$ e $\mu_P = 1$.

Os resultados para $\mu_H = 0,1$ e $\mu_P = 0,4$ estão ilustrados nas figuras 2.9 a 2.11. Observamos que as densidades populacionais totais das espécies oscilam de maneira aparentemente caótica, apresentando picos esporádicos (Figura 2.9 (a)), o que também é observado nos gráficos da Figura 2.9 (b), que apresentam a variação populacional de parasitoides e hospedeiros no sítio $(25,25)$. Observamos que a organização espacial não se mantém por muito tempo, prevalecendo o caos espacial (figuras 2.10 e 2.11). Segundo Comins et al. (1992) o caos espacial se caracteriza pela flutuação populacional de hospedeiros e parasitoides de "patch" para "patch" sem organização espacial a longo prazo. São observadas frentes de ondas orientadas aleatoriamente que, no entanto, não persistem por longo tempo.

Para algumas combinações dos parâmetros de difusão a instabilidade da dinâmica local do modelo de Nicholson-Bailey prevalece, isto é, quando μ_H é grande e μ_P muito pequeno como podemos observar na Figura 2.12 onde escolhemos $\mu_H = 0,9$ e $\mu_P = 0,01$. A população de parasitoides vai à extinção enquanto hospedeiros crescem ilimitadamente. A Figura 2.13 exibe a distribuição espacial de parasitoides já extinta para $t=100$ enquanto a Figura 2.14 ilustra a distribuição espacial de hospedeiros que se torna-se aproximadamente homogênea.

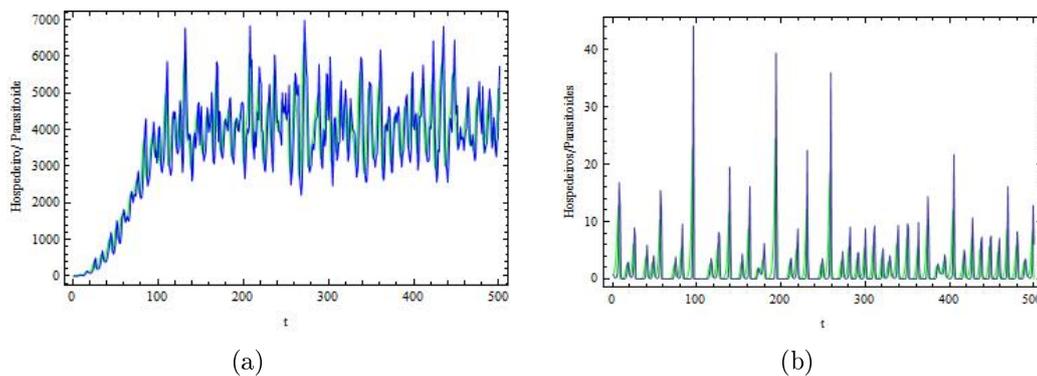


Figura 2.9: Densidade total de hospedeiros (verde) e parasitoides (azul); (b) Densidade populacional de hospedeiros e parasitoides no "patch"; $(25,25)$, para $a = 0,5$, $r = 2$, $c = 2$, $\mu_H = 0,1$ e $\mu_P = 0,4$.

Hassel et al. (1991) destacam em seu trabalho que se o tamanho do domínio é muito pequeno a instabilidade da dinâmica do modelo de Nicholson-Bailey em cada "patch" conduz o sistema à extinção. As densidades locais apresentam oscilações divergentes e então hospedeiros extinguem-se, seguido da extinção dos parasitoides.

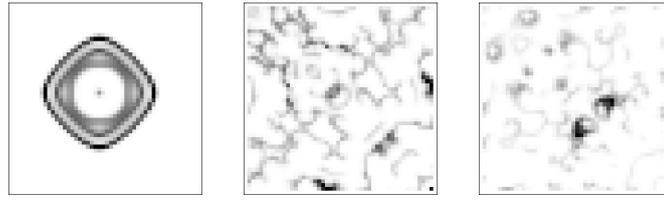


Figura 2.10: Distribuição espacial de parasitoides nas iterações 50, 350 e 500, respectivamente, para $a = 0,5$, $r = 2$, $c = 2$, $\mu_H = 0,1$ e $\mu_P = 0,4$.

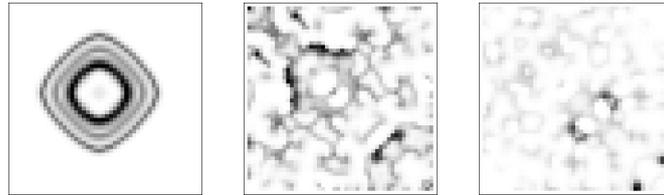


Figura 2.11: Distribuição espacial de hospedeiros nas iterações 50, 350 e 500, respectivamente, para $a = 0,5$, $r = 2$, $c = 2$, $\mu_H = 0,1$ e $\mu_P = 0,4$.

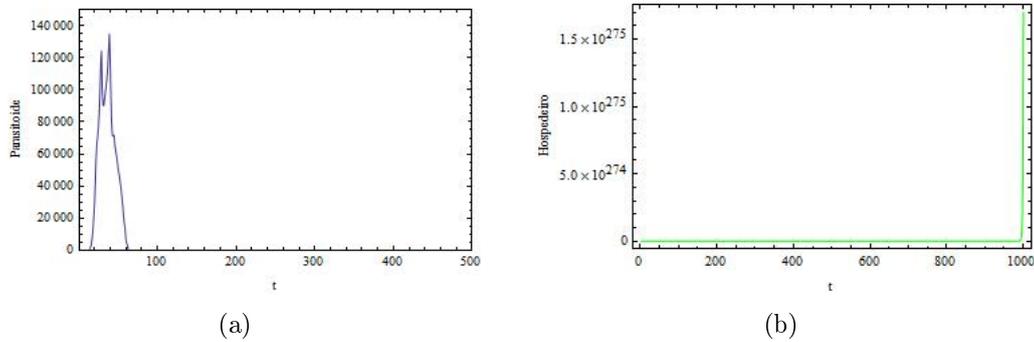


Figura 2.12: Densidade total de (a) parasitoides e (b) hospedeiros para $a = 0,5$; $r = 2$; $c = 2$; $\mu_H = 0,9$; $\mu_P = 0,01$.

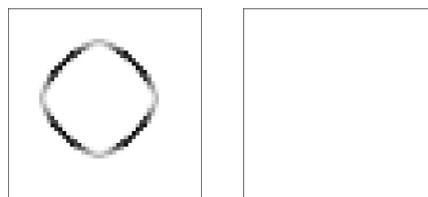


Figura 2.13: Distribuição espacial de parasitoides nas iterações 30 e 100, respectivamente, para $a=0,5$; $r=2$; $c=2$; $\mu_H = 0,9$; $\mu_P = 0,01$.

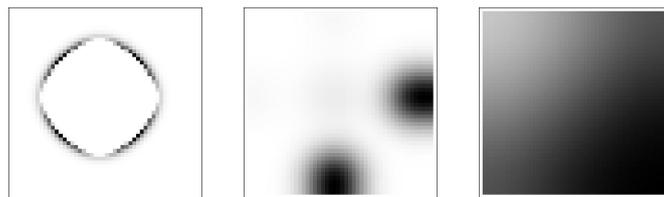


Figura 2.14: Distribuição espacial de hospedeiros nas iterações 30, 100 e 1000, respectivamente, para $a=0,5$; $r=2$; $c=2$; $\mu_H = 0,9$; $\mu_P = 0,01$.

2.2 Modelo Presa-Predador

Vamos agora apresentar o modelo presa-predador discreto desenvolvido por Neubert et al. (1992). Neste modelo considera-se uma dinâmica na qual a predação ocorre proporcionalmente aos encontros entre predadores e presas.

2.2.1 Modelo Presa-Predador: Dinâmica Local

Para a construção do modelo vamos considerar as seguintes hipóteses:

- presas crescem segundo a equação de Ricker na ausência dos predadores, isto é, a taxa de crescimento decai com a densidade e a população atinge a capacidade suporte;
- predadores são especialistas, isto é, na ausência das presas vão à extinção. O seu crescimento é proporcional aos encontros com as presas.

As equações que descrevem a interação entre as espécies são:

$$\begin{cases} N^{t+1} = N^t e^{[a(1-\frac{N^t}{k})-cP^t]}, \\ P^{t+1} = dN^t P^t, \end{cases} \quad (2.24)$$

onde N^t , P^t , representam as densidades de presas e predadores na geração t , respectivamente, a , k , c e d são constantes positivas. Os parâmetros representam:

a - constante de crescimento específico das presas;

k - capacidade suporte da população de presas;

c - eficiência da predação;

d - taxa de conversão de cada presa em predadores;

e^{-cP^t} - representa a fração de presas que escapa da predação. Quanto maior a densidade de predadores, P^t , menor a fração de presas que escapa da predação;

dN^t - taxa de crescimento de predadores, correspondente à predação.

Vamos introduzir variáveis adimensionais, $n^t = \frac{N^t}{k}$ e $p^t = p^t c$, de modo a adimensionalizar o sistema. Com isto, reduzimos o número de parâmetros a grupos adimensionais que efetivamente determinam a dinâmica (Rodrigues, 1998).

As equações adimensionais são:

$$\begin{cases} n^{t+1} = n^t e^{[a(1-n^t)-p^t]}, \\ p^{t+1} = bn^t p^t, \end{cases} \quad (2.25)$$

onde $b = dk$. Vemos que os parâmetros que determinam a dinâmica são a taxa de crescimento específico das presas e o produto dk .

Pontos de Equilíbrio do Sistema Presa-Predador

Vamos agora encontrar os pontos de equilíbrio do sistema (2.25).

De (2.2) segue que:

$$\begin{cases} e^{[a(1-\bar{n})-\bar{p}]} = 1, \\ b\bar{n} = 1. \end{cases} \quad (2.26)$$

Com isso, obtemos os seguintes pontos de equilíbrio:

- $(n_0, p_0) = (0, 0)$ - correspondente à extinção das espécies;
- $(n_1, p_1) = (1, 0)$ - correspondente à extinção dos predadores e crescimento da população de presas até a capacidade suporte;
- $(n_2, p_2) = \left(\frac{1}{b}, a\left(1 - \frac{1}{b}\right)\right)$ - correspondente à coexistência das espécies, $b > 1$.

Estabilidade dos Pontos de Equilíbrio do Sistema Presa-Predador

Seguimos com a análise da estabilidade dos pontos de equilíbrio determinados. Vamos utilizar o critério de estabilidade para equações a diferenças, de acordo com o Teorema 1, da seção 2.1.1. Para garantirmos a estabilidade dos pontos é necessário calcular a matriz jacobiana associada ao sistema em cada ponto de equilíbrio e determinar as condições para que a desigualdade (A.32) seja satisfeita.

Assim a matriz jacobiana associada ao sistema e aplicada no ponto de equilíbrio é dada por

$$J_{(n_k, p_k)} = \begin{bmatrix} (1 - an_k)e^{[a(1-n_k)-p_k]} & -n_k e^{[a(1-n_k)-p_k]} \\ bp_k & bn_k \end{bmatrix}$$

onde $0 \leq k \leq 2$.

Com isto, para:

- $(n_0, p_0) = (0, 0)$, obtemos

$$J_{(0,0)} = \begin{bmatrix} e^a & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

De (A.32) o ponto $(0, 0)$ seria estável se $|e^a| < 1$, portanto, $a < 0$. Mas $a > 0$ por hipótese. Logo, o ponto $(0, 0)$ é instável para quaisquer valores dos parâmetros.

- $(n_1, p_1) = (1, 0)$

$$J_{(1,0)} = \begin{bmatrix} 1 - a & -1 \\ 0 & b \end{bmatrix}.$$

Novamente de (A.32), o ponto $(1, 0)$ será estável se

$$|1 - a + b| < 1 + b(1 - a) < 2. \quad (2.27)$$

Resolvendo separadamente cada uma das desigualdades que compõem (2.27), temos:

1º)

$$-1 - b(1 - a) < 1 - a + b, \quad (2.28)$$

de onde vem que:

$$a < 2. \quad (2.29)$$

2º)

$$1 - a + b < 1 + b(1 - a), \quad (2.30)$$

assim,

$$a > 0, b < 1. \quad (2.31)$$

3º)

$$1 + b(1 - a) < 2, \quad (2.32)$$

$$a > \frac{b - 1}{b}. \quad (2.33)$$

Finalmente de (2.29), (2.31) e (2.33), segue que $(1, 0)$ será estável para

$$0 < a < 2 \text{ e } 0 < b < 1. \quad (2.34)$$

• $(n_2, p_2) = \left(\frac{1}{b}, a \left(1 - \frac{1}{b} \right) \right)$, obtemos

$$J_{(n_2, p_2)} = \begin{bmatrix} \left(1 - \frac{a}{b} \right) & -\frac{1}{b} \\ a(b - 1) & 1 \end{bmatrix}.$$

De (A.32), temos:

$$\left| 2 - \frac{a}{b} \right| < 2 + a - \frac{2a}{b} < 2. \quad (2.35)$$

Resolvendo separadamente cada parte que compõem (2.35) segue,

1º)

$$-2 - a + \frac{2a}{b} < 2 - \frac{a}{b}, \quad (2.36)$$

assim,

$$a < \frac{4b}{3 - b}. \quad (2.37)$$

2º)

$$2 - \frac{a}{b} < 2 + a - \frac{2a}{b}, \quad (2.38)$$

com isto,

$$a > 0, b > 1. \quad (2.39)$$

Finalmente, 3º)

$$2 + a - \frac{2a}{b} < 2, \quad (2.40)$$

$$b < 2. \quad (2.41)$$

Assim de (2.37), (2.39) e (2.41), segue que o ponto $(n_2, p_2) = \left(\frac{1}{b}, a \left(1 - \frac{1}{b}\right)\right)$ é estável para

$$1 < b < 2 \text{ e } 0 < a < \frac{4b}{3-b}. \quad (2.42)$$

Com isto, podemos determinar as regiões (Figura 2.15) no espaço dos parâmetros nas quais os pontos (n_1, p_1) e (n_2, p_2) são estáveis. A região Γ na Figura 2.15 corresponde às combinações dos parâmetros a e b para os quais o equilíbrio (n_1, p_1) é estável, enquanto a região Ω corresponde às combinações em que (n_2, p_2) é estável.

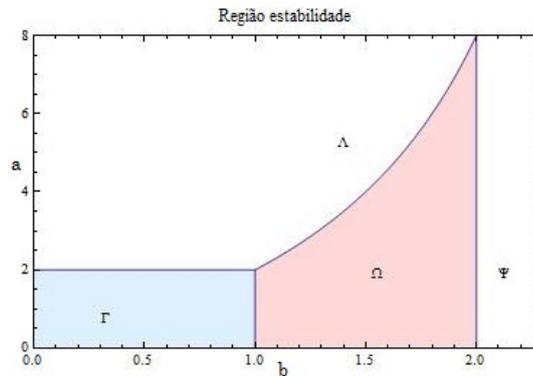


Figura 2.15: Região de Estabilidade.

Para analisar os efeitos da variação dos parâmetros sobre a existência e a estabilidade do equilíbrio de coexistência confeccionamos diagramas de bifurcação com relação a cada um dos parâmetros, separadamente.

Fixamos $b = 1, 2$ e representando a solução de equilíbrio das presas em função dos parâmetros a . Aumentamos o valor de a , a partir de $a = 0, 1$. Ultrapassando a fronteira da região Ω , entrando em Λ quebramos uma das condições de estabilidade, a saber, $Tr(J_{(n_2, p_2)}) > -1 - det(J_{(n_2, p_2)})$. Para a e $b \in \Lambda$ observamos que as soluções exibem ciclo de período 2 seguindo de um ciclo de período 4, ciclos de períodos maiores e finalmente um comportamento caótico, para a população. Os predadores vão à extinção para estes valores de a . Ao atravessar a fronteira entre Ω e Λ , temos uma bifurcação Flip, como ilustra o diagrama de bifurcação, Figura 2.16.

Fixamos agora, $a = 1, 5$, e aumentamos b , a partir de $b = 0, 1$. Para a e $b \in \Gamma$, a solução correspondente ao equilíbrio (n_1, p_1) é estável. Neste caso, a população de presas atinge a capacidade suporte 1, enquanto a população de predadores vai à extinção. Quando $b = 1$, os pontos de equilíbrio (n_1, p_1) e (n_2, p_2) trocam de estabilidade. O equilíbrio (n_1, p_1) torna-se instável enquanto (n_2, p_2) torna-se estável. Observe também que para $b < 1$ o equilíbrio de coexistência não é biologicamente viável. Aqui trata-se de uma bifurcação transcritical, em que a condição quebrada é $Tr(J_{(n_2, p_2)}) < 1 + det(J_{(n_2, p_2)})$, como ilustra o diagrama de bifurcação (Figura 2.17). Se continuamos aumentando b além da região Ω , quando $b = 2$ a condição de estabilidade $det(J_{(n_2, p_2)}) < 1$ é violada. Isto é, $det(J_{(n_2, p_2)}) > 1$,

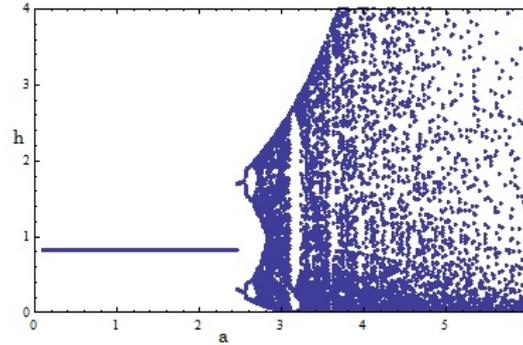


Figura 2.16: Diagrama de bifurcação: solução de equilíbrio das presas em função de a para $b = 1, 2$.

e o equilíbrio (n_2, p_2) torna-se instável como pode ser observado no diagrama de bifurcação na Figura 2.17. Para $b = 2$ ocorre uma bifurcação de Hopf. Para $b \geq 2$, um ciclo limite no plano de fase é observado. As populações de presas e predadores oscilam aproximando-se deste ciclo limite.

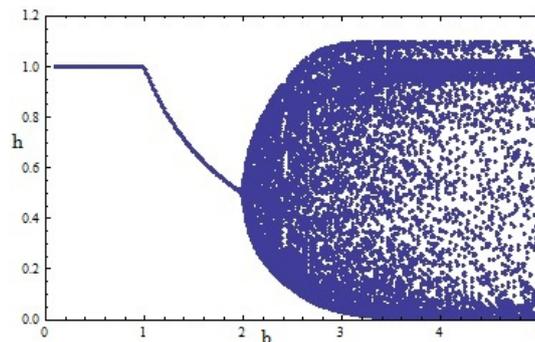


Figura 2.17: Diagrama de bifurcação: solução de equilíbrio das presas em função de b para $a = 1, 5$.

Na Figura 2.18 (a), ilustramos as densidades totais de presas (azul) e predadores (verde), para $a = 1$ e $b = 1, 5$, localizados na região Ω de estabilidade do ponto de coexistência. Podemos observar que as soluções que representam as populações totais de presas e predadores atingem o equilíbrio de coexistência, Figura 2.18 (a).

Na Figura 2.18 (b), escolhemos $a = 1, 5$ e $b = 2, 2$, localizados em Ψ . As soluções ou densidades totais de ambas as espécies apresentam oscilações de pequenas amplitudes, onde picos populacionais de presas antecedem picos de predadores.

Na Figura 2.19 (a), podemos observar que os níveis populacionais de presas e predadores oscilam de maneira irregular, para $a = 2, 5$ e $b = 2, 5$, localizados na região Ψ .

Finalmente, na Figura 2.19 (b), escolhemos $a = 2, 6$ e $b = 1, 1$, localizados em Λ . Observe que a população de presas apresenta um ciclo de período quatro, isto é, oscila entre quatro valores, enquanto predadores vão à extinção logo nas primeiras iterações.

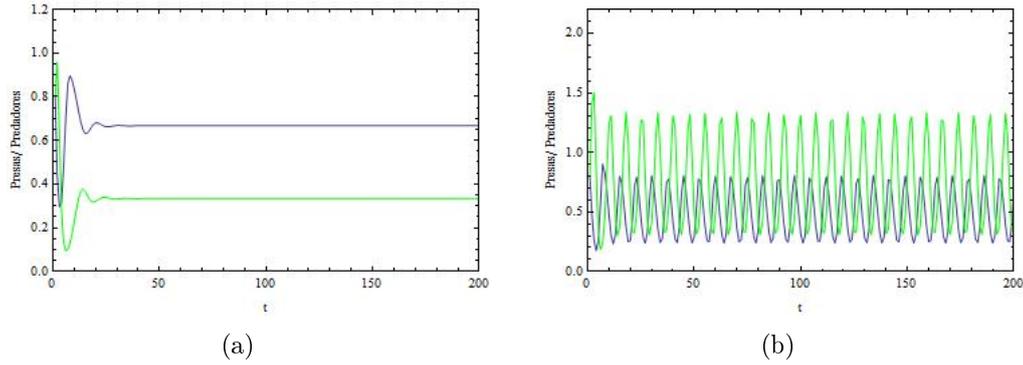


Figura 2.18: População total de presas(azul) e predadores (verde) para (a) $a = 1$ e $b = 1,5$ e (b) $a = 1,5$ e $b = 2,2$.

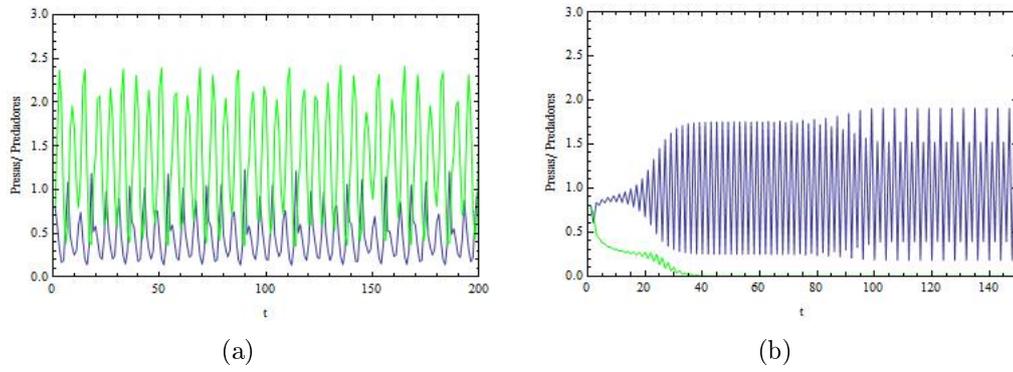


Figura 2.19: População total de presas(azul) e predadores (verde) para (a) $a = 2,5$ e $b = 2,5$ e (b) $a = 2,6$ e $b = 1,1$.

2.2.2 Modelo Presa-Predador com Difusão

Nesta seção vamos considerar o modelo presa-predador espacialmente estruturado supondo que presas e predadores movimentam-se de maneira aleatória, isto é, via difusão. Com isto poderemos comparar os resultados obtidos considerando o espaço com aqueles da seção anterior.

As regras de movimentação são descritas pelo sistema:

$$\begin{cases} n'_{i,j} = (1 - \mu_n)n_{i,j} + \frac{\mu_n}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} n_{r,s}^t, \\ p'_{i,j} = (1 - \mu_p)p_{i,j}^t + \frac{\mu_p}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} p_{r,s}^t, \end{cases} \quad (2.43)$$

onde μ_n e μ_p correspondem aos coeficientes difusivos de presas e predadores, respectivamente. Observe que $0 \leq \mu_n, \mu_p \leq 1$ e $V_{i,j}$ corresponde à vizinhança de (i, j) . Representamos por n'^t, p'^t a densidade de presas e predadores no "patch" (i, j) após a movimentação, respectivamente.

Após a etapa de movimentação, ocorre a interação entre presas e predadores, descrita

pelo sistema:

$$\begin{cases} n_{i,j}^{t+1} = n_{i,j}^t e^{[a(1-n_{i,j}^t)-p_{i,j}^t]}, \\ p_{i,j}^{t+1} = b n_{i,j}^t p_{i,j}^t. \end{cases} \quad (2.44)$$

2.2.3 Simulações

As simulações foram realizadas utilizando o software Mathematica. Consideramos um domínio cujas dimensões são 50×50 com condições de fronteira reflexivas. As distribuições iniciais são:

$$n_{i,j}^0 = p_{i,j}^0 = \begin{cases} 0, & \text{para } i \neq 25 \text{ ou } j \neq 25 \\ 0,8 & \text{para } i = j = 25. \end{cases} \quad (2.45)$$

Apresentaremos gráficos que representam a evolução temporal de presas e predadores para diferentes valores dos parâmetros, bem como gráficos da distribuição espacial das espécies.

Em uma primeira simulação combinamos $a = 1$, $b = 1,5$, localizados na região de estabilidade do equilíbrio de coexistência, Ω , e coeficientes de difusão $\mu_n = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$. Ilustramos na Figura 2.20 (a) as densidades totais de presas (azul) e predadores (verde), observando que estas tornam-se constantes após um período transiente. A Figura 2.20 (b) exibimos a densidade de presas e predadores, respectivamente no "patch" (25,25), verificamos que estas também tornam-se constantes. A distribuição espacial das espécies, ilustradas nas figuras 2.21 e 2.22, apresentam padrões heterogêneos estáveis. Como pode ser observado, a distribuição espacial das espécies em $t = 999$ e $t = 1000$ é a mesma.

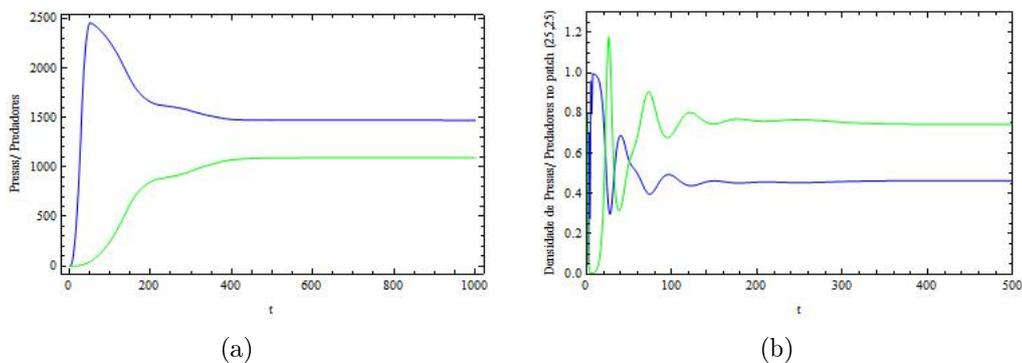


Figura 2.20: (a) População total de presas (azul) e predadores (verde); (b) População de presas (azul) e predadores (verde) no "patch" (25,25) para $a = 1$, $b = 1,5$, $\mu_n = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

Nas figuras 2.23 a 2.25 podemos visualizar as densidades totais e distribuições espaciais de presas e predadores, para os mesmos valores de a e b utilizados no caso anterior e $\mu_n = 0,5$ e $\mu_p = 0,6$. As densidades totais tornam-se constantes, no entanto, agora as distribuições espaciais tornam-se homogêneas, totalmente distintas do caso anterior (figuras 2.24 e 2.25). Com isto, concluímos que a dinâmica é determinada não somente pelos parâmetros de reação, mas também pelos coeficientes difusivos μ_n e μ_p .

A Figura 2.26 (a) representa as populações totais de presas (azul) e predadores (verde) para $a = 1,5$ e $b = 2,2$, localizados na região Ψ . Isto é, fora da região de estabilidade do

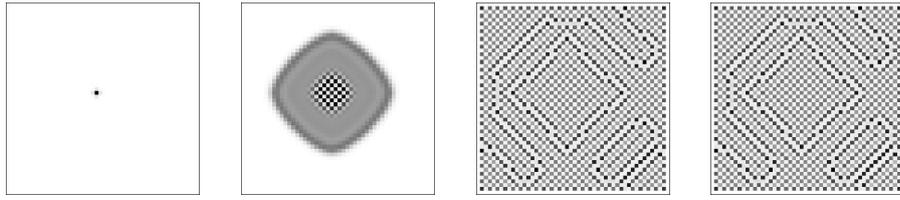


Figura 2.21: Distribuição espacial de predadores nas iterações 10, 100, 999 e 1000, para $a = 1$, $b = 1,5$, $\mu_n = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

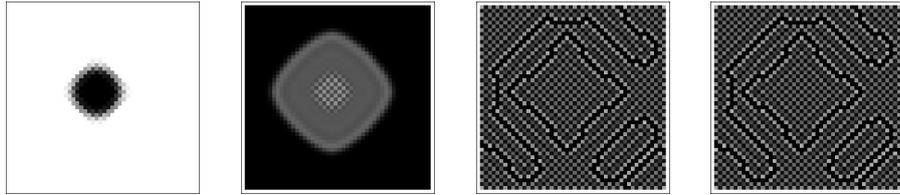


Figura 2.22: Distribuição espacial de presas nas iterações 10, 100, 999 e 1000, para $a = 1$, $b = 1,5$, $\mu_n = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

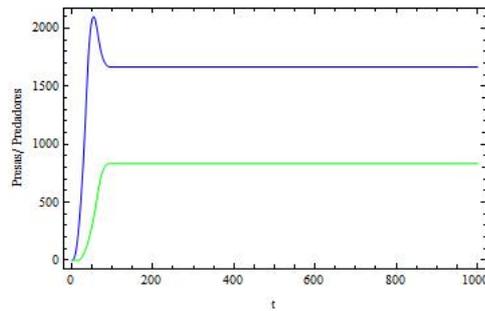


Figura 2.23: Densidade total de predadores (verde) e presas (azul) para $a = 1$, $b = 1,5$, $\mu_n = 0,5$ e $\mu_p = 0,6$

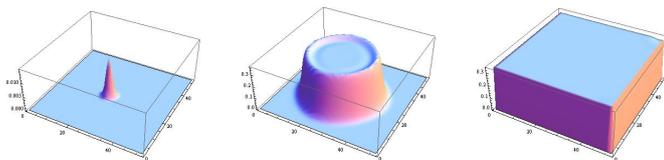


Figura 2.24: Distribuição espacial de predadores nas iterações 10, 50 e 100, para $a = 1$, $b = 1,5$, $\mu_n = 0,5$ e $\mu_p = 0,6$.

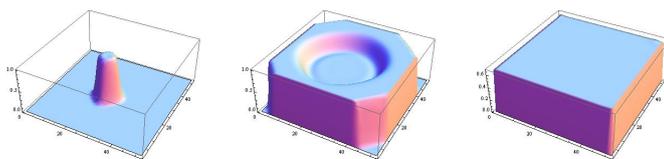


Figura 2.25: Distribuição espacial de presas nas iterações 10, 50 e 100, para $a = 1$, $b = 1,5$, $\mu_n = 0,5$ e $\mu_p = 0,6$.

equilíbrio de coexistência. Considerando $\mu_n = 0,1$ e $\mu_p = 0,9$, podemos observar oscilações para as densidades totais de presas e predadores. A Figura 2.26 (b) exibe a variação das densidades de presas e predadores no "patch" $(25,25)$, enquanto nas figuras 2.27 e 2.28 ilustramos a distribuição espacial com múltiplas ondas pulsos que originam-se aproximadamente no centro e espalham-se pelo domínio.

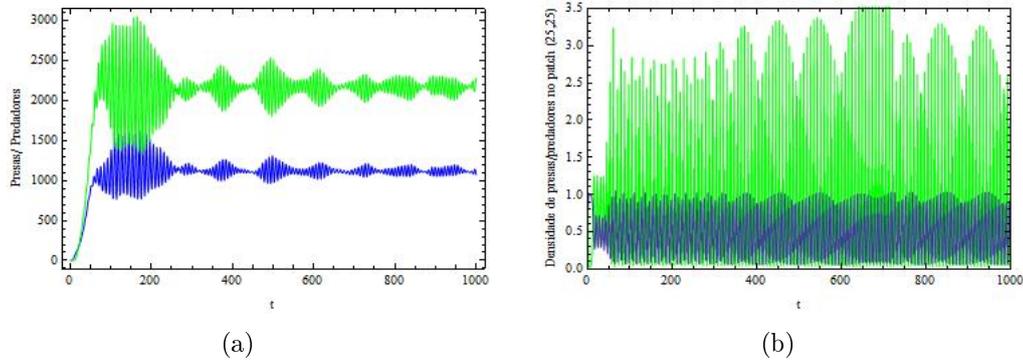


Figura 2.26: (a) População total de presas (azul) e predadores (verde); (b) População de presas e predadores no "patch" $(25,25)$ para $a = 1,5$, $b = 2,2$, $\mu_n = 0,1$ e $\mu_p = 0,9$.

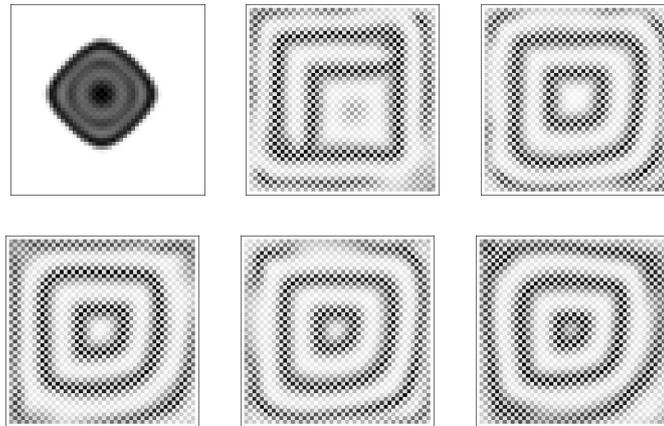


Figura 2.27: Distribuição espacial de predadores nas iterações 30, 350, 800, 850, 900 e 950 para $a = 1,5$, $b = 2,2$, $\mu_n = 0,1$ e $\mu_p = 0,9$.

Mantemos os mesmos valores de a e b , e escolhemos $\mu_n = 0,5$ e $\mu_p = 0,7$. As densidades totais apresentam oscilações (Figura 2.29) enquanto as distribuições espaciais mostram a formação de ondas espirais (figuras 2.30 e 2.31).

Nas figuras 2.32 a 2.34, fixamos $a = 2,6$, $b = 1,1$, localizados em Λ e escolhemos $\mu_n = 0,1$ e $\mu_p = 0,3$. Para esta combinação dos parâmetros a inclusão da dispersão ao modelo permite a persistência de ambas as espécies. Ainda que predadores exibam um nível populacional muito baixo, persistem. A densidade de presas passa a variar entre dois valores, enquanto a densidade de predadores torna-se constante com o tempo. As figuras 2.33 e 2.34 apresentam a distribuição espacial de presas e predadores.

Mantendo os mesmos valores de a e b , escolhemos $\mu_n = 0,5$ e $\mu_p = 0,7$, neste caso

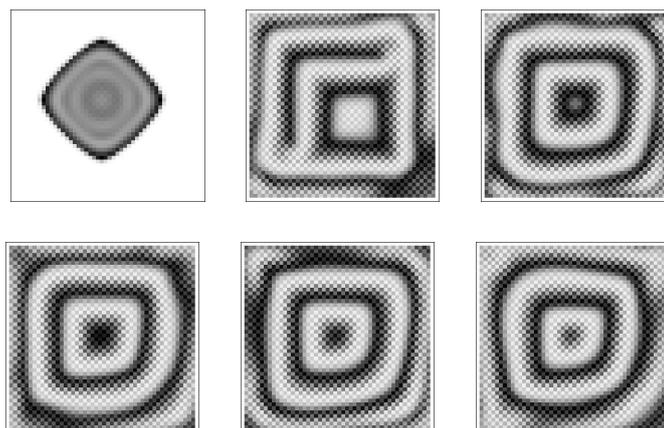


Figura 2.28: Distribuição espacial de presas nas iterações 30, 350, 800, 850, 900 e 950 para $a = 1,5$, $b = 2,2$, $\mu_n = 0,1$ e $\mu_p = 0,9$.

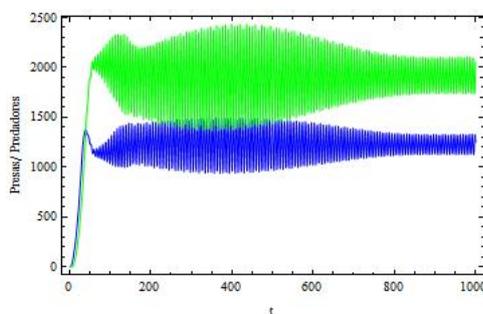


Figura 2.29: População total de presas (azul) e predadores (verde) para $a = 1,5$, $b = 2,2$, $\mu_n = 0,5$ e $\mu_p = 0,7$.

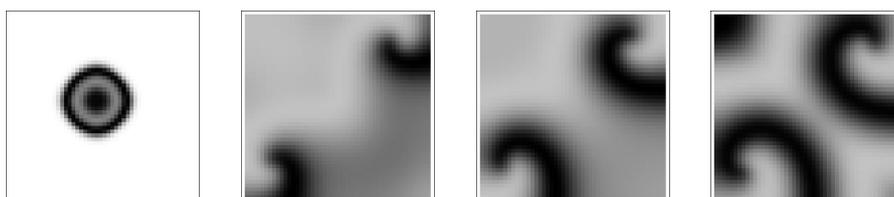


Figura 2.30: Distribuição espacial de predadores nas iterações 20, 300, 500 e 1000 para $a = 1,5$, $b = 2,2$, $\mu_n = 0,5$ e $\mu_p = 0,7$.

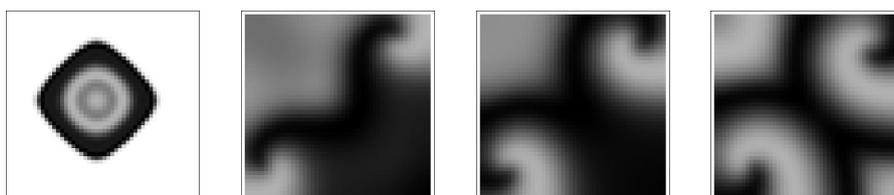


Figura 2.31: Distribuição espacial de presas nas iterações 20, 300, 500 e 1000 para $a = 1,5$, $b = 2,2$, $\mu_n = 0,5$ e $\mu_p = 0,7$.

a dinâmica vital prevalece e os predadores vão à extinção (Figura 2.35). Comparemos os resultados obtidos expressos nas figuras 2.19 (b) com os das figuras 2.32 e 2.35. Podemos

perceber que para escolhas adequadas dos parâmetros de difusão e da dinâmica é possível a persistência das espécies.

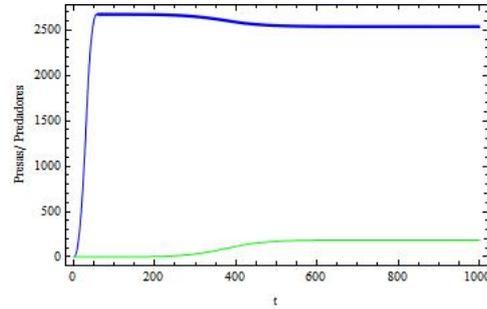


Figura 2.32: População Total de presas (azul) e predadores (verde) para $a = 2,6$, $b = 1,1$, $\mu_n = 0,1$ e $\mu_p = 0,3$.

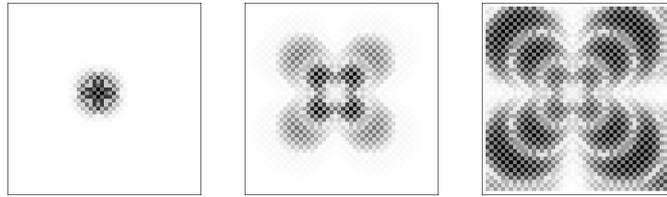


Figura 2.33: Distribuição espacial para predadores nas iterações 30, 250 e 1000, para $a = 2,6$, $b = 1,1$, $\mu_n = 0,1$ e $\mu_p = 0,3$.

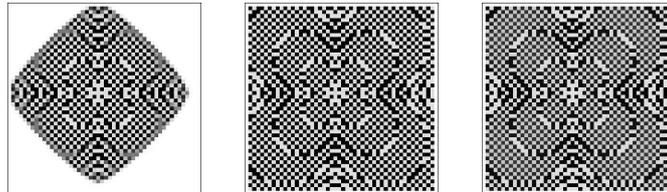


Figura 2.34: Distribuição espacial de presas nas iterações 30, 250 e 1000, para $a = 2,6$, $b = 1,1$, $\mu_n = 0,1$ e $\mu_p = 0,3$.

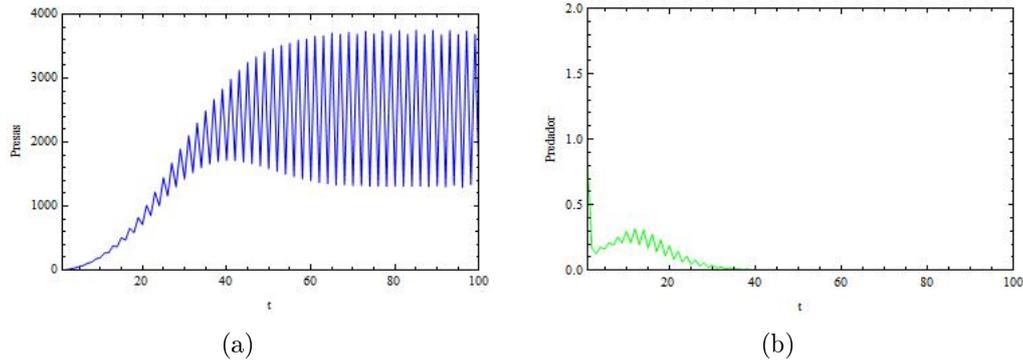


Figura 2.35: População total de presas (a) e predadores (b) para $a = 2, 6$, $b = 1, 1$, $\mu_n = 0, 5$ e $\mu_p = 0, 7$.

2.3 Modelo Herbívoro-Predador

Nesta seção propomos um o modelo presa-predador discreto considerando que as presas apresentam crescimento dependente da densidade e resposta funcional Holling do tipo II, enquanto os predadores vão à extinção na ausência das presas.

2.3.1 Modelo Herbívoro-Predador: Dinâmica Local

Consideramos para a dinâmica local das presas, na ausência de predadores, um crescimento segundo a equação de Ricker, isto é, a taxa de crescimento intrínseca decai com o aumento da densidade. Na presença de predadores a população de presas diminui pela ação da predação.

Os predadores por sua vez, são especialistas, isto é, na ausência das presas vão à extinção. Seu crescimento depende dos encontros com as presas, cuja captura apresenta um efeito de saturação em recorrência da saciedade dos predadores (resposta funcional Holling tipo II).

Considerando que H^t e P^t , representam as densidades de herbívoros e predadores na geração t , a dinâmica será descrita pelas seguintes equações:

$$\begin{cases} H^{t+1} = H^t e \left[r \left(1 - \frac{H^t}{k} \right) - \left(\frac{dP^t}{1 + bH^t} \right) \right], \\ P^{t+1} = \frac{cP^t H^t}{1 + bH^t}, \end{cases} \quad (2.46)$$

onde r , k , d , b e c são constantes positivas e representam:

- r - a constante de crescimento específica da população de herbívoros;
- k - a capacidade suporte do meio ambiente para a população de herbívoros;
- d - é o coeficiente de predação ;

- b - está relacionado à constante de meia saturação, isto é, quando $h = \frac{1}{b}$, o fator de predação será a metade do fator máximo;
- c - fator de conversão da população de predadores;
- $e^r \left(1 - \frac{H^t}{k}\right)$ representa a taxa de crescimento per capita da população de presas;
- $e^{-\left(\frac{dP^t}{1 + bH^t}\right)}$ a taxa de mortalidade dos herbívoros devido à predação;
- $\frac{cH^t}{1 + bH^t}$ a taxa de crescimento per capita da população de predadores, relacionada à captura das presas. Exibe um efeito de saturação da saciedade dos predadores.

Introduzindo novas variáveis, $h^t = \frac{H^t}{k}$ e $p^t = dP^t$ adimensionalizamos o sistema (2.46):

$$\begin{cases} h^{t+1} = h^t e^{\left[r(1-h^t) - \left(\frac{p^t}{1 + \alpha h^t}\right)\right]}, \\ p^{t+1} = \frac{\beta p^t h^t}{1 + \alpha h^t}. \end{cases} \quad (2.47)$$

onde $\alpha = bk$ e $\beta = ck$.

Pontos de Equilíbrio do Sistema Herbívoro-Predador

Vamos agora determinar os pontos de equilíbrio do sistema (2.47). De (2.2) temos:

$$e^{\left[r(1-\bar{h}) - \frac{\bar{p}}{1 + \alpha \bar{h}}\right]} = 1, \quad (2.48)$$

$$\frac{\beta \bar{h}}{1 + \alpha \bar{h}} = 1. \quad (2.49)$$

De (2.49) vem que

$$\bar{h} = \frac{1}{\beta - \alpha}, \quad (2.50)$$

substituindo (2.50) em (2.48), temos:

$$\bar{p} = \frac{\beta r(\beta - \alpha - 1)}{(\beta - \alpha)^2}. \quad (2.51)$$

Observe que $\beta > \alpha + 1$ para que o ponto seja biologicamente viável. Com isso,

$$(\bar{h}, \bar{p}) = \left(\frac{1}{\beta - \alpha}, \frac{\beta r(\beta - \alpha - 1)}{(\beta - \alpha)^2} \right), \quad (2.52)$$

corresponde ao equilíbrio de coexistência.

De (2.47) podemos observar que $(h_0, p_0) = (0, 0)$ e $(h_1, p_1) = (1, 0)$ também satisfazem o sistema, então são também soluções de equilíbrio constante.

Determinamos, portanto, três pontos de equilíbrio que satisfazem o sistema:

- $(h_0, p_0) = (0, 0)$ - corresponde à extinção das espécies;
- $(h_1, p_1) = (1, 0)$ - corresponde à extinção dos predadores enquanto as presas crescem até a capacidade suporte;
- $(h_2, p_2) = \left(\frac{1}{\beta - \alpha}, \frac{\beta r(\beta - \alpha - 1)}{(\beta - \alpha)^2} \right)$, $\beta > 1 + \alpha$ - corresponde à coexistência das espécies.

Estabilidade dos Pontos de Equilíbrio do Sistema Herbívoro-Predador

A seguir vamos analisar a estabilidade dos pontos de equilíbrio. Utilizando novamente o critério de estabilidade para equações a diferenças, assim basta determinarmos condições que garantam que a desigualdade (A.32) é verdadeira, para que o ponto de equilíbrio seja estável. A matriz Jacobiana associada ao sistema aplicada no ponto de equilíbrio é:

$$J_{(h_k, p_k)} = \begin{bmatrix} \left(1 + h_k \left(\frac{\alpha p_k}{(1 + \alpha h_k)^2} - r \right) \right) e^{\left[r(1-h_k) - \frac{p_k}{1+\alpha h_k} \right]} & -h_k e^{\left[r(1-h_k) - \frac{p_k}{1+\alpha h_k} \right]} \\ \frac{\beta p_k}{(1+\alpha h_k)^2} & \frac{\beta h_k}{(1+\alpha h_k)} \end{bmatrix},$$

para $0 \leq k \leq 2$.

Para

- $(h_0, p_0) :$

$$J_{(h_0, p_0)} = \begin{bmatrix} e^r & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

De (A.32),

$$|e^r| < 1. \quad (2.53)$$

Para que (2.53) seja satisfeita $r < 0$, no entanto, $r > 0$ por hipótese. Logo o equilíbrio $(h_0, p_0) = (0, 0)$ é instável para quaisquer valores dos parâmetros.

- $(h_1, p_1) = (1, 0)$,

$$J_{(h_1, p_1)} = \begin{bmatrix} 1 - r & -\frac{1}{(1 + \alpha)} \\ 0 & \frac{\beta}{(1 + \alpha)} \end{bmatrix}.$$

De (A.32),

$$\left| 1 - r + \frac{\beta}{(1 + \alpha)} \right| < 1 + \frac{\beta(1 - r)}{(1 + \alpha)} < 2. \quad (2.54)$$

Resolvendo separadamente cada uma das partes da desigualdade (2.54) temos,

1°)

$$-1 - \frac{\beta(1-r)}{(1+\alpha)} < 1 - r + \frac{\beta}{(1+\alpha)}, \quad (2.55)$$

$$r < 2. \quad (2.56)$$

2°)

$$1 - r + \frac{\beta}{(1+\alpha)} < 1 + \frac{\beta(1-r)}{(1+\alpha)}, \quad (2.57)$$

$$\beta < 1 + \alpha. \quad (2.58)$$

3°)

$$1 + \frac{\beta(1-r)}{(1+\alpha)} < 2, \quad (2.59)$$

$$r > 1 - \frac{(1+\alpha)}{\beta}. \quad (2.60)$$

De (2.56),(2.58) e (2.60) segue que (h_1, p_1) é estável para:

$$0 < \beta < \alpha + 1 \quad e \quad 1 - \frac{(1+\alpha)}{\beta} < r < 2. \quad (2.61)$$

• (h_2, p_2) :

$$J_{(h_2, p_2)} = \begin{bmatrix} \frac{\beta^2 + \beta(\alpha(r-1) - r) - \alpha r(\alpha+1)}{\beta(\beta-\alpha)} & -\frac{1}{\beta} \\ r(\beta - \alpha - 1) & 1 \end{bmatrix}.$$

De (A.32),

$$\begin{aligned} \left| \frac{(\beta^2 + \beta(\alpha(r-1) - r) - \alpha r(\alpha+1))}{\beta(\beta-\alpha)} + 1 \right| &< 1 + \frac{r(\beta - \alpha - 1)}{\beta} + \\ + \frac{(\beta^2 + \beta(\alpha(r-1) - r) - \alpha r(\alpha+1))}{\beta(\beta-\alpha)} &< 2. \end{aligned} \quad (2.62)$$

Resolvendo separadamente (2.60) obtemos:

1°)

$$-1 - \frac{(\beta^2 + \beta(\alpha(r-1) - r) - \alpha r(\alpha+1))}{\beta(\beta-\alpha)} - \frac{r(\beta - \alpha - 1)}{\beta} < \frac{(\beta^2 + \beta(\alpha(r-1) - r) - \alpha r(\alpha+1))}{\beta(\beta-\alpha)} + 1. \quad (2.63)$$

Donde segue que,

$$r < \frac{4\beta(\beta - \alpha)}{(\alpha^2 + \alpha + 3\beta - \beta^2)}. \quad (2.64)$$

2°)

$$\frac{\beta^2 + \beta(\alpha(r-1) - r) - \alpha r(\alpha + 1)}{\beta(\beta - \alpha)} + 1 < \frac{\beta^2 + \beta(\alpha(r-1) - r) - \alpha r(\alpha + 1)}{\beta(\beta - \alpha)} + 1 + \frac{r(\beta - \alpha - 1)}{\beta}, \quad (2.65)$$

$$\beta > \alpha + 1. \quad (2.66)$$

3°)

$$1 + \frac{\beta^2 + \beta(\alpha(r-1) - r) - \alpha r(\alpha + 1)}{\beta(\beta - \alpha)} + \frac{r(\beta - \alpha - 1)}{\beta} < 2, \quad (2.67)$$

$$\beta > \alpha + 2. \quad (2.68)$$

Assim de (2.64), (2.66) e (2.68), segue que o equilíbrio de coexistência será estável se:

$$\alpha + 1 < \beta < \alpha + 2 \quad e \quad r < \frac{4\beta(\beta - \alpha)}{3\beta - \beta^2 + \alpha^2 + \alpha}. \quad (2.69)$$

Se fixarmos $\alpha = 1$, o ponto de equilíbrio (h_1, p_1) é estável para

$$1 - \frac{2}{\beta} < r < 2 \quad e \quad 0 < \beta < 2, \quad (2.70)$$

portanto,

$$0 < r < 2 \quad e \quad 0 < \beta < 2. \quad (2.71)$$

O ponto de equilíbrio de coexistência (h_2, p_2) e a condição de estabilidade (2.69) tornam-se, (respectivamente):

$$(n_2, p_2) = \left(\frac{1}{\beta - 1}, \frac{\beta r(\beta - 2)}{(\beta - 1)^2} \right), \quad \beta > 2, \quad (2.72)$$

$$2 < \beta < 3 \quad e \quad r < \frac{4\beta(\beta - 1)}{\beta(3 - \beta) + 2}. \quad (2.73)$$

Ilustramos, na Figura 2.36, as regiões no espaço dos parâmetros nas quais os pontos (h_1, p_1) e (h_2, p_2) são estáveis quando $\alpha = 1$ fixo. A região σ corresponde às combinações dos parâmetros β e r para as quais o equilíbrio (h_1, p_1) é estável, enquanto a região ϕ corresponde às combinações dos parâmetros em que (h_2, p_2) é estável.

As figuras 2.37 e 2.38 representam os diagramas de bifurcação do modelo. Através destes gráficos podemos avaliar os efeitos da variação dos parâmetros sobre o comportamento qualitativo das soluções.

Na Figura 2.37, fixamos $r = 1$, $\alpha = 1$ e aumentamos β , a partir de $\beta = 0, 1$. Quando atravessamos a fronteira entre σ e ϕ , e $\beta = 2$ ocorre uma bifurcação transcítica. Aqui, a condição estabelecida pelo critério de estabilidade de que $Tr(J_{(h_2, p_2)}) < 1 + det(J_{(h_2, p_2)})$ é quebrada, assim os pontos de equilíbrio (h_1, p_1) e (h_2, p_2) trocam de estabilidade. Isto é, (h_1, p_1) deixa de ser estável e passa a ser instável enquanto que (h_2, p_2) , que não é biologicamente viável para $\beta < 2$, passa a existir e é estável.

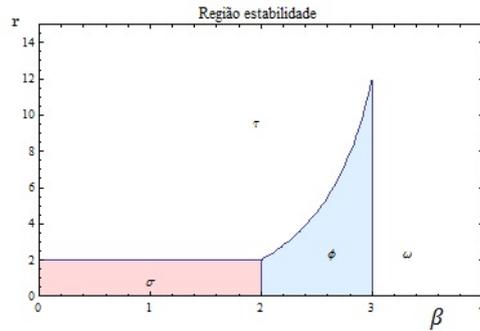


Figura 2.36: Região de Estabilidade ($\alpha = 1$).

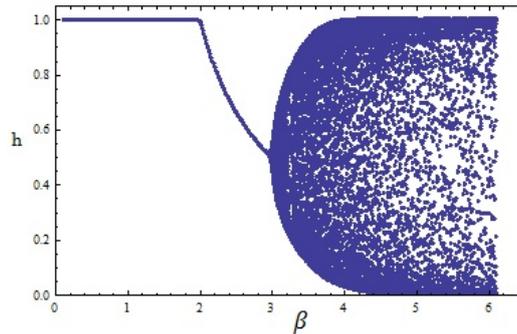


Figura 2.37: Diagrama de Bifurcação: solução de equilíbrio das presas em função de β para $r = 1, 1$.

Ainda observando a Figura 2.37, temos uma bifurcação de Hopf em $\beta = 3$, quando é violada a condição de estabilidade de que $\det(J_{(h_2, p_2)}) < 1$ e o equilíbrio de coexistência perde sua estabilidade. Para $\beta \geq 3$, as soluções aproximam-se de um ciclo limite, ambas as espécies coexistem e as soluções apresentam oscilações. Para valores de β ou r muito grandes os predadores vão à extinção enquanto as presas oscilam de maneira aproximadamente caótica.

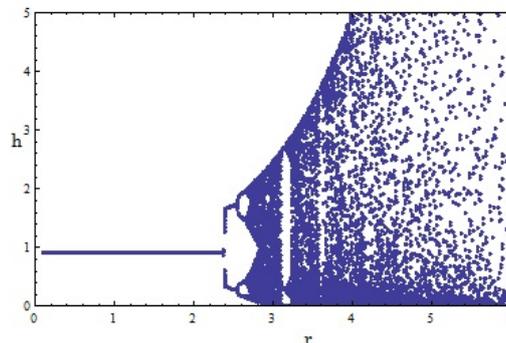


Figura 2.38: Diagrama de Bifurcação: solução de equilíbrio das presas em função de r para $\beta = 2, 1$.

Fixando $\beta = 2, 1$ e aumentando r além da fronteira norte de ϕ , isto é, em τ , o equilíbrio de coexistência perde a estabilidade quando a condição de estabilidade $-1 - \det(J_{(h_2, p_2)}) < Tr(J_{(h_2, p_2)})$ é violada. Observamos então uma bifurcação subcrítica

do tipo flip. A população de presas exibe ciclo de período 2 seguido de um ciclo de período 4, até surgir um comportamento aparentemente caótico, enquanto que os predadores vão à extinção (Figura 2.38).

As próximas figuras apresentam a evolução temporal de herbívoros e predadores para diferentes valores dos parâmetros da dinâmica. Em todos os casos a condição inicial corresponde a uma perturbação sobre o valor do equilíbrio de coexistência. Na Figura 2.39 (a), escolhemos $\beta = 2,5$ e $r = 1,5$, dentro da região ϕ dos parâmetros em que o ponto de coexistência é estável. Observamos que a densidade de herbívoros e predadores rapidamente atinge o valor de equilíbrio. Isto é, as soluções atingem o equilíbrio de coexistência. Na Figura 2.39 (b) para $\beta = 3,1$ e $r = 0,5$, combinações de parâmetros localizados na região ω . As soluções oscilam com amplitudes aproximadamente constante.

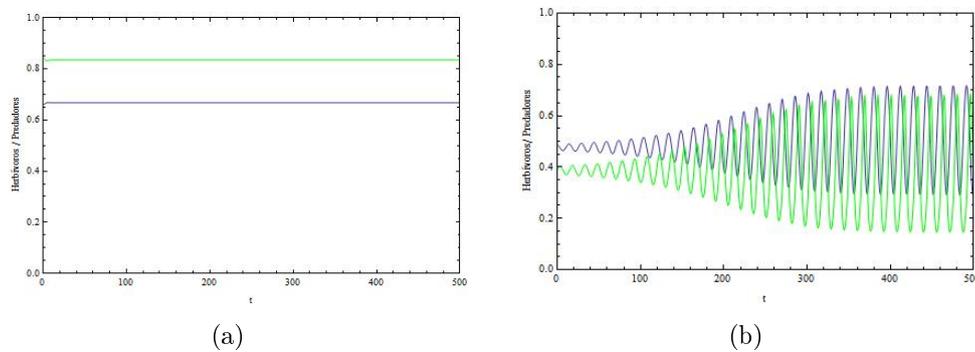


Figura 2.39: Densidade populacional de herbívoros e predadores, (a) $\beta = 2,5$, $r = 1,5$ e (b) $\beta = 3,1$, $r = 0,5$.

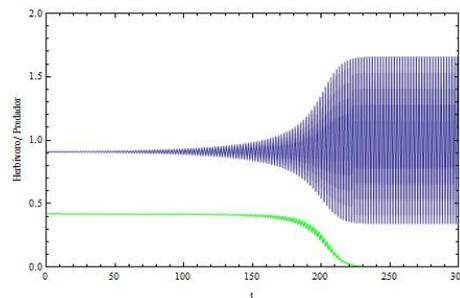


Figura 2.40: Densidade Populacional de herbívoros e predadores para $\beta = 2,1$ e $r = 2,4$.

A medida que aumentamos o valor do parâmetro r aumenta também a amplitude das soluções. Na Figura 2.40, temos $\beta = 2,1$ e $r = 2,4$, localizados na região τ , reafirmando o resultado obtido no diagrama de bifurcação, onde observamos que predadores vão à extinção enquanto presas apresentam ciclos, neste caso temos um ciclo de período 2.

2.3.2 Modelo Herbívoro-Predador com Difusão

Nesta seção vamos acrescentar movimentação ao modelo estudado na seção anterior, introduzindo ao sistema uma nova variável independente, o espaço. Para formular o sistema utilizamos a estrutura de Rede de Mapas Acoplados. Desta forma, nosso modelo fica composto de duas etapas: uma etapa de movimentação seguida pela etapa de reação. Para a dispersão dos indivíduos vamos considerar um fluxo difusivo para ambas as espécies. O processo de movimentação através da difusão já foi descrito no capítulo 1, assim vamos apenas adaptar as equações.

Com isto as equações que descrevem o processo de dispersão de herbívoros e predadores são as seguintes:

$$\begin{cases} h'_{i,j} = (1 - \mu_h)h_{i,j}^t + \frac{\mu_h}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} h_{r,s}^t, \\ p'_{i,j} = (1 - \mu_p)p_{i,j}^t + \frac{\mu_p}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} p_{r,s}^t, \end{cases} \quad (2.74)$$

onde $h'_{i,j}$ e $p'_{i,j}$ representam as densidades de herbívoros e predadores no sítio (i, j) na etapa t , após a movimentação e μ_h e μ_p representam os coeficientes difusivos de herbívoros e predadores, respectivamente.

A etapa de interação entre as espécies será descrita pelo sistema abaixo:

$$\begin{cases} h_{i,j}^{t+1} = h_{i,j}^t e^{\left[r(1-h_{i,j}^t) - \left(\frac{p_{i,j}^t}{1 + \alpha h_{i,j}^t} \right) \right]}, \\ p_{i,j}^{t+1} = \frac{\beta p_{i,j}^t h_{i,j}^t}{1 + \alpha h_{i,j}^t}, \end{cases} \quad (2.75)$$

onde $h_{i,j}^{t+1}$ e $p_{i,j}^{t+1}$ representam as densidades de herbívoros e predadores no sítio (i, j) na etapa $t+1$, após os estágios de movimentação e interação, respectivamente.

2.3.3 Simulações

Com o objetivo de analisar os efeitos da inclusão da difusão ao modelo, realizamos simulações e analisamos a dinâmica espaço-temporal do modelo em diferentes regiões dos parâmetros. Para realizar as simulações utilizamos o software Mathematica. As dimensões do domínio são 50×50 , e as condições de fronteira são reflexivas.

Ambas as espécies foram distribuídas com densidades correspondentes a uma perturbação de até 10% do valor do equilíbrio de coexistência sobre todo o domínio.

Fixamos $\alpha = 1$ e consideramos os demais parâmetros em diferentes regiões relativas à estabilidade do equilíbrio de coexistência. Isto é, escolhemos valores para os parâmetros β e r dentro e fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência. Estes resultados dependem da escolha dos parâmetros da dinâmica combinados com os coeficientes de difusão de cada espécie. As distribuições espaciais podem ser aproximadamente homogêneas, pode

haver a formação de ondas espirais, a formação de padrões heterogêneos estáveis ou padrões heterogêneos dinâmicos. Apresentaremos alguns dos resultados obtidos através de gráficos que representam a variação da população total de presas (azul) e de predadores (verde) com o tempo e gráficos que ilustram a distribuição espacial em diferentes tempos. Para a representação da distribuição espacial vamos apresentar gráficos em 3-D ou "density plots" onde as regiões mais escuras (claras) representam densidades maiores (menores), para ilustrar as distribuições espaciais.

A Figura 2.41 (a) apresenta as populações totais de presas e predadores, para $\beta = 2,5$, $r = 1,5$, localizados na região de estabilidade do ponto de coexistência, ϕ . Escolhemos $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$. As densidades totais das espécies tornam-se constantes com o tempo. Isto é, após os transientes as soluções atingem o equilíbrio de coexistência. A Figura 2.41 (b) apresenta as densidades populacionais de herbívoros e predadores no "patch" (25,25), que também tornam-se constantes. A distribuição espacial apresenta formação de padrões heterogêneos estáveis, figuras 2.42 e 2.43.

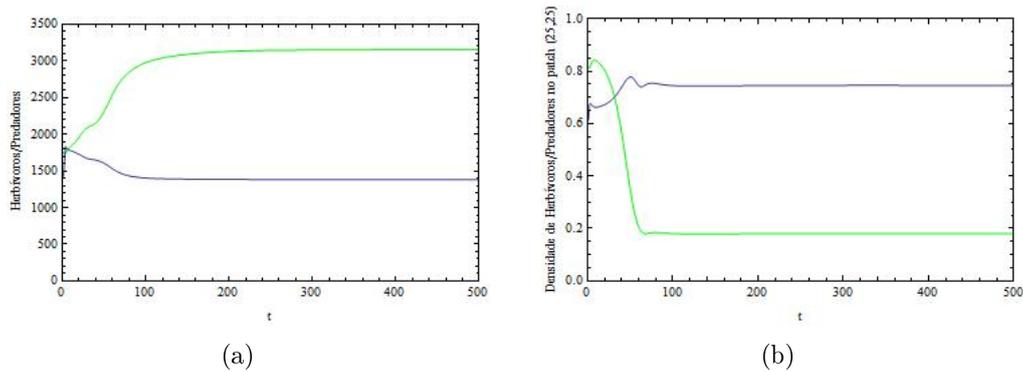


Figura 2.41: (a) Densidade total de herbívoros (azul) e predadores (verde); (b) Densidade populacional de herbívoros e predadores no "pacth" (25,25) para $\beta = 2,5$, $r = 1,5$, $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

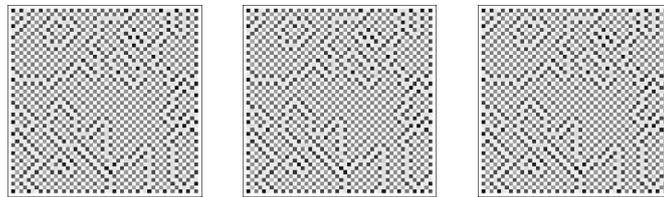


Figura 2.42: Distribuição espacial de predadores nas iterações 498, 499 e 500 para $\beta = 2,5$, $r = 1,5$, $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

Na Figura 2.44 (a), podemos observar as densidades totais de herbívoros e predadores para $\beta = 3,1$ e $r = 0,5$, localizados na região ω . Para os coeficientes de difusão escolhemos $\mu_h = 0,6$ e $\mu_p = 0,7$. As soluções oscilam com grandes amplitudes. A densidade de presas e predadores no "patch" (25,25) pode ser observada na Figura 2.44 (b), onde verificamos

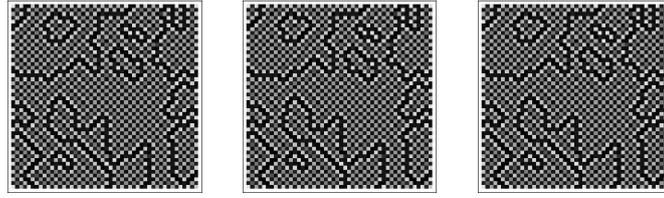


Figura 2.43: Distribuição espacial de herbívoros nas iterações 498, 499 e 500 para $\beta = 2,5$, $r = 1,5$, $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

oscilações para as densidades de ambas as espécies. As distribuições espaciais tornam-se aproximadamente homogêneas (figuras 2.45 e 2.46).

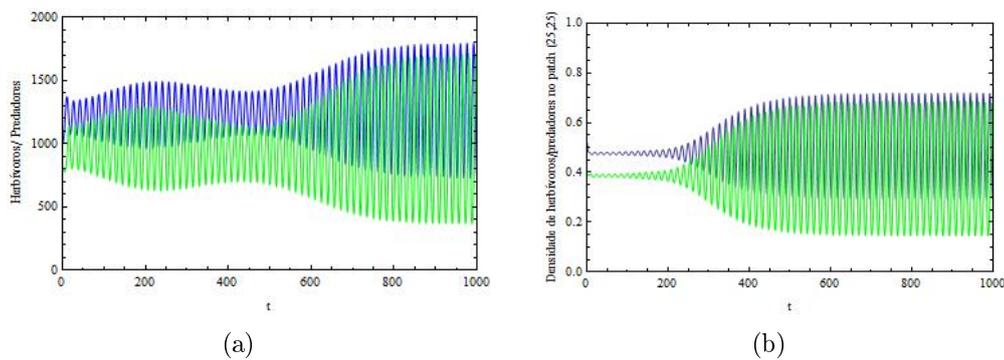


Figura 2.44: (a) Densidade total de herbívoros (azul) e predadores (verde); (b) densidade populacional de herbívoros e predadores no "patch" (25,25) para $\beta = 3,1$, $r = 0,5$, $\mu_h = 0,6$ e $\mu_p = 0,7$.

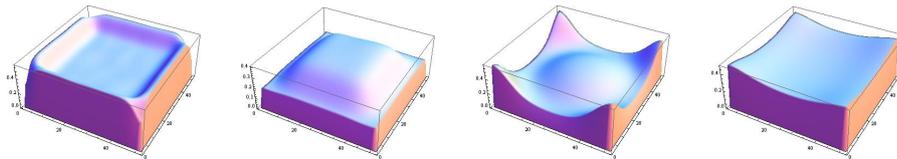


Figura 2.45: Distribuição espacial de predadores nas iterações 30, 100, 500 e 1000 para $\beta = 3,1$, $r = 0,5$, $\mu_h = 0,6$ e $\mu_p = 0,7$.

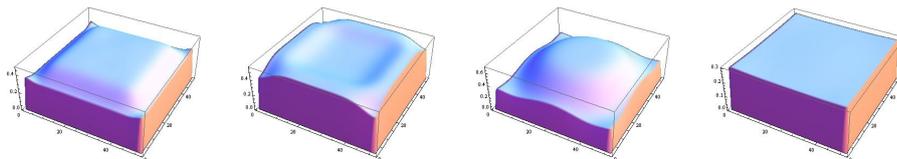


Figura 2.46: Distribuição espacial de herbívoros nas iterações 30, 100, 500 e 1000 para $\beta = 3,1$, $r = 0,5$, $\mu_h = 0,6$ e $\mu_p = 0,7$.

Escolhendo $\beta = 3,4$ e $r = 1$, localizados na região ω , e $\mu_h = 0,5$ e $\mu_p = 0,1$, as populações totais de ambas as espécies oscilam (Figura 2.47 (a)). Na Figura 2.47 (b)

observamos as variações populacionais de herbívoros e predadores no "patch" (25,25). As figuras 2.48 e 2.49 exibem a formação de ondas espirais nas distribuições espaciais.

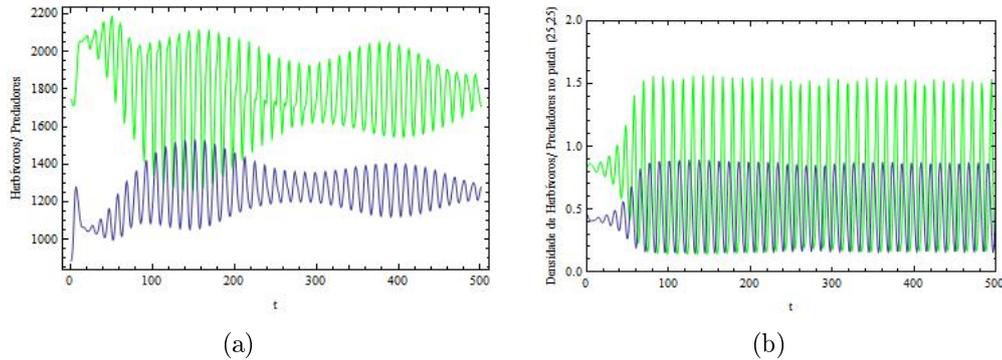


Figura 2.47: (a) Densidade total de herbívoros (azul) e predadores (verde); (b) densidade de herbívoros e predadores no "pacth" (25,25) para $\beta = 3, 4$, $r = 1$, $\mu_h = 0, 5$ e $\mu_p = 0, 1$.

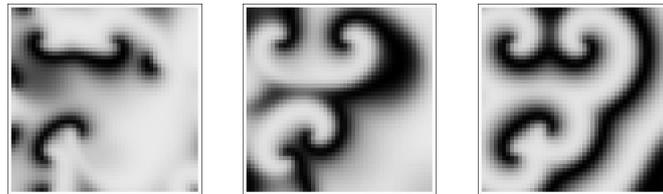


Figura 2.48: Distribuição espacial de predadores nas iterações 150, 250 e 500, para $\beta = 3, 4$, $r = 1$, $\mu_h = 0, 5$ e $\mu_p = 0, 1$.

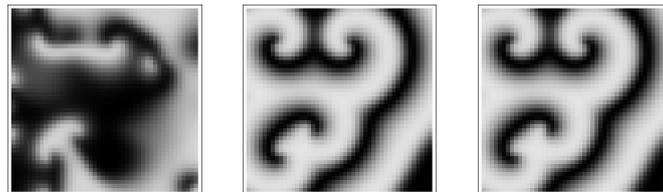


Figura 2.49: Distribuição espacial de herbívoros nas iterações 150, 250 e 500, para $\beta = 3, 4$, $r = 1$, $\mu_h = 0, 5$ e $\mu_p = 0, 1$.

A Figura 2.50 (a) ilustra os resultados para $\beta = 3, 5$ e $r = 1, 5$, localizados na região ω , com $\mu_h = 0, 7$ e $\mu_p = 0, 6$. As populações totais de ambas as espécies oscilam com grandes amplitudes, sobretudo para os predadores. A Figura 2.50 (b) apresenta as variações populacionais de herbívoros e predadores no "patch" (25,25). Nas figuras 2.51 e 2.52 representamos as distribuições espaciais aproximadamente homogêneas para predadores e presas.

Nas figuras 2.53 a 2.55 utilizamos $\beta = 3, 5$ e $r = 1, 5$ e escolhemos $\mu_h = 0, 2$ e $\mu_p = 0, 8$. Para estes valores dos parâmetros é possível observar que as populações totais apresentam oscilações com amplitudes menores (Figura 2.53 (a)). A Figura 2.53 (b) exibe a variação das densidades de presas e predadores no "patch" (25,25). Nas figuras 2.54 e 2.55 temos as distribuições espaciais de predadores e presas.

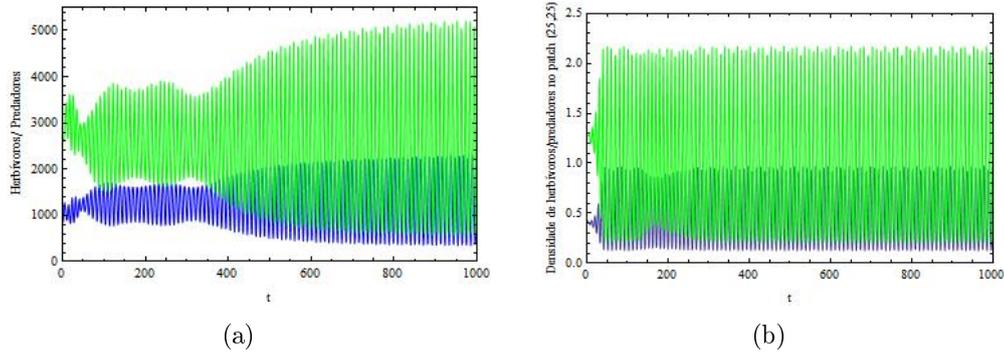


Figura 2.50: (a) Densidade total de herbívoros (azul) e predadores (verde); (b) densidade populacional de herbívoros e predadores no "patch" (25,25) para $\beta = 3, 5$, $r = 1, 5$, $\mu_h = 0, 7$ e $\mu_p = 0, 6$.

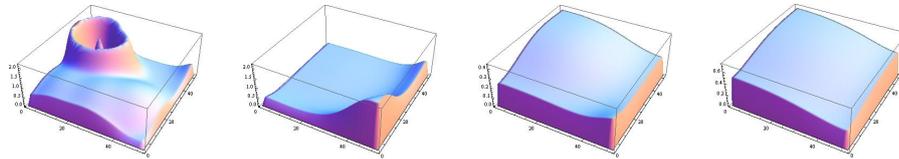


Figura 2.51: Distribuição espacial de predadores nas iterações 150, 500, 750 e 1000, para $\beta = 3, 5$, $r = 1, 5$, $\mu_h = 0, 7$ e $\mu_p = 0, 6$.

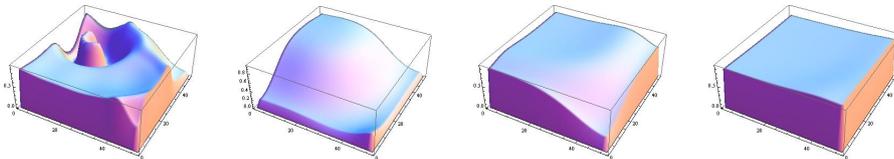


Figura 2.52: Distribuição espacial de herbívoros nas iterações 150, 500, 750 e 1000, para $\beta = 3, 5$, $r = 1, 5$, $\mu_h = 0, 7$ e $\mu_p = 0, 6$.

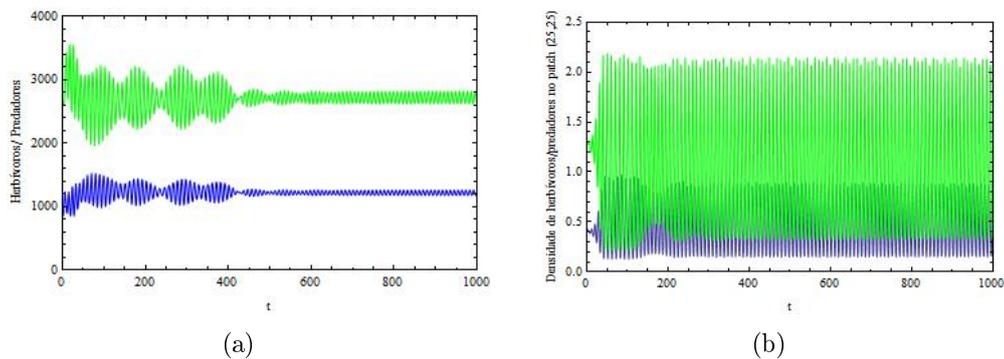


Figura 2.53: (a) Densidade total de herbívoros (azul) e predadores (verde); (b) densidade de herbívoros e predadores no "patch" (25,25) para $\beta = 3, 5$, $r = 1, 5$, $\mu_h = 0, 2$ e $\mu_p = 0, 8$.

Para $\beta = 2, 1$ e $r = 2, 4$, localizados na região τ e $\mu_{hH} = 0, 95$ e $\mu_p = 0, 05$, as densidades totais de presas e predadores tornam-se constantes com o tempo (Figura 2.56 (a)). Comparando este resultado com aquele ilustrado na Figura 2.40, é possível observar que



Figura 2.54: Distribuição espacial de predadores nas iterações 350, 750 e 1000 para $\beta = 3, 5$, $r = 1, 5$, $\mu_h = 0, 2$ e $\mu_p = 0, 8$.

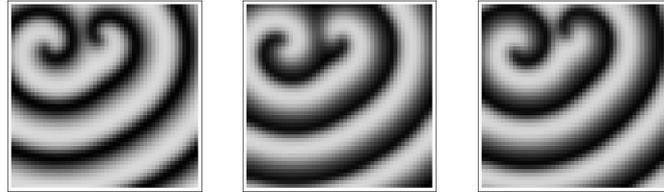


Figura 2.55: Distribuição espacial de herbívoros nas iterações 350, 750 e 1000, para $\beta = 3, 5$, $r = 1, 5$, $\mu_h = 0, 2$ e $\mu_p = 0, 8$.

para esta escolha de parâmetros a inclusão da dispersão ao modelo permite a persistência de ambas as espécies, sobretudo tornando as densidades totais constantes. Quanto à distribuição espacial podemos observar a formação de padrões heterogêneos estáveis (figuras 2.57 e 2.58). Mantendo os valores de $\beta = 2, 1$, $r = 2, 4$, mudamos os valores de $\mu_h = 0, 7$ e $\mu_p = 0, 5$ (Figura 2.56 (b)). Percebemos que para esta escolha dos parâmetros, a dinâmica vital prevalece e predadores vão à extinção, enquanto a população de herbívoros apresenta ciclos de período 2.

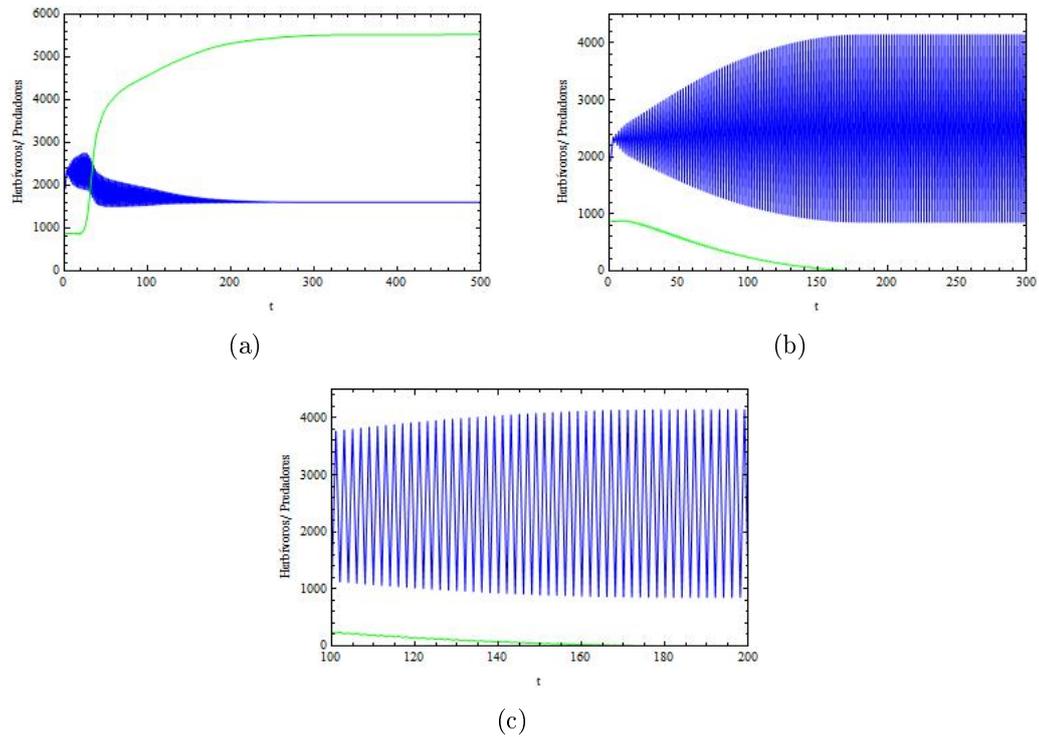


Figura 2.56: População total de herbívoros (azul) e predadores (verde) para $\beta = 2, 1$, $r = 2, 4$ (a) $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$; (b) $\mu_h = 0,7$ e $\mu_p = 0,5$, (c) figura (b) ampliada do tempo 100 a 200.

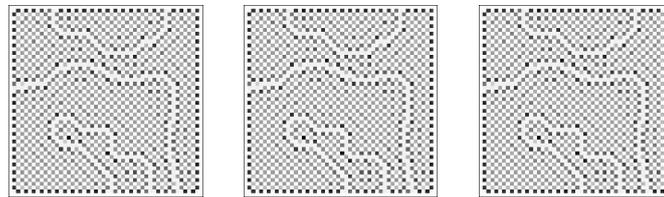


Figura 2.57: Distribuição espacial de predadores nas iterações 498, 499 e 500, para $\beta = 2, 1$, $r = 2, 4$, $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

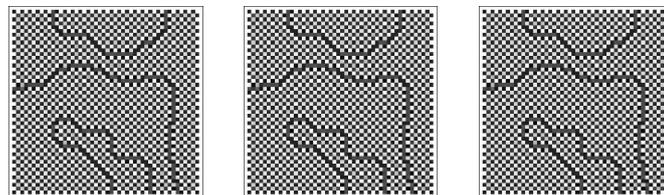


Figura 2.58: Distribuição espacial de herbívoros nas iterações 498, 499 e 500, para $\beta = 2, 1$, $r = 2, 4$, $\mu_h = 0,95$ e $\mu_p = 0,05$.

Capítulo 3

MODELO HERBÍVORO-PREDADOR COM TAXIA QUASE-LOCAL

A sobrevivência de muitos organismos, desde bactérias até mamíferos, depende de sua habilidade em localizar alimento, evitar predadores e atrair parceiros, o que exige o processamento de uma grande variedade de sinais internos e externos (Silveira, 2010).

Em particular em sistemas presa-predador, é comum que as espécies apresentem mecanismos que lhes permitam identificar a presença ou a localização de predadores (presas), seja através de estímulos visuais, auditivos, olfativos, etc., e a partir destas informações orientar sua movimentação.

Motivados em analisar os efeitos da movimentação direcionada, modificamos as equações (2.74) de modo a considerar que os predadores possuem a capacidade de orientar sua movimentação em resposta a estímulos que indicam regiões com maiores concentrações de presas. Analisaremos as mudanças na dinâmica espaço-temporal de presas e predadores quando comparadas ao modelo (2.74)-(2.75), em que ambos dispersavam-se via difusão.

3.1 Modelo Herbívoro-Predador com Taxia

Para a construção da nova regra de movimentação vamos supor que com base em informações recolhidas, os predadores, dispersar-se-ão em $V_{i,j}$ de acordo com a concentração de presas neste conjunto de "patches". Assim, a cada geração, os predadores poderão movimentar-se na direção de um de seus quatro vizinhos mais próximos ou permanecer em sua posição original. Para atualizar a densidade de predadores em (i, j) precisaremos de informações sobre as densidades de presas em sua própria posição e nos sítios de um conjunto de 12 "patches" em torno de (i, j) . Definimos a soma da densidade populacional de herbívoros em (i, j) e em sua vizinhança,

$$m_{i,j}^t = \sum_{(r,s) \in V_{i,j}^*} h_{r,s}^t, \quad (3.1)$$

onde

$$V_{(i,j)}^* = \{(i, j), (i-1, j), (i+1, j), (i, j-1), (i, j+1)\}. \quad (3.2)$$

A fração de predadores que migrará de (i, j) para $(r, s) \in V_{i,j}$ é dada por:

$$f_{r,s}^t = \frac{h_{r,s}^t}{m_{i,j}^t}. \quad (3.3)$$

Com isto, o total de predadores que abandona um "patch" (i, j) , na geração t , e migra para $(r, s) \in V_{i,j}$, depende da densidade de herbívoros nesta posição com relação à quantidade de presas em toda a vizinhança. Se a densidade de presas em (r, s) for baixa (alta) com relação à densidade total da vizinhança, uma fração pequena (grande) de predadores migrará de (i, j) para (r, s) . O total de predadores que sai de (i, j) é dado por:

$$S_{i,j}^t = \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} p_{i,j}^t f_{r,s}^t. \quad (3.4)$$

Analogamente, migrarão para (i, j) , indivíduos provenientes dos sítios $(r, s) \in V_{i,j}$, de modo que o número total de predadores que migrará para (i, j) na etapa t , oriundos de $V_{i,j}$ será:

$$E_{i,j}^t = \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} p_{r,s}^t f_{i,j}^t. \quad (3.5)$$

Desta forma, a densidade de predadores no "patch" (i, j) no tempo t , após a movimentação por taxa é descrita por:

$$p_{i,j}'^t = p_{i,j}^t - \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} p_{i,j}^t f_{r,s}^t + \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} p_{r,s}^t f_{i,j}^t, \quad (3.6)$$

onde $p_{i,j}'^t$ representa a densidade de predadores, no "patch" (i, j) , no tempo t , após a movimentação. Podemos expandir a equação (3.6) da seguinte maneira,

$$p_{i,j}'^t = p_{i,j}^t - \frac{p_{i,j}^t}{m_{i,j}^t} (h_{i+1,j}^t + h_{i-1,j}^t + h_{i,j+1}^t + h_{i,j-1}^t) + h_{i,j}^t \left(\frac{p_{i+1,j}^t}{m_{i+1,j}^t} + \frac{p_{i-1,j}^t}{m_{i-1,j}^t} + \frac{p_{i,j+1}^t}{m_{i,j+1}^t} + \frac{p_{i,j-1}^t}{m_{i,j-1}^t} \right). \quad (3.7)$$

Substituindo (3.1) em (3.7) obtemos:

$$p_{i,j}'^t = p_{i,j}^t - \frac{p_{i,j}^t}{m_{i,j}^t} (m_{i,j}^t - h_{i,j}^t) + h_{i,j}^t \left(\frac{p_{i+1,j}^t}{m_{i+1,j}^t} + \frac{p_{i-1,j}^t}{m_{i-1,j}^t} + \frac{p_{i,j+1}^t}{m_{i,j+1}^t} + \frac{p_{i,j-1}^t}{m_{i,j-1}^t} \right). \quad (3.8)$$

Simplificando (3.8) obtemos:

$$p_{i,j}'^t = h_{i,j}^t \left(\frac{p_{i,j}^t}{m_{i,j}^t} + \frac{p_{i+1,j}^t}{m_{i+1,j}^t} + \frac{p_{i-1,j}^t}{m_{i-1,j}^t} + \frac{p_{i,j+1}^t}{m_{i,j+1}^t} + \frac{p_{i,j-1}^t}{m_{i,j-1}^t} \right). \quad (3.9)$$

Ou ainda,

$$p'_{i,j}{}^t = h_{i,j}{}^t \sum_{(r,s) \in V_{i,j}^*} \frac{p_{r,s}^t}{m_{r,s}^t}. \quad (3.10)$$

Supondo que presas movimentam-se por difusão, as equações que descevem a dispersão dos indivíduos é dada por:

$$\begin{cases} h_{i,j}{}^t = (1 - \mu_h)h_{i,j}{}^t + \frac{\mu_h}{4} \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} h_{r,s}{}^t, \\ p'_{i,j}{}^t = h_{i,j}{}^t \sum_{(r,s) \in V_{i,j}^*} \frac{p_{r,s}^t}{m_{r,s}^t}, \end{cases} \quad (3.11)$$

onde $h_{i,j}{}^t$ representa a densidade de herbívoros no "patch" (i, j) , no tempo t , após a dispersão.

Após o estágio de movimentação, a etapa interação entre as espécies é descrita pelo sistema:

$$\begin{cases} h_{i,j}{}^{t+1} = h_{i,j}{}^t e^{\left[r(1-h_{i,j}{}^t) - \left(\frac{p'_{i,j}{}^t}{1 + \alpha h_{i,j}{}^t} \right) \right]}, \\ p_{i,j}{}^{t+1} = \frac{\beta p'_{i,j}{}^t h_{i,j}{}^t}{1 + \alpha h_{i,j}{}^t}, \end{cases} \quad (3.12)$$

relembremos que $h_{i,j}{}^{t+1}$ e $p_{i,j}{}^{t+1}$ representam as densidades de presas e predadores no "patch" (i, j) no tempo $t + 1$, após ter concluído os estágios de movimentação e interação no tempo t .

Ressaltamos novamente que a simples apresentação das regras de movimentação não elucida o fluxo de taxa que compõe o modelo. Todavia a passagem ao limite contínuo exhibe claramente o fluxo de taxa observado na escala macroscópica.

3.1.1 Limite Contínuo-Equação com Fluxo de Taxia

Na seção anterior consideramos um modelo presa-predador discreto em que a população de predadores movimentava-se por taxa, o qual passaremos agora a tentar representar via Equações Diferenciais Parciais. Isto é, obter um modelo contínuo com fluxo por taxa para a equação de movimentação dos predadores a partir do modelo discreto analisado.

Para tal, consideremos que a população de predadores dispersa-se em um espaço unidimensional discreto com passos constantes de comprimento Δx , supondo Δx suficientemente pequeno. Assumiremos que durante um pequeno intervalo de tempo Δt os predadores podem movimentar-se para um de seus dois vizinhos mais próximos, isto é, para a posição $(x - \Delta x, y)$ e $(x + \Delta x, y)$ com probabilidades correspondentes a $L(x, t)$ e $R(x, t)$. Com,

$$L(x, t) = \frac{H(x - \Delta x, t)}{\bar{m}_{i,j}^t}, \quad (3.13)$$

e

$$R(x, t) = \frac{H(x + \Delta x, t)}{\bar{m}_{i,j}^t} \quad (3.14)$$

onde

$$\bar{m}_{i,j}^t = H(x - \Delta x, t) + H(x, t) + H(x + \Delta x, t). \quad (3.15)$$

Observe que $R(x, t)$ e $L(x, t)$ dependem da posição e podem variar com o tempo.

Baseados nestas hipóteses podemos descrever os processos de entrada e saída de predadores na posição (x) durante o intervalo Δt através da seguinte equação:

$$\begin{aligned} P(x, t + \Delta t) &= R(x - \Delta x, t)P(x - \Delta x, t) + L(x + \Delta x, t)P(x + \Delta x, t) + \\ &+ (1 - R(x, t) - L(x, t))P(x, t). \end{aligned} \quad (3.16)$$

Novamente estamos supondo que não ocorre nada notável no fenômeno em um intervalo de tempo Δt , assim é razoável substituir as funções discretas $P(x, t)$, $H(x, t)$, $R(x, t)$ e $L(x, t)$ por funções contínuas definida $\forall x, t \in \mathbb{R}$, $p(x, t)$, $h(x, t)$, $r(x, t)$ e $l(x, t)$, respectivamente. Estas funções suaves devem satisfazer a equação (3.16):

$$\begin{aligned} p(x, t + \Delta t) &= r(x - \Delta x, t)p(x - \Delta x, t) + l(x + \Delta x, t)p(x + \Delta x, t) + \\ &+ (1 - r(x, t) - l(x, t))p(x, t). \end{aligned} \quad (3.17)$$

Desta forma poderemos expandir $p(x \pm \Delta x, t)$ em séries de Taylor,

$$p(x \pm \Delta x, t) = p(x, t) \pm \frac{\partial p(x, t)}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 p(x, t)}{\partial x^2} (\Delta x)^2 + O[(\Delta x)^3], \quad (3.18)$$

onde o termo $O[(\Delta x)^3]$ representam os termos de ordens maiores ou iguais a $(\Delta x)^3$. Analogamente para $r(x - \Delta x, t)$, $l(x + \Delta x, t)$ e $p(x, t + \Delta t)$. Substituindo as expansões em (3.17) e simplificando alguns termos, mantendo-os até a ordem de $(\Delta x)^2$ e $(\Delta t)^2$, obtemos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial p(x, t)}{\partial t} \Delta t + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 p(x, t)}{\partial t^2} (\Delta t)^2 &\approx -\frac{\partial}{\partial x} [p(x, t)(r(x, t) - l(x, t))] \Delta x + \\ &+ \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} [p(x, t)(r(x, t) + l(x, t))] (\Delta x)^2. \end{aligned} \quad (3.19)$$

Ainda podemos escrever (3.19) da seguinte maneira:

$$\begin{aligned} \frac{\partial p(x, t)}{\partial t} \Delta t &\approx -\frac{1}{2} \frac{\partial^2 p(x, t)}{\partial t^2} (\Delta t)^2 - \frac{\partial}{\partial x} [p(x, t)(r(x, t) - l(x, t))] \Delta x + \\ &+ \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} [p(x, t)(r(x, t) + l(x, t))] (\Delta x)^2. \end{aligned} \quad (3.20)$$

Dividindo a expressão (3.20) por Δt , obtemos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial p(x, t)}{\partial t} &\approx -\frac{1}{2} \frac{\partial^2 p(x, t)}{\partial t^2} (\Delta t) - \frac{\partial}{\partial x} [p(x, t)(r(x, t) - L(x, t))] \frac{\Delta x}{\Delta t} + \\ &+ \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} [p(x, t)(r(x, t) + l(x, t))] \frac{(\Delta x)^2}{\Delta t}. \end{aligned} \quad (3.21)$$

Observemos que,

$$r(x, t) + l(x, t) = \frac{h(x + \Delta x, t) + h(x - \Delta x, t)}{m_{i,j}^t}, \quad (3.22)$$

ou ainda,

$$r(x, t) + l(x, t) = 1 - \frac{h(x, t)}{h(x + \Delta x, t) + h(x, t) + h(x - \Delta x, t)}, \quad (3.23)$$

e,

$$r(x, t) - l(x, t) = \frac{h(x + \Delta x, t) - h(x - \Delta x, t)}{h(x + \Delta x, t) + h(x, t) + h(x - \Delta x, t)}. \quad (3.24)$$

Expandindo os termos $h(x + \Delta x, t)$ e $h(x - \Delta x, t)$ em séries de Taylor, as equações (3.23) e (3.24) tornam-se equivalentes a:

$$r(x, t) + l(x, t) = 1 - \frac{1}{3} \cdot \frac{1}{1 + \frac{h''(x,t)}{3h(x,t)}(\Delta x)^2}, \quad (3.25)$$

e

$$r(x, t) - l(x, t) = \frac{2}{3} \cdot \frac{\frac{h'(x,t)}{h(x,t)} \Delta x}{1 + \frac{h''(x,t)}{3h(x,t)}(\Delta x)^2}, \quad (3.26)$$

onde $h'(x, t) = \frac{\partial h}{\partial x}$ e $h''(x, t) = \frac{\partial^2 h}{\partial x^2}$.

Como $\frac{h''}{3h}(\Delta x)^2 < 1$, o termo $\frac{1}{1 + \frac{h''(x,t)}{3h(x,t)}(\Delta x)^2}$ é a soma de uma série geométrica, ou seja,

$$\frac{1}{1 + \frac{h''(x,t)}{3h(x,t)}(\Delta x)^2} = 1 - \frac{h''(x,t)}{3h(x,t)}(\Delta x)^2 + O(\Delta x)^4. \quad (3.27)$$

Com isto, as expressões (3.25) e (3.26) transformam-se em:

$$r(x, t) + l(x, t) = \frac{2}{3} + \frac{1}{9} \cdot \frac{h''(x,t)}{h(x,t)}(\Delta x)^2, \quad (3.28)$$

$$r(x, t) - l(x, t) = \frac{2}{3} \cdot \frac{h'(x,t)}{h(x,t)} \Delta x - \frac{2}{9} \cdot \frac{h'(x,t)h''(x,t)}{(h(x,t))^2}(\Delta x)^3, \quad (3.29)$$

Finalmente substituindo (3.28) e (3.29) em (3.21), e mantendo os termos até a ordem de $(\Delta x)^2$, temos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial p(x, t)}{\partial t} &\approx \frac{-1}{2} \frac{\partial^2 p(x, t)}{\partial t^2} \Delta t - \frac{2}{3} \frac{(\Delta x)^2}{\Delta t} \frac{\partial}{\partial x} \left[\frac{p(x, t)}{h(x, t)} \frac{\partial h}{\partial x} \right] + \\ &+ \frac{2}{3} \frac{(\Delta x)^2}{\Delta t} \frac{\partial^2 p(x, t)}{\partial x^2}. \end{aligned} \quad (3.30)$$

Supondo $\Delta x \rightarrow 0$ e $\Delta t \rightarrow 0$, definimos

$$\lim_{\Delta x, \Delta t \rightarrow 0} \frac{(\Delta x)^2}{\Delta t} = D. \quad (3.31)$$

Com isto, segue que a equação (3.30) equivale à:

$$\frac{\partial p(x, t)}{\partial t} = \frac{2}{3}D \left[\frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{\partial p(x, t)}{\partial x} - \frac{2}{h(x, t)} \frac{\partial h(x, t)}{\partial x} p(x, t) \right) \right] \quad (3.32)$$

Esta é a equação contínua que descreve o fluxo de taxia.

Apesar de termos estudado um modelo discreto em que o espaço é considerado bidimensional, apenas por simplicidade desenvolvemos as contas admitindo o espaço unidimensional. O caso bidimensional segue de maneira análoga.

3.1.2 Simulações

Motivados por analisar os efeitos da inclusão da movimentação por taxia aos predadores, realizamos simulações para vários valores dos parâmetros. As simulações foram realizadas com o software Mathematica, consideramos um domínio cujas dimensões são 50×50 , e com condições de fronteira reflexivas. A condição inicial corresponde uma perturbação de até 10% no valor do equilíbrio de coexistência em cada sítio do domínio.

Os resultados obtidos apresentam densidades totais das populações que se tornam constantes com o tempo, oscilações periódicas ou aparentemente caóticas. Para valores de r suficientemente grandes, a população de predadores apresentou um crescimento ilimitado. Observamos distribuições espaciais homogêneas, o caos espacial e padrões heterogêneos dinâmicos. As figuras a seguir representam as densidades populacionais totais para distintos valores dos parâmetros, a variação populacional em uma posição e as distribuições espaciais de presas e predadores.

Na Figura 3.1 (a), escolhemos $\beta = 2,6$ e $r = 1,5$, localizados dentro da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência e $\mu_h = 0,5$. As populações totais de presas (azul) e predadores (verde) tornam-se constantes com o tempo. A Figura 3.1 (b) exibe as densidades de presas e predadores no "patch" (25,25). As distribuições espaciais tornam-se homogêneas (Figura 3.2).

A Figura 3.3 (a) exibe as populações totais de presas (azul) e predadores (verde) $\beta = 2,8$, $r = 1,5$, dentro da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência, e $\mu_h = 0,1$. As densidades totais tornam-se constantes e as densidades no "patch" (25,25) oscilam entre dois valores, Figura 3.3 (b). Na distribuição espacial observamos a formação de um quadriculado, onde os "patches" apresentam oscilações populacionais, isto é, variam entre altas e baixas densidades com o tempo, figuras 3.4 e 3.5 .

Escolhendo $\beta = 2,8$, $r = 2$ (dentro da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência) e $\mu_h = 0,1$, as densidades populacionais assumem oscilações de pequenas amplitudes, Figura 3.6 (a). Nas figuras 3.7 e 3.8 exibimos as distribuições espaciais de presas e predadores

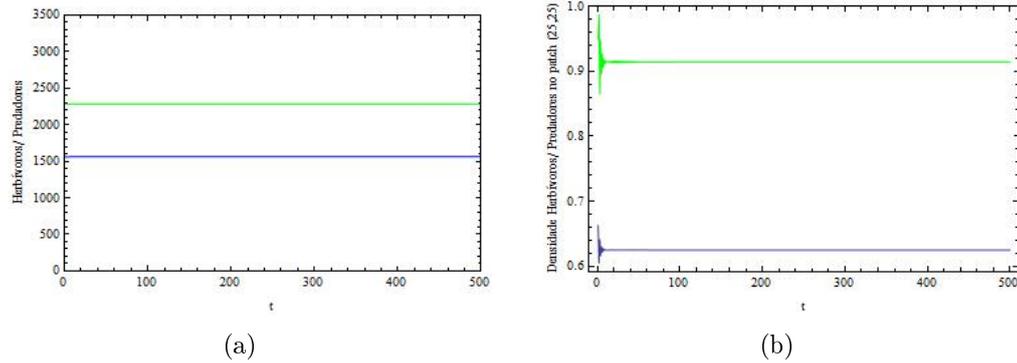


Figura 3.1: (a) Densidade total de herbívoros (azul) e predadores (verde), (b) densidade populacional de herbívoros e predadores no "patch" (25,25), para $\beta = 2,6$, $r = 1,5$ e $\mu_h = 0,5$.

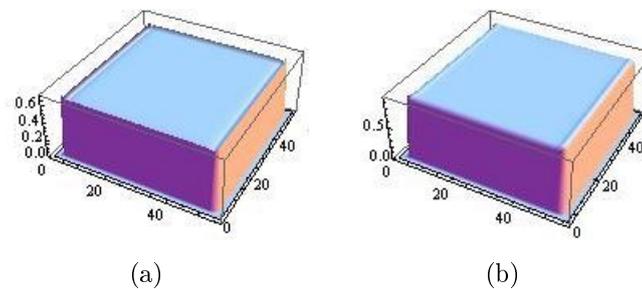


Figura 3.2: Distribuição espacial de herbívoros (a) e predadores (b) na iteração 500 para $\beta = 2,6$, $r = 1,5$ e $\mu_h = 0,5$.

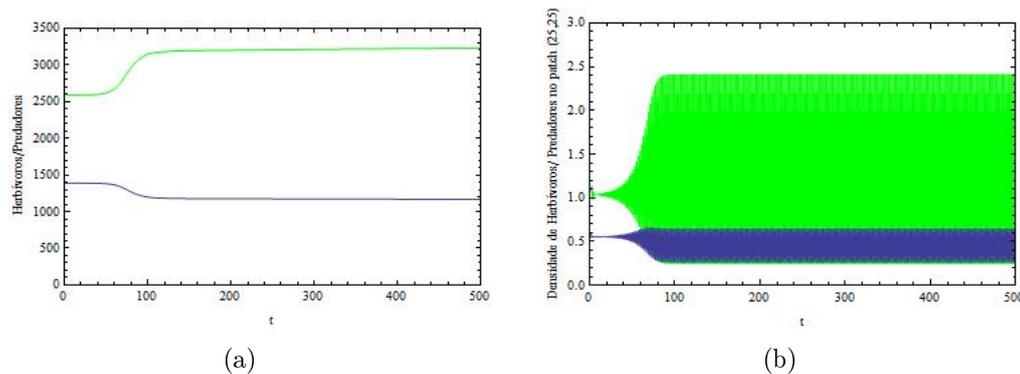


Figura 3.3: (a) Densidade total de herbívoros (azul) e predadores (verde) (b) densidade populacional de herbívoros e predadores no "patch" (25,25), para $\beta = 2,8$, $r = 1,5$ e $\mu_h = 0,1$.

para $\beta = 2,8$, $r = 2$ e $\mu_h = 0,1$. Mantendo $\beta = 2,8$ e $r = 2$, com $\mu_h = 0,5$, a população de presas oscila em um ciclo de período 2 enquanto predadores exibem um crescimento "explorativo" (Figura 3.9). As figuras 3.10 e 3.11 exibem as respectivas distribuições populacionais para herbívoros e predadores.

Na Figura 3.12 (a) escolhemos $\beta = 3,3$ e $r = 1$ (localizados fora da região de estabili-

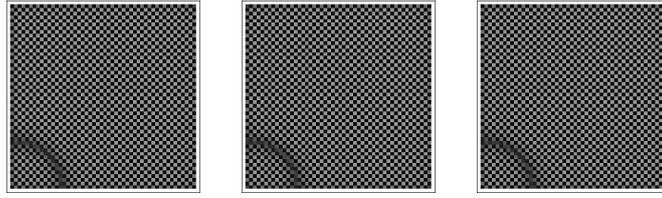


Figura 3.4: Distribuição espacial de herbívoros nas iterações 998, 999 e 1000 para $\beta = 2, 8$, $r = 1, 5$ e $\mu_h = 0, 1$.

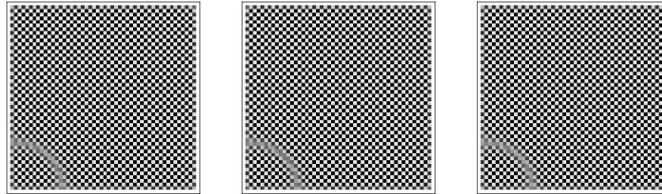
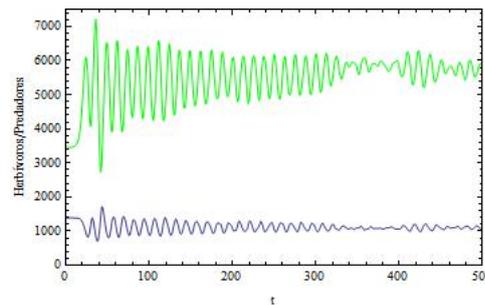


Figura 3.5: Distribuição espacial de predadores nas iterações 998, 999 e 1000 para $\beta = 2, 8$, $r = 1, 5$ e $\mu_h = 0, 1$.



(a)

Figura 3.6: Densidade total de herbívoros (azul) e predadores (verde) para $\beta = 2, 8$, $r = 2$ e $\mu_h = 0, 1$.

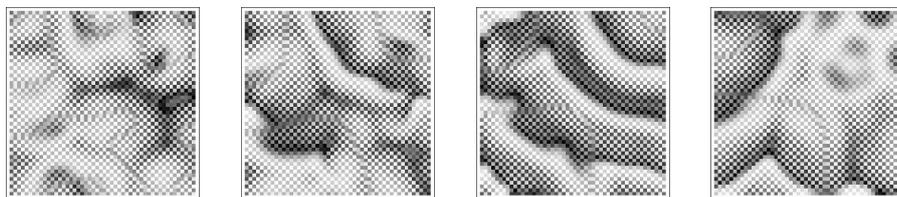


Figura 3.7: Distribuição espacial de herbívoros nas iterações 100, 250, 750 e 1000 para $\beta = 2, 8$, $r = 2$ e $\mu_h = 0, 1$.

dade dos parâmetros) e $\mu_h = 0, 2$. As populações totais de presas (azul) e predadores (verde) oscilam com grandes amplitudes, bem como as variações populacionais no "patch" (25,25) (Figura 3.12 (b)). Na distribuição espacial não há um padrão claro formado (figuras 3.13 e 3.14).

Na Figura 3.15 fixamos $\beta = 3, 5$ e $r = 1, 5$, localizados fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência, e $\mu_h = 0, 5$. A população total de herbívoros oscila entre

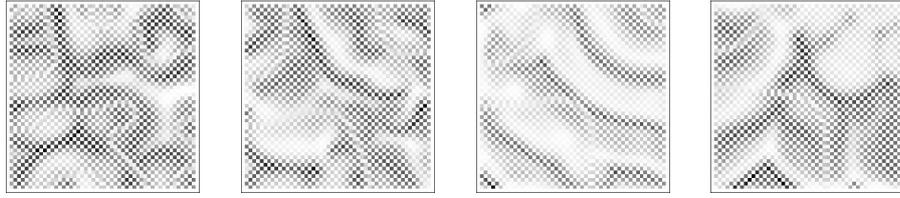


Figura 3.8: Distribuição espacial de predadores nas iterações 100, 250, 750 e 1000 para $\beta = 2,8$, $r = 2$ e $\mu_h = 0,1$.

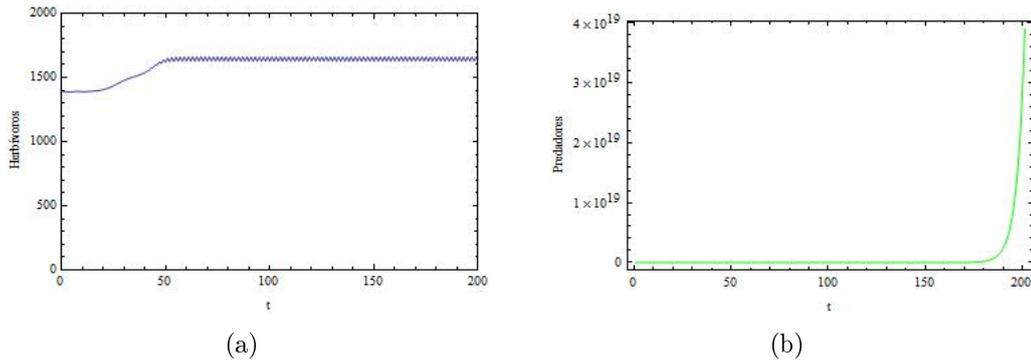


Figura 3.9: Densidade total de herbívoros (azul) e predadores (verde) para $\beta = 2,8$, $r = 2$ e $\mu_h = 0,5$.

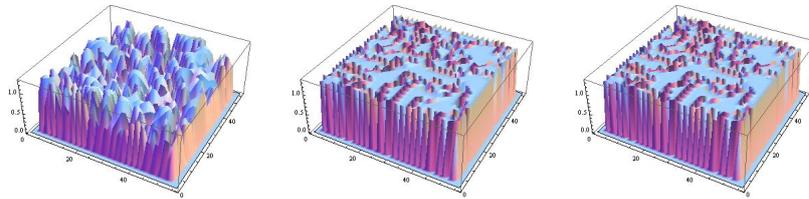


Figura 3.10: Distribuição espacial de herbívoros nas iterações 30, 50 e 100 para $\beta = 2,8$, $r = 2$ e $\mu_h = 0,5$.

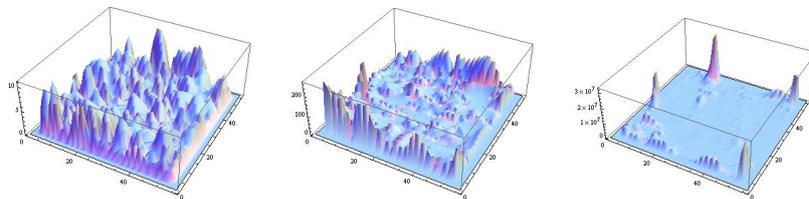


Figura 3.11: Distribuição espacial de predadores nas iterações 30, 50 e 100 para $\beta = 2,8$, $r = 2$ e $\mu_h = 0,5$.

dois valores, enquanto a população de predadores crescem de maneira ilimitada. O que também podemos observar na Figura 3.16, que apresenta a variação populacional de presas e predadores no "patch" (25,25). Resultados como este foram observados com muita frequência durante as simulações realizadas, para valores dos parâmetros dentro e fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência e com valores r suficientemente grandes.

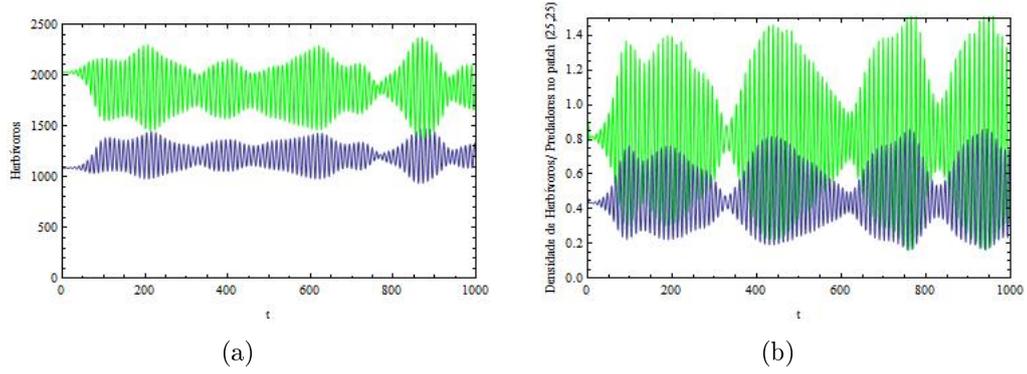


Figura 3.12: (a) Densidade total de herbívoros (azul) e predadores (verde), (b) densidade populacional de herbívoros e predadores no "patch" (25,25), para $\beta = 3,3$, $r = 1$ e $\mu_h = 0,2$.



Figura 3.13: Distribuição espacial de herbívoros nas iterações 150, 200 e 250 para $\beta = 3,3$, $r = 1$ e $\mu_h = 0,2$.

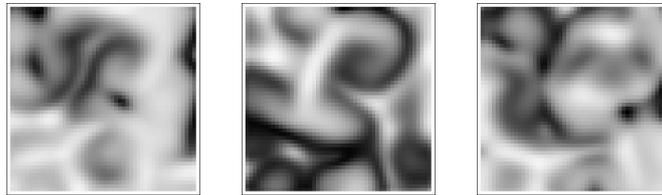


Figura 3.14: Distribuição espacial de predadores nas iterações 150, 200 e 250 para $\beta = 3,3$, $r = 1$ e $\mu_h = 0,2$.

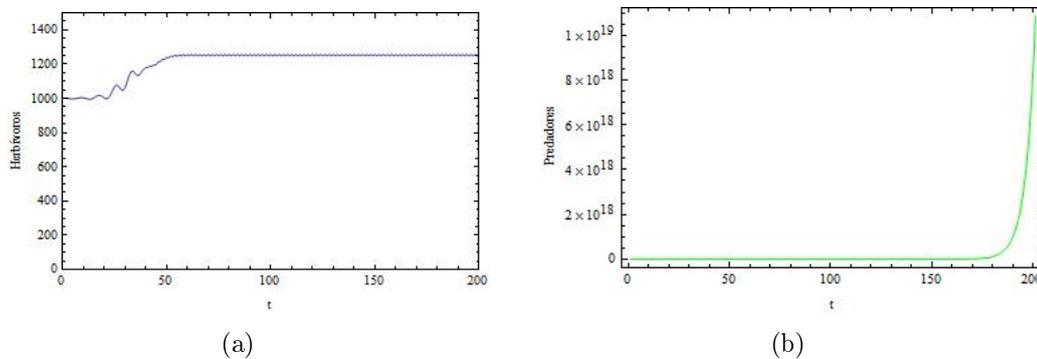


Figura 3.15: Densidade total de (a) herbívoros e (b) predadores para $\beta = 3,5$, $r = 1,5$ e $\mu_h = 0,5$

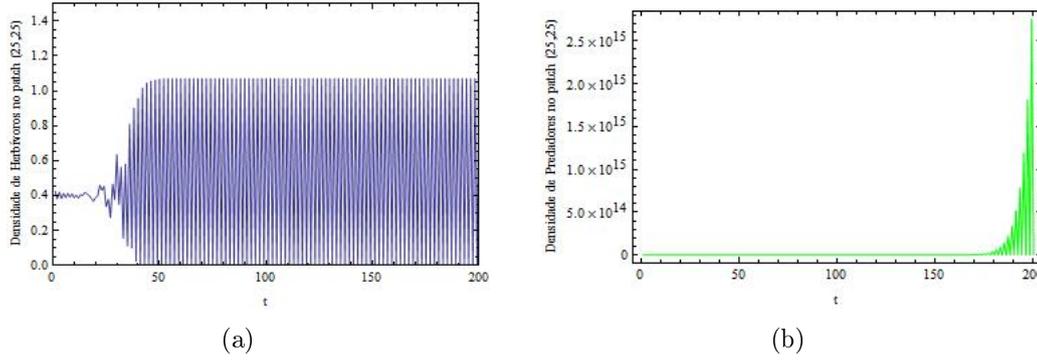


Figura 3.16: Densidade populacional no "patch" (25,25) de (a) herbívoros (b) predadores para $\beta = 3,5$, $r = 1,5$ e $\mu_h = 0,5$.

3.2 Movimentação Limitada para Presas e Taxia Quase-local para Predadores

Muitos indivíduos apresentam movimentação limitada a uma escala de distância relativamente pequena, que chamamos de movimentação local. Assim, dependendo do tamanho do sítio, podemos desprezar os efeitos da movimentação, assumindo que os indivíduos não se deslocam para sítios vizinhos. Desta forma, em alguns casos é apropriado supor que o coeficiente de difusão das presas é nulo. Isto é, considerarmos que a movimentação ocorre apenas dentro do próprio sítio, de modo que $\mu_h = 0$. Assim, a equação que descreve a etapa de dispersão de presas será representada por:

$$h'_{i,j} = h_{i,j}^t, \quad (3.33)$$

onde $h'_{i,j}$ representa a densidade de indivíduos no sítio (i, j) após a movimentação na geração t . Isto é, consideramos que as presas presentes em um "patch" (i, j) permanecerão na mesma posição.

Assim, as equações que descrevem os processos de dispersão e interação são:

Estágio de dispersão:

$$\begin{cases} h'_{i,j} = h_{i,j}^t, \\ p'_{i,j} = h_{i,j}^t \sum_{(r,s) \in V_{i,j}^*} \frac{p_{r,s}^t}{m_{r,s}^t}. \end{cases} \quad (3.34)$$

Estágio de interação:

$$\begin{cases} h_{i,j}^{t+1} = h_{i,j}^t e^{\left[r(1-h_{i,j}^t) - \left(\frac{p'_{i,j}}{1 + \alpha h_{i,j}^t} \right) \right]}, \\ p_{i,j}^{t+1} = \frac{\beta p'_{i,j} h_{i,j}^t}{1 + \alpha h_{i,j}^t}. \end{cases} \quad (3.35)$$

3.2.1 Simulações

As simulações foram realizadas no software Mathematica. As dimensões do domínio são 50×50 , as condições de fronteira são reflexivas e as distribuições iniciais das populações de presas e predadores correspondem a uma perturbação de até 10% no valor do correspondente equilíbrio de coexistência em cada sítio do domínio. As figuras apresentadas a seguir ilustram alguns dos resultados observados.

A Figura 3.17 (a) ilustra a densidade populacional de presas e predadores considerando $\beta = 2,5$ e $r = 1,5$, localizados dentro da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência. As densidades totais tornam-se constantes com o tempo. Uma análise da variação populacional de ambas as espécies no "patch" (25,25) pode ser acompanhada na Figura 3.17 (b), presas e predadores oscilam entre dois valores. A distribuição espacial é representada nas figuras 3.18 e 3.19 onde observamos que os "patches" exibem oscilações nas densidades, variando entre altas e baixas densidades para cada tempo. Para valores menores de r o que observamos são densidades totais que se tornam constantes e padrões homogêneos na distribuição espacial de ambas as espécies.

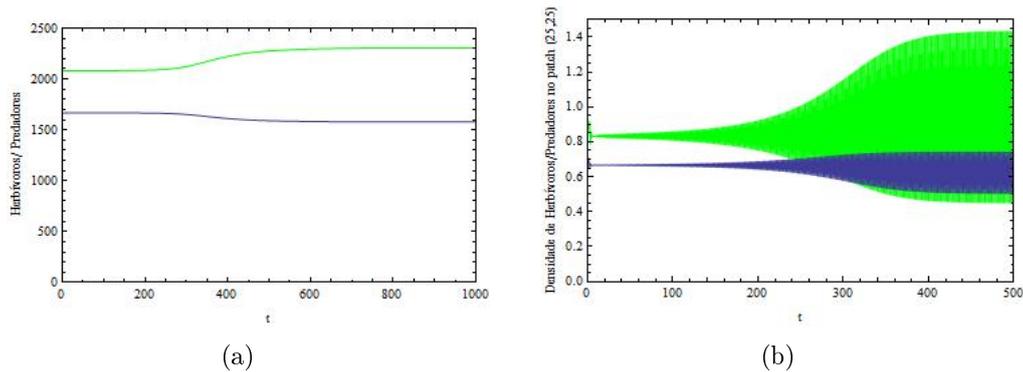


Figura 3.17: (a) Densidade total de herbívoros (azul) e predadores (verde), (b) densidade populacional de herbívoros e predadores no "patch" (25,25) para $\beta = 2,5$ e $r = 1,5$.

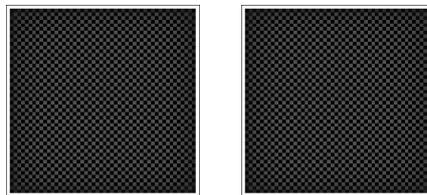


Figura 3.18: Distribuição espacial herbívoros nas iterações 999 e 1000 para $\beta = 2,5$ e $r = 1,5$.

Na Figura 3.20 (a) observamos oscilações com pequenas amplitudes nas densidades populacionais de presa e predadores, para $\beta = 3,1$ e $r = 0,5$, localizados na região ω . A Figura 3.20 (b) temos a variação das densidades de presas e predadores no "patch" (25,25). As distribuições espaciais apresentam padrões heterogêneos dinâmicos, figuras 3.21 e 3.22. A Figura 3.23 (a) exhibe as densidades de presas e predadores para $\beta = 2,1$ e $r = 2,4$,

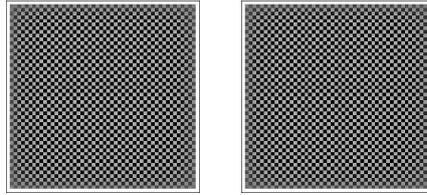


Figura 3.19: Distribuição espacial predadores nas iterações 999 e 1000 para $\beta = 2,5$ e $r = 1,5$.

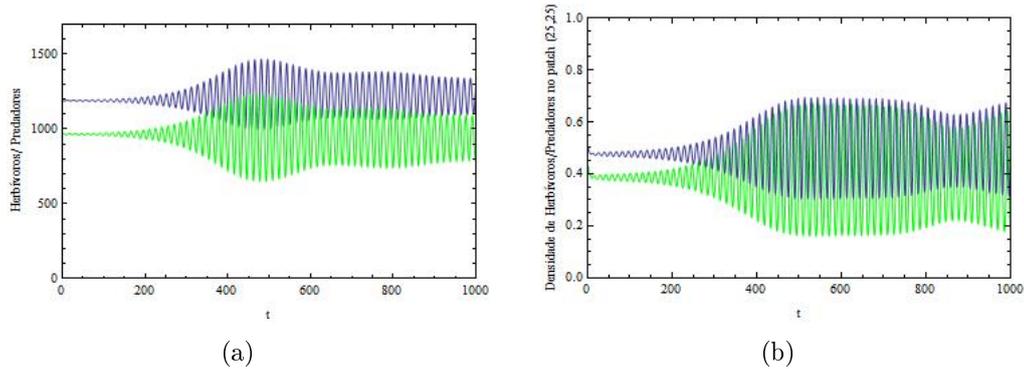


Figura 3.20: (a) Densidade total de herbívoros e predadores, (b) densidade populacional de herbívoros e predadores no "patch" $(25,25)$, para $\beta = 3,1$ e $r = 0,5$.

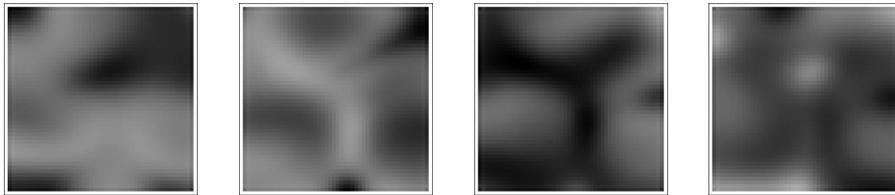


Figura 3.21: Distribuição espacial herbívoros nas iterações 500, 750, 850 e 1000 para $\beta = 3,1$ e $r = 0,5$.

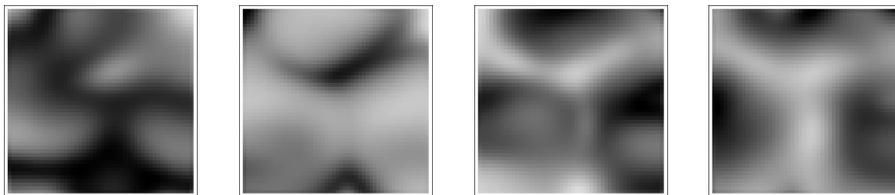


Figura 3.22: Distribuição espacial predadores nas iterações 500, 750, 850 e 1000 para $\beta = 3,1$ e $r = 0,5$.

localizados na região τ . As soluções oscilam aperiodicamente. A variação populacional de presas e predadores no "patch" $(25,25)$ apresenta-se também aparentemente caótica, (Figura 3.23 (b)). Na distribuição espacial o caos prevalece, (figuras 3.24 e 3.25). Este resultado pode ser comparado com o da Figura 2.40, em que os predadores vão à extinção. Permitindo-nos concluir que a inclusão da movimentação pode permitir a coexistência das espécies.

Na Figura 3.26 (a) apresentamos as densidades populacionais de presas e predadores

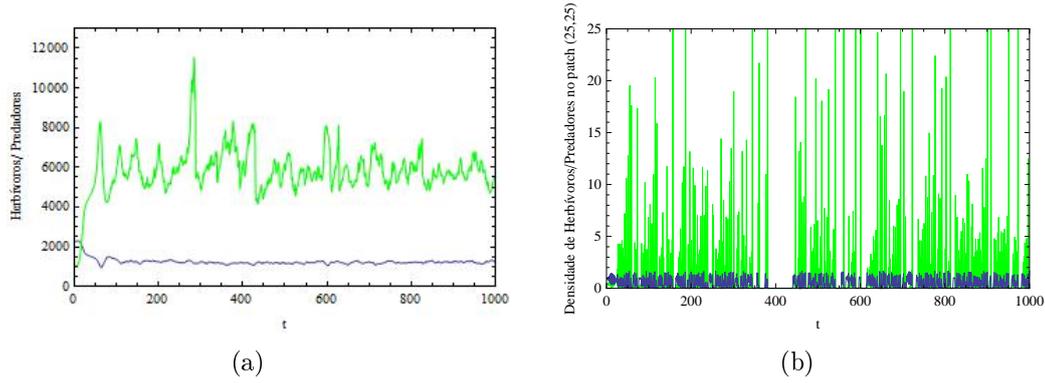


Figura 3.23: (a) Densidade total de herbívoros (azul) e predadores (verde) (b) densidade populacional de herbívoros e predadores no "patch" $(25,25)$, para $\beta = 2,1$ e $r = 2,4$.

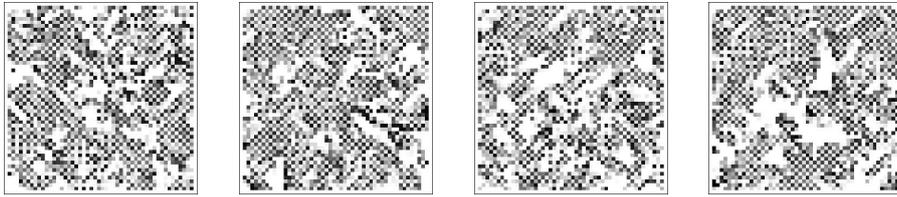


Figura 3.24: Distribuição espacial de herbívoros nas iterações 750, 800, 850 e 950 para $\beta = 2,1$ e $r = 2,4$.

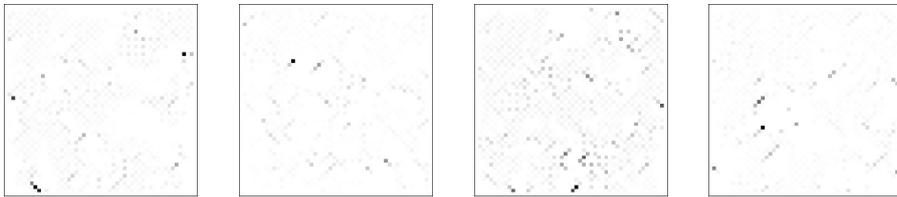


Figura 3.25: Distribuição espacial de predadores nas iterações 750, 800, 850 e 950 para $\beta = 2,1$ e $r = 2,4$.

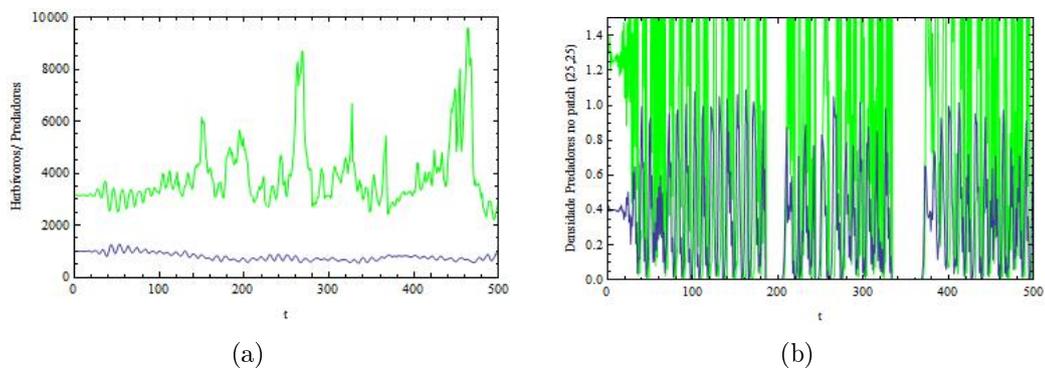


Figura 3.26: (a) Densidade total de herbívoros (azul) e predadores (verde), (b) densidade populacional de herbívoros e predadores no "patch" $(25,25)$, para $\beta = 3,5$ e $r = 1,5$.

para $\beta = 3,5$ e $r = 1,5$ (localizados na região ω). As populações totais oscilam de maneira

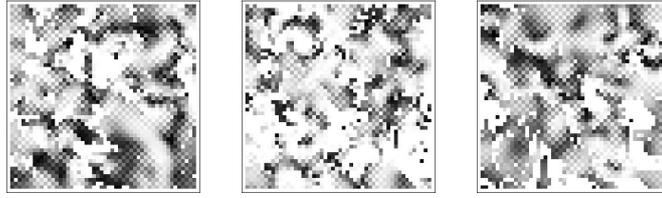


Figura 3.27: Distribuição espacial herbívoros nas iterações 400, 450 e 500 para $\beta = 3,5$ e $r = 1,5$.



Figura 3.28: Distribuição espacial predadores nas iterações 400, 450 e 500 para $\beta = 3,5$ e $r = 1,5$.

aparentemente caótica. A Figura 3.26 (b) exibe as densidades de presas e predadores que oscilam aperiódicamente no "patch" $(25,25)$, em particular predadores apresentam vários picos. Não há organização na distribuição espacial das populações. As regiões mais claras do domínio observadas nos painéis das figuras 3.27 e 3.28 representam áreas com extinção local das espécies, que se regeneram e repovoam estas regiões com o tempo. Destacamos que este resultado obtido corresponde aos mesmos valores dos parâmetros utilizados nas simulações na Figura 3.15, em que predadores crescem ilimitadamente, devido à inclusão da difusão à movimentação das presas.

3.3 Difusão x Taxia

Motivados em comparar os resultados obtidos quando consideramos que a população de predadores se movimenta por difusão e quando se movimenta por taxia, realizamos algumas simulações variando os parâmetros da dinâmica de reação e os parâmetros da difusão.

Observamos que quando consideramos a difusão para ambas as espécies, para determinadas escolhas dos parâmetros, as densidades populacionais de presas e predadores apresentam oscilações com amplitudes maiores comparadas aos resultados obtidos quando os predadores se moviam por taxia. Em geral, o modelo com difusão exibe densidades populacionais que oscilam, sejam com grandes ou pequenas amplitudes para valores dos parâmetros na região ω e densidades constantes para escolhas dos parâmetros em ϕ . Por outro lado, o modelo com difusão-taxia apresenta casos com crescimento exponencial para predadores e oscilações periódicas para presas. As distribuições espaciais das espécies no modelo de difusão apresentam padrões mais "organizados" do que o modelo difusão-taxia. Também não foi encontrado caos espacial nas simulações do modelo com difusão e para muitas escolhas dos parâmetros da dispersão, observamos distribuições espaciais "aproximadamente" homogê-

neas. No modelo difusão-taxia, constatamos a formação de padrões heterogêneos dinâmicos em muitas das simulações realizadas.

Os resultados são sensíveis às escolhas dos parâmetros, apresentam uma forte dependência de suas combinações, quer seja da dinâmica ou da dispersão. Alguns dos resultados estão expostos nas figuras abaixo.

Nas figuras 3.29 e 3.30 escolhemos $\beta = 2,5$ e $r = 2$, dentro da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência. Como coeficientes difusivos escolhemos $\mu_h = 0,5$ e $\mu_p = 0,9$. A Figura 3.29 exhibe as densidades totais de presas para os modelos com: (a) difusão e (b) difusão-taxia, enquanto a Figura 3.30 apresenta as densidades totais de predadores para os modelos de: (a) difusão e (b) difusão-taxia. Podemos observar que, no modelo com difusão, as densidades de ambas as espécies tornam-se constantes, isto é, as soluções atingem o equilíbrio de coexistência. No modelo difusão-taxia, as presas oscilam entre dois valores muito próximos e predadores crescem ilimitadamente. Para valores menores do parâmetro r , ainda dentro da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência, as soluções de ambos os modelos atingem o equilíbrio (de coexistência).

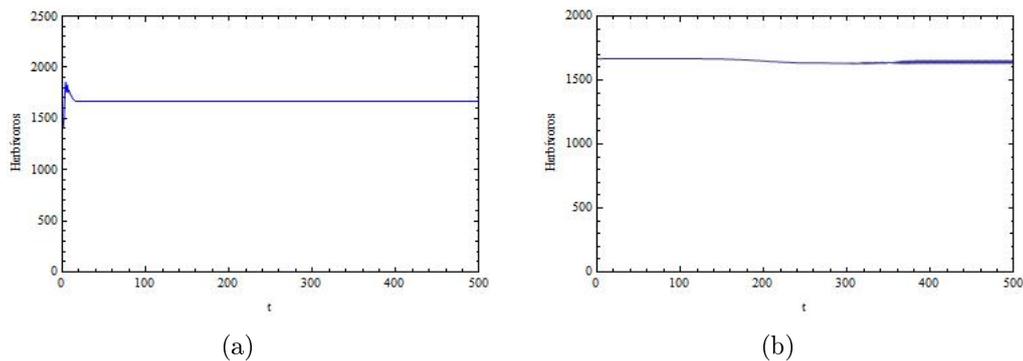


Figura 3.29: Densidade total de presas para os modelos com: (a) difusão e (b) difusão-taxia para $\beta = 2,5$, $r = 2$, $\mu_h = 0,5$ e $\mu_p = 0,9$.

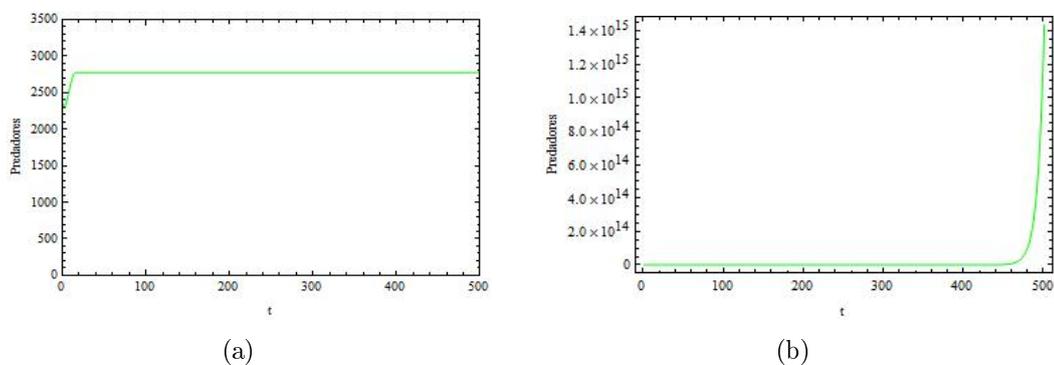


Figura 3.30: Densidade total de predadores para os modelos com (a) difusão e (b) difusão-taxia para $\beta = 2,5$, $r = 2$, $\mu_h = 0,5$ e $\mu_p = 0,9$.

Nas figuras 3.31 e 3.32 representamos as densidades totais de presas e predadores,

respectivamente. Neste caso escolhemos $\beta = 3,3$ e $r = 1$ (localizados fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência) e $\mu_h = 0,5$ e $\mu_p = 0,1$. A Figura 3.31 apresenta as populações totais de presas para os modelos com difusão (a) e com difusão-taxia (b). Analogamente, a Figura 3.32 exibe as densidades totais de predadores para os modelos com difusão (a) e com difusão-taxia (b). Em ambos os casos as soluções exibem oscilações, todavia, o modelo com difusão apresenta oscilações mais regulares comparadas ao modelo difusão-taxia.

Os gráficos das figuras 3.33 e 3.34 apresentam as distribuições espaciais de presas e predadores, respectivamente, para o modelo com difusão. Observamos que comparando os dois modelos, os padrões espaciais apresentados nas figuras 3.33 e 3.34 apresentam uma "maior" organização estrutural. Os gráficos das figuras 3.35 e 3.36 correspondem às distribuições espaciais de presas e predadores, respectivamente, para o modelo de difusão-taxia onde pode-se verificar a formação de padrões heterogêneos dinâmicos.

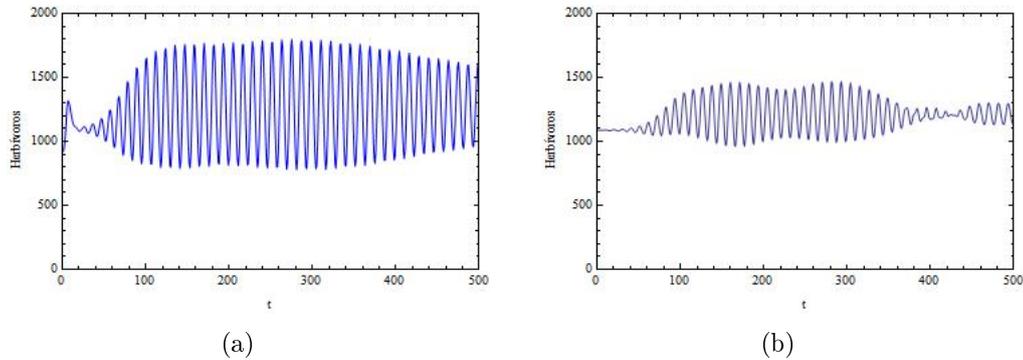


Figura 3.31: Densidade total de presas para os modelos com: (a) difusão e (b) difusão-taxia para $\beta = 3,3$, $r = 1$, $\mu_h = 0,5$ e $\mu_p = 0,1$.

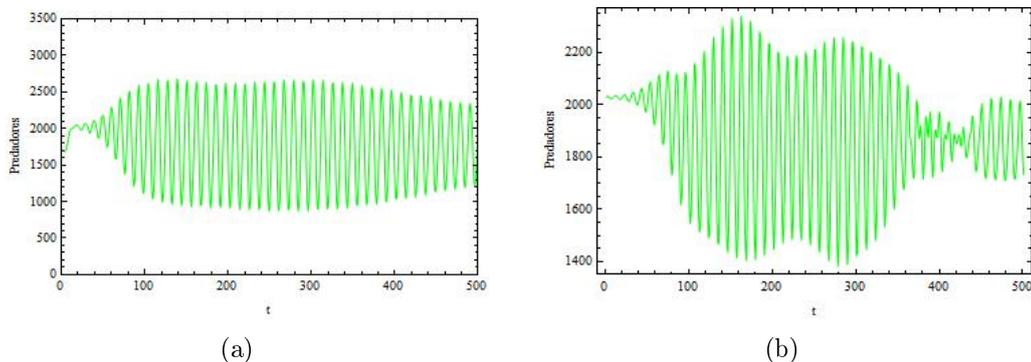


Figura 3.32: Densidade total de predadores para os modelos com: (a) difusão e (b) difusão-taxia para $\beta = 3,3$, $r = 1$, $\mu_h = 0,5$ e $\mu_p = 0,1$.

Escolhendo $\beta = 3,4$ e $r = 1$; localizados na região ω , e $\mu_h = 0,4$ e $\mu_p = 0,2$. A população total de presas e predadores para o modelo com movimentação apenas por difusão (figuras 3.37 (a) e 3.38 (a)) apresentam oscilações com amplitudes menores e mais regulares

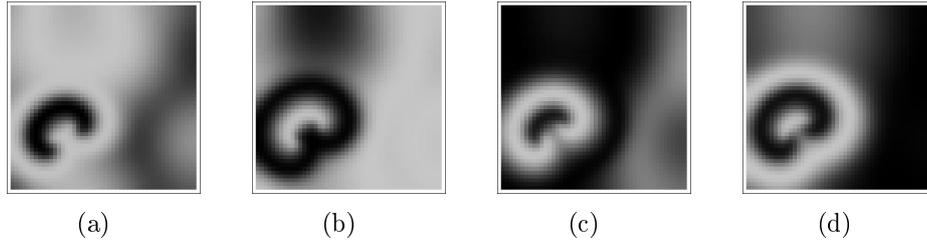


Figura 3.33: Distribuições espaciais para presas nas iterações 350, 400, 450 e 500, para $\beta = 3,3$, $r = 1$, $\mu_h = 0,5$ e $\mu_p = 0,1$.

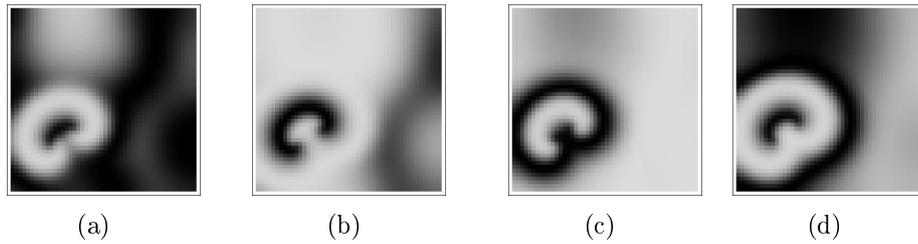


Figura 3.34: Distribuições espaciais para predadores nas iterações 350, 400, 450 e 500, para $\beta = 3,3$, $r = 1$, $\mu_h = 0,5$ e $\mu_p = 0,1$.

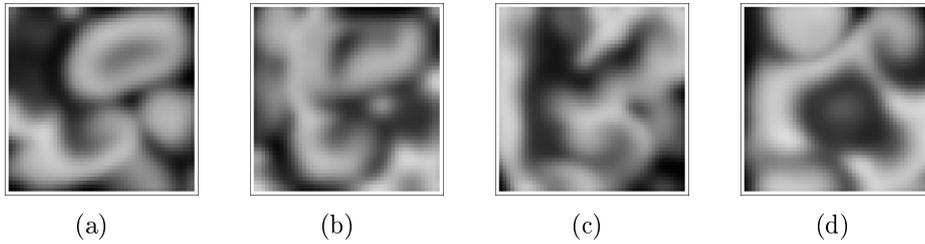


Figura 3.35: Distribuições espaciais para presas nas iterações 350, 400, 450 e 500, para $\beta = 3,3$; $r = 1$; $\mu_h = 0,5$.

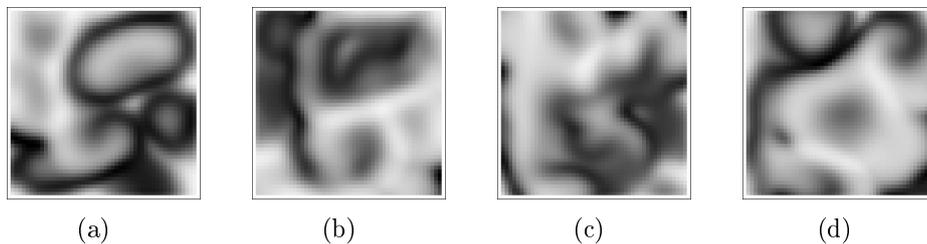


Figura 3.36: Distribuições espaciais para predadores nas iterações 350, 400, 450 e 500, para $\beta = 3,3$, $r = 1$ e $\mu_h = 0,5$.

comparado ao modelo difusão-taxia (figuras 3.37 (b) e 3.38 (b)). Observamos a formação de ondas espirais na distribuição espacial de presas e predadores com movimentação por difusão (figuras 3.39 e 3.40). O modelo difusão-taxia, por sua vez, apresenta padrões heterogêneos dinâmicos (figuras 3.41 e 3.42).

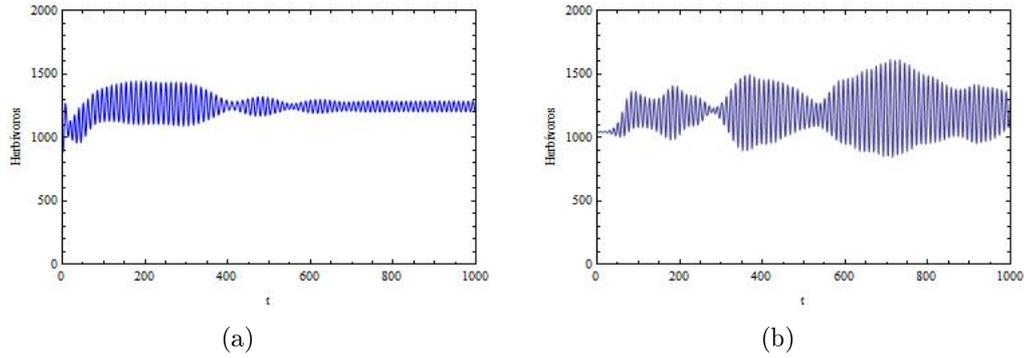


Figura 3.37: Densidade total de presas para os modelos com: (a) difusão e (b) difusão-taxia para $\beta = 3,4$, $r = 1$, $\mu_h = 0,4$ e $\mu_p = 0,2$.

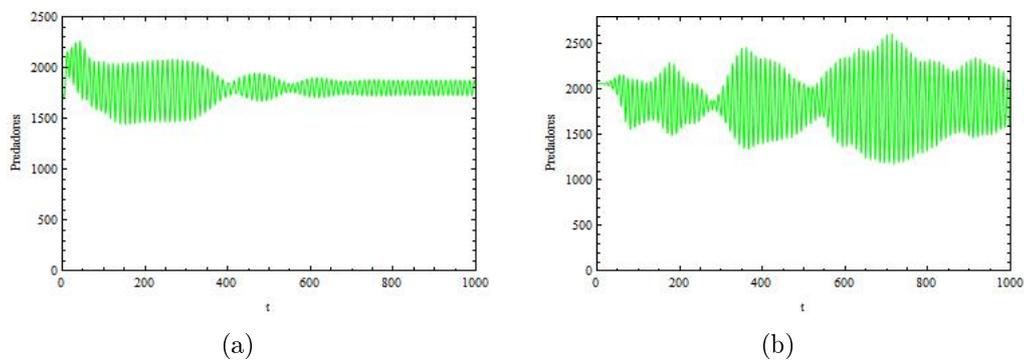


Figura 3.38: Densidade total de predadores para os modelos com: (a) difusão e (b) difusão-taxia para $\beta = 3,4$, $r = 1$, $\mu_h = 0,4$ e $\mu_p = 0,2$.

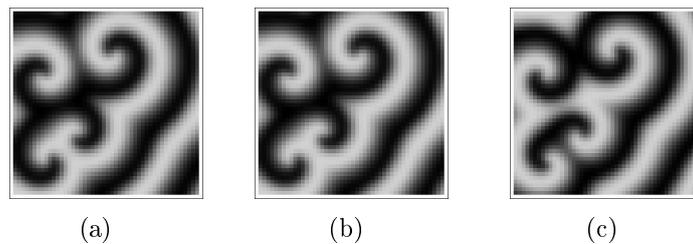


Figura 3.39: Distribuições espaciais de presas nas iterações 750, 900 e 1000, para $\beta = 3,4$, $r = 1$, $\mu_h = 0,4$ e $\mu_p = 0,2$.

Nas figuras 3.43 e 3.44, escolhemos $\beta = 3,5$ e $r = 1,5$, fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência, e como coeficientes difusivos $\mu_h = 0,5$ e $\mu_p = 0,5$. Para esta escolha dos parâmetros o modelo com difusão apresenta oscilações aproximadamente regulares com pequenas amplitudes. As figuras 3.43 (a) e 3.44 (a) ilustram as populações totais de presas e predadores, respectivamente. No modelo difusão-taxia a população total de presas oscila em um ciclo de período 2, enquanto predadores exibem crescimento ilimitado (figuras 3.43 (b) e 3.44 (b)).

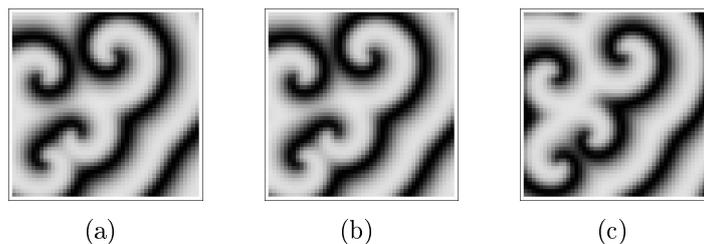


Figura 3.40: Distribuições espaciais de predadores nas iterações 750, 900 e 1000, para $\beta = 3,4$, $r = 1$ e $\mu_h = 0,4$.

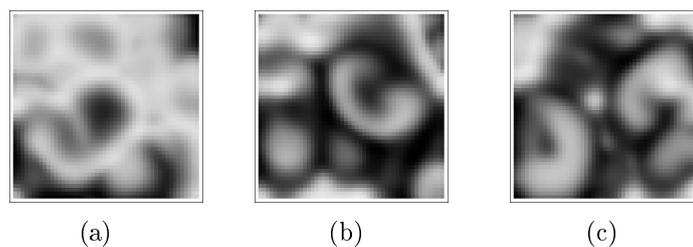


Figura 3.41: Distribuições espaciais de presas nas iterações 750, 900 e 1000, para $\beta = 3,4$, $r = 1$ e $\mu_h = 0,4$.

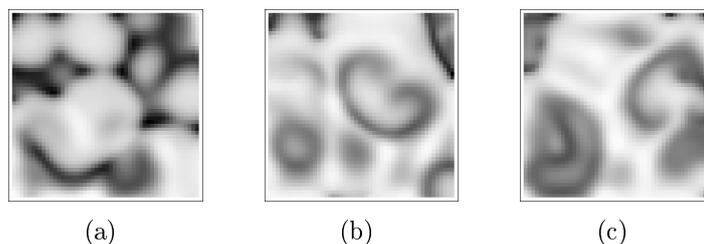


Figura 3.42: Distribuições espaciais de predadores nas iterações 750, 900 e 1000, para $\beta = 3,4$, $r = 1$ e $\mu_h = 0,4$.

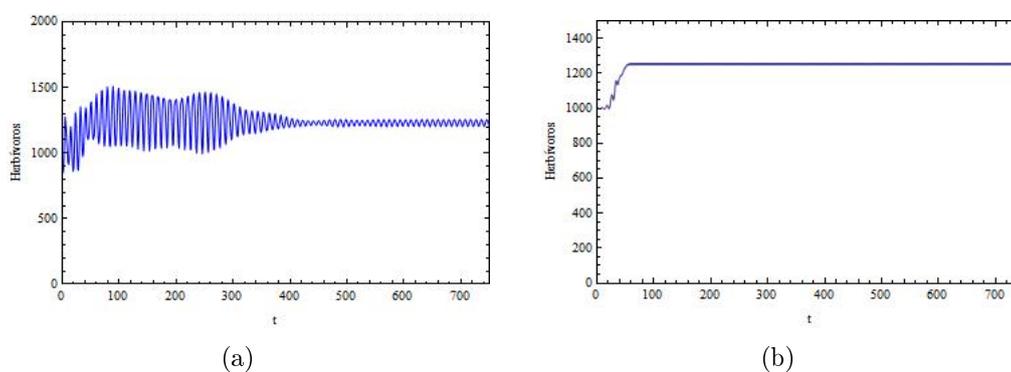


Figura 3.43: Densidade total de presas para os modelos com: (a) difusão e (b) difusão-taxia para $\beta = 3,5$, $r = 1,5$, $\mu_h = 0,5$ e $\mu_p = 0,5$.

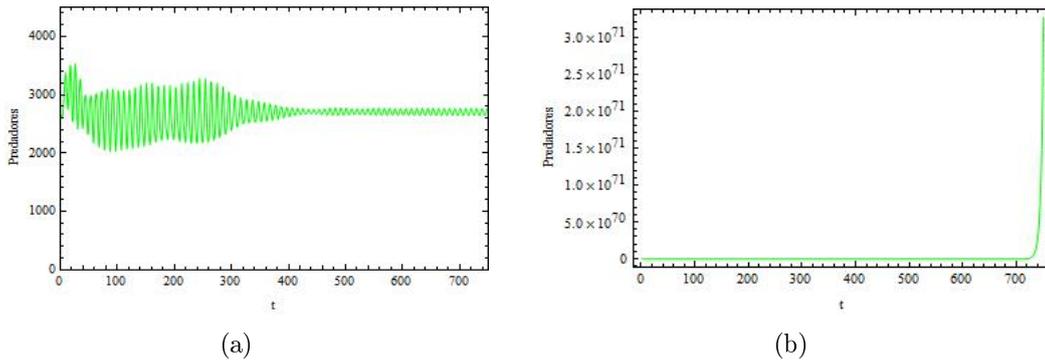


Figura 3.44: (a) Densidade total de predadores para os modelos com: (a) difusão e (b) difusão-taxia para $\beta = 3, 5$, $r = 1.5$, $\mu_h = 0, 5$ e $\mu_p = 0, 5$.

3.4 Crescimento Ilimitado de Predadores

Diante dos resultados obtidos em que observamos que predadores exibem um crescimento ilimitado, passamos a considerar novas escolhas para a distribuição inicial da população de predadores a fim de investigar possíveis mudanças na sua evolução temporal. Assumimos, então, predadores inicialmente distribuídos :

- (i) em uma coluna;
- (ii) em um ponto.

Em ambos os casos o valor inicial corresponde a uma perturbação de até 10% do valor do equilíbrio de coexistência. A distribuição inicial de presas permanece sobre todo o domínio com valor correspondente a uma perturbação de até 10% do valor do equilíbrio de coexistência.

As simulações apontam que o crescimento ilimitado continua a ocorrer, mesmo quando os predadores estão distribuídos sobre um "patch" do domínio. As figuras abaixo apresentam as distribuições iniciais de predadores e a evolução temporal de presas (azul) e predadores (verde). Na Figura 3.45 ilustramos a distribuição inicial de predadores na coluna 25 para $\beta = 2, 5$ e $r = 2$, localizados dentro da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência.

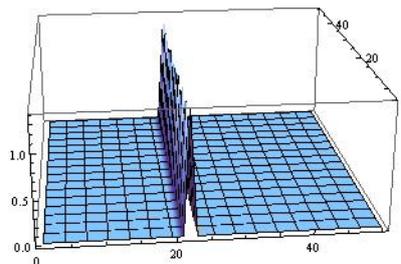


Figura 3.45: Distribuição inicial de predadores na coluna 25 para $\beta = 2, 5$ e $r = 2$.

As figuras 3.46 (a) e 3.46 (b) exibem a evolução temporal de predadores e presas, respectivamente. Novamente predadores apresentam um comportamento ilimitado em seu

crescimento, enquanto as presas oscilam em um ciclo de período 2, cujos valores são muito próximos.

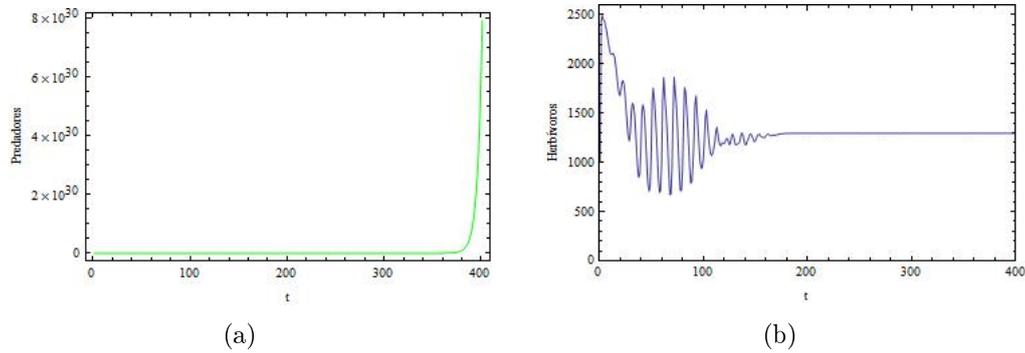


Figura 3.46: Densidade total de (a) predadores e (b) herbívoros para $\beta = 2,5$, $r = 2$ e $\mu_h = 0,5$.

Na Figura 3.47 apresentamos a distribuição inicial de predadores no "patch" (25,25) e na Figura 3.48 a evolução temporal de presas e predadores com esta distribuição inicial. Observe que a "explosão" populacional de predadores permanece inclusive neste caso, presas oscilam em um ciclo de período 2 para $\beta = 2,5$; $r = 2$ e $\mu_h = 0,5$.

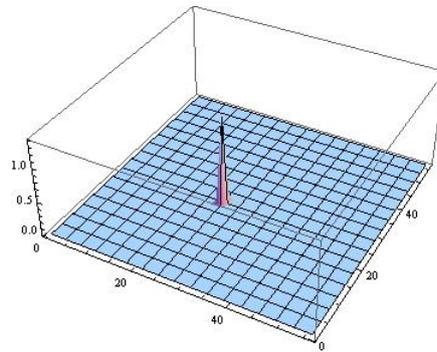


Figura 3.47: Distribuição inicial de predadores no "patch" (25,25) para $\beta = 2,5$ e $r = 2$.

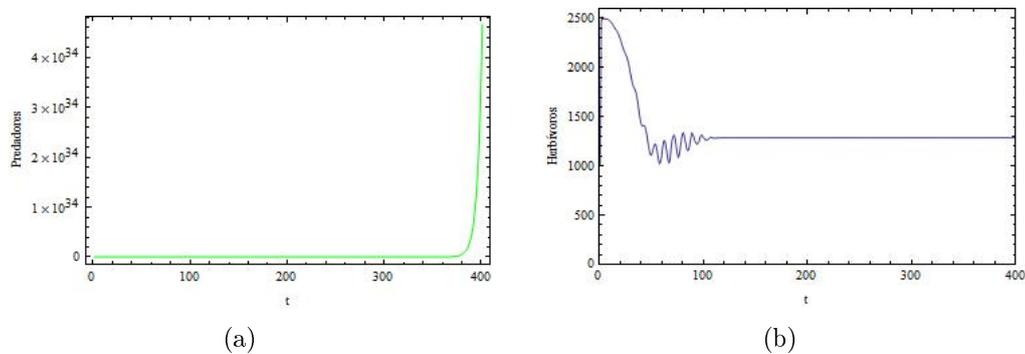


Figura 3.48: Densidade total de (a) predadores e (b) herbívoros para $\beta = 2,5$, $r = 2$ e $\mu_h = 0,5$.

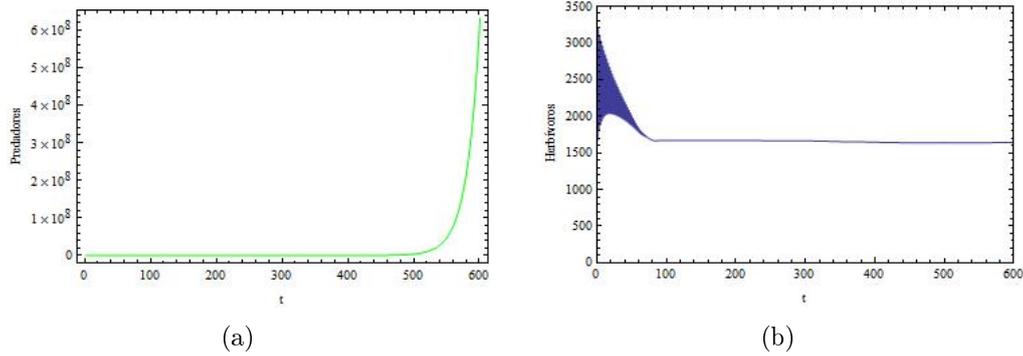


Figura 3.49: Densidade total de (a) predadores e (b) herbívoros para $\beta = 3,5$, $r = 1,5$ e $\mu_h = 0,5$.

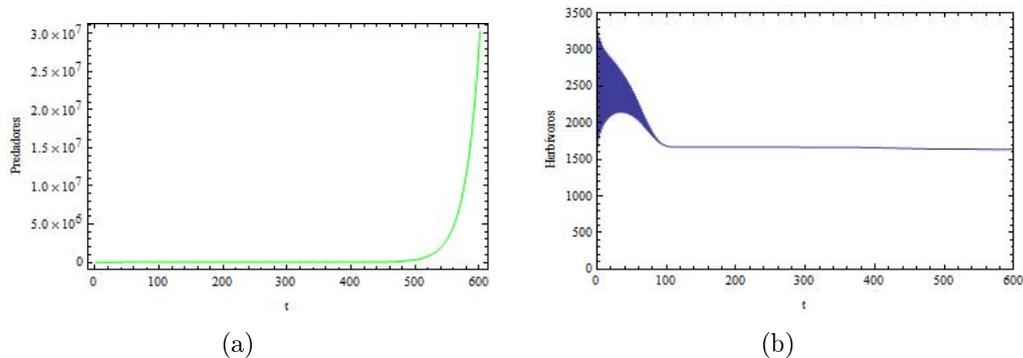


Figura 3.50: Densidade total de (a) predadores e (b) herbívoros para $\beta = 3,5$, $r = 1,5$ e $\mu_h = 0,5$.

Escolhendo $\beta = 3,5$ e $r = 1,5$, localizados na região ω , e $\mu_h = 0,5$ nas figuras 3.49 e 3.50. Na Figura 3.49 as simulações foram realizadas considerando uma distribuição inicial para predadores sobre a coluna 25 enquanto que na Figura 3.50 a distribuição inicial é dada sobre o "patch" (25,25). Em ambos os casos o crescimento ilimitado persiste.

Os exemplos que apresentamos nesta seção caracterizam processos invasivos, em que os predadores apresentam uma "explosão" no seu crescimento populacional. Um possível exemplo de invasão seguida de uma "explosão populacional" é de *Buffo marinus*, vulgo sapo-cururu, um anfíbio altamente tóxico em todo o seu ciclo de vida. Nativo das Américas Central e Sul, foi introduzido na Austrália em 1935, com o objetivo de controlar populações de besouros que causavam danos à plantação de cana-de-açúcar (Phillips et al., 2006).

No entanto, o que deveria ser a solução, acabou por tornar-se uma praga, cuja repercussão é ainda maior que a dos besouros. Encontrando condições favoráveis e pouquíssimos predadores (já que os anfíbios nativos não apresentam tal toxina, os possíveis predadores acabavam por morrer ao tentar predá-los), parasitoides e doenças, o sapo-cururu expandiu a área colonizada em pouco tempo.

Sua velocidade de dispersão aumentou com o tempo, estima-se que hoje seja de aproximadamente 55 km/ano. Desde a sua introdução representa uma ameaça à diversidade local,

caracteriza altas taxas de diminuição nas populações de espécies nativas, como marsupiais, cobras, crocodilos, lagartos, etc.

Várias técnicas de controle foram adotadas como a conscientização da população, utilização de feromônios, parasitas, estratégias de captura, entre outras. No entanto, a facilidade de reprodução (não se sabe ao certo se anualmente, mas podem depositar mais de 30000 ovos em uma desova!) e a rápida adaptação, sugerida em estudos, dificultam o controle.

Controlar o "Cane Toad" (sapo-cururu) continua sendo uma tarefa difícil. Futuras expansões poderiam devastar espécies endêmicas da Austrália (Urban et al., 2007). A Figura 3.51 (a) exhibe vários sapos-cururu juntos enquanto a Figura 3.51 (b) uma "fita" de ovos de sapos-cururu.



(a)



(b)

Figura 3.51: (a) Sapos-cururu, (b) "fita" de ovos de sapos-cururu. Fonte: (a) http://sydney.edu.au/science/biology/shine/canetoad_research/scientific-publications-the-cane-toad-invasion.shtml, (b) http://www.canetoadsinoz.com/cane_toad_biology.html

No entanto, sabemos que as populações não crescem de maneira ilimitada durante todo o tempo. Em determinado momento fatores externos atuam sobre o sistema tendendo a regular a densidade populacional, como por exemplo, a disponibilidade de espaço e alimentos, isto é, a competição por alimento, espaço seja com outras espécies ou mesmo da própria espécie (aqui pode haver competição por parceiro sexual, inclusive). Ainda podem haver espécies predadoras e/ou parasitas e/ou parasitoides.

Nosso modelo considera que o crescimento de predadores é limitado somente pela disponibilidade de presas, compreendemos que os resultados exibidos apresentam que o modelo seria válido até o momento que outros fatores começariam a influenciar na dinâmica das populações. Uma sugestão de estudo seria a inclusão de outro fator limitante ao crescimento da população de predadores, representado pelo termo $g(p^t)$ na equação de predadores caracterizando uma competição intraespecífica. Assim a dinâmica de interação entre presas e

predadores seria descrita pelo sistema abaixo:

$$\begin{cases} h^{t+1} = h^t e^{\left[r(1-h^t) - \left(\frac{p^t}{1 + \alpha h^t} \right) \right]}, \\ p^{t+1} = \left(\frac{\beta p^t h^t}{1 + \alpha h^t} \right) g(p^t), \end{cases} \quad (3.36)$$

com $g(p^t)$ decrescente e tal que $0 < g(p^t) < 1$, para p^t suficientemente grande.

CONCLUSÕES

Neste trabalho, após revisar os modelos contínuos de reação-difusão, apresentamos modelos matemáticos discretos que descrevem a dinâmica de interação entre duas espécies que apresentam características sazonais, isto é, reproduzem-se em etapas bem definidas de tempo. Todos os modelos foram analisados utilizando a formulação de Rede de Mapas Acoplados. O primeiro modelo estudado foi o de Nicholson & Bailey (1935), que descreve a interação entre insetos parasitoides e seus hospedeiros, considerando que a taxa de crescimento dos hospedeiros é constante, na ausência de parasitoides. O crescimento dos parasitoides, por sua vez, depende dos encontros "efetivos" com os hospedeiros. Estes encontros caracterizam a diminuição na população de hospedeiros. Verificamos que o ponto de coexistência das espécies é sempre instável, de modo que é impossível a persistência de ambas as espécies sob a hipótese de que os indivíduos se encontram homoganeamente distribuídos.

Passamos então a apresentar o Modelo de Hassell et al. (1991) que considera o espaço explicitamente, incluindo-o como uma variável independente no sistema. Analisamos os efeitos da dispersão sobre o modelo, supondo um movimento difusivo para parasitoides e hospedeiros. Dentre os resultados observados destaca-se a coexistência das espécies, sendo que também constatamos a formação de distintos padrões espaciais como a formação de ondas espirais, o caos espacial e padrões heterogêneos estáveis.

Em seguida analisamos o modelo presa-predador de Neubert et al. (1992), considerando um crescimento de Ricker para presas, na ausência de predadores, enquanto predadores apresentam um crescimento proporcional à captura de presas. Realizamos simulações considerando a variável que representa o espaço explicitamente em um modelo de Rede de Mapas Acoplados.

Após a inclusão da movimentação, os resultados exibem a coexistência das espécies para valores dos parâmetros para os quais os predadores não persistiam. Isto é, a inclusão da dispersão ao modelo, para escolhas adequadas dos parâmetros, pode permitir a existência dos predadores, para combinações em que isto não era possível. Além disso gera distintos padrões espaciais, como a formação de padrões heterogêneos estáveis, a formação de ondas espirais, e ainda padrões espaciais homogêneos. Em vários casos exibidos verificamos a forte dependência de combinações dos parâmetros da dinâmica e dos coeficientes difusivos.

Em seguida, formulamos e analisamos a dinâmica de interação entre insetos herbívoros e seus predadores. Diferentemente do modelo presa-predador anterior em que consideramos que o crescimento dos predadores depende linearmente do número de presas capturadas,

consideramos neste caso que predadores apresentam um efeito de saturação da captura das presas, representada por uma resposta funcional Holling tipo II. O crescimento das presas na ausência dos predadores se dá segundo a equação de Ricker. Quando na presença dos predadores, sua captura caracteriza a diminuição da população.

Acrescentamos ao modelo um estágio de movimentação, considerando que presas e predadores dispersam-se via difusão. Observamos que as densidades populacionais podem ser alteradas quando passamos a considerar a dispersão ao modelo. Há a formação de distintos padrões espaciais, como distribuições homogêneas, ondas espirais, padrões heterogêneos estáveis e, em muitos casos, para valores dos parâmetros fora da região de estabilidade observamos distribuições aproximadamente homogêneas, prevalecendo a tendência uniformizadora difusiva.

Por fim, admitimos que predadores se dispersam via *taxia*, isto é, que orientam seu movimento na direção de regiões de maiores concentrações de presas. As presas, por sua vez, movimentam-se por difusão, consideramos também um caso particular em que o coeficiente de difusão é nulo, com o objetivo de representar alguns insetos herbívoros que possuem movimentação limitada à escala local.

Os resultados apresentam densidades populacionais que podem oscilar de maneira periódica ou aperiódica, padrões heterogêneos dinâmicos e o caos espaço-temporal. Em particular uma "explosão" populacional para a população de predadores foi observada para algumas combinações dos parâmetros.

Através de comparações entre os resultados obtidos do modelo de difusão e do modelo de difusão-*taxia*, enfatizamos que os padrões espaciais obtidos no modelos de difusão tornam-se, em muitos casos, aproximadamente homogêneos ou apresentam uma maior organização espacial comparado ao modelo *taxia*-difusão.

Apêndice A

CRITÉRIO DE ESTABILIDADE PARA EQUAÇÕES A DIFERENÇAS NÃO LINEARES E BIFURCAÇÕES

A estabilidade da solução de equilíbrio de um sistema de equações a diferenças não-linear será avaliada através de uma linearização do sistema linear em torno do equilíbrio. Deste modo, será possível obter informações sobre o comportamento qualitativo das soluções considerando o efeito de pequenas perturbações em torno do equilíbrio. Para tal, consideremos o seguinte sistema,

$$\begin{cases} x_{n+1} = f(x_n, y_n), \\ y_{n+1} = g(x_n, y_n), \end{cases} \quad (\text{A.1})$$

onde f e g são funções não lineares de x_n e y_n e (\bar{x}, \bar{y}) é o ponto de equilíbrio do sistema (A.1), isto é,

$$\begin{cases} \bar{x} = f(\bar{x}, \bar{y}), \\ \bar{y} = g(\bar{x}, \bar{y}). \end{cases} \quad (\text{A.2})$$

Analisaremos o comportamento de pequenas perturbações em torno do estado de equilíbrio

$$\begin{cases} x_n = \bar{x} + \varepsilon_n, \\ y_n = \bar{y} + \delta_n, \end{cases} \quad (\text{A.3})$$

onde $|\varepsilon_n| \ll 1$ e $|\delta_n| \ll 1$ são pequenas perturbações. Substituindo (A.3) em (A.1) obtemos:

$$\begin{cases} \bar{x} + \varepsilon_{n+1} = f(\bar{x} + \varepsilon_n, \bar{y} + \delta_n), \\ \bar{y} + \delta_{n+1} = g(\bar{x} + \varepsilon_n, \bar{y} + \delta_n). \end{cases} \quad (\text{A.4})$$

Expandindo $f(\bar{x} + \varepsilon_n, \bar{y} + \delta_n)$ e $g(\bar{x} + \varepsilon_n, \bar{y} + \delta_n)$ em série de Taylor em torno do equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) temos:

$$f(\bar{x} + \varepsilon_n, \bar{y} + \delta_n) = f(\bar{x}, \bar{y}) + \varepsilon_n \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) + \delta_n \frac{\partial f}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}) + O(\varepsilon_n^2) + O(\delta_n^2), \quad (\text{A.5})$$

$$g(\bar{x} + \varepsilon_n, \bar{y} + \delta_n) = g(\bar{x}, \bar{y}) + \varepsilon_n \frac{\partial g}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) + \delta_n \frac{\partial g}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}) + O(\varepsilon_n^2) + O(\delta_n^2). \quad (\text{A.6})$$

Usando

$$\begin{aligned} f(\bar{x}, \bar{y}) &= \bar{x} \\ g(\bar{x}, \bar{y}) &= \bar{y}, \end{aligned} \quad (\text{A.7})$$

e retendo somente os termos lineares,

$$\begin{aligned} \varepsilon_{n+1} &= \varepsilon_n \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) + \delta_n \frac{\partial f}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}), \\ \delta_{n+1} &= \varepsilon_n \frac{\partial g}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) + \delta_n \frac{\partial g}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}). \end{aligned} \quad (\text{A.8})$$

Escrevendo (A.8) em notação matricial obtemos:

$$\begin{pmatrix} \varepsilon_{n+1} \\ \delta_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) & \frac{\partial f}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}) \\ \frac{\partial g}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) & \frac{\partial g}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \varepsilon_n \\ \delta_n \end{pmatrix} \quad (\text{A.9})$$

Observe que a matriz dos coeficientes é a matriz jacobiana associada ao sistema avaliada no equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) , denotaremos por $J(\bar{x}, \bar{y})$

$$J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) & \frac{\partial f}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}) \\ \frac{\partial g}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) & \frac{\partial g}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}) \end{pmatrix}, \quad (\text{A.10})$$

e a solução de (A.9) é:

$$\begin{aligned} \varepsilon_n &= \eta_0 \lambda_1^n + \eta_1 \lambda_2^n \\ \delta_n &= \theta_0 \lambda_1^n + \theta_1 \lambda_2^n, \end{aligned} \quad (\text{A.11})$$

onde η_0, η_1, θ_0 e θ_1 são constantes associadas à condição inicial e λ_1, λ_2 são os autovalores de $J(\bar{x}, \bar{y})$ que podem ser obtidos:

$$\lambda^2 - \tau \lambda + \gamma = 0, \quad (\text{A.12})$$

onde $\tau = \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) + \frac{\partial g}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y})$ e $\gamma = \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) \frac{\partial g}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}) - \frac{\partial f}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}) \frac{\partial g}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y})$.

Desta forma para que o equilíbrio seja estável é necessário e suficiente que $|\lambda_i| < 1$ para $i = 1, 2$. Com isto, $\varepsilon_n \rightarrow 0$ e $\delta_n \rightarrow 0$, o que significa que os efeitos de perturbações ao sistema em equilíbrio tendem a diminuir com o tempo. O seguinte teorema nos fornece condições que garantam $|\lambda_i| < 1$.

Teorema (Allen, 2007): Considere $f(x, y)$ e $g(x, y)$ com derivadas parciais de primeira ordem contínuas em x e y em um conjunto aberto de \mathbb{R}^2 que contenha (\bar{x}, \bar{y}) . Então, o ponto de equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) do sistema não linear

$$\begin{cases} x_{n+1} = f(x_n, y_n) \\ y_{n+1} = g(x_n, y_n) \end{cases} \quad (\text{A.13})$$

é localmente (assintoticamente) estável e os autovalores da matriz jacobiana aplicada no equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) satisfazem $|\lambda_i| < 1$ se,

$$|Tr[J_{(\bar{x}, \bar{y})}]| < 1 + det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] < 2, \quad (A.14)$$

onde $J_{(\bar{x}, \bar{y})}$ é a matriz Jacobiana associada ao sistema avaliada no ponto de equilíbrio. O equilíbrio será instável se algum $|\lambda_i| > 1$, isto é, se alguma das inequações em (A.32) não for satisfeita. Ou seja, se

$$Tr[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] > 1 + det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}], \quad (A.15)$$

ou

$$Tr[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] < -1 - det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}], \quad (A.16)$$

ou

$$det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] > 1. \quad (A.17)$$

Demonstração:

\Rightarrow) Provemos que se $|\lambda_i| < 1$ então $|\tau| < 1 + \gamma < 2$ para $i = 1, 2$, onde $\tau = Tr[J_{(\bar{x}, \bar{y})}]$ e $\gamma = det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}]$. Seja $p(\lambda) = \lambda^2 - \tau\lambda + \gamma = 0$ a equação característica de $J(\bar{x}, \bar{y})$.

Então,

$$\lambda_1 = \frac{\tau + \sqrt{\tau^2 - 4\gamma}}{2}$$

e

$$\lambda_2 = \frac{\tau - \sqrt{\tau^2 - 4\gamma}}{2} \quad (A.18)$$

são os autovalores de $J(\bar{x}, \bar{y})$.

Vamos dividir a prova em dois casos:

Caso 1: Suponhamos que $|\lambda_i| < 1$, com $\lambda_i \in \mathbb{R}$, $i = 1, 2$. Então segue que $\tau^2 > 4\gamma$ e a equação característica $p(\lambda)$ possui duas raízes λ_1 e λ_2 . Vamos considerar que $\lambda_2 \leq \lambda_1$. Também vale que o vértice do polinômio $p(\lambda)$ ocorre em $\frac{\tau}{2}$. E como $|\lambda_i| < 1$, $i = 1, 2$, segue que

$$-1 < \lambda_2 \leq \frac{\tau}{2} \leq \lambda_1 < 1 \implies \left|\frac{\tau}{2}\right| < 1 \implies \tau^2 < 4, \quad (A.19)$$

como $\tau^2 > 4\gamma$, temos $\gamma < 1$.

Temos ainda

$$\left|\frac{\tau}{2} - 1\right| > \left|\frac{\tau}{2} - \lambda_1\right| \quad (A.20)$$

e,

$$\left|\frac{\tau}{2} + 1\right| > \left|\frac{\tau}{2} - \lambda_2\right|. \quad (A.21)$$

Então,

$$\left|\frac{\tau}{2} - \lambda_i\right| = \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\gamma}}{2} \implies |\tau| < \gamma + 1 < 2. \quad (A.22)$$

Caso 2) Suponha $|\lambda_i| < 1$, $\lambda_i \in \mathbb{C}$, com isto $\tau^2 < 4\gamma$ e

$$\lambda_{1,2} = \frac{\tau}{2} \pm i \frac{\sqrt{4\gamma - \tau^2}}{2}, \quad (\text{A.23})$$

então $|\lambda_i|^2 = \gamma \implies 0 < \gamma < 1$.

Mas $\tau^2 < 4\gamma \implies |\tau| < 2\sqrt{\gamma}$, como $2\sqrt{\gamma} < 1 + \gamma \implies |\tau| < 1 + \gamma < 2$.

\Leftrightarrow) Provemos agora que se $|\tau| < 1 + \gamma < 2$ então $|\lambda_i| < 1$, $i = 1, 2$. Novamente vamos dividir a demonstração em dois casos.

Caso 1) Suponha que $|\tau| < 1 + \gamma < 2$ e que $\lambda_i \in \mathbb{R}$. Então $\tau^2 > 4\gamma$. Denotaremos por

$$\lambda_i = \frac{\tau}{2} \pm \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\gamma}}{2}, \quad (\text{A.24})$$

com $i = 1, 2$. Consideremos $\lambda_2 \leq \lambda_1$. Mostraremos que $\lambda_2 > -1$ e $\lambda_1 < 1$. Como

$$|\tau| < 1 + \gamma \implies 1 - |\tau| > -\gamma, \quad (\text{A.25})$$

somando $\frac{\tau^2}{2}$ à equação (A.25) obtemos,

$$\frac{\tau^2}{4} - |\tau| + 1 > -\gamma + \frac{\tau^2}{4}, \quad (\text{A.26})$$

$$\left(1 - \frac{|\tau|}{2}\right)^2 > \frac{-4\gamma + \tau^2}{4} \quad (\text{A.27})$$

Daí segue que

$$1 - \frac{|\tau|}{2} > \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\gamma}}{2}, \quad (\text{A.28})$$

e portanto,

$$1 > \frac{|\tau|}{2} + \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\gamma}}{2} \geq \lambda_1 \quad (\text{A.29})$$

e

$$-1 < -\frac{|\tau|}{2} - \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\gamma}}{2} < \frac{|\tau|}{2} - \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\gamma}}{2} \leq \lambda_2. \quad (\text{A.30})$$

Caso 2) Suponhamos agora que $|\tau| < 1 + \gamma < 2$ e que $\lambda_i \in \mathbb{C}$, $i = 1, 2$, então $\tau^2 < 4\gamma \implies 4\gamma - \tau^2 > 0$. Vale também que $|\lambda_i|^2 = \gamma < 1 \implies |\lambda_i| < 1$.

Portanto, o equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) é estável se $|\lambda_i| < 1$ ou a desigualdade

$$|\tau| < 1 + \gamma < 2. \quad (\text{A.31})$$

Caso contrário, o equilíbrio é instável.

Bifurcações

Passaremos agora a estudar a dependência das soluções de equilíbrio em relação aos parâmetros que compõem as equações do sistema (A.1). Como pudemos observar nos capítulos 2 e 3, os sistemas estudados apresentam mudanças qualitativas no comportamento das soluções à medida que variamos os valores de um ou mais parâmetros. As mudanças que podem acontecer no comportamento das soluções de equilíbrio consistem de troca de estabilidade, isto é, um equilíbrio estável pode tornar-se instável, ou vice-versa; uma solução periódica pode aparecer ou um novo equilíbrio estável pode surgir tornando o equilíbrio, anteriormente estável, instável (Allen, 2007). Estas mudanças qualitativas na dinâmica são chamadas Bifurcações e os valores dos parâmetros para os quais elas ocorrem são ditos pontos de bifurcação (Strogatz, 2000). No decorrer deste trabalho de dissertação foram observados três tipos de bifurcação:

Bifurcação Transcrítica na qual dois equilíbrios, um estável e outro instável, trocam de estabilidade à medida que um parâmetro varia. Ambos os pontos continuam existindo, apenas passam de estável para instável e vice-versa.

Bifurcação Flip Um equilíbrio estável torna-se instável, com a variação de um parâmetro, apresentando soluções de período 2. Neste caso a bifurcação é dita supercrítica. Caso contrário, se o equilíbrio torna-se estável e o ciclo de período 2, instável a bifurcação é dita subcrítica.

Bifurcação de Hopf Neste caso os autovalores da matriz jacobiana do sistema linearizado calculada no equilíbrio são complexos. Desta forma, quando variarmos um parâmetro, a parte real dos autovalores passará de positiva para negativa, o equilíbrio estável mudará de foco estável para um foco instável rodeado por um ciclo limite. As trajetórias tendem a se aproximar deste ciclo, e a bifurcação é dita supercrítica. Se a instabilidade for reversa, a bifurcação é dita subcrítica. Neste caso, as trajetórias tendem a se aproximar de um atrator distante, que pode ser um equilíbrio do sistema, um outro ciclo ou o infinito.

Através do Teorema 1 é possível identificar o tipo de bifurcação que ocorre no sistema com a variação no valor de um parâmetro, a partir da condição

$$|Tr[J_{(\bar{x}, \bar{y})}]| < 1 + det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] < 2. \quad (A.32)$$

Quando a condição de $Tr[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] < 1 + det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}]$ é quebrada os autovalores $\lambda_i > 1$ com $\lambda_i \in \mathbb{R}$, $i = 1, 2$, e podemos observar uma bifurcação transcrítica, isto é, há dois equilíbrios que trocam a estabilidade quando o parâmetro assume um valor de forma que $Tr[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] = 1 + det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}]$.

Quando a condição $-1 - det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] < Tr[J_{(\bar{x}, \bar{y})}]$ é violada, observamos uma bifurcação do tipo flip. Os autovalores do sistema linearizados são tais que $\lambda_i < -1$, com $\lambda_i \in \mathbb{R}$, $i = 1, 2$. A bifurcação ocorre quando o valor do parâmetro é tal que $-1 - det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] = Tr[J_{(\bar{x}, \bar{y})}]$.

Finalmente quando $det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] > 1$, os $\lambda_i \in \mathbb{C}$, $i = 1, 2$, de forma que $|\lambda_i| > 1$. Neste caso a bifurcação, chamada bifurcação de Hopf, ocorre quando um dos parâmetros é tal que $det[J_{(\bar{x}, \bar{y})}] = 1$.

Apêndice B

RESPOSTAS FUNCIONAIS DOS PREDADORES

Desenvolvida por Holling em 1959, a resposta funcional representa a taxa na qual cada predador captura as presas. Relaciona o número de presas consumidas por um predador com a densidade de presas e leva em consideração os fatores que afetam a eficiência do predador na procura, na captura e na forma de como o número de presas capturadas é convertida sobre o crescimento da população de predadores. Holling descreveu três tipos de respostas funcionais, consideremos que

$$\varphi(N, P) = P\phi(N), \quad (\text{B.1})$$

representa a densidade de presas consumidas por predador por unidade de tempo, com isto definimos:

Resposta funcional tipo I:

A taxa na qual cada predador captura presas depende linearmente da densidade de presas, podendo crescer até um máximo ou indefinidamente, é como se o apetite dos predadores fosse ilimitado. A Figura B.1 ilustra a resposta funcional do tipom I que é dada por:

$$\phi(N) = cN, \quad (\text{B.2})$$

onde c representa a constante de predação.

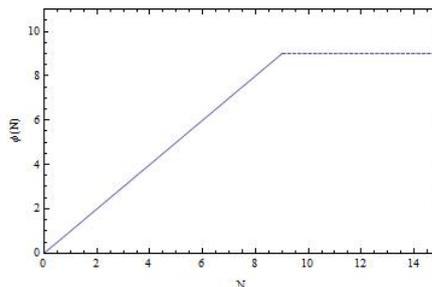


Figura B.1: Resposta Funcional tipo I, para $c = 1$.

Resposta Funcional tipo II:

Em alguns casos os predadores apresentam um efeito de saciedade relacionado ao tempo de manejo, diminuindo a eficiência em procura. Desta forma, a captura apresenta uma saturação como pode ser observado na Figura B.2:

$$\phi(N) = \frac{cN}{a + N}, \quad (\text{B.3})$$

onde c representa a constante de predação máxima e a a contante de meia saturação.

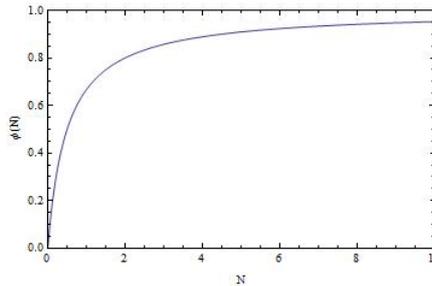


Figura B.2: Resposta Funcional tipo II, para $c = 1$ e $a = \frac{1}{2}$.

Resposta Funcional tipo III:

Há casos em que os predadores apresentam baixa eficiência na captura quando a densidade de presas é baixa. A resposta funcional é representada por:

$$\phi(N) = \frac{cN^2}{a^2 + N^2}, \quad (\text{B.4})$$

onde c representa a taxa máxima de predação. A taxa de predação é representada por uma curva sigmoidal com pode ser observado na Figura B.3.

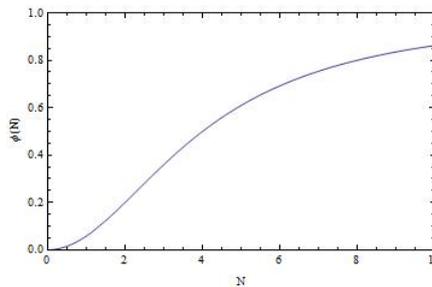


Figura B.3: Resposta Funcional tipo III, para $c = 1$ e $a = 4$.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLEN, L. J. S. **An Introduction to Mathematical Biology**. Pearson Education, Ney Jersey, 2007.

ARAUJO, S. B. L.; AGUIAR, M. A. M. **O Papel do Espaço em Modelos Ecológicos**. *Oecologia Australis*. v.16, n.1, p.117-126, mar.2012.

BATTEL, A. P. M. B.; MORAL, R. A.; GODOY, W. A. C. **Modelos Matemáticos Predador-presa e Aplicações ao Manejo Integrado se Pragas**. *Oecologia Australis*, v.16, n.1, p.43-62, mar.2012.

CARA, E. R. **Efeito Allee e Dispersão Não Local em Processos de Invasão**. 2012. 72f. Dissertação (Mestrado em Matemática Aplicada)- Centro de Ciências Naturais e Exatas, PPGM, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria. 2012.

COMINS, H. N.; HASSELL, M. P.; MAY, R. M. **The Spatial Dynamics of Host-Parasitoid Systems**. *Journal of Animal Ecology*, v.61, p.735-748, 1992.

DA CAS, J. V. **Rede de Mapas Acoplados em Sistemas Biológicos de Reação- Difusão**. 2006. 130f. Dissertação (Mestrado em Matemática Aplicada)- Instituto de Matemática-PPGMAp, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2006.

EDELSTEIN-KESHET, L. **Mathematical Models in Biology**. McGraw-Hill, New York, 1988.

GUEDES, J. V. C.; MAZIERO, H. Tecnologia de Aplicação de Inseticidas. In.: ANTUNISSI, V. R.; BOLLER, W. (orgs) **Tecnologia de Aplicação para Culturas Anuais**. Aldeia Norte Botucatu: FEPAI, Passo Fundo, p.241-252, 2011.

KAREIVA, P. **Population Dynamics in Spatially Complex Environments: Theory and Data**. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, v.330, p.175-190, 1990.

HASSELL, M. P.; COMINS, N. H. and MAY, R. M. **Spatial Structure and Chaos in Insect Population Dynamics**. *Nature*, v.353, p.255-248, 1991.

LIEBHOLD, A.; TOBIN, P. **Population Ecology of Insect Invasions and their Management**. Annual Review of Entomology, v.53, p.387-408, 2008.

MISTRO, D. C. **Modelos para Dispersão de Abelhas Africanizadas: Um Zoom Matemático**. 1998. 172f. Tese (Doutorado em Matemática Aplicada)- Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1998.

MURRAY, J. D. **Mathematical Biology**. Springer-Verlag, Berlin, 1989.

OLIVEIRA, L.J.; GARCIA, A. M.; CAAMPO-HOFFMANN, C. B.; GOMES-SOSA, D. R.; FARIAS, J. R. B.; CORSO, I. C. **Coró-da-soja Phyllophaga cuyabana**. Londrina: 1997. 30p. (EMBRAPA-CNPSo. Circular Técnica, 20).

PARRA, J. R. P.; COSTA, V. A. ;PINTO, A. S.**Insetos Parasitoides**. Ciência & Ambiente/ Universidade Federal de Santa Maria. Santa Maria - v.1, n.43, p.19-37, 2011.

PETROVSKII, S.; McKAY, K. **Biological Invasion and Biological Control: A Case Study of the Gypsy Moth Spread**. Aspects of Applied Biology, v.104, p.37-48, 2010.

PHILLIPS, B. L., BROWN, G. P. , WEEB, J. K. , SHINE, R. **Invasion and the Evolution of Speed in Toads** Cane toads seem to have honed their dispersal ability to devastating effect over the generations. School of Biological Sciences A08, University of Sydney, New South Wales, Australia, v.439, p.803, fev. 2006).

RODRIGUES, L. A. D. **Acaso e a Decisão: Modelos Matemáticos para Dispersão Populacional**. 1998. 128f. Tese (Doutorado em Matemática Aplicada)- Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica- Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1998.

RODRIGUES, L. A. D. **Modelos Discretos de Reação-Difusão em Dinâmica de Populações**. Falto 174-197, 2011.

SHINE, R.; The Ecological Impact of Invasive Cane Toads (*Bufo marinus*) in Australia.; Quarterly Review of Biology , v.85, n.3, p.253-291, 2010.

SILVEIRA, P. A. **Perseguição e Fuga em Modelos Presa- Predador**. 2010. 111f. Dissertação (Mestrado em Matemática Aplicada), Centro de Ciências Naturais e Exatas, PPGM- Universida Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2010.

SOUZA, E. S. H.; PIRES, C. S. S.; CARNEIRO, R. G., Sujii, E. R. **Predadores e parasitoides: aliados do produtor rural no processo de transição agroecológica**. Brasília, DF: Emater, Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, CNPq, 2011.

SOLE, R. and BASCOMPTE, J. **Self-Organization in Complex Ecosystems**. Princeton University Press. New Jersey, 2006.

STROGATZ, S. H. **Nonlinear dynamics and chaos** : with applications to physics, biology, chemistry, and engineering. Perseus Books. United States, 1994.

THE UNIVERSITY OF SIDNEY: SCHOOL OF BIOLOGICAL SCIENCES . **About our Research on the Biology, Impact and Control of Cane Toads**. Disponível em: http://sydney.edu.au/science/biology/shine/canetoad_research/ . Acesso em: 25 de nov. 2012.

URBAN, M. C.; PHILLIPS, B. L.; SKELLY, D. K.; SHINE, R. **The Cane Toad's (*Chauliophis [Bufo] marinus*) Increasing Ability to Invade Australia is Revealed by a Dynamically Updated Range Model**. Proceedings of the Royal Society, v.274, n.1616, p.1413-1419, mar.2007.

CaneToadsinOz.com. Disponível em: <http://www.canetoadsinoz.com/> . Acesso em: 4 de dez. 2012.