

Universidade Estadual de Campinas

Instituto de Física “Gleb Wataghin”

**Caos e formação de padrões
espaciais em cadeias alimentares
de duas e três espécies**

Dissertação de Mestrado

Sabrina Borges Lino Araújo

orientada por Marcus A. M. de Aguiar

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Marcus A. M. de Aguiar – DFMC/IFGW/UNICAMP

Prof. Dr. Peter Alexander Bleinroth Shulz – DFMC/IFGW/UNICAMP

Prof^a. Dr^a. Carla Goldman – IF/USP/SP

Este exemplar corresponde à redação final da Tese
de Mestrado defendida pela aluna Sabrina Borges
Lino Araújo e aprovada pela comissão julgadora.

Orientador

fevereiro de 2006

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO IFGW - UNICAMP**

Ar15c Araújo, Sabrina Borges Lino
Caos e formação de padrões espaciais em cadeias
alimentares de duas e três espécies / Sabrina Borges Lino
Araújo. -- Campinas, SP : [s.n.], 2006.

Orientador: Marcus Aloizio Martinez de Aguiar.
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Física "Gleb Wataghin".

1. Sistemas dinâmicos. 2. Caos. 3. Cadeias alimentares
(Ecologia). 4. Predador-presa. 5. Padrão espacial.
6. Superpopulação. 7. Sincronização. I. Aguiar, Marcus
Aloizio Martinez de. II. Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Física "Gleb Wataghin". III. Título.

(vsv/ifgw)

- **Título em inglês:** Chaos and pattern formations in food chains of two and three species
- **Palavras-chave em inglês (Keywords):**
 - 1. Dynamical systems
 - 2. Chaos
 - 3. Food chains (Ecology)
 - 4. Predator-prey
 - 5. Spatial pattern
 - 6. Overpopulation
 - 7. Synchronization
- **Área de concentração:** Sistemas dinâmicos
- **Titulação:** Mestre em física
- **Banca examinadora:**
 - Prof. Marcus Aloizio Martinez de Aguiar
 - Prof. Peter Alexander Bleinroth Schulz
 - Profª Carla Goldman
- **Data da defesa:** 27.03.2006

*A estranheza é condimento necessário
de toda beleza*

Baudelaire

Resumo

Apresentaremos duas formas de modelar a dinâmica de populações ecológicas do tipo cadeia alimentar. Em uma delas consideramos que os indivíduos estão distribuídos homogeneamente no espaço e interagem entre si com iguais probabilidades, de forma que o espaço não precisa ser tratado explicitamente. Este tipo de modelo é conhecido como *Modelo de campo médio*. Na outra forma de modelagem, consideramos que as espécies estão distribuídas no espaço, onde os indivíduos migram e interagem apenas com aqueles que estão em uma determinada vizinhança de suas posições, o *Modelo espacial*. Ambos os modelos consideram o tempo discreto e o espaço, no caso do modelo espacial, é simulado por uma rede bidimensional de $N \times N$ sítios.

Mostraremos as dinâmicas para duas espécies, uma espécie predadora e outra presa, e posteriormente incluiremos uma terceira espécie, de forma a ter uma cadeia alimentar de três espécies, utilizando os dois modelos. No modelo de campo médio de duas espécies observamos atratores no espaço de fases que vão desde pontos fixos até atratores caóticos. Ao incluir a terceira espécie os atratores ficam mais elaborados. No modelo espacial evidenciamos que o tamanho da vizinhança de interação modifica consideravelmente a dinâmica e a forma como as espécies se organizam no espaço. Quando a vizinhança de interação assume valores intermediários ocorrem superpopulações, porém ao aumentarmos esta interação as superpopulações desaparecem e o modelo espacial tende ao modelo de campo médio. Observamos também a sincronização da dinâmica das populações dos sítios ao longo do tempo.

Abstract

We study the dynamics of ecological populations of predators and preys using two different approaches. The first is a Mean Field approach, in which we assume that the individuals are homogeneously mixed in space, so that they interact with one another with equal probability. In this case the space is not explicitly treated. The second approach considers that the individuals are distributed in space, where they can migrate and interact only with those that are in a given neighborhood of their position. In both models we consider time and space in a discrete manner. We study the dynamics generated by the interaction of two species, a predator and a prey, and also the dynamics of a system with three species, using both models. The mean field model shows the appearance of several types of attractors, including chaotic ones. In the spatial model we show that the size of the interaction neighborhood modifies the dynamics and the organization of the species in the space. When the interaction neighborhood has intermediate values, super-populations arise. Nonetheless, if we further increase the size of interaction neighborhood, the super-populations disappear and the spatial model reduces to the mean field model. We also observe situations where the population oscillations become synchronized during the time evolution.

Agradecimentos

Talvez eu possa dizer que minha trajetória ao longo destes dois anos foi um tanto quanto caótica, e portanto, devo agradecer as condições iniciais! Porém, já que não sei como e quando foi início disso tudo, inicio meus agradecimentos às pessoas que, me criaram, educaram, lutaram e são talvez as únicas que acharão não só este agradecimento como toda a Dissertação belíssima: meus pais, Maria e Mozart, e meus irmãos. Tem pessoas que esbarram levemente em nossas trajetórias e acabam causando um grande efeito, não é Silvia, Tomé, José Luiz, Alexandre Marleta, Hirok, Thais, Roberta...(professores e amigos da UFU)? Obrigada. Mas daí esbarraaram “direitinho” que acabei encontrando uma equipe competente e carinhosa, um apoio indispensável: Cris, Del Carmen, Emília, Maria Inêz, Armando e Cássia (funcionários da UNICAMP). No “esbarra aqui, esbarra ali” fui recebida com responsabilidade, capacidade, experiência e paciência. Obrigada professor Marcus Aguiar pela orientação e por colocar ordem na desordem e desordem na ordem! Aos colegas de grupo, Marcel, Alexandre, Fernando, Marcus Bonança e David, que juntamente com o Marcus, ouviram, reouviram, ouviram de novo, e outra vez, as tentativas de expor este trabalho. Espero que agora vocês tenham entendido! (rsss) Obrigada. Obrigada Alexandre, pelo carinho, amizade e por trazer contigo um “remedinho” de nome Iara...Um grande abraço aos amigos da Sala de Estudos e os que acabaram passando por lá pra fazer uma visitinha e dando uma ajudinha: Márcia, Silvânia, Eliane...

Agradeço também o apoio financeiro da CAPES.

Conteúdo

Resumo	I
Abstract	III
Agradecimentos	V
Introdução	X
1 Sistemas dinâmicos	7
1.1 Estabilidade de pontos fixos para um sistema de tempo discreto . . .	9
1.1.1 Classificação dos pontos fixos	10
1.2 Atratores	14
1.2.1 Expoente de Lyapunov	16
1.3 Método computacional para o cálculo do expoente de Lyapunov . . .	19
1.3.1 Expoente de Lyapunov em mapas bidimensionais	21
1.3.2 Expoente de Lyapunov em mapas tridimensionais	23
2 Alguns modelos de populações	27
2.1 Mapa logístico	27
2.2 O modelo de Lotka-Volterra	31
2.3 O modelo de Hastings-Powell	35

3	Construção de um modelo espacial discreto	39
3.1	Modelo de campo médio com tempo discreto	40
3.1.1	Escolha da função resposta	43
3.2	Modelo espacial discreto	46
3.3	Restrição à duas espécies	49
4	Dinâmica de duas espécies	51
4.1	Modelo de campo médio	51
4.1.1	Estudo da estabilidade	55
4.1.2	Resultados Numéricos	58
4.2	Modelo espacial	67
4.2.1	Condições de contorno periódicas	67
4.2.2	Reserva ecológica	74
4.2.3	Sincronização	79
5	Dinâmica de três espécies	93
5.1	Modelo de campo médio	93
5.1.1	Restringindo às funções respostas do grupo IV	96
5.2	Modelo espacial	103
5.2.1	Condições de contorno periódicas	103
5.2.2	Reserva ecológica	109
5.2.3	Sincronização	114
	Bibliografia	123

Introdução

Desde o século XVIII diversas ferramentas matemáticas têm sido utilizadas para tentar entender as leis que governam os comportamentos de populações. Tais populações podem se tratar de bactérias, vírus, vegetais ou animais. O interesse em modelar comportamentos populacionais surge com a necessidade de se entender diversos tipos de problemas como epidemias, organização de um ecossistema, impactos ambientais (que podem ser causados pela invasão ou extinção de espécies, mudança climática, desmatamento, etc.), dentre outros [1]. Como exemplo citamos os modelos epidemiológicos que podem ser bastantes úteis para estimar o período de vacinação para que uma epidemia seja controlada. Um outro caso interessante, são os modelos que tratam da dinâmica de populações que interagem em um ecossistema, os quais mostram-se úteis não só para entender seus comportamentos temporais e espaciais mas também para mostrar como alguns fenômenos ecológicos podem causar um impacto ambiental. Quanto maior for o nível de detalhes que se quer incluir para descrever um problema, mais ferramentas matemáticas serão necessárias para tratá-lo. Devido a esta necessidade, matemáticos, físicos e biólogos tem se unido a fim de construir modelos que possibilitem a interpretação de fenômenos ecológicos.

O nível de detalhes necessário para descrever um problema ecológico indica a melhor forma de modelá-lo. Sendo assim, não existe uma forma ideal de tratar o problema, a melhor forma depende do que se quer modelar e dos resultados que se quer analisar. Por exemplo, o primeiro modelo para interações de duas espécies,

predadores e presas, foi proposto por Volterra [1] com o objetivo de entender o caráter oscilatório dessas populações. Volterra propôs um modelo simples mas suficiente para constatar tal comportamento [2]. Porém, se desejamos extrair outras informações como, por exemplo, a forma destas oscilações, o modelo não é bom e não deve ser usado. Em ecologia é comum utilizar os seguintes modelos para descrever a dinâmica de populações: *Modelo de campo médio*, *Modelo de sítios*, *Modelo de reação e difusão* e *Modelo de partículas interagentes* [3].

No modelo de campo médio assume-se que os indivíduos estão distribuídos homogeneamente no espaço e interagem igualmente uns com os outros, não existindo nenhuma condição espacial que privilegie o encontro dos indivíduos que estão mais próximos. Este modelo trata das populações como um todo, logo, é necessário que esta hipótese valha pelo menos em média.

O modelo de sítios separa os indivíduos em grupos, onde ocorrem as interações. De tempos em tempos uma fração dos indivíduos de cada sítio pode migrar para os outros sítios. Este modelo restringe as interações, porém o espaço ainda não é tratado explicitamente.

No modelo de reação e difusão os indivíduos são distribuídos no espaço contínuo bidimensional. No decorrer do tempo os indivíduos migram (difundem) a uma certa velocidade para os locais vizinhos. As interações, no entanto, são locais, isto é, entre os indivíduos que estão na mesma posição.

O modelo de partículas interagentes trata o espaço como uma rede bidimensional e em cada sítio da rede pode existir um ou mais indivíduos. Uma fração dos indivíduos de cada sítio pode migrar para os sítios mais próximos e, a cada instante de tempo pode ocorrer interação entre indivíduos de sítios diferentes.

Em relação ao tempo os modelos podem ser discretos ou contínuos. Em um modelo discreto, ou mapa, as populações são descritas a cada geração, assim, dado o valor da população em um determinado tempo calcula-se a população do tempo

seguinte, que geralmente equivale a uma geração. Um modelo de tempo contínuo é descrito por equações diferenciais. Podemos imaginar que a dinâmica descrita por este modelo “anda” sobre a média das gerações. Logo, em geral, os modelos discretos são utilizados para modelar em escalas de tempo menores do que os modelos contínuos.

Pesquisadores experimentais têm observado que muitos fenômenos ecológicos possuem comportamento caótico, aumentando o interesse de matemáticos e físicos na área [4, 5, 6]. É possível modelar tal comportamento a partir de sistemas simples, do tipo campo médio [7, 8]. O interesse em utilizar modelos espaciais, que tratam do espaço explicitamente, surge com a necessidade ser mais realista, entender melhor como as espécies se organizam no espaço e estudar a relevância das descrições espaciais no comportamento total das espécies [9].

Um outro fato que tem despertado grande interesse é a sincronização das oscilações das espécies ao longo do tempo em diferentes regiões. Elton C. e Nicholson M. [10] evidenciaram tal fato ao estudarem os lincos e lebres em diferentes regiões do norte do Canadá. Existem muitas justificativas para tal comportamento, como por exemplo o clima pode favorecer o crescimento de uma espécie em uma estação [11], ou ainda, a simples relação de predação também pode resultar em algum tipo de sincronização [12]. Tal fato também tem sido observado em outros contextos [13]. Por exemplo, no coração existem cerca de 10 mil células que são responsáveis pela contração e expansão do órgão. Apesar de cada uma destas células possuir sua própria pulsação, elas mantêm-se sincronizadas independente dos estímulos externos que lhes são impostas (provocado, por exemplo, por um abalo emocional ou realização de atividades físicas).

Nosso trabalho consiste em modelar dois problemas do tipo cadeia alimentar, de duas e três espécies, utilizando o modelo de campo médio e o modelo de partículas interagentes e considerando, por simplicidade, o tempo discreto. A construção de

nosso modelo de campo médio discreto tem como base o modelo de campo médio contínuo para uma cadeia alimentar de três espécies proposto por Hastings e Powell [8]. Este modelo mostrou-se interessante pela simplicidade e por possuir um atrator caótico. Os ingredientes utilizados por estes autores são os mesmos que iremos utilizar em nosso modelo de campo médio discreto: A espécie de menor nível trófico pode crescer até *uma capacidade suporte* e sua população pode diminuir devido a presença de um predador, pertencente ao segundo nível trófico. A dinâmica deste predador depende da presença de presas, que contribui para o aumento de sua população, da presença da terceira espécie, que a preda, que faz sua população diminuir e da taxa de mortalidade intrínseca, que provoca a extinção desta espécie na ausência das outras duas. A espécie pertencente ao mais alto nível trófico, terá sua população aumentada na presença de presas do segundo nível trófico e sua população diminui devido a uma taxa de mortalidade intrínseca.

Em nossos modelos de campo médio de duas e três espécies fizemos um estudo minucioso dos tipos de dinâmicas existentes ao variarmos a taxa de mortalidade intrínseca do predador pertencente ao segundo nível trófico. Calculando os respectivos expoentes de Lyapunov pudemos caracterizar vários tipos de comportamento, inclusive caótico.

Nosso próximo passo foi estender o modelo discreto de forma a incluir o espaço físico, onde as populações vivem e interagem. A inclusão do espaço é feita considerando uma rede de $N \times N$ sítios, cada sítio representa uma pequena região do espaço, onde pode coexistir as três espécies. Consideramos que os predadores podem atacar as presas que estão à uma vizinhança circular centrada no predador. O tamanho desta vizinhança é característica da espécie, ou seja, indivíduos da mesma espécie possuem o mesmo raio de predação. A locomoção pelo espaço é dada por uma taxa de migração, onde uma fração dos indivíduos migra para os quatro sítios mais próximos a cada passo de tempo. Tanto a vizinhança de predação quanto a

migração permitem a interação entre os indivíduos que estão em posições diferentes do espaço. Para simular um espaço infinito consideramos condições periódicas de contorno à rede e para simular uma reserva ecológica, supomos que as fronteiras são paredes rígidas. O modelo espacial permite que as espécies se organizem no espaço de diversas formas, que estão relacionadas com seus respectivos raios de predação. Um dos nossos resultados mostra que a medida que a vizinhança de interação aumenta, ocorre o aumento das populações em determinadas regiões do espaço. Para o modelo espacial de três espécies este aumento é bastante significativo. Em contrapartida, quando a vizinhança de interação tende à área total da rede, o modelo espacial com condições periódicas de contorno tende ao modelo de campo médio. Tal fato nos leva a crer que exista um raio de vizinhança ideal para o crescimento máximo das populações que pode ser uma tática evolutiva das espécies. Quando o espaço é limitado (reserva biológica), o tamanho da vizinhança de interação é reduzido para os indivíduos que estão na região da fronteira da reserva e as superpopulações ocorrem em maior intensidade quando a vizinhança de interação tende à área total da rede.

A sincronização das populações em diferentes sítios foi evidenciada quando não ocorrem as superpopulações. No caso de duas espécies, a medida que a vizinhança de interação aumenta, a sincronização fica mais evidente. No modelo de três espécies, com condições periódicas de contorno, a sincronização ocorre sempre que a vizinhança de predação da espécie de mais alto nível trófico tende à área total da rede. Para esta situação o raio de predação da espécie pertencente ao segundo nível trófico interfere na intensidade da sincronização.

Esta dissertação está organizada da seguinte forma: no Capítulo 1 apresentaremos alguns conceitos básicos da teoria de sistemas dinâmicos e o método utilizado para nossos cálculos dos expoentes de Lyapunov. No Capítulo 2 discutiremos três modelos de populações importantes para este trabalho: mapa logístico, modelo de

duas espécies de Lotka e Volterra e o modelo de três espécies de Hastings e Powell. No Capítulo 3 construiremos nosso modelo de campo médio e espacial para três espécies e posteriormente restringiremos esse modelo à duas espécies. Nos Capítulos 4 e 5 apresentaremos os resultados utilizando o modelo de campo médio e o modelo espacial para duas e três espécies respectivamente. As conclusões serão apresentadas no Capítulo 6.

Capítulo 1

Sistemas dinâmicos

“As pequenas causas têm, às vezes, grandes efeitos:

*a falta de um prego perdeu a ferradura,
a falta da ferradura perdeu a montaria,
a falta da montaria perdeu o cavaleiro ”*

Benjamin Franklin

A teoria de sistemas dinâmicos permite descrever a evolução temporal de um sistema a fim de entender, ou até mesmo de prever, o seu comportamento futuro. Este sistema pode representar um problema físico, matemático, econômico, biológico, dentre outros. Um sistema dinâmico pode ser descrito por equações ou por regras de comportamento (como é o caso dos autômatos celulares), podendo também incluir variáveis aleatórias. Neste capítulo nos restringimos aos sistemas descritos por equações cuja evolução temporal se dá de forma determinística. Estas equações podem ser descritas por evoluções discretas,

$$\vec{x}^{n+1} = \vec{F}(\vec{x}^n), \tag{1.1}$$

ou contínuas,

$$\frac{d\vec{x}(t)}{dt} = \vec{F}(\vec{x}(t)), \tag{1.2}$$

onde $\vec{x}$ é um vetor pertencente ao espaço dos números reais L -dimensional, $\mathbb{R}^L$. Na Eq. (1.1), $\vec{x}^n$ representa a variável $\vec{x}$ no tempo n . Ao considerarmos uma condição inicial, $\vec{x}^0$, obtemos $\vec{x}^1$. A partir do valor de $\vec{x}^1$ obtém-se $\vec{x}^2$, e assim sucessivamente. O tempo é uma variável inteira e positiva e é por este motivo que os sistemas descritos por este tipo de equação são chamados de *modelos discretos*, ou simplesmente *mapas*. A Eq. (1.2) é uma equação diferencial, onde a taxa de variação temporal de $\vec{x}$ se dá de acordo com a função $\vec{F}(\vec{x})$. Um modelo descrito por este tipo de equações é chamado de *modelo contínuo*.

Uma forma de visualizar a dinâmica de um modelo é a partir do *espaço de fases*. O *espaço de fases*, ou *espaço de estados*, é um espaço de L -dimensões, cujos eixos são as variáveis x_i . Um estado é representado pelo ponto que determina $\vec{x}$. Conforme o tempo evolui, esse ponto se move desenhando uma trajetória. Entretanto, para algumas condições iniciais, estes pontos não se movem, mantendo-se no mesmo estado inicial. No caso dos mapas estes pontos são chamados de *pontos fixos* e ocorrem quando

$$\vec{x}^{n+1} = \vec{x}^n. \quad (1.3)$$

Nas equações diferenciais tais pontos são chamados de *pontos de equilíbrio* e são determinados pela condição

$$\frac{d\vec{x}(t)}{dt} = 0. \quad (1.4)$$

Além da localização dos pontos fixos, ou de equilíbrio, que representam os estados estacionários do sistema, podemos obter informações importantes analisando sua estabilidade, permitindo-nos entender o comportamento dinâmico em sua vizinhança.

1.1 Estabilidade de pontos fixos para um sistema de tempo discreto

Podemos escrever a Eq. (1.1) na forma:

$$\begin{pmatrix} x_1^{n+1} \\ \vdots \\ x_L^{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_1(x_1^n, \dots, x_L^n) \\ \vdots \\ F_L(x_1^n, \dots, x_L^n) \end{pmatrix}. \quad (1.5)$$

No ponto fixo, temos

$$\begin{pmatrix} x_1^{n+1} \\ \vdots \\ x_L^{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1^n \\ \vdots \\ x_L^n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1^* \\ \vdots \\ x_L^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_1(x_1^*, \dots, x_L^*) \\ \vdots \\ F_L(x_1^*, \dots, x_L^*) \end{pmatrix}, \quad (1.6)$$

onde x_i^* indica as componentes do ponto fixo $\vec{x}^*$. Façamos uma perturbação em torno deste ponto no instante $t = 0$:

$$\begin{pmatrix} x_1^0 \\ \vdots \\ x_L^0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1^* + \epsilon_1 \\ \vdots \\ x_L^* + \epsilon_L \end{pmatrix} \equiv \vec{x}^* + \vec{\epsilon}, \quad (1.7)$$

de forma que $|\vec{\epsilon}| \ll 1$. No instante $t = 1$ este ponto estará em:

$$\begin{pmatrix} x_1^1 \\ \vdots \\ x_L^1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_1(x_1^* + \epsilon_1, \dots, x_L^* + \epsilon_L) \\ \vdots \\ F_L(x_1^* + \epsilon_1, \dots, x_L^* + \epsilon_L) \end{pmatrix}. \quad (1.8)$$

Como os ϵ_i são pequenos, é conveniente escrever

$$\begin{pmatrix} x_1^1 \\ \vdots \\ x_L^1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1^* + \mu_1 \\ \vdots \\ x_L^* + \mu_L \end{pmatrix} \equiv \vec{x}^* + \vec{\mu}. \quad (1.9)$$

Comparando a Eq. (1.7) com a Eq. (1.9) podemos concluir que se $|\mu_i| < |\epsilon_i|$, x_i^1 estará mais próximo de x_i^* em relação à x_i^0 . Por outro lado, se $|\mu_i| > |\epsilon_i|$, x_i^1 estará

mais distante de x_i^* . Como $\vec{\epsilon}$ é pequeno, podemos expandir $\vec{F}(\vec{x})$ em série de Taylor em torno de $\vec{x}^*$ até a primeira ordem. Dessa forma, a Eq. (1.8) fica:

$$\begin{pmatrix} x_1^1 \\ \vdots \\ x_L^1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_1(\vec{x}^*) \\ \vdots \\ F_L(\vec{x}^*) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial x_1} \Big|_{\vec{x}^*} & \cdots & \frac{\partial F_1}{\partial x_L} \Big|_{\vec{x}^*} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial F_L}{\partial x_1} \Big|_{\vec{x}^*} & \cdots & \frac{\partial F_L}{\partial x_L} \Big|_{\vec{x}^*} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \epsilon_1 \\ \vdots \\ \epsilon_L \end{pmatrix} \equiv \vec{x}^* + J\vec{\epsilon} \quad (1.10)$$

onde J é conhecida como matriz Jacobiana. Igualando as Eqs. (1.9) e (1.10), obtemos

$$\vec{\mu} = J\vec{\epsilon}. \quad (1.11)$$

Sejam $\vec{v}_i$ e γ_i os autovetores e autovalores de J . Podemos escolher o vetor perturbação $\vec{\epsilon}$ na direção de $\vec{v}_i$, resultando

$$J\vec{v}_i = \gamma_i\vec{v}_i, \quad (1.12)$$

ou seja,

$$(\vec{x}^1 - \vec{x}^*) = \gamma_i(\vec{x}^0 - \vec{x}^*). \quad (1.13)$$

A partir da Eq. (1.13) podemos concluir que, se $|\gamma_i| > 1$, uma trajetória que passa na vizinhança do ponto fixo $\vec{x}^*$ afasta-se na direção do autovetor $\vec{v}_i$. Por outro lado, se $|\gamma_i| < 1$, a trajetória que passa na vizinhança de $\vec{x}^*$ aproxima-se deste na direção de seu respectivo autovetor. Os pontos fixos podem ser classificados a partir dos autovalores e autovetores da matriz Jacobiana, como veremos a seguir.

1.1.1 Classificação dos pontos fixos

Se a evolução temporal de condições iniciais arbitrárias próximas do ponto fixo aproximam-se assintoticamente deste ponto, dizemos que ele é um *sorvedouro*. Se o contrário ocorre, dizemos que o ponto fixo é um *repulsor*. Se o sistema que determina a trajetória de uma condição inicial possuir dimensão maior que um, podem haver direções onde o ponto fixo se comporta como sorvedouro, e outras, como repulsor. Para melhor entender, vamos considerar o caso unidimensional e posteriormente o caso bidimensional.

Caso Unidimensional

Assumindo $L = 1$ na Eq. (1.11) obtemos

$$\mu = \gamma\epsilon, \quad \gamma = \left. \frac{dF(x^n)}{dx^n} \right|_{x=x^*}. \quad (1.14)$$

- Se $|\gamma| > 1$, o ponto fixo é um *nó instável*;
 - Se $\gamma > 1$, a trajetória faste-se do ponto fixo monotonicamente;
 - Se $\gamma < -1$, a trajetória faste-se do ponto fixo oscilatoriamente;
- Se $|\gamma| < 1$, o ponto fixo é um *nó assintoticamente estável*;
 - Se $0 < \gamma < 1$, a trajetória aproxima-se do ponto fixo monotonicamente;
 - Se $-1 < \gamma < 0$, a trajetória aproxima-se do ponto fixo oscilatoriamente;
- Se $|\gamma| = 1$, não sabemos sobre a estabilidade do ponto. É necessário retomar a Eq. (1.10) e considerar os termos de segunda ordem.

As Figs. (1.1) e (1.2) esboçam os possíveis comportamentos de um mapa unidimensional em torno do ponto fixo. Dada uma condição inicial x^0 , próxima do ponto fixo x^* , ao iterar este mapa n vezes, os estados seguintes $x^1, x^2, \dots, x^n$ podem se aproximar ou se afastar do ponto fixo de forma monótona ou oscilatória. O número de pontos fixos em um dado sistema depende do grau da função F que descreve o sistema. Por exemplo, se a função F for de segundo grau, podem haver no máximo dois pontos fixos. No caso de todos os pontos serem instáveis, o estado do sistema nunca converge para um ponto, sua evolução temporal irá oscilar entre alguns valores (o que chamamos de órbita periódica), ou nunca passará por um mesmo estado. No Capítulo 2 apresentaremos um mapa unidimensional que ficou muito conhecido pela sua riqueza de comportamento: o mapa logístico.

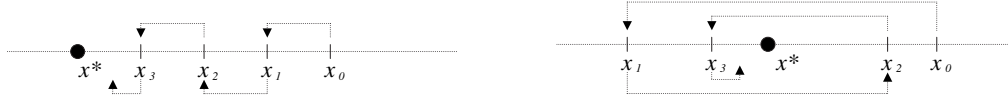


Figura 1.1: Ponto fixo no espaço de fases unidimensional. x^* representa o ponto fixo *estável*, consequentemente, as trajetórias vizinhas a este ponto aproximam-se de forma monótona (à esquerda) ou oscilatória (à direita).



Figura 1.2: Ponto fixo no espaço de fases unidimensional. x^* representa o ponto fixo *instável*, consequentemente, as trajetórias vizinhas a este ponto afastam-se de forma monótona (à esquerda) ou oscilatória (à direita).

Caso Bidimensional

Assumindo $L = 2$ na Eq. (1.11) obtemos

$$\begin{pmatrix} \mu_1 \\ \mu_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial}{\partial x_1^n} F_1(x_1^n, x_2^n) \Big|_{x_1^*, x_2^*} & \frac{\partial}{\partial x_2^n} F_1(x_1^n, x_2^n) \Big|_{x_1^*, x_2^*} \\ \frac{\partial}{\partial x_1^n} F_2(x_1^n, x_2^n) \Big|_{x_1^*, x_2^*} & \frac{\partial}{\partial x_2^n} F_2(x_1^n, x_2^n) \Big|_{x_1^*, x_2^*} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \epsilon_1 \\ \epsilon_2 \end{pmatrix} \quad (1.15)$$

Os autovalores γ_1 e γ_2 associados a cada ponto fixo podem ser classificados como:

- Se $|\gamma_{1,2}| < 1$ e reais, o ponto fixo é um *nó assintoticamente estável*;
- Se $|\gamma_{1,2}| > 1$ e reais, o ponto fixo é um *nó instável*;
- Se $|\gamma_1| < 1$, $|\gamma_2| > 1$ e reais, o ponto fixo é um *ponto de sela hiperbólico*, que é instável;
- Se $|\gamma_{1,2}| < 1$ e complexos conjugados, o ponto fixo é um *foco assintoticamente estável*;
- Se $|\gamma_{1,2}| > 1$ e complexos conjugados, o ponto fixo é um *foco instável*.

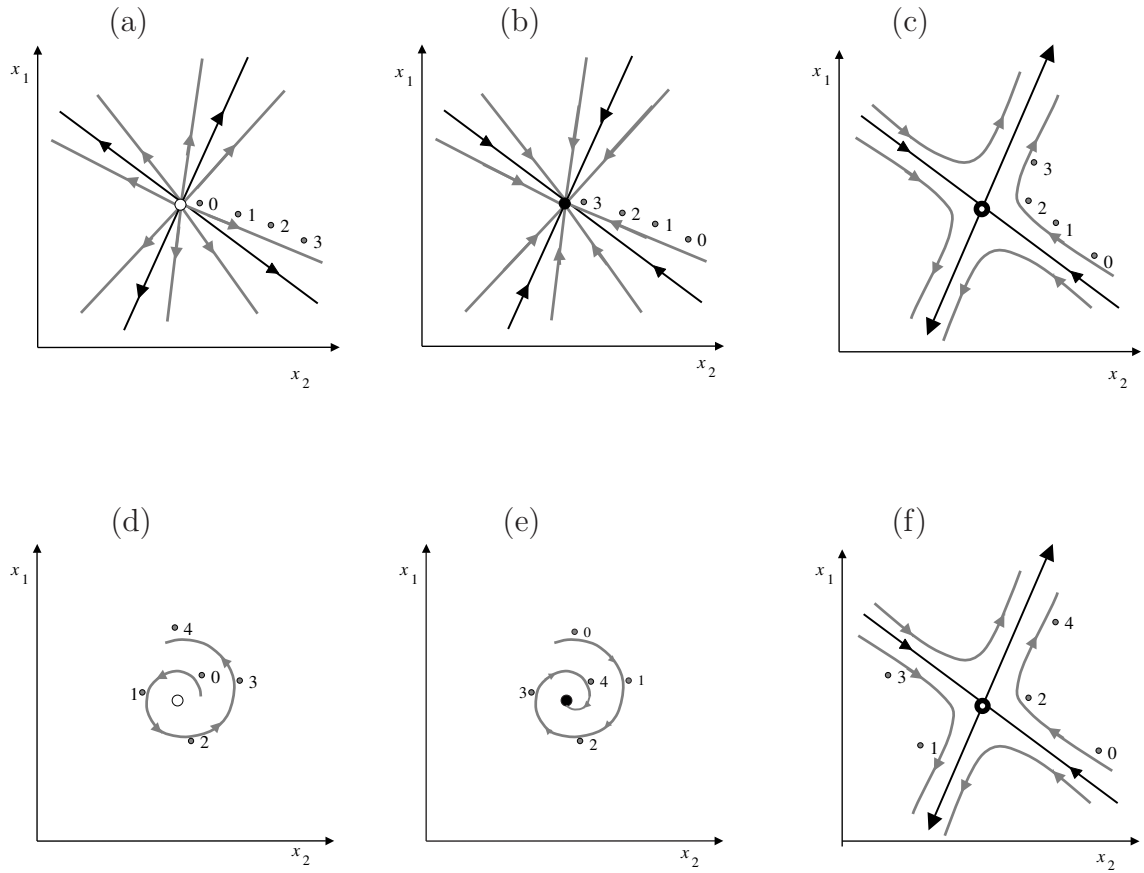


Figura 1.3: Pontos fixos no espaço de fases bidimensional. (a) nó instável; (b) nó assintoticamente estável; (c) ponto de sela; (d) foco instável; (e) foco assintoticamente estável; (f) ponto de sela alternado.

Uma trajetória que passa na vizinhança do ponto fixo pode ser monótona, se os autovalores são positivos, ou alternada, se um deles for negativo. A Fig. (1.3) apresenta as linhas de estabilidade no espaço de fases para diferentes tipos de pontos fixos. As retas pretas que passam pelo ponto fixo representam as direções dos autovetores. No caso dos gráficos (d) e (e) os autovetores são complexos e por isso não estão representados. As setas em cinza indicam a direção da evolução de um estado, dada uma condição inicial. Os pontos numerados exemplificam o

comportamento em passos futuros dada uma condição inicial. Nos gráficos (a) à (e) as trajetórias exemplificadas possuem autovalores positivos. No gráfico (f) foram considerados ambos os autovalores negativos e, conseqüentemente, a evolução do estado inicial se dá de maneira alternada.

1.2 Atratores

Podemos dizer que um *atrator* é um conjunto invariante para o qual as órbitas próximas convergem depois de um tempo longo. A grosso modo, é a figura construída no espaço de fases quando deixamos vários estados iniciais evoluírem por um tempo longo e eliminamos o transiente. Dessa forma, um ponto fixo estável é um *atrator*: Dada qualquer condição inicial na vizinhança do ponto, o estado irá evoluir para o ponto fixo e permanecerá neste ponto. Nesse caso, o atrator é um ponto e o transiente são as órbitas necessárias para atingí-lo.

Podemos imaginar que em sistemas de tempo contínuo o atrator é um “desenho feito por um lápis” sem levantá-lo, formando uma linha que varre o espaço de fases a medida que o tempo passa. Esta linha nunca pode se cruzar, pois, em sistemas determinísticos só há um caminho possível dada uma condição inicial. Em sistemas de tempo discreto, o atrator seria desenhado ponto a ponto levantando o lápis “em unidades discretas de tempo”. A medida que o tempo passa, a figura do atrator vai se formando.

Em sistemas conservativos o volume ocupado por um conjunto de condições iniciais se mantém ao passar do tempo. Em sistemas expansivos, há aumento do volume enquanto que, em sistemas dissipativos, há redução. Sendo assim, os atratores estão presentes somente em sistemas dissipativos.

O *ciclo limite* é um tipo de atrator que pode aparecer em sistemas com dimensão maior ou igual a dois. O ciclo limite, como o nome sugere, é um atrator com a topologia de um círculo. Quando o atrator é deste tipo, o volume ocupado por

um grupo de condições iniciais no espaço de fases vai diminuindo na(s) direção(ões) perpendicular(res) à curva do ciclo limite. Por outro lado, em média, a projeção do volume ao longo da curva não se altera, reduzindo a dinâmica das condições iniciais no espaço de fases ao ciclo limite. No caso de sistemas de tempo contínuo, dada uma condição inicial, a trajetória tende continuamente à curva fechada onde, depois de atingí-la, os estados passam a assumir os mesmos valores. No caso de evoluções em tempos discretos, a figura da linha fechada vai se formando à medida que o tempo passa e os estados, que nunca se repetem, vão preenchendo a curva. Portanto, o ciclo limite somente é periódico quando descrito por equações diferenciais. O *toro* é um outro tipo de atrator que pode estar presente tanto em sistemas de tempo contínuo quanto de tempo discreto, porém apenas podem ocorrer a partir de um espaço de fases tridimensional. O toro é essencialmente um ciclo-limite bidimensional.

Em mapas, quando um atrator é formado por um número finito de pontos, que se repetem em sequência, dizemos que ele é *órbita periódica*. Se olharmos para o volume ocupado por um grupo de condições iniciais no espaço de fases, veremos o volume se reduzir em todas as direções, convergindo para os pontos da órbita periódica.

Um atrator é chamado de *caótico* quando volumes vizinhos de condições iniciais expandem-se em pelo menos uma direção e contraem-se na(s) outra(s): Um grupo de condições iniciais muito próximas terá suas respectivas trajetórias descorrelacionadas em um tempo exponencialmente rápido. Este fato é conhecido como *sensibilidade às condições iniciais* e ocorre porque há pelo menos uma direção de expansão. A “figura” final no espaço de fases é geralmente muito complexa. Em sistemas determinísticos de tempo contínuo, este atrator pode ocorrer apenas a partir de um espaço de fases tridimensional. Em mapas, estes atratores já podem ocorrer a partir de um espaço de fases unidimensional. Um atrator caótico é dito *estranho* se sua dimensão for fractal [14].

A sensibilidade às condições iniciais é característica fundamental para que a dinâmica seja caótica. Caso o sistema seja dissipativo, a dinâmica caótica resulta de um atrator caótico. A sensibilidade às condições iniciais provoca a expansão (pelo menos em uma direção) do volume ocupado por um grupo de condições iniciais. O contrário, porém, não é verdadeiro, pois sistemas expansivos não necessariamente possuem sensibilidade às condições iniciais. O cálculo do *expoente de Lyapunov* é uma forma matemática de quantificar a taxa média exponencial de divergência entre as trajetórias, e então, caracterizar a dinâmica caótica.

1.2.1 Expoente de Lyapunov

O expoente de Lyapunov expressa a taxa média de expansão da distância entre duas condições iniciais muito próximas. Embora o expoente possa depender destas condições iniciais, ele geralmente é único para um mesmo atrator, isto é, qualquer conjunto de condições iniciais que converge para o mesmo atrator resulta em um mesmo expoente de Lyapunov. Neste contexto, medir o expoente de Lyapunov entre duas trajetórias é equivalente a medir o expoente em um volume de trajetórias. Para cada dimensão do espaço de fases existe um expoente associado que determina o comportamento do volume ocupado pelas condições iniciais ao longo do tempo. A soma dos expoentes diz a respeito da conservação do volume inicial. Se o sistema é dissipativo, a soma deve ser um número negativo, se é conservativo, deve dar zero e, se expansivo, a soma deve ser um número positivo. A seguir, apresentaremos um método de calcular o expoente de Lyapunov. A fim de facilitar o entendimento, apresentaremos inicialmente o caso unidimensional e posteriormente faremos a generalização para mais dimensões.

Seja o mapa unidimensional:

$$x^{n+1} = f(x^n). \tag{1.16}$$

Sejam dois pontos iniciais próximos (y^0 e x^0) e a distância entre eles

$$\delta^0 = |y^0 - x^0|. \quad (1.17)$$

Admitamos que depois de uma iteração a nova distância seja:

$$\delta^1 = |y^1 - x^1|. \quad (1.18)$$

Podemos relacionar δ^0 e δ^1 , e as sucessivas distâncias a partir de uma variação exponencial,

$$\begin{aligned} \delta^1 &= e^{\lambda_1} \delta^0 \\ \delta^2 &= e^{\lambda_2} \delta^1 = e^{\lambda_1 + \lambda_2} \delta^0 \\ &\vdots \\ \delta^N &= e^{\lambda_1 + \lambda_2 + \dots + \lambda_N} \delta^0 = e^{N\lambda} \delta^0, \quad \text{onde} \quad \lambda \equiv \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \lambda_i \end{aligned} \quad (1.19)$$

Logo, λ mede a taxa exponencial média de expansão das trajetórias vizinhas. Agora fica claro que, se $\lambda > 0$, há uma expansão do volume, se $\lambda = 0$, o volume se mantém e, se $\lambda < 0$, há uma contração. A relação (1.19) nos permite escrever:

$$|f^N(y^0) - f^N(x^0)| = e^{N\lambda} \delta^0 \quad \rightarrow \quad \lambda = \frac{1}{N} \ln \left| \frac{f^N(x^0 + \delta^0) - f^N(x^0)}{\delta^0} \right|, \quad (1.20)$$

onde $f^N(x^0)$ indica a N -ésima iteração de $f(x^0)$. À rigor, devemos considerar uma distância inicial infinitesimal e um número infinito de interações:

$$\lambda = \lim_{N \rightarrow \infty} \lim_{\delta^0 \rightarrow 0} \frac{1}{N} \ln \left| \frac{f^N(x^0 + \delta^0) - f^N(x^0)}{\delta^0} \right| \quad (1.21)$$

$$\lambda = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} \ln \left| \frac{df^N(x^0)}{dx^0} \right|. \quad (1.22)$$

λ é por definição o *expoente característico de Lyapunov* do mapa. λ não depende explicitamente da trajetória vizinha, mas pode depender do ponto x^0 . Pela regra da cadeia,

$$\frac{d}{dx^0} f^N(x^0) = \frac{d}{dx^{N-1}} f(x^{N-1}) \frac{d}{dx^{N-2}} f(x^{N-2}) \dots \frac{d}{dx^0} f(x^0). \quad (1.23)$$

Substituindo a Eq. (1.23) na Eq. (1.22) obtém-se:

$$\lambda = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} \ln \prod_{i=0}^{N-1} \left| \frac{d}{dx^i} f(x^i) \right|. \quad (1.24)$$

Podemos separar o produtório em somas,

$$\lambda = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} \sum_{i=0}^{N-1} \ln |f'(x^i)|. \quad (1.25)$$

Vamos agora generalizar para L dimensões. Um mapa de L dimensões, pode ser escrito como em analogia à Eq. (1.1),

$$\vec{x}^{n+1} = \vec{f}(\vec{x}^n). \quad (1.26)$$

Seja $\vec{\delta}^0$ o vetor que determina o módulo da distância entre duas condições iniciais, e $\vec{\delta}^1$ o vetor que determina módulo destas distâncias na iteração seguinte. A relação entre $\vec{\delta}^0$ e $\vec{\delta}^1$ pode ser escrita como:

$$\vec{\delta}^1 = M^1 \vec{\delta}^0, \quad (1.27)$$

onde M^1 é uma matriz $L \times L$. Nas próximas iterações temos

$$\begin{aligned} \vec{\delta}^2 &= M^2 \vec{\delta}^1 \rightarrow \vec{\delta}^2 = M^2 M^1 \vec{\delta}^0, \\ &\vdots \\ \vec{\delta}^N &= M^N M^{N-1} \dots M^1 \vec{\delta}^0, \end{aligned} \quad (1.28)$$

Definindo $A^N = M^N M^{N-1} \dots M^1$, obtemos

$$\vec{\delta}^N = A^N \vec{\delta}^0, \quad (1.29)$$

ou ainda,

$$|\vec{f}^N(\vec{x}^0 + \vec{\delta}^0) - \vec{f}^N(\vec{x}^0)| = A^N \vec{\delta}^0. \quad (1.30)$$

Cada elemento i da equação vetorial acima pode ser escrito como:

$$|f_i^N(\vec{x}^0 + \vec{\delta}^0) - f_i^N(\vec{x}^0)| = \sum_j A_{ij}^N \delta_j^0. \quad (1.31)$$

Considerando $\vec{\delta}^0$ muito pequeno, podemos expandir a Eq. (1.31) em série de Taylor em torno de $\vec{x}^0$ e considerar apenas os termos de primeira ordem:

$$\lim_{\vec{\delta}^0 \rightarrow 0} \left| \sum_j \frac{\partial f_i^N}{\partial x_j} \Big|_{\vec{x}^0} \delta_j^0 \right| = \sum_j A_{ij}^N \delta_j^0 \quad \rightarrow \quad A_{ij}^N = \frac{\partial f_i^N}{\partial x_j} \Big|_{\vec{x}^0}. \quad (1.32)$$

Se J^n é a matriz Jacobiana cujos elementos são definidas como $J_{ij}^n = \frac{\partial f_i^n}{\partial x_j} \Big|_{\vec{x}^n}$, Eq. A^N é o produto

$$A^N = J^{N-1} \dots J^1 J^0. \quad (1.33)$$

A partir da Eq. (1.29) podemos concluir que os autovalores de A^N são positivos. pois $\vec{\delta}^n$ foi definido como sendo o módulo da distância entre duas condições iniciais depois de n iterações. Sendo assim, podemos diagonalizar A^N e escrever seus autovalores na forma $e^{N\lambda_j}$, onde λ_j é o expoente de Lyapunov associado a direção do autovetor $\vec{v}_i$ de A^N . Utilizando a Eq. (1.33) temos:

$$e^{N\lambda_j} = \left[\text{módulo do autovalor } j \text{ do } \prod_{i=0}^{N-1} J^i \right], \quad (1.34)$$

onde N deve ser grande o suficiente para que o expoente de Lyapunov convirja. Logo, podemos escrever o expoente λ_j da forma:

$$\lambda_j = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} \ln \left[\text{módulo do autovalor } j \text{ do } \prod_{i=0}^{N-1} J^i \right] \quad (1.35)$$

1.3 Método computacional para o cálculo do expoente de Lyapunov

A princípio, o cálculo numérico para se obter o expoente de Lyapunov parece simples, porém, é um tanto quanto árduo quando o sistema a ser estudado tem dimensão maior do que um. Uma razão para isso é que, como dito anteriormente, são necessárias muitas iterações para se obter uma boa convergência. Quando o cálculo é

feito sobre regiões caóticas, os elementos da matriz A^n aumentam exponencialmente a medida que n cresce e seus valores acabam “explodindo” antes da convergência do expoente. Um método bastante aceito foi proposto na Ref. [15], que consiste em calcular os expoentes a partir de trajetórias vizinhas. Porém, devido à rápida divergência entre as trajetórias, este método requer frequentes renormalizações, podendo haver um acúmulo de erros que podem ser relevantes em algumas situações. Em nosso trabalho utilizamos o método proposto por T. M. Janaki *et al* [16], onde os expoentes são calculados a partir de uma única trajetória. Este método, que descreveremos, mostrou-se bastante eficiente em nosso estudo.

A partir da Eq. (1.33) temos que

$$A^{n+1} = J^n A^n. \quad (1.36)$$

Qualquer matriz A^n pode ser decomposta em um produto de uma matriz ortogonal O^n por uma triangular T^n , cujos elementos da diagonal são positivos e correspondem aos autovalores de A^n (ver *fatorização QR* na Ref. [17]). Logo, os expoentes de Lyapunov podem ser expressos como:

$$\lambda_i = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{\ln T_{ii}^N}{N}. \quad (1.37)$$

Aplicando a propriedade de triangularização da matriz A na Eq. (1.36) temos que,

$$O^{n+1} T^{n+1} = J^n O^n T^n \quad \rightarrow \quad T^{n+1} (T^n)^{-1} = \tilde{O}^{n+1} J^n O^n, \quad (1.38)$$

sendo $\tilde{O}$ a matriz transposta de O e T^{-1} a matriz inversa de T . Se escrevemos os elementos da diagonal na forma $T_{ii}^n = e^{L_i^n}$, então os elementos da matriz inversa ficam $[(T^n)^{-1}]_{ii} = e^{-L_i^n}$. Além disso, necessariamente a matriz $(T^n)^{-1}$ também é triangular. Podemos afirmar que os elementos da diagonal da Eq. (1.38) podem ser escritos como,

$$e^{(L_i^{N+1} - L_i^N)} = (\tilde{O}^{N+1} J^N O^N)_{ii}. \quad (1.39)$$

A matriz J^N é conhecida uma vez que conhecemos o mapa dado pela Eq. (1.26). A matriz O é tal que multiplicada pela matriz T resulta em A . Em nosso trabalho calculamos o expoente de Lyapunov para mapas bidimensionais e tridimensionais. A seguir mostraremos com detalhes como calcular a matriz O^n e a matriz O^{n+1} , para estes mapas.

1.3.1 Expoente de Lyapunov em mapas bidimensionais

Seja o mapa bidimensional:

$$\begin{aligned} x^{n+1} &= f(x^n, y^n), \\ y^{n+1} &= g(x^n, y^n). \end{aligned} \tag{1.40}$$

A matriz jacobiana J é dada por,

$$J^n = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} \Big|_{x^n, y^n} & \frac{\partial f}{\partial y} \Big|_{x^n, y^n} \\ \frac{\partial g}{\partial x} \Big|_{x^n, y^n} & \frac{\partial g}{\partial y} \Big|_{x^n, y^n} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} J_{11}^n & J_{12}^n \\ J_{21}^n & J_{22}^n \end{pmatrix}. \tag{1.41}$$

A matriz ortogonal O e a matriz triangular T podem ser escritas como:

$$O^n = \begin{pmatrix} \cos \theta^n & \sin \theta^n \\ -\sin \theta^n & \cos \theta^n \end{pmatrix}, \quad T^n = \begin{pmatrix} e^{L_1^n} & * \\ 0 & e^{L_2^n} \end{pmatrix}, \tag{1.42}$$

onde os elementos designados por $*$ não serão utilizados. Substituindo a Eq. (1.42) na Eq. (1.38) temos que:

$$\begin{pmatrix} e^{L_1^{n+1}-L_1^n} & * \\ 0 & e^{L_2^{n+1}-L_2^n} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (\tilde{O}^{n+1} J^n O^n)_{11} & * \\ 0 & (\tilde{O}^{n+1} J^n O^n)_{22} \end{pmatrix}, \tag{1.43}$$

Olhando para a Eq. (1.43) fica claro que, para obter L_j^{n+1} , é necessário saber os valores de L_j^n , J^n , O^n e O^{n+1} . Para o primeiro passo, dada uma condição inicial qualquer (x^0, y^0) , é trivial calcular J^0 , bastando calcular a Eq.(1.41) neste ponto. A matriz O^0 é calculada a partir da condição de triangularização da matriz A^0 , ou seja,

$$A^0 = O^0 T^0. \tag{1.44}$$

Voltando à Eq. (1.29), A^0 seria a matriz que relaciona a expansão da distância entre duas trajetórias próximas depois de, no caso, 0 interações, ou seja, $\vec{\delta}^0 = A^0 \vec{\delta}^0$. Logo A^0 é matriz identidade, assim como a matriz O^0 , de acordo com a Eq. (1.44). O valor de θ^0 , Eq. (1.42), pode ser escolhido como:

$$\theta^0 = 0. \quad (1.45)$$

Sendo assim a matriz O^0 está determinada. Se O^0 é identidade, $T^0 = A^0$ e $L_1^0 = L_2^0 = 0$, o que faz sentido, pois só pode haver expansão das trajetórias depois da primeira iteração, $n = 1$. O valor da matriz O^{n+1} pode ser determinado utilizando a Eq. (1.38):

$$\begin{aligned} & \begin{pmatrix} \cos \theta^{n+1} & \sin \theta^{n+1} \\ -\sin \theta^{n+1} & \cos \theta^{n+1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} e^{L_1^{n+1}} & * \\ 0 & e^{L_2^{n+1}} \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} J_{11}^n & J_{12}^n \\ J_{21}^n & J_{22}^n \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \cos \theta^n & \sin \theta^n \\ -\sin \theta^n & \cos \theta^n \end{pmatrix} \begin{pmatrix} e^{L_1^n} & * \\ 0 & e^{L_2^n} \end{pmatrix}. \end{aligned} \quad (1.46)$$

Multiplicando as matrizes,

$$\begin{pmatrix} \cos \theta^{n+1} e^{L_1^{n+1}} & * \\ -\sin \theta^{n+1} e^{L_1^{n+1}} & * \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (J_{11}^n \cos \theta^n - J_{12}^n \sin \theta^n e^{L_1^n}) & * \\ -(J_{22}^n \sin \theta^n - J_{21}^n \cos \theta^n e^{L_1^n}) & * \end{pmatrix}. \quad (1.47)$$

Dividindo a segunda linha pela primeira linha, ambas da primeira coluna:

$$\theta^{n+1} = \tan^{-1} \left(\frac{J_{22}^n \sin \theta^n - J_{21}^n \cos \theta^n}{J_{11}^n \cos \theta^n - J_{12}^n \sin \theta^n} \right). \quad (1.48)$$

Por ser um mapa bidimensional, existem dois expoentes de Lyapunov e os elementos da diagonal da Eq.(1.43) são as relações que os envolvem

$$\begin{aligned} L_1^{n+1} &= L_1^n + \ln |(\tilde{O}^{n+1} J^n O^n)_{11}|, \\ L_2^{n+1} &= L_2^n + \ln |(\tilde{O}^{n+1} J^n O^n)_{22}|. \end{aligned} \quad (1.49)$$

Sabido os valores de $L_j^0 = 0$, J^0 , O^0 e O^1 , é possível calcular o valor de L_i^1 a partir da Eq. (1.49), e assim sucessivamente. Ao fim de N passos L_j^N é uma soma das pequenas contribuições a cada interação. O valor dos expoentes de Lyapunov, como dito anteriormente, Eq. (1.37), se dá na convergência de L_i^N/N , e por isso, é necessário realizar este processo para N grande.

1.3.2 Expoente de Lyapunov em mapas tridimensionais

O cálculo dos expoentes de Lyapunov para mapas tridimensionais é análogo ao caso anterior. Porém a matriz ortogonal é 3×3 . A seguir mostraremos como obter a matriz O^0 e O^{n+1} . Os ângulos que determinam a matriz ortogonal são os três ângulos de Euler. Estes ângulos são obtidos fazendo o produto de três matrizes simples de rotação em torno dos eixos Z , X e novamente no eixo Z ,

$$O^n = \begin{pmatrix} O_{11}^n & O_{12}^n & O_{13}^n \\ O_{21}^n & O_{22}^n & O_{23}^n \\ O_{31}^n & O_{32}^n & O_{33}^n \end{pmatrix}, \quad (1.50)$$

onde:

$$\begin{aligned} O_{11}^n &= \cos \theta_1^n \cos \theta_2^n, \\ O_{12}^n &= \sin \theta_1^n \cos \theta_3^n - \cos \theta_1^n \sin \theta_2^n \sin \theta_3^n, \\ O_{13}^n &= \sin \theta_1^n \sin \theta_3^n + \cos \theta_1^n \sin \theta_2^n \cos \theta_3^n, \\ O_{21}^n &= -\sin \theta_1^n \cos \theta_2^n, \\ O_{22}^n &= \cos \theta_1^n \cos \theta_3^n + \sin \theta_1^n \sin \theta_2^n \sin \theta_3^n, \\ O_{23}^n &= \cos \theta_1^n \sin \theta_3^n - \sin \theta_1^n \sin \theta_2^n \cos \theta_3^n, \\ O_{31}^n &= -\sin \theta_2^n, \\ O_{32}^n &= -\cos \theta_2^n \sin \theta_3^n, \\ O_{33}^n &= \cos \theta_2^n \cos \theta_3^n. \end{aligned} \quad (1.51)$$

O cálculo da matriz O^0 , para o primeiro passo, pode ser retirado da Eq. (1.44), como feito para o caso bidimenssional. Para que O^0 seja identidade, basta considerar:

$$\theta_1^0 = \theta_2^0 = \theta_3^0 = 0. \quad (1.52)$$

O valor da matriz O^{n+1} pode ser determinada utilizando a relação (1.38). O produto $O^{n+1}T^{n+1}$ fica:

$$\begin{pmatrix} O_{11}^{n+1} & O_{12}^{n+1} & O_{13}^{n+1} \\ O_{21}^{n+1} & O_{22}^{n+1} & O_{23}^{n+1} \\ O_{31}^{n+1} & O_{32}^{n+1} & O_{33}^{n+1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} e^{L_1^{n+1}} & * & * \\ 0 & e^{L_2^{n+1}} & * \\ 0 & 0 & e^{L_3^{n+1}} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} O_{11}^{n+1}e^{L_1^{n+1}} & * & * \\ O_{21}^{n+1}e^{L_1^{n+1}} & * & * \\ O_{31}^{n+1}e^{L_1^{n+1}} & * & * \end{pmatrix}, \quad (1.53)$$

enquanto que $J^n O^n T^n$ é dado por

$$\begin{pmatrix} J_{11}^n & J_{12}^n & J_{13}^n \\ J_{21}^n & J_{22}^n & J_{23}^n \\ J_{31}^n & J_{32}^n & J_{33}^n \end{pmatrix} \begin{pmatrix} O_{11}^n & O_{12}^n & O_{13}^n \\ O_{21}^n & O_{22}^n & O_{23}^n \\ O_{31}^n & O_{32}^n & O_{33}^n \end{pmatrix} \begin{pmatrix} e^{L_1^n} & * & * \\ 0 & e^{L_2^n} & * \\ 0 & 0 & e^{L_3^n} \end{pmatrix} \quad (1.54)$$

$$= \begin{pmatrix} (J_{11}^n O_{11}^n + J_{12}^n O_{21}^n + J_{13}^n O_{31}^n)e^{L_1^n} & * & * \\ (J_{21}^n O_{11}^n + J_{22}^n O_{21}^n + J_{23}^n O_{31}^n)e^{L_1^n} & * & * \\ (J_{31}^n O_{11}^n + J_{32}^n O_{21}^n + J_{33}^n O_{31}^n)e^{L_1^n} & * & * \end{pmatrix}.$$

Igualando a Eq. (1.53) com a Eq. (1.54) temos

$$\begin{pmatrix} O_{11}^{n+1}e^{L_1^{n+1}} & * & * \\ O_{21}^{n+1}e^{L_1^{n+1}} & * & * \\ O_{31}^{n+1}e^{L_1^{n+1}} & * & * \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (J_{11}^n O_{11}^n + J_{12}^n O_{21}^n + J_{13}^n O_{31}^n)e^{L_1^n} & * & * \\ (J_{21}^n O_{11}^n + J_{22}^n O_{21}^n + J_{23}^n O_{31}^n)e^{L_1^n} & * & * \\ (J_{31}^n O_{11}^n + J_{32}^n O_{21}^n + J_{33}^n O_{31}^n)e^{L_1^n} & * & * \end{pmatrix}, \quad (1.55)$$

de onde podemos tirar as relações:

$$\frac{O_{11}^{n+1}}{O_{21}^{n+1}} = \frac{\cos \theta_1^{n+1} \cos \theta_2^{n+1}}{-\sin \theta_1^{n+1} \cos \theta_2^{n+1}} \Rightarrow \begin{cases} \theta_1^{n+1} = \tan^{-1} \left(\frac{-(J^n O^n)_{21}}{(J^n O^n)_{11}} \right), \\ \theta_2^{n+1} = \tan^{-1} \left(\frac{(J^n O^n)_{31}}{(J^n O^n)_{21}} \sin \theta_1^{n+1} \right). \end{cases} \quad (1.56)$$

Escrevendo $T^{n+1}(T^n)^{-1} = (\tilde{O}^{n+1})J^n O^n$,

$$\begin{pmatrix} e^{L_1^{n+1}-L_1^n} & * & * \\ 0 & e^{L_2^{n+1}-L_2^n} & * \\ 0 & 0 & e^{L_3^{n+1}-L_3^n} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} O_{11}^{n+1} & O_{21}^{n+1} & O_{31}^{n+1} \\ O_{12}^{n+1} & O_{22}^{n+1} & O_{32}^{n+1} \\ O_{13}^{n+1} & O_{23}^{n+1} & O_{33}^{n+1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} (J^n O^n)_{11} & (J^n O^n)_{12} & (J^n O^n)_{13} \\ (J^n O^n)_{21} & (J^n O^n)_{22} & (J^n O^n)_{23} \\ (J^n O^n)_{31} & (J^n O^n)_{32} & (J^n O^n)_{33} \end{pmatrix}, \quad (1.57)$$

podemos tirar as relações para θ_3^{n+1} ,

$$\begin{aligned} 0 &= O_{12}^{n+1}(J^n O^n)_{11} + O_{22}^{n+1}(J^n O^n)_{21} + O_{32}^{n+1}(J^n O^n)_{31}, \\ 0 &= O_{13}^{n+1}(J^n O^n)_{11} + O_{23}^{n+1}(J^n O^n)_{21} + O_{33}^{n+1}(J^n O^n)_{31}, \\ 0 &= O_{13}^{n+1}(J^n O^n)_{12} + O_{23}^{n+1}(J^n O^n)_{22} + O_{33}^{n+1}(J^n O^n)_{32}. \end{aligned} \quad (1.58)$$

Qualquer uma destas três equações define θ_3^{n+1} em função de J^n, O^n, θ_1^n e θ_2^n . Os três valores dos expoentes de Lyapunov podem ser retirados da Eq. (1.39),

$$\begin{aligned} L_1^{n+1} &= L_1^n + \ln |(\tilde{O}^{n+1} J^n O^n)_{11}|, \\ L_2^{n+1} &= L_2^n + \ln |(\tilde{O}^{n+1} J^n O^n)_{22}|, \\ L_3^{n+1} &= L_3^n + \ln |(\tilde{O}^{n+1} J^n O^n)_{33}|. \end{aligned} \quad (1.59)$$

Como no caso anterior, $L_i^0 = 0$ e os sucessivos valores de L_i^n são obtidos utilizando a Eq. (1.59). Depois de N interações obtém-se os respectivos expoentes de Lyapunov, Eq. (1.37).

Capítulo 2

Alguns modelos de populações

Neste capítulo apresentaremos três modelos conhecidos em dinâmica de populações. Iniciamos com o mapa logístico, concebido pelo matemático Pierre-François Verhulst a fim de descrever o crescimento de uma população que suporta um número máximo de indivíduos. Logo em seguida, apresentaremos o modelo de duas espécies, predador-presa, de Lotka-Volterra. Finalizaremos este capítulo com as idéias de Hastings e Powell. Um século e meio depois de Verhulst, estes autores propõem um modelo para tratar o problema de uma cadeia alimentar de três espécies.

O modelo de três espécies de Hastings e Powell é a base da construção do nosso modelo espacial de populações, porém, pudemos observar características dinâmicas similares não só a este, como também aos outros dois modelos.

2.1 Mapa logístico

No final do século XVIII o número de pobres na sociedade inglesa era considerável. Tentando entender tal fato, em 1798, Thomas Malthus, publicou seu *“Ensaio sobre o princípio de populações”*. Para ele, o aumento da população se dava de maneira mais rápida do que o aumento da produção de alimentos. Malthus estimou que a

população dobrava a cada 25 anos, enquanto que as fontes de alimento cresciam segundo uma lei muito mais lenta [18]. Podemos escrever o modelo de Malthus como:

$$P_{n+1} = CP_n, \quad (2.1)$$

onde $C = 2$ e a unidade de tempo seria 25 anos. Desta forma a população cresce indefinidamente, justificando a escassez de alimento da época.

No início do século XIX, Flandres (hoje uma das três regiões federais da Bélgica juntamente com a Valónia e Bruxelas) passava por uma crise econômica dramática, e o interesse nas pesquisas de crescimento de populações foi retomado. Inspirado no trabalho de Malthus, o matemático Pierre-François Verhust (1804-1849) questionou o crescimento indefinido das populações, e sugeriu que haveria fatores de inibição do crescimento. As populações chegariam a um valor máximo $\bar{P}$, a uma taxa que seria proporcional a diferença entre o número máximo e o número atual de indivíduos ($\bar{P} - P_n$). De acordo com o modelo apresentado na Eq. (2.1), C não seria mais uma constante, mas uma função de P_n :

$$C = k(\bar{P} - P_n), \quad (2.2)$$

de forma que

$$P_{n+1} = k(\bar{P} - P_n)P_n. \quad (2.3)$$

A partir da transformação $x_n = P_n/\bar{P}$ e $\mu = k\bar{P}$, podemos reescrever a Eq. (2.3) da forma que hoje conhecemos como mapa logístico:

$$x_{n+1} = F(x_n) = \mu x_n(1 - x_n). \quad (2.4)$$

Sendo $\mu > 0$, $F(x_n)$ é uma parábola de concavidade voltada para baixo com o seu valor máximo em $x = 1/2$. Uma vez que não faz sentido populações negativas, este modelo exige que $0 \leq x_0 \leq 1$, e $0 \leq \mu \leq 4$. Dado um valor inicial x_0 obtemos

um valor para x_1 , dado este valor, calcula-se x_2 , e assim por diante, de forma que os valores de x sempre estarão no intervalo entre zero e um. Dependendo do valor de μ pode-se evidenciar vários tipos de comportamento dinâmico: o valor de x pode convergir para um ponto fixo; ou oscilar entre 2, 4, 8... valores; ou ainda pode varrer infinitos valores de forma a nunca retornar a um mesmo ponto. Por possuir esta riqueza de comportamentos o mapa logístico ficou muito conhecido [7]. Para tentar entender melhor estes comportamentos, faremos um pequeno estudo sobre a estabilidade de seus pontos fixos.

Assumindo $F(x_n) = x_n$ na Eq. (2.4), chegamos aos pontos fixos $x_1^* = 0$ e $x_2^* = 1 - 1/\mu$. Como $dF(x_n)/dx_n = \mu(1 - 2x_n)$, os autovalores associados a x_1^* e x_2^* (ver Eq. (1.14)) são $\gamma_1 = \mu$ e $\gamma_2 = 2 - \mu$. Como discutido no Capítulo 1, estes pontos serão estáveis quando $|\gamma| < 1$, e instáveis quando $|\gamma| > 1$. Logo:

- Para $0 \leq \mu < 1$, $x_1^* = 0$ é *assintoticamente estável*, enquanto que x_2^* é *instável*: x_n converge assintoticamente para $x_1^* = 0$;
- Para $\mu = 1$, ocorre uma bifurcação e os pontos de equilíbrio trocam suas estabilidades.
- Para $1 < \mu < 3$, $x_1^* = 0$ é *instável*, enquanto que x_2^* é *assintoticamente estável*: x_n converge para $x_2^* = 1 - 1/\mu$ de forma monótona para $1 < \mu < 2$ e de forma oscilatória para $2 < \mu < 3$;
- Para $\mu = 3$ tem-se uma bifurcação de duplicação de período, surgindo uma órbita estável de período 2. Ou seja, a órbita estável deixa de ser o ponto fixo e passa a oscilar periodicamente entre dois valores, o que chamamos de *órbita periódica de período 2*.

A identificação dos pontos de período-2 se dá assumindo que $F^2(x_n) = x_n$, sendo que $F^2(x_n) = F(F(x_n))$. Em $\mu = 1 + \sqrt{6}$ a órbita de período-2 fica instável e sofre uma bifurcação de período, gerando uma órbita estável de período-4. A medida que

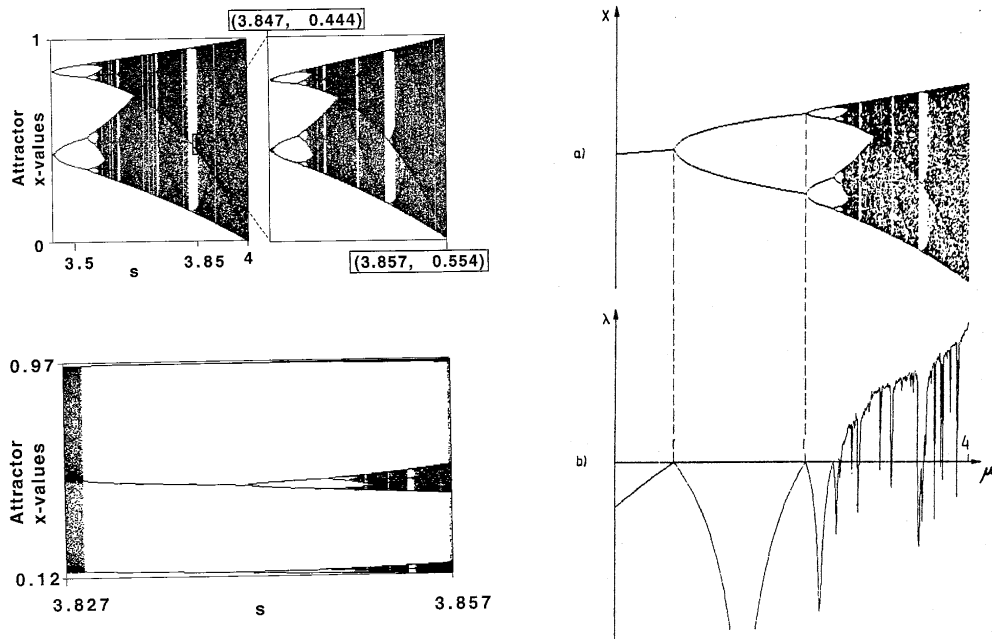


Figura 2.1: À esquerda estão dois gráficos extraídos do livro [19], onde pode-se notar a estrutura fractal do diagrama de órbitas (em cima) e a janela de período-3 (em baixo). A direita estão dois gráficos retirados do livro [20], onde o comportamento caótico para alguns valores de μ é sinalizado pelo expoente de Lyapunov λ positivo.

o valor de μ aumenta, as bifurcações passam a ocorrer indefinidamente, até que o cálculo analítico torna-se impossível. Para visualizar as bifurcações, pode-se fazer um cálculo numérico e construir um diagrama de órbitas, onde são salvas apenas as soluções atratoras (os transientes são eliminados). A Fig. (2.1) apresenta o diagrama de órbitas, onde podemos evidenciar a cascata de bifurcações. Entretanto, existem janelas em que as órbitas voltam a assumir periodicidade pequenas; na maior janela temos uma órbita de período-3.

Um outro comportamento interessante é a estrutura fractal que o diagrama de bifurcação assume. Várias regiões do diagrama ao serem ampliadas revelam a mesma figura original (veja Fig. (2.1)). O comportamento caótico ocorre quando a peri-

odicidade torna-se infinita, de forma que x nunca assume o mesmo valor. Outra característica deste comportamento é a “*sensibilidade às condições iniciais*”, onde variações muito pequenas nos valores iniciais resultam em trajetórias muito diferentes. O *expoente de Lyapunov* mede o crescimento médio exponencial com que estas condições iniciais perdem suas correlações. Ainda na Fig. (2.1), observamos os valores dos expoentes λ em função de μ . Nas regiões onde $\lambda > 0$, o comportamento é caótico. Logo antes da janela de período-3 constata-se um comportamento interessante na evolução temporal, chamado de *comportamento intermitente*, onde a trajetória parece ser de período-3, mas repentinamente o movimento quase periódico é interrompido por estouros caóticos.

Maiores detalhes sobre os diversos comportamentos presentes no mapa logístico podem ser encontrados nas Refs. [7, 19, 20, 21].

2.2 O modelo de Lotka-Volterra

Durante a Primeira Guerra Mundial (1914-1918), as pescas no Mar Adriático foram praticamente paralisadas. Com isso, no final da guerra verificou-se um curioso fato: A concentração de peixes menores (presas de peixes maiores) havia diminuído, enquanto que a concentração de peixes predadores havia aumentado. A fim de entender este acontecimento, em 1926, V. Volterra (1860-1940) sugeriu o primeiro modelo sobre a interação predatória entre duas espécies. Sendo N o número de presas e P o número de predadores, Volterra propôs o seguinte sistema de equações:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= aN - bNP, \\ \frac{dP}{dt} &= -cP + dNP,\end{aligned}\tag{2.5}$$

onde a , b , c e d são constantes positivas. A população de presas estando isolada comporta-se analogamente ao modelo de Malthus, Eq. (2.1): a população aumenta

exponencialmente devido ao termo aN . O efeito de predação sob a população N é proporcional ao produto do número de presas e predadores, sendo que o parâmetro b ajusta a intensidade deste efeito. A população P estando isolada não sobrevive sozinha, sua extinção ocorrerá exponencialmente devido ao fator $-cP$. A presença de presas, por outro lado, possibilita o aumento de P . Este aumento também é proporcional ao produto do número de presas e predadores, porém, é parâmetro d que ajusta esta relação. A morte de uma presa não gera necessariamente o nascimento de um predador e essa relação é balanceada pelos parâmetros b e c .

Em 1920, A. J. Lotka havia proposto equações equivalentes às Eqs. (2.5) ao estudar um conjunto imaginário de equações químicas, no qual a concentração de duas substâncias exibem comportamento periódico. Hoje em dia este modelo é conhecido como *modelo de Lotka-Volterra*, ou *modelo predador-presa*.

As Eqs. (2.5) podem ser reescaladas a partir das seguintes transformações

$$u(\tau) = \frac{d}{c}N(t), \quad v(\tau) = \frac{b}{a}P(t), \quad \tau = at, \quad \alpha = c/a, \quad (2.6)$$

que nos leva à

$$\frac{du}{d\tau} = u(1 - v), \quad \frac{dv}{d\tau} = \alpha v(u - 1). \quad (2.7)$$

Impondo $du/d\tau = 0$ e $dv/d\tau = 0$, obtemos os pontos de equilíbrio $(u^*, v^*) = (0, 0)$ e $(u^*, v^*) = (1, 1)$. A estabilidade destes pontos pode ser determinada pelos autovalores γ_1, γ_2 da matriz Jacobiana apresentada na Eq. (1.15). Tratando-se de equações diferenciais, $\gamma > 0$ indica instabilidade, e $\gamma < 0$ indica estabilidade na direção de seus respectivos autovetores. O ponto fixo:

- $(0, 0)$ possui autovalores $\gamma_1 = 1, \gamma_2 = -1$: é um *ponto de sela*;
- $(1, 1)$ possui autovalores $\gamma_1 = i\sqrt{\alpha}, \gamma_2 = -i\sqrt{\alpha}$: como os autovalores são imaginários puros, trata-se de um *centro*, ou um *equilíbrio elíptico* ou *degenerado*, ou um *ponto fixo estável*, porém, não é assintoticamente estável.

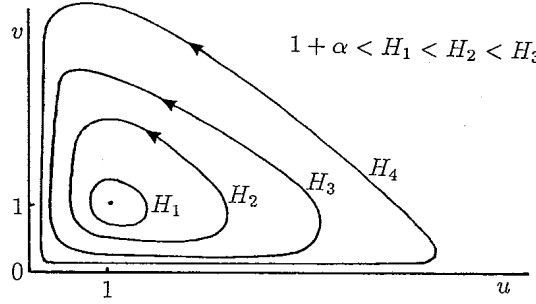


Figura 2.2: Espaço de fases para o modelo *predador-presa* extraído do livro [1].

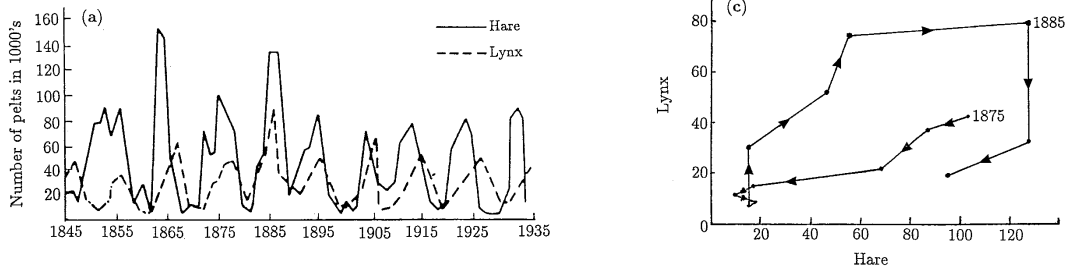


Figura 2.3: À esquerda: número de peles de lincês (*Lynx*) e lebres (*Hare*) vendidas pela Companhia Hudson Bay durante um século. À direita: espaço de fases referente aos dados do gráfico à esquerda. Estes gráficos foram extraídos do livro [1].

A partir das Eqs. (2.7) podemos eliminar a variável tempo obtendo uma equação somente para as variáveis u e v . Tal equação é integrável de forma que podemos calcular analiticamente as trajetórias percorridas no espaço de fases:

$$\frac{dv}{du} = \alpha \frac{v(u-1)}{u(1-v)} \quad \Rightarrow \quad \alpha u + v - \ln u^\alpha v = H, \quad (2.8)$$

onde H é a constante de integração e define uma órbita fechada. O valor mínimo de H é $1 + \alpha$ e ocorre para $(u, v) = (1, 1)$. Para valores maiores de H , as trajetórias vão se afastando do ponto de equilíbrio $(u^*, v^*) = (1, 1)$, como mostra a Fig. (2.2).

Olhando para a Fig. (2.2) podemos entender a justificativa que Volterra deu para o fato que intrigou alguns pescadores no final da Primeira Guerra Mundial. O sistema predador-presa isolado comporta-se de maneira oscilatória: com o aumento

do número de predadores as presas diminuem, até que a escassez de alimento faz com que a população de predadores diminua bruscamente. A partir daí, a população de presas começa a aumentar, permitindo o aumento progressivo da população de predadores. O ciclo de acontecimento retoma de maneira periódica. A amplitude e a frequência desses comportamentos são determinadas pelas condições iniciais (trajetórias H_1 , H_2 , H_3 e H_4 na Fig. (2.2)). Uma das limitações da aplicação deste modelo é a instabilidade estrutural, onde uma pequena perturbação resulta em outra órbita podendo provocar um grande efeito.

Um exemplo da aplicação do modelo *Lotka-Volterra* foi feito com os dados do número de peles de lince e lebres vendidas por uma empresa do Canadá durante um século. Assumindo que o número de peles vendidas é uma proporção fixa do número de indivíduos destas espécies na natureza (a precisão desta relação é questionável), pôde-se observar o caráter oscilatório destas populações. A Fig. (2.3) mostra estes dados. Se olharmos com atenção para o espaço de fase apresentado na Fig. (2.3), percebemos que a direção das setas estão no sentido horário, enquanto que, na Fig. (2.2), as setas estão no sentido anti-horário. Isto é um problema, pois de acordo com o modelo *Lotka-Volterra* as lebres estariam comendo as lince! Michael E. Gilpin [22] discutiu este problema e sugeriu que as lebres poderiam contaminar as lince, porém tal contaminação nunca foi evidenciada. Um outro fato nos chama a atenção ao compararmos estas figuras: enquanto que na Fig.(2.2) o crescimento dos predadores ocorre juntamente com a diminuição da população de presas, de forma que o crescimento das espécies está defasado no tempo, na Fig. (2.3) o crescimento de predadores ocorre juntamente com o crescimento das presas, ou seja, o crescimento das espécies está sincronizado no tempo. Em 1984, William M. Schaffer [23] sugeriu que os dados obtidos poderiam ser uma evidência de um atrator estranho, ou seja, que a natureza se comporta de forma caótica.

2.3 O modelo de Hastings-Powell

Hastings e Powell [8] propuseram um modelo para uma cadeia alimentar composta por três espécies: X , a de mais baixo nível trófico; Y , que pertence ao segundo nível trófico; e Z , que pertence ao mais alto nível trófico. Sendo assim, a espécie Z se alimenta da espécie Y , enquanto que esta se alimenta de X . Este modelo é descrito pelas seguintes equações diferenciais:

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dT} &= R_0 X \left(1 - \frac{X}{K_0}\right) - C_1 F_1(X) Y, \\ \frac{dY}{dT} &= F_1(X) Y - F_2(Y) Z - D_1 Y, \\ \frac{dZ}{dT} &= C_2 F_2(Y) Z - D_2 Z,\end{aligned}\tag{2.9}$$

where

$$F_i(U) = \frac{A_i U}{B_i + U} \quad \text{para } i = 1, 2.\tag{2.10}$$

As Eqs. (2.9) descrevem as seguintes situações:

- A espécie X é a única que pode sobreviver sozinha e sua taxa de crescimento intrínseco é dado por R_0 ;
- X não pode crescer indefinidamente, este crescimento é limitado por uma capacidade máxima K_0 ;
- Y necessita de X para sobreviver. O crescimento de Y devido X se dá pela função $F_1(X)$, conhecida como função resposta Holling do tipo II [24]. Esta função converge para um valor máximo A_1 de forma a restringir o crescimento do predador Y . A função $F_2(Y)$ deve ser entendida da mesma forma porém refere-se a predação de Z sobre Y ;

- $1/C_1$ e C_2 são as taxas de conversão das presas X e Y em predadores Y e Z , respectivamente. Estes parâmetros permitem que o número de indivíduos predados não seja igual ao número de predadores que nascem;
- As espécies Y e Z possuem uma taxa de mortalidade intrínseca D_1 e D_2 , respectivamente.

A fim de diminuir o número de parâmetros a serem analisados, pode-se fazer a seguinte mudança de variáveis:

$$x = \frac{X}{K_0}, \quad y = \frac{C_1 Y}{k_0}, \quad z = \frac{C_1 Z}{C_2 K_0}, \quad t = R_0 T. \quad (2.11)$$

O valor de x representa uma densidade de população e vale no máximo um. O tempo dos eventos foi reescalado de forma que $t > T$. Substituindo as Eqs. (2.11) na Eq. (2.9) chega-se a:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(1-x) - f_1(x)y, \\ \frac{dy}{dt} &= f_1(x)y - f_2(y)z - d_1y, \\ \frac{dz}{dt} &= f_2(y)z - d_2z, \end{aligned} \quad (2.12)$$

onde:

$$f_i(u) = \frac{a_i u}{1 + b_i u}. \quad (2.13)$$

A escolha dos valores dos parâmetros a_i , b_i e d_i é feita de tal forma que, na ausência da espécie Z , o comportamento de X e Y seja oscilatório, como no modelo de Lotka-Volterra. Da mesma forma, assumindo X constante impomos um comportamento oscilatório para as espécies Y e Z . Com essa análise Hastings e Powell reduziram os parâmetros aos apresentados na Tabela (2.1). Além disso, os autores estavam interessados em dinâmica caótica ao considerar a terceira espécie.

Parâmetro adimensional	Relação com os valores dimensionais	Valores utilizados nas simulações
a_1	$K_0 A_1 / R_0 B_1$	5, 0
b_1	K_0 / B_1	variando de 2, 0 à 6, 2
a_2	$C_2 A_2 K_0 / C_1 R_0 B_2$	0, 1
b_2	$K_0 / C_1 B_2$	2, 0
d_1	D_1 / R_0	0, 4
d_2	D_2 / R_0	0, 01

Tabela 2.1: Valores dos parâmetros utilizados por Hastings e Powell nas simulações.

Recentemente Daniela O. Maionche *et al* [25] discretizaram este modelo contínuo chegando a um mesmo tipo de atrator caótico. A Fig. (2.4) apresenta o atrator obtido por estes autores e as respectivas variações temporais de cada espécie. O modelo proposto na Ref. [25] refere-se a um mapa, logo, deveríamos ver no espaço de fases e na evolução temporal apenas pontos. Estes pontos foram conectados a fim de reproduzir o modelo contínuo proposto inicialmente. Os valores dos parâmetros utilizados são os mesmos apresentados na Tabela (2.1), sendo $b_1 = 3, 2$. A primeira vista, a evolução temporal de cada espécie parece ser periódica, mas, se olharmos com mais cuidado, percebemos leves diferenças entre cada batimento. Este fato é um indício que a dinâmica é caótica ou pelo menos de periodicidade longa. Uma consequência destas leves diferenças é o preenchimento do atrator pela trajetória. Em um atrator caótico a trajetória nunca passa pelo mesmo ponto, e a cada passo de tempo a superfície do atrator vai ficando mais preenchida. Na Fig. (2.4) o atrator corresponde aos últimos 2000 de 5000 passos realizados. Os 3000 passos iniciais não foram salvos a fim de eliminar os transientes. A medida que deixamos o tempo passar, o atrator vai preenchendo uma superfície que lembra uma xícara virada para baixo. Podemos interpretar este atrator da seguinte forma: A medida que a

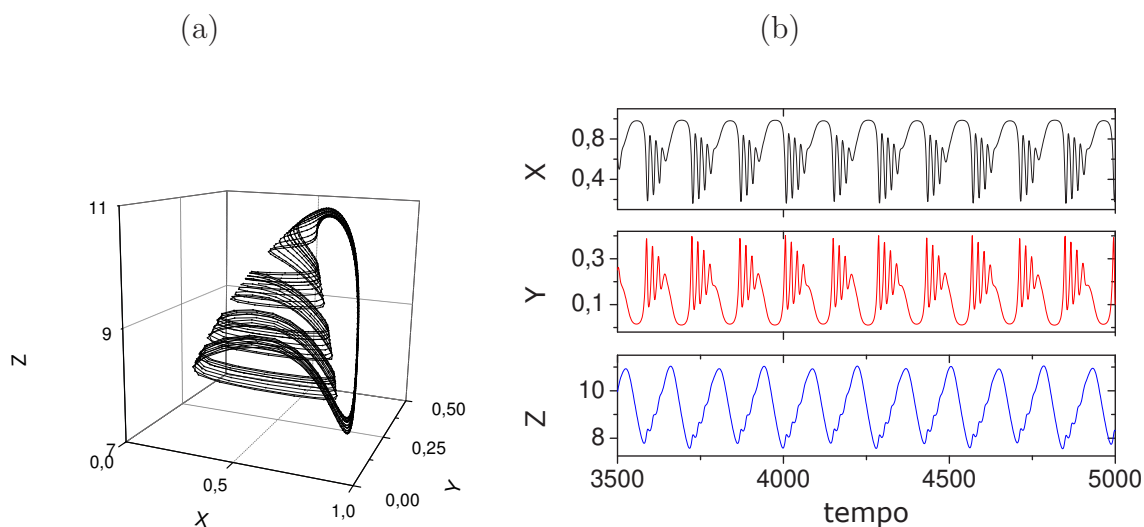


Figura 2.4: Dinâmica do modelo de Hastings e Powell: (a) atrator; (b) evoluções temporais de cada espécie.

densidade da população X aumenta (parte mais larga da xícara), a espécie Y pode se alimentar e, conseqüentemente, sua população aumenta. A espécie Z percebe o aumento de alimento e sua população cresce gradativamente. X e Y vão oscilando (corpo da xícara) até que a população Z chega a seu máximo. Devido a escassez de alimento a população Z diminui bruscamente (alça da xícara), retomando todo o processo.

Capítulo 3

Construção de um modelo espacial discreto

Os modelos apresentados no capítulo anterior não fazem consideração sobre a distribuição espacial dos indivíduos. Esses modelos assumem implicitamente que qualquer predador pode preda qualquer presa com igual probabilidade, independente da distância que os separam. No entanto, existem casos onde essa hipótese não se aplica. Iniciamos este capítulo formulando um modelo de campo médio, ainda sem considerações espaciais, com tempo discreto para duas e três espécies. Em seguida, introduzimos o espaço restringindo o ataque do predador à uma vizinhança de sua localização espacial – modelo espacial. Dessa forma, poderemos analisar as situações onde as limitações espaciais são relevantes. O modelo de tempo discreto facilita a inclusão do espaço na modelagem e descreve as populações a cada geração. Além disso, o modelo de tempo discreto permite o aparecimento de atratores caóticos mesmo com apenas duas espécies.

3.1 Modelo de campo médio com tempo discreto

A fim de construir um modelo com tempo discreto para uma cadeia alimentar de três espécies, utilizamos as idéias do modelo de Hastings e Powell [8]. Consideramos inicialmente nas Eq. (2.12) a situação onde cada espécie vive isolada, ou seja,

$$\frac{dx}{dt} = x(1 - x), \quad \frac{dy}{dt} = -d_1 y, \quad \frac{dz}{dt} = -d_2 z. \quad (3.1)$$

A discretização destas equações pode ser feita da seguinte forma: calcula-se $k(t)$ ($k = x, y, z$), depois $k(t + \tau)$, e finalmente encontra-se a relação entre $k(t + \tau)$ e $k(t)$. Porém, as mudanças de variáveis feitas no modelo original, Eqs. (2.11), garantem o caráter adimensional das Eqs. (2.12) assim como das Eqs. (3.1). Sendo assim, por simplicidade vamos considerar $\tau = 1$. Como consequência das Eqs. (2.11) teremos que, para $\tau = 1$, $T = 1/R_0$, ou seja, a unidade discreta do tempo equivale ao inverso da taxa de crescimento intrínseco da espécie X .

A fim de calcular $x(t)$ vamos integrar a Eq. (3.1) para x ,

$$\int \frac{1}{x(1-x)} dx = \int dt. \quad (3.2)$$

Escrevendo o termo $\frac{1}{x(1-x)}$ da forma $\frac{1}{x} + \frac{1}{1-x}$, obtemos

$$\ln \left(\frac{x(t)}{[1 - x(t)]c} \right) = t. \quad (3.3)$$

Isolando a variável $x(t)$ encontramos

$$x(t) = \frac{e^t c}{1 + e^t c}, \quad (3.4)$$

sendo c a constante de integração. Em $t = 0$:

$$x(0) = \frac{c}{1 + c} \quad \longrightarrow \quad c = \frac{x(0)}{1 - x(0)}. \quad (3.5)$$

Substituindo o valor de c na Eq. (3.4) temos a função $x(t)$:

$$x(t) = \frac{e^t x(0)}{1 - x(0) + e^t x(0)}. \quad (3.6)$$

Isolando os termos que possuem dependência temporal obtemos

$$\frac{e^t}{x(t)} = \frac{1 - x(0) + e^t x(0)}{x(0)} \longrightarrow e^t \left(\frac{1}{x(t)} - 1 \right) = \frac{1 - x(0)}{x(0)}. \quad (3.7)$$

Em $t + 1$ temos:

$$e^{t+1} \left(\frac{1}{x(t+1)} - 1 \right) = \frac{1 - x(0)}{x(0)}. \quad (3.8)$$

Substituindo a Eq. (3.7) na Eq. (3.8):

$$e^{t+1} \left(\frac{1}{x(t+1)} - 1 \right) = e^t \left(\frac{1}{x(t)} - 1 \right), \quad (3.9)$$

o que resulta em

$$x(t+1) = \frac{ex(t)}{x(t)(e-1) + 1}. \quad (3.10)$$

A função $x(t)$ na Eq. (3.6), segundo Hastings e Powell, descreve o aumento da densidade da população x estando isolada e é uma função crescente que converge assintoticamente a um. A função $x(t+1)$ na Eq. (3.10) refere-se a mesma função, porém os valores de x são discretos, isto é, assume apenas valores onde $t = n$, sendo n inteiro. O fator e , que aparece tanto no numerador quanto no denominador, equivale a $\exp(\tau)$, sendo $\tau = 1$. Na Eq. (3.10), fica claro que precisamos apenas saber o valor atual de x para saber seu futuro valor.

O processo de discretização para as espécies y e z se dá da mesma maneira. Integrando a segunda equação das Eq. (3.1), obtemos:

$$y(t) = y(0)e^{-d_1 t} \quad (3.11)$$

e

$$y(t+1) = y(t)e^{-d_1}. \quad (3.12)$$

Analogamente para z , temos que:

$$z(t+1) = z(t)e^{-d_2}. \quad (3.13)$$

Sendo d_1 e d_2 positivos, e^{-d_1} e e^{-d_2} correspondem às frações de indivíduos que sobrevivem a cada geração. Como estes valores são sempre menores do que um, as populações de y e z vão diminuindo exponencialmente até a extinção destas espécies. Ao contrário da espécie x , y e z não sobrevivem isoladas. Desejamos então adicionar interações entre estas espécies, procurando situações onde as três espécies possam coexistir. Para isso, devemos adicionar termos às Eqs. (3.10), (3.12) e (3.13) que simulem fatores negativos devido a predação (de y em x e z em y) e termos que simulem a presença de alimento (presença de x para y e de y para z). Fazendo tais considerações, propomos o seguinte modelo discreto para uma cadeia alimentar de três espécies:

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= \left[\frac{x_n e}{x_n(e-1) + 1} \right] P_x(y_n), \\ y_{n+1} &= y_n [e^{-d_1} + A_y(x_n)] P_y(z_n), \\ z_{n+1} &= z_n [e^{-d_2} + A_z(y_n)], \end{aligned} \tag{3.14}$$

onde, $P_h(g)$ é uma função que simula a predação da presa h devido a presença de predador g e $A_g(h)$ pode ser entendida como a função que permite o aumento da população g devido a presença de alimento h .

Para melhor entender o modelo, observe a Eq. (3.14) para a população z . O termo e^{-d_2} refere-se a fração de indivíduos que sobrevivem a cada geração, logo, $1 - e^{-d_2}$ refere-se a fração de indivíduos que morrem a cada geração. $A_z(y)$ é uma função que relaciona a presença de alimento com a capacidade de deixar descendentes, isto é, a fração de indivíduos que nascem a cada geração. Se a natalidade for maior que a mortalidade, a população z aumenta, $(e^{d_2} + A_z(y)) > 1$. No caso da espécie y , temos uma situação semelhante, porém a função $P_y(z)$ interfere no desenvolvimento desta espécie. Se z está ausente, $P_y(z)$ deve ser igual a um, e a dinâmica de y é análoga à descrita para z . Quanto maior for a população z , menor deve ser

o valor de $P_y(z)$. Em uma situação limite onde z é muito grande, a população y será exterminada e $P_y(z)$ deve ser igual a zero. Para a população x , $P_x(y)$ assume as mesmas características de $P_y(z)$, sendo que, quando y tende a zero, a população x tende ao seu máximo, dado por $x = 1$.

Ainda não fizemos nenhuma restrição à função $A_g(h)$. Considerando que cada predador possui uma capacidade máxima de consumo de alimento, $A_g(h)$ deve convergir para um valor máximo. Consequentemente, a população g terá uma máxima taxa de natalidade. Impomos então que $A_g(h)$ deve convergir para 1 quando h fica grande. Isto significa que, **em média**, o indivíduo da espécie g pode procriar no máximo um filho a cada geração. Imagine que a população g é composta de 50% de machos e 50% de fêmeas. Logo, cada fêmea pode ter no máximo dois filhos a cada passo de tempo. Em relação ao limite inferior, situação onde há escassez de alimento (h), a população g , a fim de minimizar a competição, não procria, $A_g(h) = 0$.

O estudo detalhado das funções de alimentação e predação será apresentado a seguir.

3.1.1 Escolha da função resposta

Mesmo com as restrições impostas anteriormente para as funções de predação e alimentação, existe ainda um leque infinito de possibilidades. Escolhemos estudar quatro tipos de funções: do tipo linear, impondo cortes nos limites inferiores (no caso da função de predação) e superiores (no caso da função de alimentação); do tipo exponencial; do tipo tangente hiperbólica com argumento linear; e do tipo tangente hiperbólica com argumento quadrático. Nos restringimos ao caso em que todas as espécies respondem à predação e alimentação com os mesmos tipos de funções. O modelo apresentado nas Eqs. (3.14) será estudado para os quatro grupos de funções:

- Grupo I – do tipo linear:

$$\begin{aligned}
P_x(y_n) &= \begin{cases} 1,0 - 0,6y_n & \text{se } y_n \geq 1,65 \text{ } (1,0 - 0,6y_n \geq 0,01) \\ 0,01 & \text{se } y_n < 1,65 \text{ } (1,0 - 0,6y_n < 0,01) \end{cases}, \\
P_y(z_n) &= \begin{cases} 1,0 - 0,6z_n & \text{se } z_n \geq 1,65 \text{ } (1,0 - 0,6z_n \geq 0,01) \\ 0,01 & \text{se } z_n < 1,65 \text{ } (1,0 - 0,6z_n < 0,01) \end{cases}, \\
A_y(x_n) &= \begin{cases} 1,5x_n & \text{se } x_n \leq 0,667 \text{ } (1,5x_n \leq 1,0) \\ 1,0 & \text{se } x_n > 0,667 \text{ } (1,5x_n > 1,0) \end{cases}, \\
A_z(y_n) &= \begin{cases} 2,0y_n & \text{se } z_n \leq 0,5 \text{ } (2,0y_n \leq 1,0) \\ 1,0 & \text{se } z_n > 0,5 \text{ } (2,0y_n > 1,0) \end{cases}.
\end{aligned} \tag{3.15}$$

O corte para as funções de predação $P_h(g)$ não se dá em zero, porque assumimos que os predadores, mesmo em grande quantidade, não conseguem preda todas as presas.

- Grupo II – do tipo exponencial:

$$\begin{aligned}
P_x(y_n) &= e^{-y_n/0,8}, \\
P_y(z_n) &= e^{-z_n/0,8}, \\
A_y(x_n) &= 1,0 - e^{-x_n/0,4}, \\
A_z(y_n) &= 1,0 - e^{-y_n/0,2}.
\end{aligned} \tag{3.16}$$

- Grupo III – do tipo tangente hiperbólica com argumento linear:

$$\begin{aligned}
P_x(y_n) &= 1,0 - \tanh(0,6y_n), \\
P_y(z_n) &= 1,0 - \tanh(0,6z_n), \\
A_y(x_n) &= \tanh(1,5x_n), \\
A_z(y_n) &= \tanh(2,6y_n).
\end{aligned} \tag{3.17}$$

- Grupo IV – do tipo tangente hiperbólica com argumento quadrático:

$$\begin{aligned}
P_x(y_n) &= 1,0 - \tanh(0,6y_n + 0,08y_n^2), \\
P_y(z_n) &= 1,0 - \tanh(0,6z_n + 0,08z_n^2), \\
A_y(x_n) &= \tanh(1,5x_n + 0,8x_n^2), \\
A_z(y_n) &= \tanh(2,6y_n + 2,0y_n^2).
\end{aligned} \tag{3.18}$$

A escolha destas funções se deu a partir da seguinte pergunta: “Qual é o tipo de função resposta mais provável para uma cadeia alimentar?” Nossa primeira resposta talvez foi a mesma que está passando pela sua cabeça! “Depende!” Talvez a resposta venha com outra pergunta: “Qual o sistema biológico que estamos tratando?”. Agora fica mais fácil, pois estamos tratando de um modelo genérico simples e não de um determinado ecossistema. Em um recente trabalho [26] foi evidenciado vários tipos de funções respostas para herbívoros, inclusive funções lineares com um corte brusco no limite superior. Achemos interessante estudar o comportamento para este caso, pela simplicidade. A escolha da inclinação das funções nas Eqs. (3.15) foi feita de forma a encontrar a dinâmica mais elaborada possível. Quanto às funções dos demais grupos, escolhemos funções que possuem comportamentos semelhantes àsquelas do grupo I, o que nos possibilita entender a sensibilidade da dinâmica à diferentes funções. Os gráficos das Figs. (3.1) e (3.2) mostram as funções estudadas. Nos Capítulos 4 e 5 mostraremos a relevância de cada uma delas na dinâmica.

Como podemos observar, este modelo não considera a distribuição espacial das populações, podendo ser realista apenas nos casos onde valha a hipótese de igual probabilidade de interação entre todos os indivíduos. A seguir apresentaremos a construção do modelo espacial.

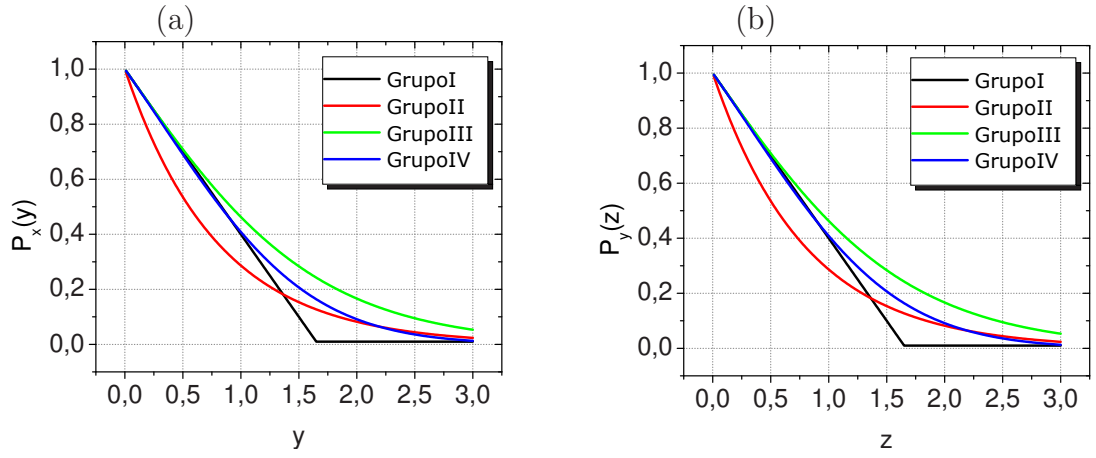


Figura 3.1: Quatro tipos de funções de predação: (a) da espécie y sobre a espécie x ; (b) da espécie z sobre a espécie y .

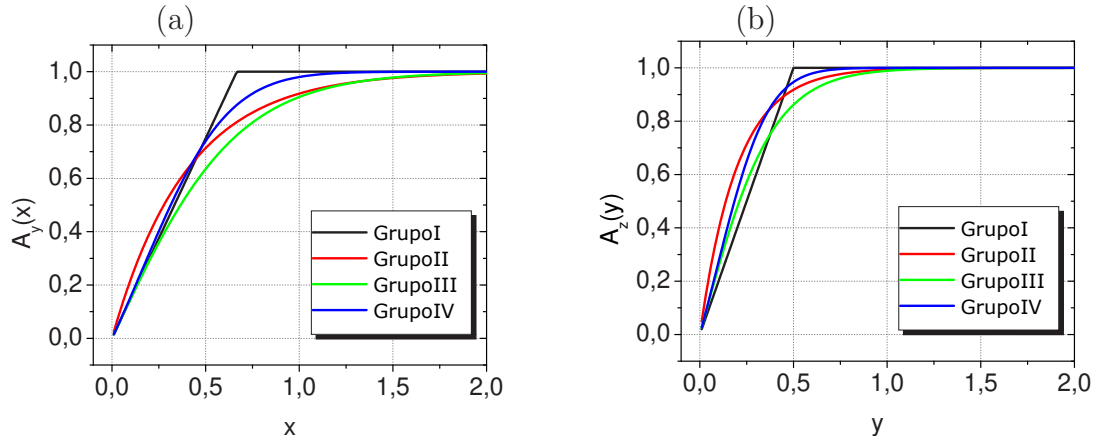


Figura 3.2: Funções de alimentação: (a) da espécies y devido à presença de x ; (b) da espécie z devido à presença de y .

3.2 Modelo espacial discreto

Para modelar a distribuição espacial das populações e limitar o ataque das presas a um certo raio de vizinhança, consideramos um espaço bidimensional discreto de tamanho $N \times N$ sítios. Cada sítio representa uma pequena região do espaço onde podem existir indivíduos das três espécies. O ataque dos predadores se dá em uma

região maior. A idéia é que o predador consiga caçar em uma certa vizinhança de seu local de origem, sempre retornando à ele após a caça. Por simplicidade assumiremos que os predadores atacam igualmente as presas dentro de uma vizinhança de raio R centrada no local onde o predador se encontra. Trataremos por R_y e R_z os raios de ataque dos predadores y e z respectivamente. A função com que os predadores no sítio (i, j) se alimentam das presas depende do número médio de presas em sua vizinhança,

$$A_g^{i,j}(\langle h \rangle_{R_g^{i,j}}) = A_g \left(\frac{1}{N_{R_g}} \sum_{l,m=-R_g}^{R_g} h^{i+l,j+m} \right), \quad \text{desde que } \sqrt{l^2 + m^2} \leq R_g \quad (3.19)$$

e N_{R_g} é o número de sítios dentro do círculo de raio R_g .

As presas localizadas no sítio (i, j) são predadas por todos os predadores que estão a um raio R_g deste ponto. Porém, cada sítio pode possuir diferentes quantidades de predadores e, como consequência, a intensidade da predação de cada sítio (pertencente a vizinhança da presa) depende do seu número de predadores. Além disso, nosso modelo assume que cada população de predadores em um determinado sítio $(i + l, j + m)$, capaz de predação as presas no sítio (i, j) , tal que $\sqrt{l^2 + m^2} \leq R_g$, contribui com $1/N_{R_g}$ da função de predação. Tais considerações nos leva a seguinte relação:

$$P_h^{i,j}(g^{i+l,j+m}) = \frac{1}{N_{R_g}} P_h(g^{i+l,j+m}). \quad (3.20)$$

Ao somarmos sobre todos os sítios $(i + l, j + m)$, que estão a um raio menor ou igual a R_g do sítio (i, j) , temos a predação “média” sobre as presas neste sítio,

$$\langle P_h^{i,j}(g) \rangle_{R_g} = \frac{1}{N_{R_g}} \sum_{l,m=-R_g}^{R_g} P_h(g^{i+l,j+m}) \quad \text{para } \sqrt{l^2 + m^2} \leq R_g. \quad (3.21)$$

A Fig. (3.3) tenta passar a idéia da distribuição espacial. Além destas novas interpretações das funções de alimentação e predação, consideramos que as populações locais migram a uma taxa m para os quatro sítios mais próximos com iguais

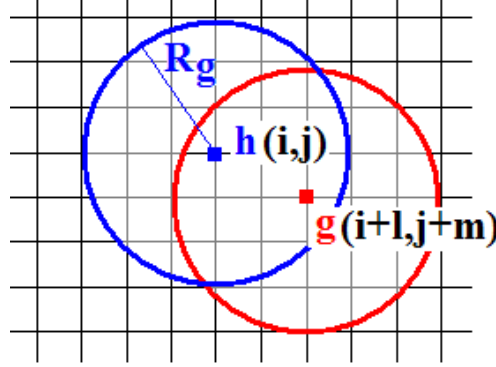


Figura 3.3: Limite de predação. Os predadores g que estiverem à um raio menor ou igual à R_g das presas h no sítio (i, j) , podem predá-las em diferentes intensidades. Esta intensidade depende da densidade de predadores em cada sítio.

intensidades. O modelo espacial fica da forma:

$$\begin{aligned}
 x_{n+1}^{i,j} &= \left[\frac{x_n^{i,j} e}{x_n^{i,j} (e - 1) + 1} \right] \langle P_x(y_n) \rangle_{R_y(i,j)} + \frac{m_x}{4} \left(\sum_{l \neq m = -1}^1 x^{i+l,j+m} \right) - m_x x^{i,j}, \\
 y_{n+1}^{i,j} &= y_n^{i,j} \left[e^{-d_1} + A_y(\langle x_n \rangle_{R_y(i,j)}) \right] \langle P_y(z_n) \rangle_{R_z(i,j)} + \frac{m_y}{4} \left(\sum_{l \neq m = -1}^1 y^{i+l,j+m} \right) - m_y y^{i,j}, \quad (3.22) \\
 z_{n+1}^{i,j} &= z_n^{i,j} [e^{-d_2} + A_z(\langle y_n \rangle_{R_z(i,j)})] + \frac{m_z}{4} \left(\sum_{l \neq m = -1}^1 z^{i+l,j+m} \right) - m_z z^{i,j}.
 \end{aligned}$$

A fim de simular um espaço muito grande, fazemos um estudo para redes com condições periódicas e contorno, ou seja, os indivíduos localizados a uma distância menor que R_g da borda da rede conseguem interagir com os indivíduos da borda oposta. Posteriormente simulamos uma reserva, onde os indivíduos localizados na periferia da rede não interagem com os indivíduos que estão na periferia oposta. Nos Capítulos 4 e 5 apresentamos os resultados para essas duas situações.

Imagine, no caso de condições periódicas de contorno, uma situação em que o raio de predação é tão grande que o predador pode preda sobre todo o espaço.

Neste caso, a média de indivíduos dentro de um raio de predação é a mesma para todos os sítios,

$$\begin{aligned} A_g(\langle h \rangle_{R_g^{i,j} \rightarrow N/2}) &\rightarrow A_g(\langle h \rangle_{R_g^{l,m} \rightarrow N/2}), \\ \langle P_h(g) \rangle_{R_g^{i,j} \rightarrow N/2} &\rightarrow \langle P_h(g) \rangle_{R_g^{l,m} \rightarrow N/2}, \quad \forall \quad l, m. \end{aligned} \quad (3.23)$$

A função de alimentação da população de predadores g no sítio (i, j) , no tempo n , calculada sobre o número médio de presas h , quando o raio de predação R_g tende ao seu valor máximo, aproxima-se da mesma função calculada em qualquer outro sítio, caracterizando-a como uniforme no espaço. O mesmo ocorre para a função de predação. Realizamos cálculos numéricos para testar se este limite é suficiente para resultar em um comportamento homogêneo dos sítios. Se isso ocorrer, poderemos concluir que o modelo espacial, Eqs. (3.22), se reduz ao modelo de campo médio, Eqs. (3.14) para o limite imposto nas Eqs. (3.23).

No caso de uma reserva, o raio $R_g = N/2$ não é suficiente para todos os indivíduos interagirem diretamente, podendo ocorrer relevantes modificações no sistema. Nos Capítulos 4 e 5 serão apresentados resultados de cálculos numéricos a fim de evidenciar tais fatos.

3.3 Restrição à duas espécies

O interesse inicial em estudar a dinâmica de duas espécies foi selecionar valores das constantes envolvidas nas funções $P_x(y_y)$ e $A_y(x_n)$, e de d_1 . Escolheremos essas constantes de forma que o atrator seja do tipo *ciclo-limite* ou *caótico*. A redução do modelo apresentado nas Eqs. (3.14) e (3.22) ao modelo de duas espécies se dá de forma simples: basta extinguir a população z . Fazendo $z_n = 0$ nas Eqs. (3.15), (3.16), (3.17) e (3.18), chega-se em $P_y(z_n) = 1$. O modelo de campo médio para

duas espécies fica da forma:

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= \left[\frac{x_n e}{x_n(e-1) + 1} \right] P_x(y_n), \\ y_{n+1} &= y_n [e^{-d_1} + A_y(x_n)]. \end{aligned} \tag{3.24}$$

Impondo que $z_n^{i,j} = 0$ nas Eqs. (3.22), encontramos o modelo espacial de duas espécies:

$$\begin{aligned} x_{n+1}^{i,j} &= \left[\frac{x_n^{i,j} e}{x_n^{i,j}(e-1) + 1} \right] \langle P_x(y_n) \rangle_{R_y(i,j)} + \frac{m_x}{4} \left(\sum_{l \neq m=-1}^1 x^{i+l, j+m} \right) - m_x x^{i,j}, \\ y_{n+1}^{i,j} &= y_n^{i,j} \left[e^{-d_1} + A_y(\langle x_n \rangle_{R_y(i,j)}) \right] + \frac{m_y}{4} \left(\sum_{l \neq m=-1}^1 y^{i+l, j+m} \right) - m_y y^{i,j}. \end{aligned} \tag{3.25}$$

Resultados numéricos evidenciaram quatro tipos de atratores para o modelo de campo médio de duas espécies: *ponto fixo*, *órbita periódica*, *ciclo limite* e *atrator caótico*, motivando seu estudo detalhado.

Capítulo 4

Dinâmica de duas espécies

Neste capítulo apresentaremos resultados para a dinâmica de duas espécies, predador-presa, sob dois pontos de vista: primeiro via modelo de campo médio, onde faremos uma caracterização analítica da estabilidade e apresentaremos também resultados numéricos. Na segunda parte deste capítulo analisaremos a dinâmica via modelo espacial, onde inicialmente simularemos um espaço infinito considerando condições periódicas de contorno em uma rede de $N \times N$ sítios. Posteriormente limitaremos o espaço à rede, com o objetivo de simular uma reserva ecológica. Ainda no modelo espacial, estudaremos a sincronização dinâmica das populações de cada conjunto de sítios ou mesmo de todos eles.

4.1 Modelo de campo médio

O primeiro passo de nosso estudo consiste em investigar sob quais parâmetros o comportamento do modelo de campo médio para duas espécies, Eq. (3.24), torna-se mais interessante. Para isso, vamos inicialmente estudar a relevância da escolha das funções respostas, Eqs. (3.15) à (3.18), em função da taxa de mortalidade intrínseca da espécie y , d_1 . Uma boa ferramenta para realizar este estudo é a construção do

diagrama de bifurcação. Em nosso caso, o diagrama de bifurcação para o modelo de duas espécies foi construído graficando os pontos das soluções atratoras de y_n que pertencem a um máximo local, ou seja, tal que $y_{n-1} \leq y_n \geq y_{n+1}$, em função de d_1 . Os gráficos da Fig. (4.1) referem-se aos diagramas de bifurcação para os quatros grupos de funções. Em todos os diagramas consideramos valores de d_1 múltiplos de 0,005 e $0 \leq d_1 \leq 1,5$. Para cada valor de d_1 foram realizadas 14

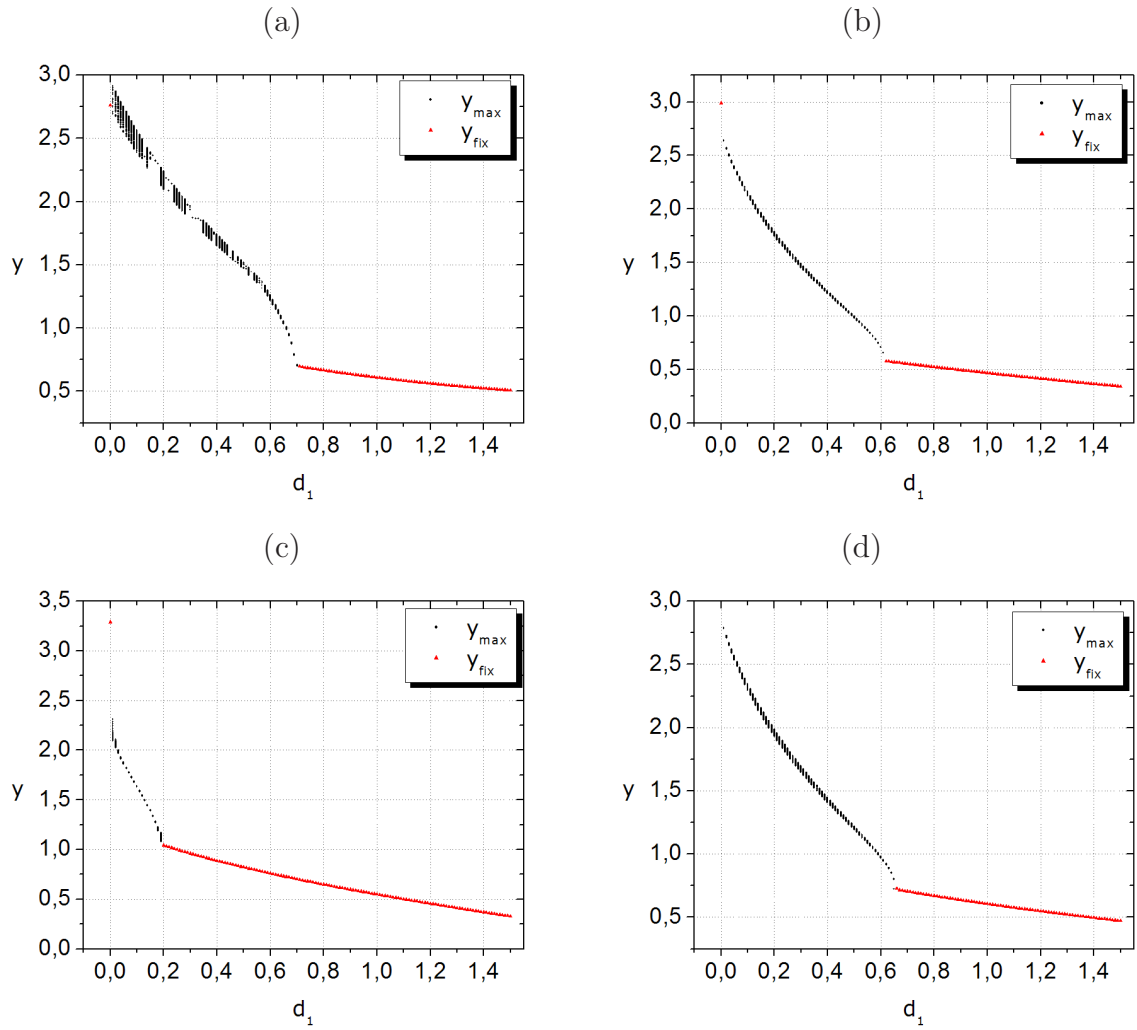


Figura 4.1: Diagramas de bifurcação referentes aos grupos de funções: (a) grupo I; (b) grupo II; (c) grupo III; (d) grupo IV. $y_{\max}$ indica um máximo local e y_{fix} um ponto fixo.

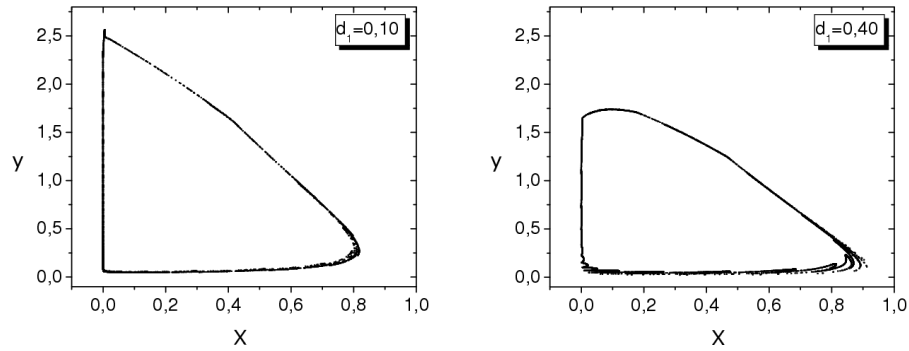


Figura 4.2: Atratores para o modelo de duas espécies considerando funções respostas do tipo linear, grupo I. Os valores de d_1 estão indicados nos gráficos.

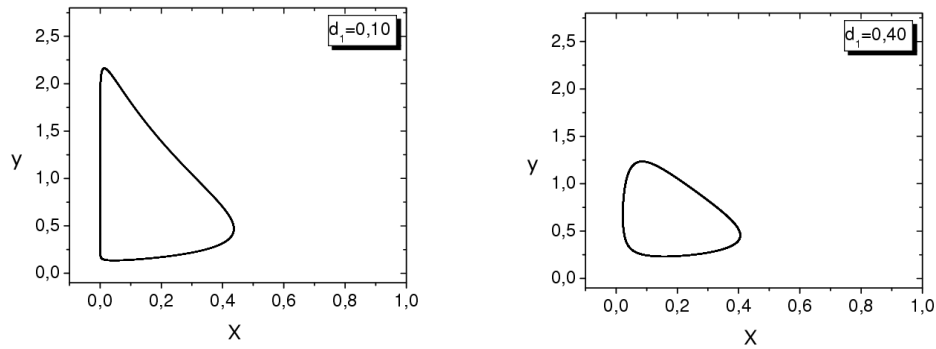


Figura 4.3: Atratores para o modelo de duas espécies considerando funções respostas do tipo exponencial, grupo II. Os valores de d_1 estão indicados nos gráficos.

mil iterações das quais 4 mil não foram salvas a fim de eliminar o transiente. Nas regiões onde podemos ver um número finito de y_{max} , para um determinado valor de d_1 , a dinâmica é possivelmente periódica, pois, os máximos locais são sempre os mesmos. Nas regiões onde y_{max} parece ser um contínuo a dinâmica pode ser de periodicidade longa ou infinita. No caso de periodicidade infinita a dinâmica pode estar percorrendo um atrator ciclo limite ou caótico. Os gráficos das Figs. (4.2 à 4.5) mostram alguns atratores no espaço de fases.

Todos os atratores apresentados nas Figs. (4.2 à 4.5) possuem um comportamento oscilatório no sentido anti-horário, como no modelo de Lotka-Volterra [1].

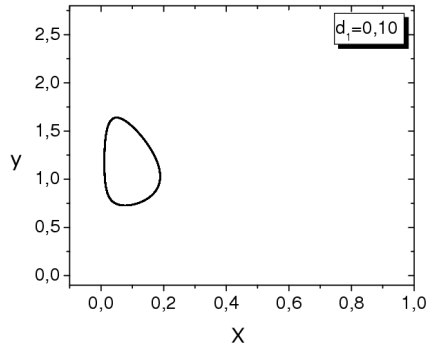


Figura 4.4: Atrator para o modelo de duas espécies considerando funções respostas do tipo tangente hiperbólica com argumento linear, grupo III e $d_1 = 0,1$

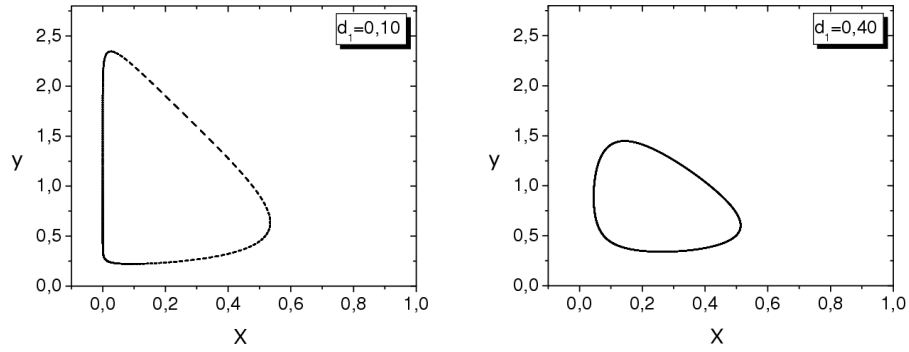


Figura 4.5: Atratores para o modelo de duas espécies considerando funções respostas do tipo tangente hiperbólica com argumento quadrático, grupo IV. O valor de d_1 está indicado no gráfico.

Quando a população de predadores, y , é pequena, a população de presas, x , aumenta. Devido a este aumento, a população y começa a crescer. A medida que a população y cresce, x vai sendo predada e sua população diminui até que, devido a escassez de alimento, a população y também diminui e o ciclo de acontecimentos retoma. Podemos observar nos diagramas de bifurcação e nos atratores, que quanto maior é o valor de d_1 menor é o valor de y_{max} , ou seja, quanto maior o valor da taxa de mortalidade da espécie y mais dependente ela é de x . Tal fato pode ser entendido a partir das Eqs. (3.24), que mostra que a população y aumenta quando

$$(e^{-d_1} + A_y(x)) > 1.$$

O modelo de campo médio para duas espécies parece proporcionar um comportamento mais interessante quando as funções respostas são do tipo linear, grupo I, Eqs. (3.15). Isto porque, para este grupo de funções o diagrama de bifurcação, Fig. (4.1.a), sugere uma variedade maior de comportamentos e os atratores, Fig. (4.2), possuem mais detalhes em sua forma. Por este motivo, daqui por diante restringiremos o modelo de campo médio para duas espécies ao grupo I de funções respostas e investigaremos com mais detalhes a dinâmica deste modelo apenas em função do parâmetro d_1 .

4.1.1 Estudo da estabilidade

Nesta seção vamos encontrar os pontos fixos e analisar suas estabilidades em função de d_1 . O cálculo do ponto fixo se dá assumindo que $x_{n+1} = x_n = x^*$ e $y_{n+1} = y_n = y^*$ em (3.24). Sendo assim temos:

$$\begin{aligned} x^* &= \left(\frac{x^* e}{x^*(e-1)+1} \right) P_x(y^*), & \Rightarrow & \frac{x^*(e-1)+1}{e} = P_x(y^*), \\ y^* &= y^*(e^{-d_1} + A_y(x^*)), & & 1 - e^{-d_1} = A_y(x^*), \end{aligned} \quad (4.1)$$

onde $P_x(y^*)$ e $A_y(x^*)$ são as funções de predação e alimentação pertencentes ao grupo I, Eq. (3.15). No ponto fixo estas funções são dadas por:

$$\begin{aligned} P_x(y^*) &= \begin{cases} 1, 0 - 0,6y^* & \text{se } P_x(y^*) \geq 0,01 \\ 0,01 & \text{se } P_x(y^*) < 0,01 \end{cases}, \\ A_y(x^*) &= \begin{cases} 1,5x^* & \text{se } A_y(x^*) \leq 1,0 \\ 1,0 & \text{se } A_y(x^*) > 1,0 \end{cases}. \end{aligned} \quad (4.2)$$

Dado que $x^* \geq 0$, as Eqs. (4.1) satisfazem a relação:

$$\frac{x^*(e-1)+1}{e} > 0,01, \quad 1 - e^{-d_1} \geq 0, \quad (4.3)$$

que identifica os valores das funções respostas,

$$P_x(y^*) = 1 - 0,6y^*, \quad A_y(x^*) = 1,5x^*. \quad (4.4)$$

Substituindo (4.4) em (4.1) obtemos os pontos fixos,

$$\frac{5}{3} \left(1 - \frac{x^*}{k}\right) = y^*, \quad \frac{1 - e^{-d_1}}{1,5} = x^*, \quad (4.5)$$

onde

$$k = \frac{ex^*}{(e-1)x^* + 1}, \quad (4.6)$$

e, como consequência de (4.1):

$$P_x(y^*) = \frac{x^*}{k}. \quad (4.7)$$

Como já dito anteriormente, a estabilidade do ponto fixo será dada pelos autovalores da matriz Jacobiana, Eq. (1.15),

$$J^* = \begin{pmatrix} \left. \frac{\partial x_{n+1}}{\partial x_n} \right|_{x^*, y^*} & \left. \frac{\partial x_{n+1}}{\partial y_n} \right|_{x^*, y^*} \\ \left. \frac{\partial y_{n+1}}{\partial x_n} \right|_{x^*, y^*} & \left. \frac{\partial y_{n+1}}{\partial y_n} \right|_{x^*, y^*} \end{pmatrix}. \quad (4.8)$$

A partir da Eq. (3.24) podemos calcular os elementos da matriz:

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial x_{n+1}}{\partial x_n} \right|_{x^*, y^*} &= \frac{eP_x(y^*)}{(x^*(e-1)+1)^2} = \frac{k}{ex^*}, \\ \left. \frac{\partial x_{n+1}}{\partial y_n} \right|_{x^*, y^*} &= -0,6k, \\ \left. \frac{\partial y_{n+1}}{\partial x_n} \right|_{x^*, y^*} &= 1,5y^* = 2,5 \left(1 - \frac{x^*}{k}\right), \\ \left. \frac{\partial y_{n+1}}{\partial y_n} \right|_{x^*, y^*} &= e^{-d_1} + A_y(x^*) = 1. \end{aligned} \quad (4.9)$$

Os autovalores de J^*

$$\gamma_{\pm}^+ = \frac{1}{2} \left(\frac{k}{ex^*} + 1 \right) \pm \sqrt{g}, \quad (4.10)$$

onde

$$g = \frac{1}{4} \left(1 - \frac{k}{ex^*} \right)^2 - 1,5k(k - x^*). \quad (4.11)$$

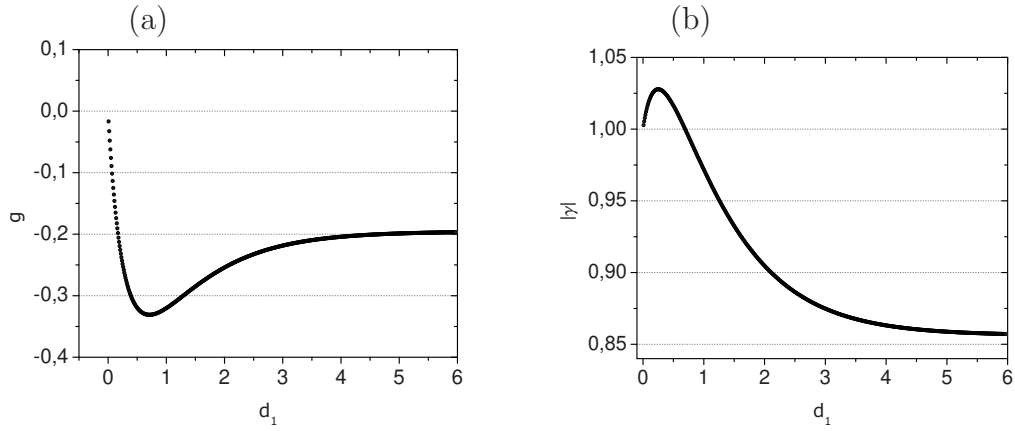


Figura 4.6: (a) valor de g em função de d_1 . (b) Módulo dos autovalores da matriz Jacobiana, quando $|\gamma| < 1$ o ponto fixo é estável e quando $|\gamma| > 1$ o ponto fixo é instável.

Como podemos verificar no gráfico da Fig. (4.6.a), g sempre assume valores negativos, consequentemente, os autovalores γ_+ e γ_- são complexos conjugados,

$$\gamma_{\pm} = \frac{1}{2} \left(\frac{k}{ex^*} + 1 \right) \pm i\sqrt{|g|}, \quad (4.12)$$

$$\gamma_+ = \gamma_-^* \Rightarrow |\gamma_+| = |\gamma_-| = \frac{1}{4} \left[\left(\frac{k}{ex^*} + 1 \right)^2 + |g| \right]^{1/2}.$$

O gráfico da Fig. (4.6.b) mostra os valores de $|\gamma|$ em função do parâmetro d_1 . Quando $d_1 < 0,7$, o ponto fixo é instável e quando $d_1 \geq 0,7$, o ponto fixo é estável. Como os autovalores, $\gamma_{\pm}$, são números complexos, a forma com que a trajetória aproxima-se (estável) ou afasta-se (instável) do ponto fixo é de uma espiral. Como exemplo, a Fig. (4.7) mostra os dois casos. Na Fig. (4.7.a), consideramos $d_1 = 0,20$, onde o ponto fixo ($x^* = 0,12085$; $y^* = 0,92622$) é instável, e a condição inicial ($x_0 = 0,25$; $y_0 = 1,00$). A medida que o tempo evolui o estado do sistema vai se afastando do ponto fixo formando uma espiral e começa a atingir a região do atrator. A Fig. (4.7.b) corresponde a um ponto fixo estável, ($x^* = 0,35176$; $y^* = 0,68295$), cujo $d_1 = 0,75$. Neste caso a trajetória espirala lentamente em direção ao ponto

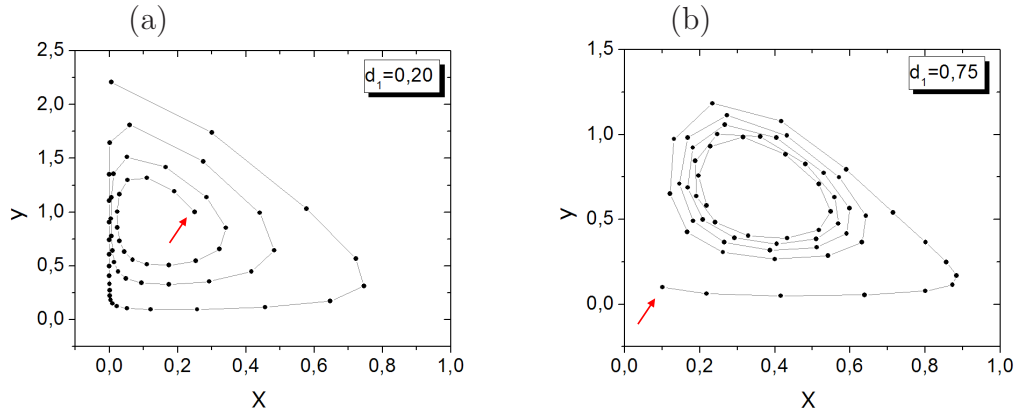


Figura 4.7: Exemplos de órbita instável(a) e estável(b). A seta indica a condição inicial. Em ambos gráficos deixamos a condição inicial evoluir em 60 passos de tempo.

fixo, de modo que são necessários cerca de 2 mil passos de tempo para atingi-lo. Quanto menor é a diferença $||\gamma| - 1|$, mais lenta é a convergência para o atrator.

4.1.2 Resultados Numéricos

Para melhor caracterizar os atratores presentes no modelo de campo médio de duas espécies, vamos calcular o expoente de Lyapunov em função de d_1 . O método que utilizamos para calcular os expoentes foi o proposto na ref. [16] e apresentado no Capítulo 1. O número de iterações necessárias para a convergência do expoente mostrou-se bastante dependente de d_1 . O gráfico da Fig. (4.8) mostra os valores dos expoentes de Lyapunov em função de d_1 calculados para diferentes intervalos de tempo. Para alguns valores de d_1 a convergência se dá bem mais rápida do que para outros, por exemplo, quando $d_1 = 0,13$ a convergência se dá lentamente. Se o cálculo não é feito em tempo suficiente para ocorrer a convergência, a dinâmica fica mal caracterizada. Um fato positivo do método é que quando o cálculo é feito sobre um número de iterações bem maior do que o necessário para a convergência, não há acúmulo de erro. Este fato levou-nos a calcular o expoente sob 200 mil iterações.

A Fig. (4.9) mostra os valores dos expoentes de Lyapunov (convergidos) em função de d_1 . A Fig. (4.10) mostra a relação do diagrama de bifurcação com os expoentes de Lyapunov. Podemos evidenciar que as regiões onde ambos os expoentes são negativos, o diagrama de bifurcação possui um número finito de pontos e o atrator é *órbita periódica*. Nos casos onde um dos coeficientes é negativo e o outro nulo, o atrator é *ciclo limite* e nos casos onde um dos expoentes é positivo, o atrator é *caótico*.

Os gráficos da Fig. (4.11) mostram os atratores para alguns valores de d_1 . Os atratores foram construídos a partir de 14 mil iterações onde 4 mil foram desconsideradas a fim de eliminar o transiente.

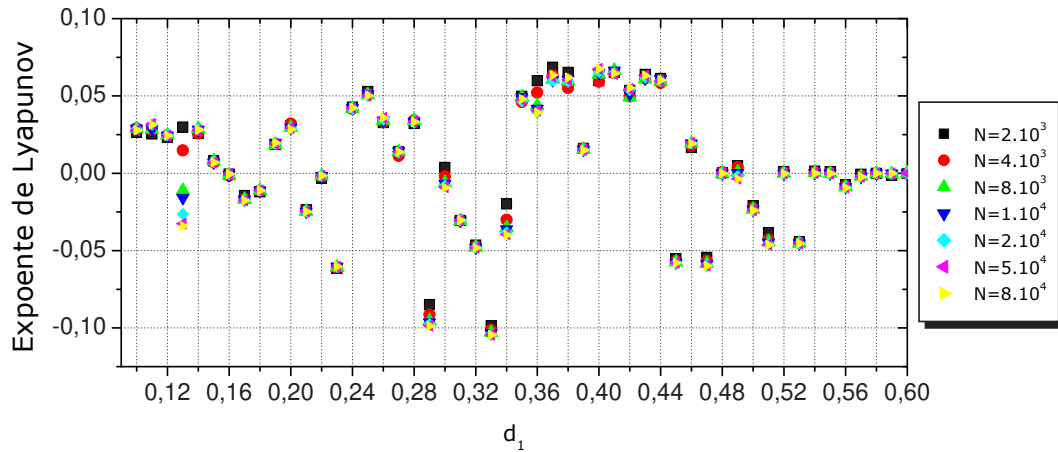


Figura 4.8: Valores dos expoentes de Lyapunov calculados em N igual a 2, 4, 8, 10, 20, 50 e 80 mil passos de tempo para valores de d_1 múltiplos de 0,01 e $0 \leq d_1 \leq 0,6$. Para alguns valores de d_1 , por exemplo $d_1 = 0,13$, a convergência do expoente é lenta.

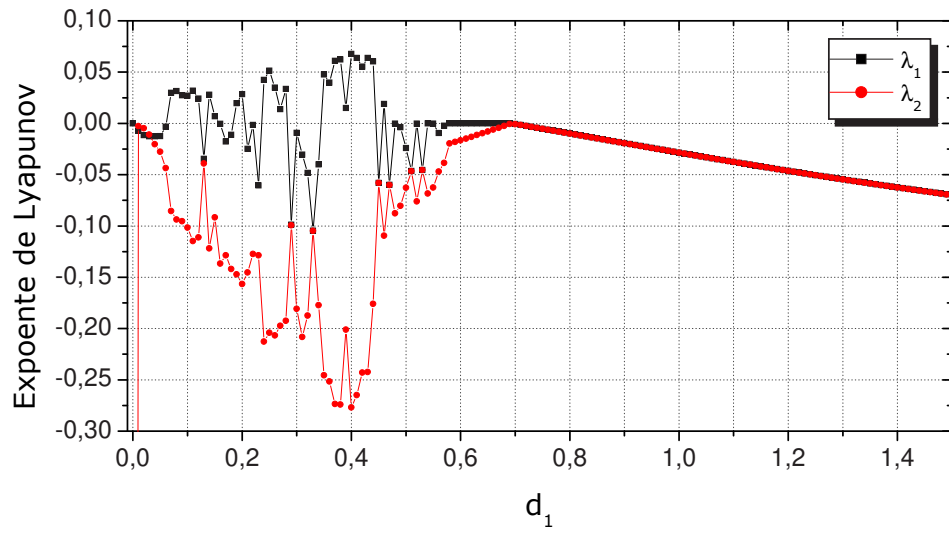


Figura 4.9: Valores dos expoentes de Lyapunov, $\lambda_{1,2}$, em função de d_1 calculados em 200 mil passos de tempo. Para $d_1 = 0$ o expoente $\lambda_2 \approx -3,6$.

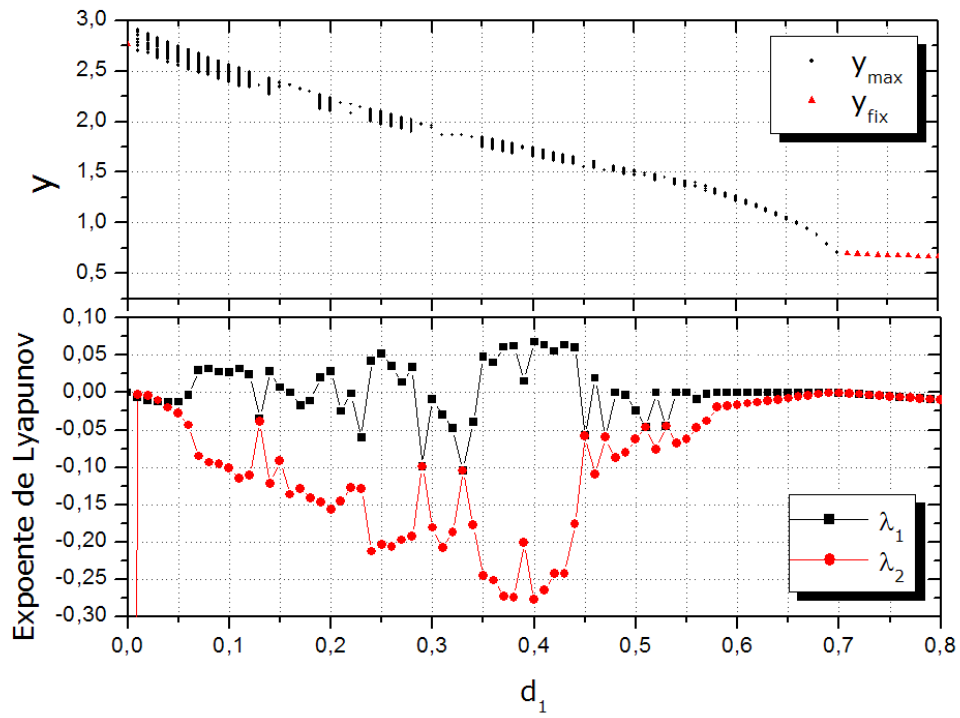


Figura 4.10: Diagrama de bifurcação (acima) e expoente de Lyapunov (abaixo) em função de d_1 . Estes gráficos são os mesmos das Figs. (4.1.a e 4.9).

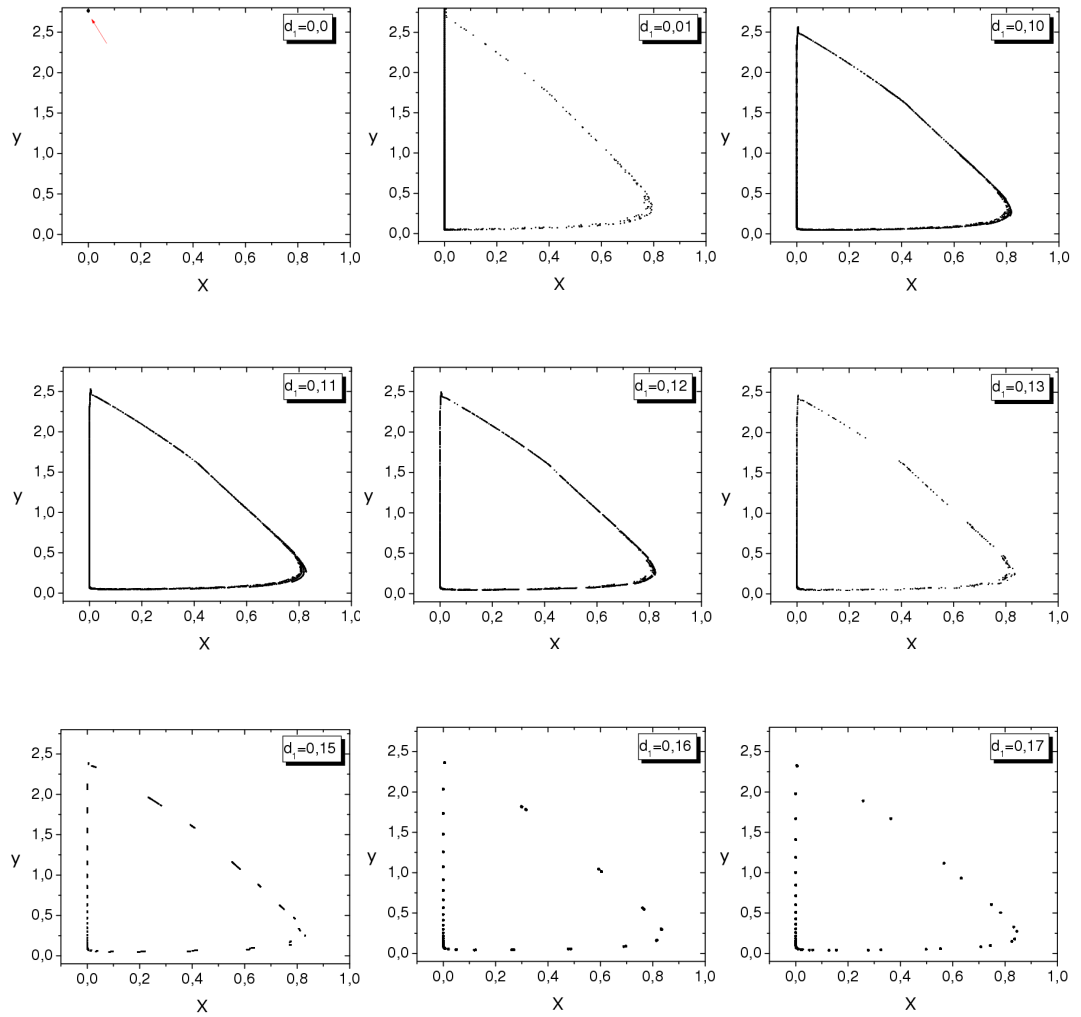
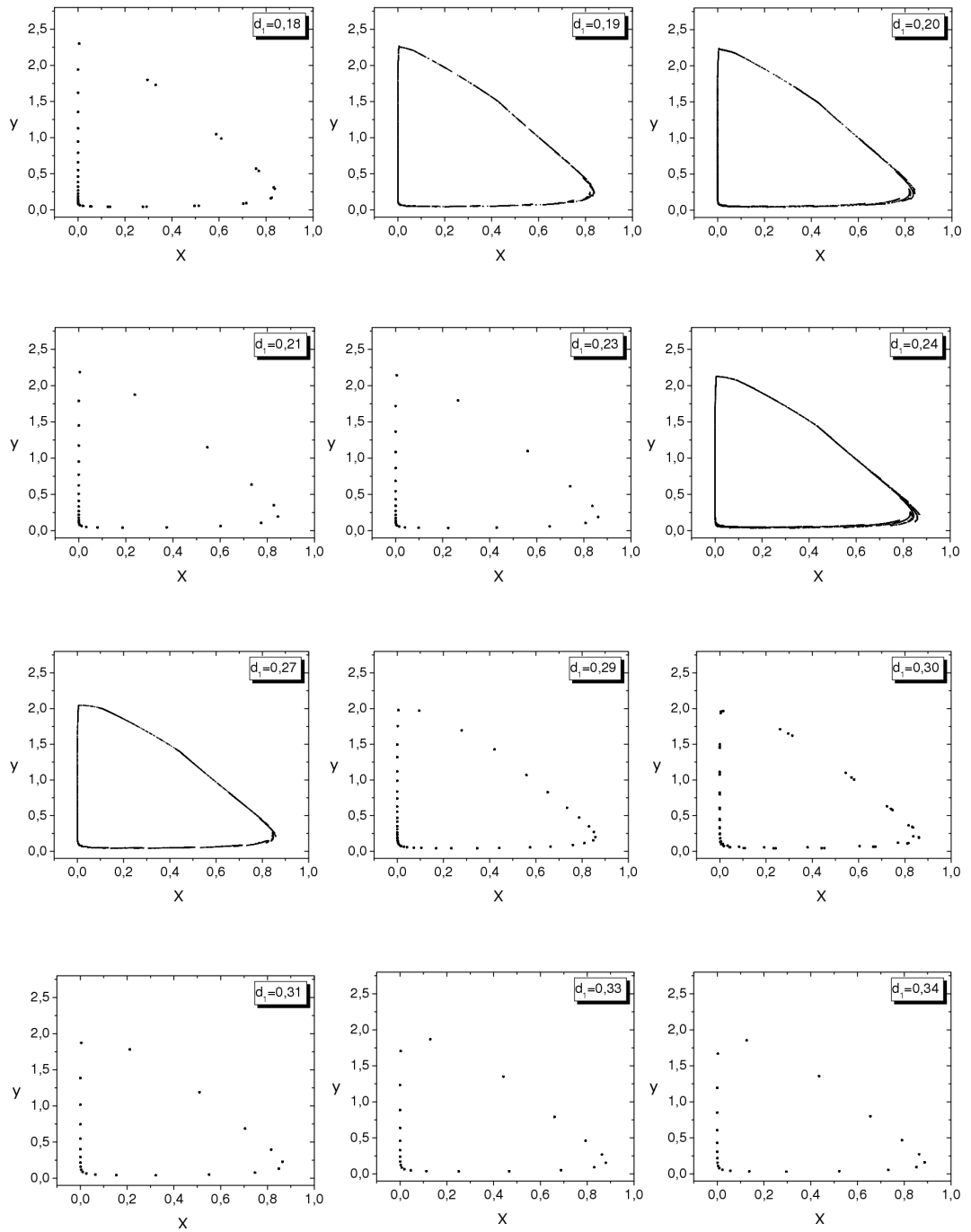
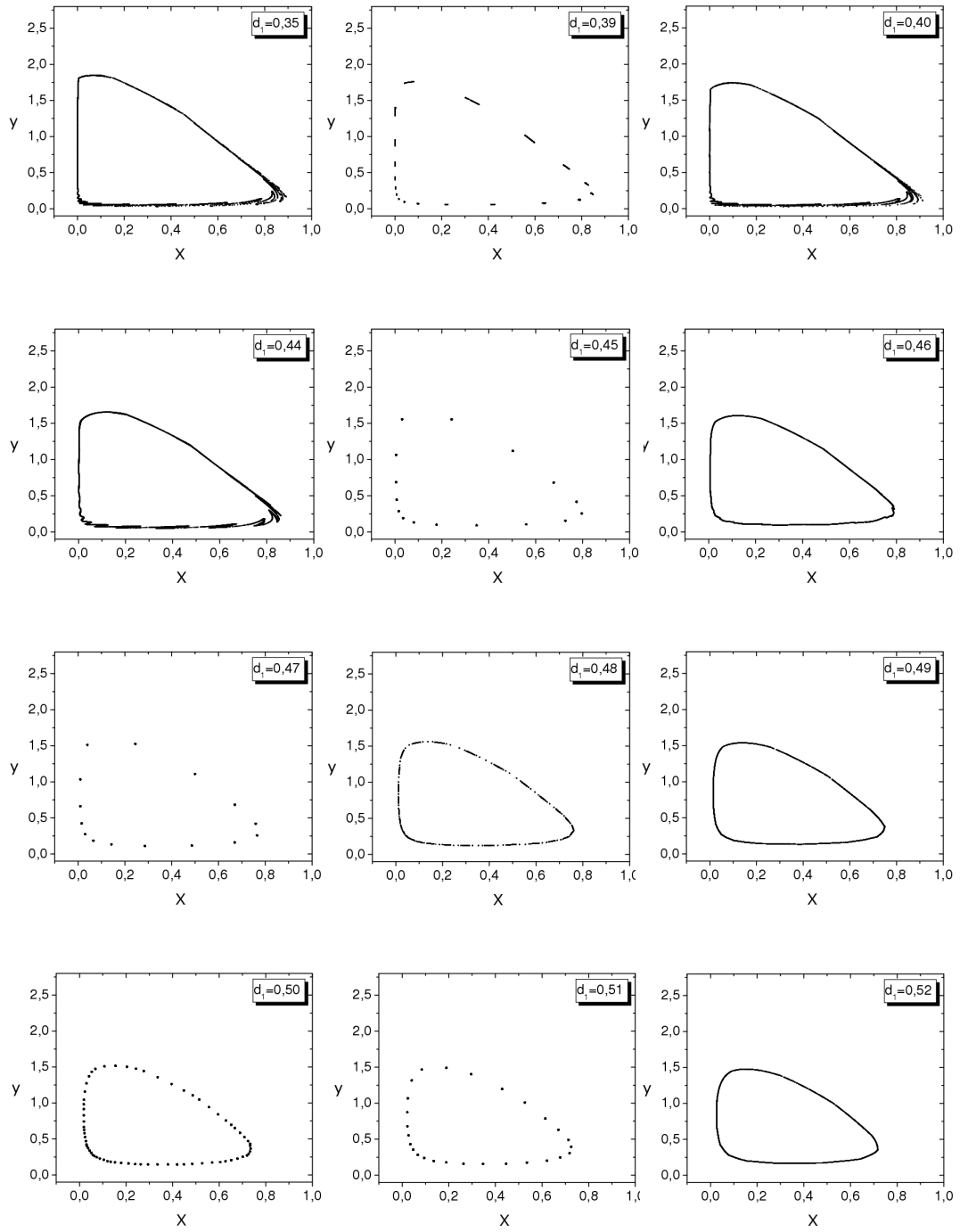


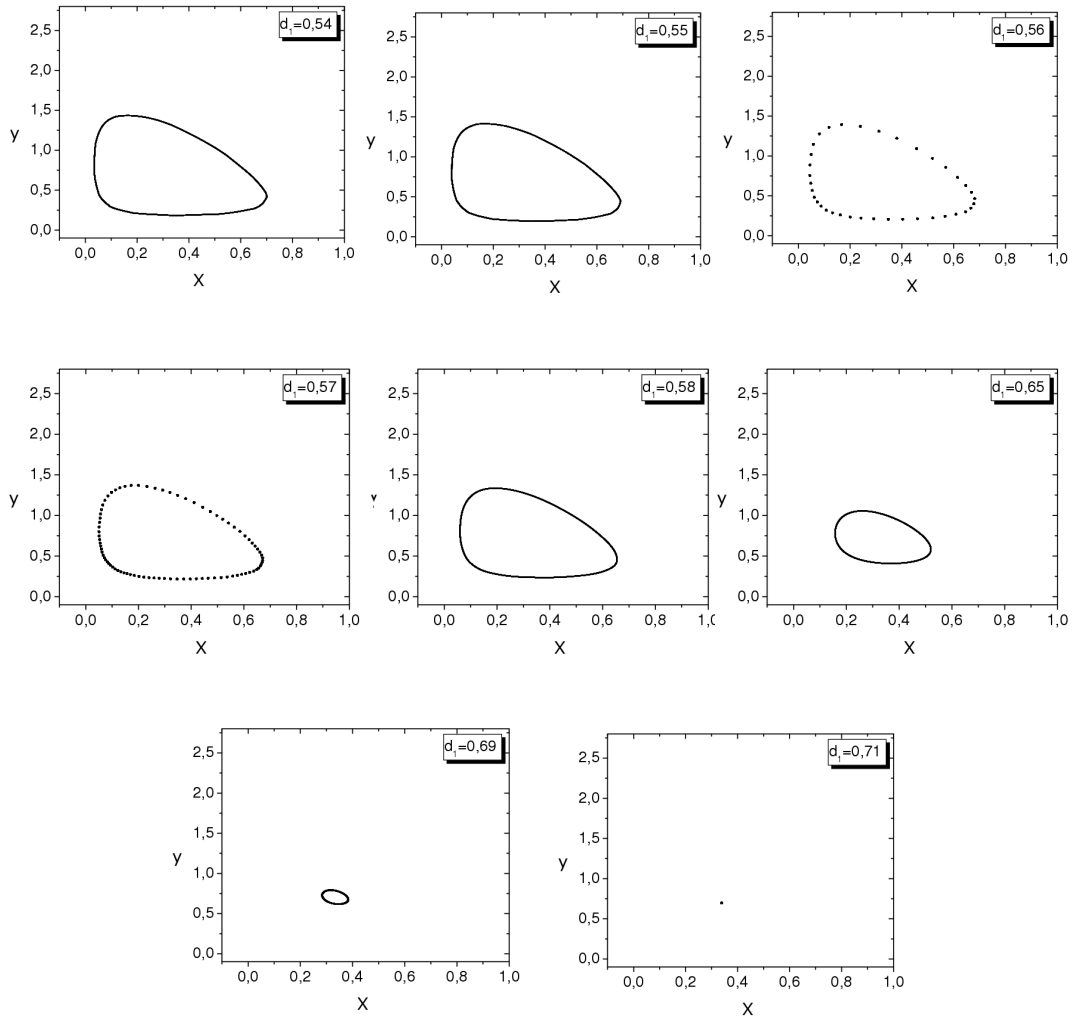
Figura 4.11: Atratores do modelo de campo médio para duas espécies ao considerarmos funções respostas do grupo I para diferentes valores da taxa de mortalidade intrínseca do predador y , d_1 (indicado nos gráficos). Todos os gráficos estão na mesma escala. A seta no primeiro gráfico, $d_1 = 0,0$, indica a posição do atrator ponto fixo. Esta figura continua nas próximas páginas.



Continuação da Fig (4.11).



Continuação da Fig (4.11).



Continuação da Fig (4.11).

A fim de evidenciar o comportamento periódico quando $d_1 = 0,13$ a Fig. (4.12) mostra o atrator periódico para diferentes intervalos de tempo. Os pontos do atrator quando são realizadas 2 mil iterações, Fig. (4.12.a), são os mesmos de quando são realizadas 50 mil, Fig. (4.12.b). Se o atrator fosse ciclo limite ou caótico, a figura do atrator estaria mais preenchida ao realizarmos um número maior de iterações.

Um atrator caótico que assume uma estrutura bem interessante é o atrator cujo $d_1 = 0,44$, apresentado na Fig. (4.11). As Figs. (4.13 e 4.14) mostram algumas

ampliações deste atrator. Quanto maior a ampliação mais iterações são necessárias para deixar o atrator visível. Na Fig. (4.14.e) podemos perceber que outras órbitas começam a surgir. Para que estas órbitas fiquem bem nítidas são necessários mais de 25 milhões de iterações.

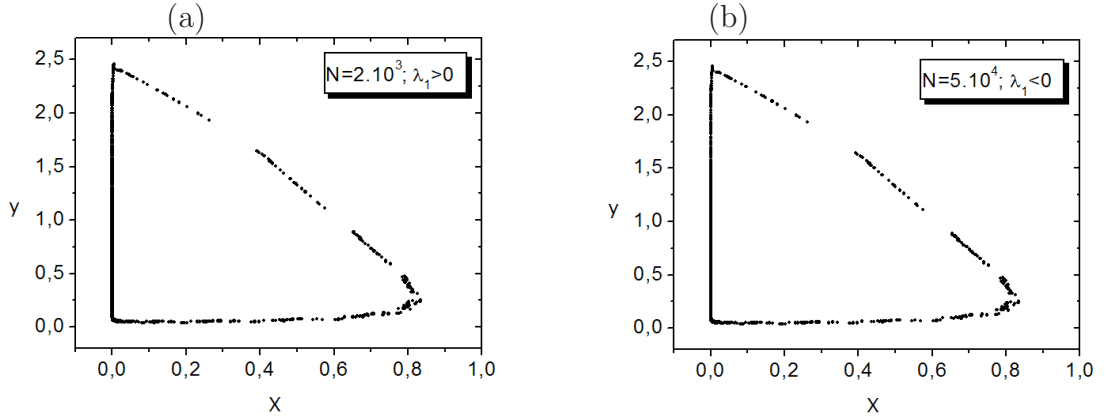


Figura 4.12: Atrator órbita periódica para $d_1 = 0, 13$. Em (a) o atrator foi feito em $N = 2.10^3$ iterações, os expoentes de Lyapunov, para este número de iterações não estão convergidos, ver Fig. (4.8), $\lambda_1 > 0$. Em (b) o atrator foi feito em $N = 5.10^4$ iterações, os expoentes de Lyapunov estão praticamente convergidos, $\lambda_1 < 0$.

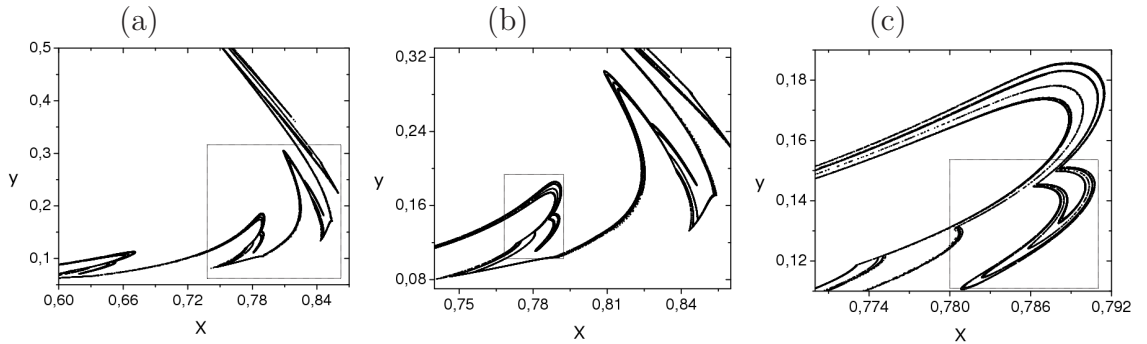
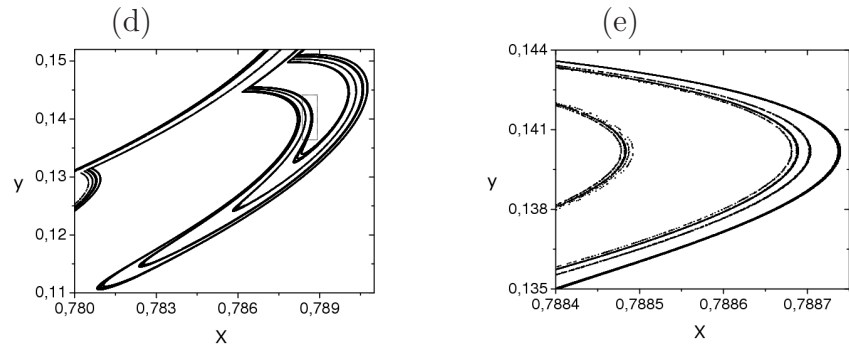


Figura 4.13: Regiões ampliadas do atrator caótico quando $d_1 = 0, 44$. Em (a) foram realizadas 5.10^4 , (b) 1.10^5 e (c) 7.10^5 iterações. Esta figura continua na próxima página.



Continuação da Fig. (4.13). Regiões ampliadas do atrator caótico quando $d_1 = 0,44$. Em (d) foram realizadas $5 \cdot 10^6$ e em (e) $25 \cdot 10^6$ iterações.

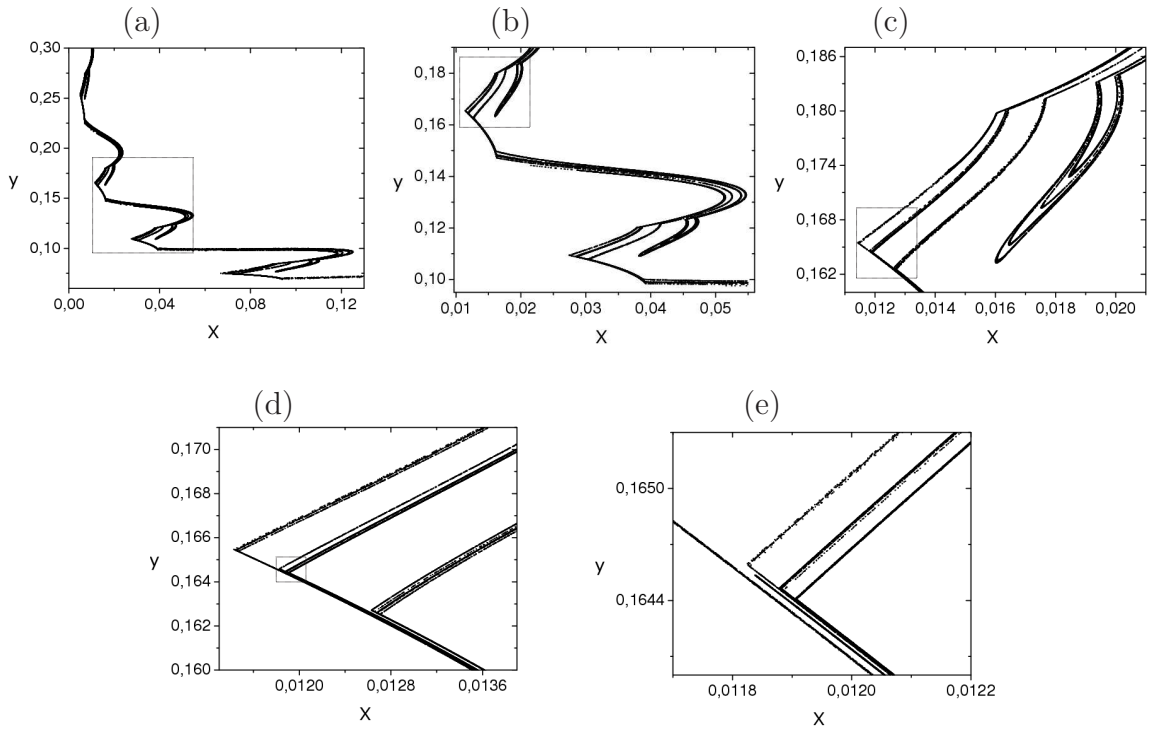


Figura 4.14: Regiões ampliadas do atrator caótico quando $d_1 = 0,44$. Em (a) foram realizadas $5 \cdot 10^4$, (b) $1 \cdot 10^5$, (c) $7 \cdot 10^5$, (d) $5 \cdot 10^6$ e (e) $25 \cdot 10^6$ iterações. Observe que (e) assemelha-se com (d).

4.2 Modelo espacial

O modelo espacial para duas espécies foi formulado no Capítulo 3 e corresponde às Eqs. (3.25). Apresentaremos os resultados deste modelo apenas para as funções respostas do grupo I, Eqs. (3.15). Quanto à migração, assumiremos $m_x = 0,01$ e $m_y = 0,1$. Isto significa que apenas 1% das presas em um determinado sítio, $x^{i,j}$, migram do sítio de origem para os quatro sítios mais próximos, enquanto que 10% dos predadores em um determinado sítio, $y^{i,j}$, migram para sítios vizinhos. Para facilitar a compreensão podemos pensar que a população x é formada por vegetais, e sua população expande lentamente pelo espaço, e a população y é constituída de herbívoros que podem se locomover e migrar para as regiões mais próximas. É válido resaltar que cada sítio representa uma pequena região do espaço onde podem coexistir populações das duas espécies e o ataque do predador $y^{i,j}$ ocorre em uma região maior, que consideramos como sendo um círculo de raio R centrado no predador.

Em nossas simulações o espaço é modelado por uma rede bidimensional de 64×64 . Simularemos um espaço infinito considerando condições periódicas de contorno. Uma reserva ecológica pode ser simulada com condições de contorno do tipo “parede rígida”, restringindo a migração e a interação dos indivíduos ao quadrado de 64×64 sítios.

4.2.1 Condições de contorno periódicas

No modelo de campo médio para duas espécies evidenciamos quatro tipos de atrator (ponto fixo, órbita periódica, ciclo limite e caótico) ao variar d_1 . Para o modelo espacial, com condições periódicas de contorno, vamos restringir d_1 a três valores tais que, no modelo de campo médio, resultam em atrator órbita periódica, ciclo limite e caótico. Estes valores são: 0,44 (caótico); 0,45 (órbita periódica) e 0,55 (ciclo limite).

Consideramos que no instante inicial cada sítio possui indivíduos das três espécies em uma quantidade que equivale ao ponto fixo do modelo de campo médio mais uma flutuação de 5% desse valor. Sendo assim, no passo $n = 0$ todos os sítios diferem em número de indivíduos de cada espécie no máximo 10% e a média de indivíduos por sítio de cada espécie é o ponto fixo do modelo de campo médio.

A Fig. (4.15) mostra como a média de indivíduos por sítio de cada espécie evolui de 0 a 10 mil passos de tempo para os três valores de d_1 e cinco valores diferentes de raio: 2, 6, 10, 15 e 30. Na Fig. (4.16) estão os atratores referentes as últimas 4 mil iterações para os mesmos valores de d_1 e R . A Fig. (4.17) mostra a forma como os indivíduos se organizam no espaço, padrão espacial, ao fim de 10 mil iterações. O padrão espacial muda ao longo do tempo, logo uma região que possui uma grande densidade de indivíduos em um determinado tempo, no tempo seguinte a densidade destes indivíduos pode diminuir. A forma como o padrão espacial muda ao longo do tempo será mostrada adiante.

Análise dos gráficos

$R = 2$:

Quando $R = 2$ os predadores predam sob 13 sítios, que equivale a aproximadamente 0,3% dos sítios da rede. Na Fig. (4.15) para $d_1 = 0,44$ e $d_1 = 0,45$, podemos notar que existe um comportamento oscilatório que envolve os valores máximos e mínimos das populações, enquanto que, para $d_1 = 0,55$ este comportamento não é perceptível. A consequência destes comportamentos pode ser visto na Fig. (4.16), onde o atrator é mais preenchido nos casos em que $d_1 = 0,44$ e $d_1 = 0,45$. A forma com que as espécies se organizam no espaço também é bem similar nos casos em que $d_1 = 0,44$ e $d_1 = 0,45$, Fig. (4.17), onde alguns predadores se aglomeram em círculos que são proporcionais a sua vizinhança de ataque. No caso onde $d_1 = 0,55$, os predadores se organizam em faixas de aproximadamente 3 sítios de espessura e 5

sítios da próxima faixa (equivale ao diâmetro da vizinhança de predação).

$R = 6$:

Quando $R = 6$, 113 sítios estão sob a vizinhança de predação, que equivale a aproximadamente 2,8% dos sítios da rede. O caráter oscilatório das médias das populações continua ocorrendo quando $d_1 = 0,44$ e $d_1 = 0,45$, porém em maior amplitude do que no caso onde $R = 2$, resultando em um atrator mais preenchido. Para $d_1 = 0,55$, os valores máximos e mínimos da média das populações oscilam em períodos bem menores do que nos casos onde $d_1 = 0,44$ e $d_1 = 0,45$, de forma que, o gráfico da Fig. (4.15), para este caso, lembra uma espinha de peixe. A forma com que as espécies se organizam no espaço ao fim de 10mil iterações é bem diferente para os três valores de d_1 . Para $d_1 = 0,44$ os predadores tendem a se organizar em faixas enquanto que as presas ocupam o espaço de forma homogênea. Para $d_1 = 0,45$ os predadores se organizam em ilhas. Para $d_1 = 0,55$ observamos três tons de faixas: preto, onde a presença de presas é mais intensa; preto e vermelho, onde a intensidade de predadores é maior porém também existem presas e vermelho e branco, que devido a escasez de presas, há baixa densidade de predadores.

$R = 10$:

Quando $R = 10$, 317 sítios estão sob a vizinhança de predação, que equivale a aproximadamente 7.7% dos dos sítios da rede. Os valores máximos e mínimos da média das populações continuam oscilando para os três valores de d_1 . Nos casos onde $d_1 = 0,44$ e $d_1 = 0,45$ observamos um comportamento interessante, Fig. (4.15): por um longo tempo a evolução temporal lembra uma espinha de peixe e bruscamente este comportamento muda reduzindo a faixa de valores destas populações. Tal comportamento é chamado de *intermitente*. Na Fig. (4.16) podemos perceber que os atratores estão mais preenchidos quando $d_1 = 0,44$ e $d_1 = 0,45$.

A região mais externa e a mais interna destes atratores ocorrem antes da mudança brusca do comportamento. Para os três valores de d_1 percebemos o mesmo padrão espacial: os predadores e as presas se organizam em faixas, Fig. (4.17).

$R = 15$:

Quando $R = 15$, 709 sítios estão sob a vizinhança de predação, que equivale a aproximadamente 17.3% dos dos sítios da rede. Para os três valores de d_1 , os máximos e mínimos da média das populações oscilam em um comportamento que lembra uma espinha de peixe, Fig. (4.15). Nos casos onde $d_1 = 0,44$ e $d_1 = 0,45$ a “espinha” é mais evidente resultando em um atrator mais preenchido, Fig. (4.16). Para os três valores de d_1 os predadores e as presas se organizam em faixas mais largas do caso onde $R = 10$, Fig. (4.17).

$R = 30$:

Quando $R = 30$, 2821 sítios estão sob a vizinhança de predação, neste casos os predadores podem consumir sob aproximadamente 79% dos sítios, logo um predador percebe a presença da maioria das presas. Para os três valores de d_1 , a dinâmica tende ao modelo de campo médio, este fato fica claro quando olhamos para os atratores, Fig. (4.16). Para $d_1 = 0,45$ e $d_1 = 0,55$ o padrão espacial é homogêneo e em $d_1 = 0,44$ as faixas ainda estão presentes no padrão, porém, são bem largas e pouco intensas.

A fim de evidenciar que o modelo espacial realmente tende ao modelo de campo médio quando o raio de predação é máximo, realizamos uma simulação considerando $d_1 = 0,44$, uma rede de 33×33 sítios e a vizinhança de predação quadrada do mesmo tamanho da rede. A Fig. (4.18) mostra o atrator referente as últimas 10 mil das 14 mil iterações. Realmente o atrator apresentado nesta figura é o mesmo do campo médio mostrado na Fig. (4.11).

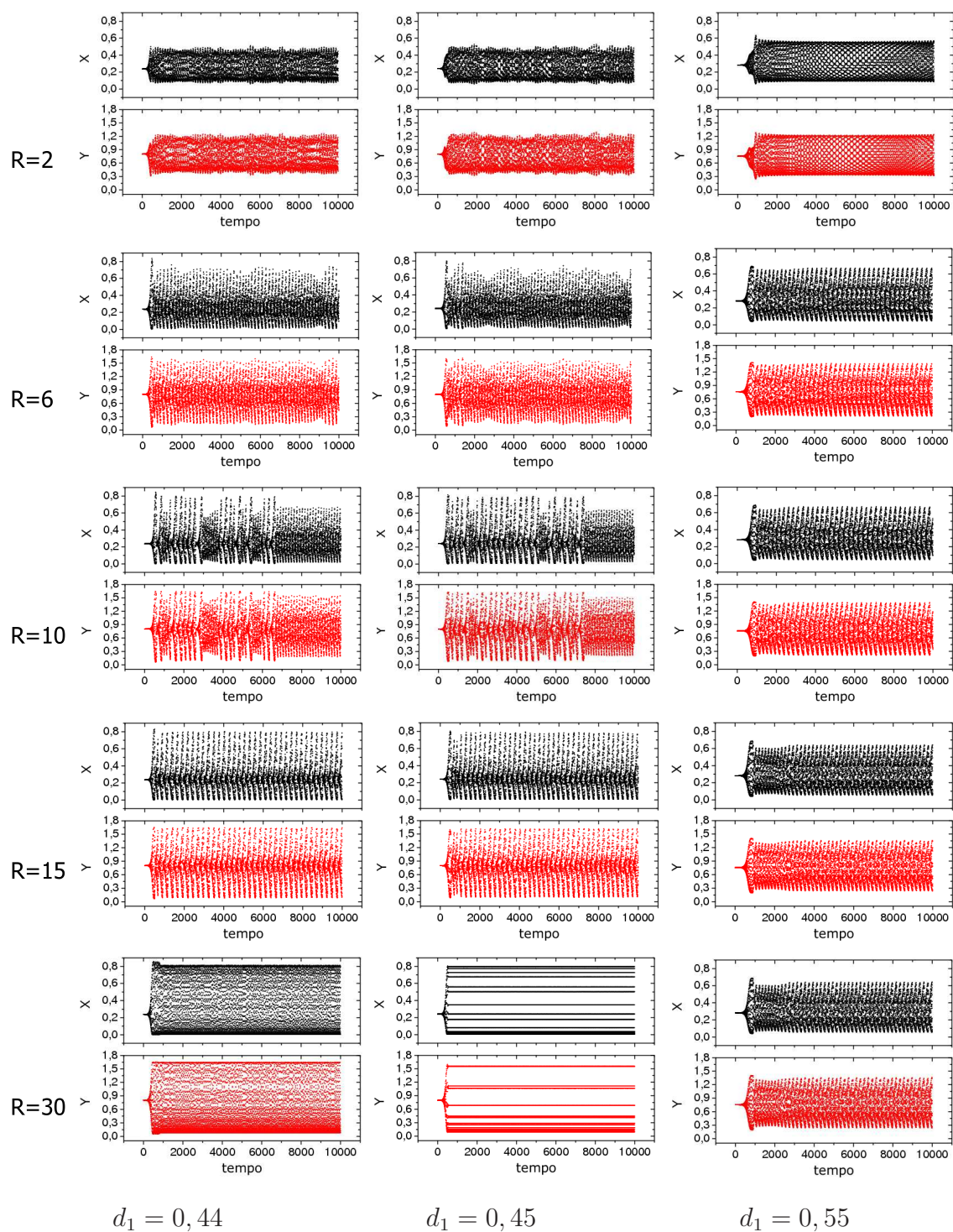


Figura 4.15: Evolução temporal das médias por sítio das populações x e y por 10 mil iterações. A esquerda estão os valores do raio de predação e abaixo os valores de d_1 .

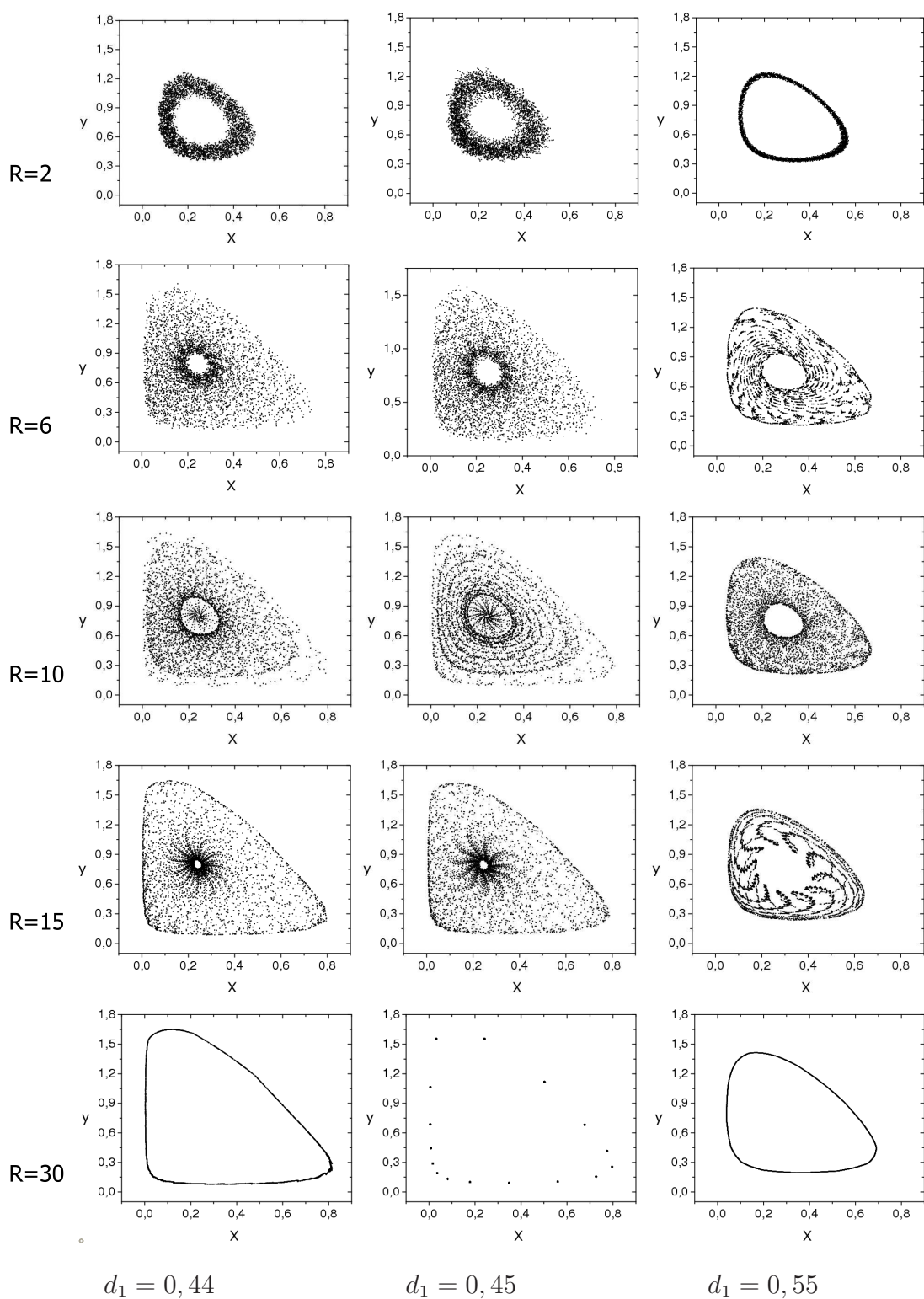
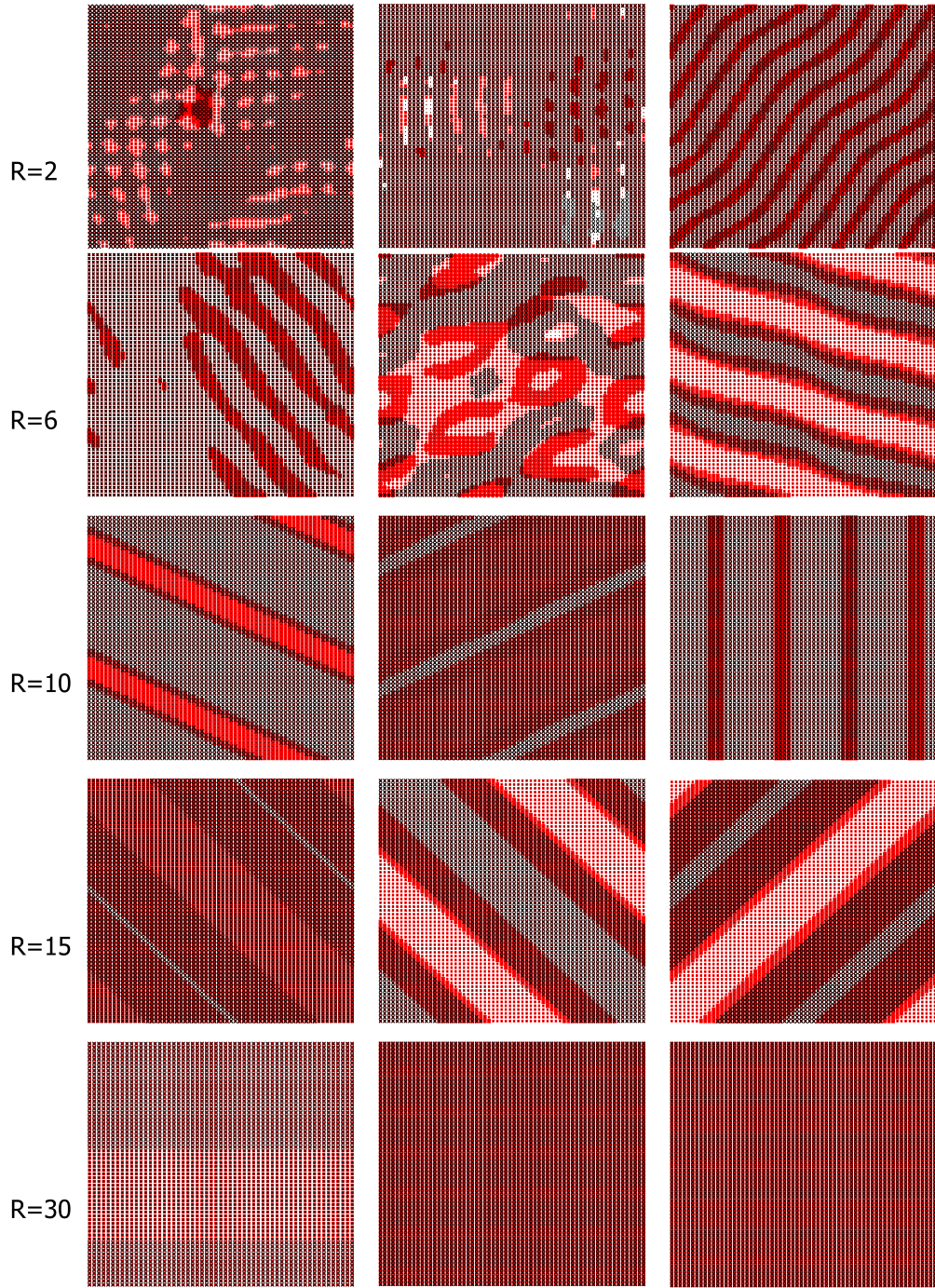


Figura 4.16: Atratores construídos a partir da média de indivíduos por sítio para as últimas 4 das 10 mil iterações.



$d_1 = 0,44$ $d_1 = 0,45$ $d_1 = 0,55$

Figura 4.17: Padrões espaciais ao fim de 10 mil passos de tempo. A espécie x está representada de preto e y de vermelho. O tamanho do símbolo é proporcional ao número de indivíduos das respectivas espécies, porém, a fim de ressaltar o padrão espacial, cada gráfico possui sua própria escala para o tamanho dos símbolos.

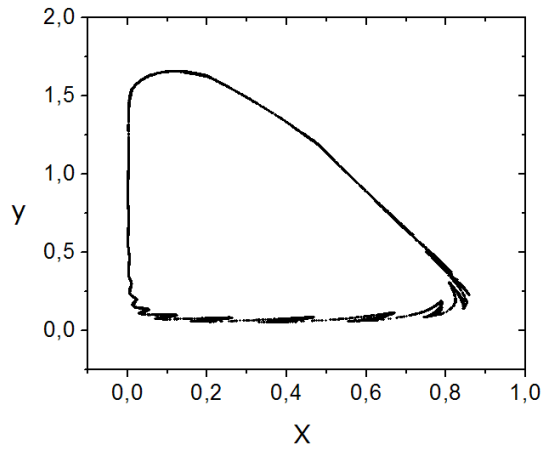


Figura 4.18: Atrator caótico para o modelo espacial de duas espécies considerando a vizinhança de predação quadrada e do mesmo tamanho da rede. O atrator é o mesmo do modelo de campo médio.

4.2.2 Reserva ecológica

Para simular uma reserva biológica consideramos que o espaço está limitado ao quadrado de 64×64 sítios, de forma que, os indivíduos localizados a uma distância menor que R da periferia da rede terão uma vizinhança de interação menor do que os indivíduos que estão na região central. Como dito anteriormente, o aumento da população de predadores em um sítio, devido a presença de presas em sua vizinhança de ataque, depende da média de presas por sítio, e não da população total. Quando a vizinhança de ataque é reduzida, devido a presença da fronteira, a escassez de presas em uma região será mais significativa no crescimento da população de predadores do que nas regiões onde a fronteira não interfere na predação. Este efeito proporciona o crescimento de presas na periferia da rede. O pensamento contrário também é válido, o aumento de presas nos sítios da periferia da rede proporciona um efeito na média maior que nos sítios onde a fronteira não interfere na predação, proporcionando o crescimento de predadores nesta região. O que observamos na dinâmica espacial são os dois fatos: ora a população de presas é máxima possibilitando o crescimento

da população de predadores na periferia, ora é a população de predadores que é máxima proporcionando a escassez de presas.

Os indivíduos que estão nos sítios da fronteira poderão migrar para três ou dois (no caso dos cantos) sítios com proporções de $m/3$ e $m/2$ respectivamente. Sendo assim, os indivíduos que no modelo espacial com condições periódicas de contorno migravam para a extremidade oposta da rede, agora permanecem no mesmo sítio.

Apresentaremos os resultados para os mesmos parâmetros do caso de condições periódicas de contorno, porém restringimos a taxa de mortalidade intrínseca do predador em $d_1 = 0,44$.

A Fig. (4.19) mostra como a média de indivíduos por sítios de cada espécie evolui de 0 a 10 mil passos de tempo, os atratores referentes as últimas 4 mil iterações e o padrão espacial ao fim de 10 mil iterações, para cinco valores diferentes de raios de predação: 2,6, 10, 15 e 30.

Análise dos gráficos

$R = 2$:

Quando $R = 2$ os predadores que estão a uma distância menor que 2 sítios da fronteira tem seu espaço de predação reduzido. Logo, apenas os indivíduos que estão sobre a rede central de 60×60 sítios terão uma vizinhança de interação máxima, o que representa aproximadamente 88% do total de sítios. Ao compararmos as Figs. (4.15 a 4.17) com a Fig. (4.19) percebemos o impacto que a fronteira faz na dinâmica. O gráfico referente a evolução temporal possui comportamento mais irregular no caso da reserva do que no caso de condições periódicas de contorno e como consequência, o atrator fica mais preenchido. Os padrões espaciais são semelhantes, porém no caso da reserva observamos um número maior de *clusters*. Além disso percebemos o efeito dos cantos, como a densidade de presas é grande em dois dos cantos (canto superior da esquerda e inferior da direita) a população de predadores

também é grande nestas regiões. Ao passar do tempo a densidade de presas diminui, provocando a redução da população de predadores. No cantos superior direito e inferior esquerdo percebemos a situação inversa dos outros dois cantos.

$R = 6$:

Quando $R = 6$ a interação entre os indivíduos será máxima para aqueles que estão sobre a rede central de 52×52 sítios, aproximadamente 66% do espaço. Comparando com o caso de condições periódicas de contorno, podemos perceber, nos gráficos referentes a evolução temporal, que as oscilações nos valores dos máximos e mínimos das populações são mais nítidas no caso da reserva, porém as amplitudes são menores, resultando em um atrator menor. O padrão espacial também é diferente: no instante em que o padrão foi feito a densidade de presas é maior do que a de predadores em quase todos os sítios, mas em tempos futuros a população de predadores aumenta em quase todo espaço.

$R = 10$:

Quando $R = 10$ a interação entre os indivíduos será máxima para aqueles que estão sobre a rede central de 44×44 sítios, aproximadamente 47% do espaço. Ao contrário do caso de condições periódicas de contorno, não ocorre mudanças bruscas no comportamento temporal das espécies e o atrator não varre a região mais externa e a central. O padrão espacial lembra um xadrez, que ao longo do tempo, ora a densidade de um espécie é maior em uma região equanto que nas regiões vizinhas a densidade da outra que é maior, ora ocorre o inverso.

$R = 15$:

Quando $R = 15$ a interação entre os indivíduos será máxima para aqueles que estão sobre a rede central de 34×34 sítios, aproximadamente 28% do espaço. O

comportamento é similar ao caso onde $R = 10$. No padrão espacial, o canto superior esquerdo possui uma densidade maior de presas enquanto que no canto inferior direito existe uma densidade maior de predadores, este comportamento se inverte ao longo do tempo resultando em uma onda ao longo desta diagonal.

$R = 30$:

Quando $R = 30$ a interação dos indivíduos será máxima apenas para aqueles que estão sobre a rede central de 4×4 sítios, aproximadamente 0,4% do espaço. A evolução temporal da média das populações possui um comportamento que se assemelha a uma espinha de peixe, como no caso de condições periódicas de contorno para $R = 15$. Tal comportamento provoca o preenchimento do atrator, que aliás é bem diferente do modelo de campo médio. O padrão espacial tende a formar faixas, porém, devido a fronteira, surge uma ilha na região central da rede.

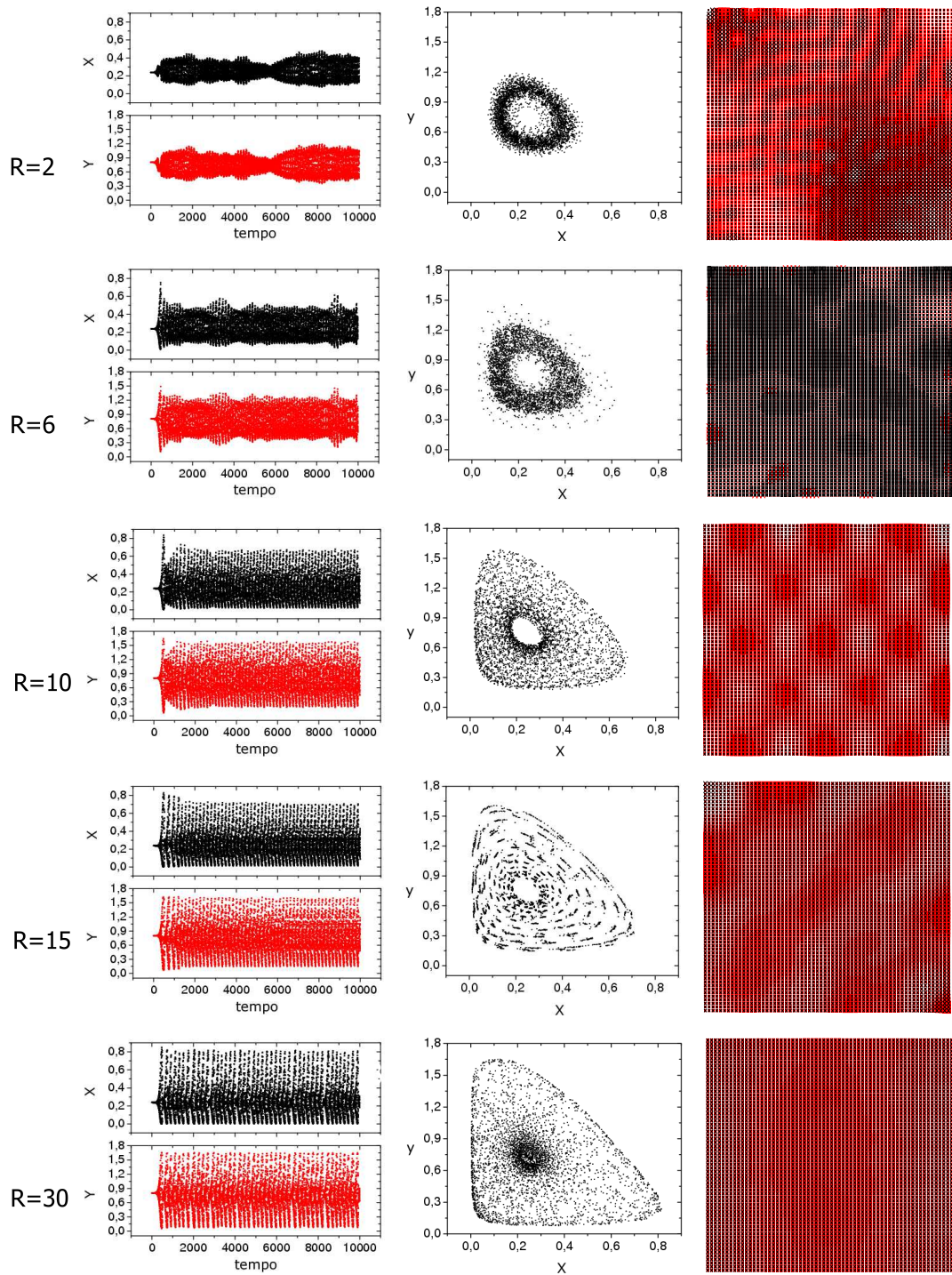


Figura 4.19: Da esquerda para direita: Evolução temporal das médias das populações x e y durante 10 mil passos de tempo; Atratores construídos a partir dos últimos 4 mil passos; Padrão espacial ao fim de 10 mil passos, a espécie x está repre-

sentada de preto e y de vermelho. O tamanho do símbolo é proporcional ao número de indivíduos das respectivas espécies, porém, a fim de ressaltar o padrão espacial, cada gráfico possui sua própria escala para o tamanho dos símbolos.

4.2.3 Sincronização

O acoplamento de sistemas independentes pode resultar na perfeita sincronização destes sistemas. Tal fato é observado em vários contextos [13] inclusive na dinâmica de presas e predadores. Um exemplo é o caso das lincas e lebres, onde foi observado que as oscilações temporais destas populações em diferentes regiões do norte do Canadá estão sincronizadas[12]. Um outro trabalho mais recente [27], evidencia a sincronização na população de ratos. Tal trabalho mostra que a sincronização espacial ocorre tanto devido as diferenças climáticas quanto a predação daqueles indivíduos por seus predadores.

Os padrões espaciais apresentados nas Figs. (4.17 e 4.19) sugerem que os sítios que estão sobre um mesmo tom de cor possuem o mesmo número de indivíduos de cada espécie. Esta sincronização é mais evidente no caso onde o modelo espacial foi abordado com condições periódicas de contorno, onde podemos observar que a medida que aumentamos a interação entre as espécies, R , os padrões espaciais vão se tornando mais homogêneos. No caso onde $R = 30$ o padrão espacial homogêneo sugere a total sincronização entre as populações de cada sítio.

Com o intuito de comprovar tal fato, faremos um estudo mais detalhado para o modelo espacial de duas espécies com condições periódicas de contorno para três casos. No primeiro vamos desconsiderar a interação entre os indivíduos quando $d_1 = 0,44$, e para isso, basta impor $m_x = m_y = R = 0$. No segundo caso, vamos introduzir interação entre os sítios, $m_x = 0,01$, $m_y = 0,1$, $R = 10$ e $d_1 = 0,44$, que é um dos casos apresentado anteriormente. No terceiro caso introduziremos uma interação maior, $m_x = 0,01$, $m_y = 0,1$, $R = 30$, para dois valores de d_1 : $d_1 = 0,44$,

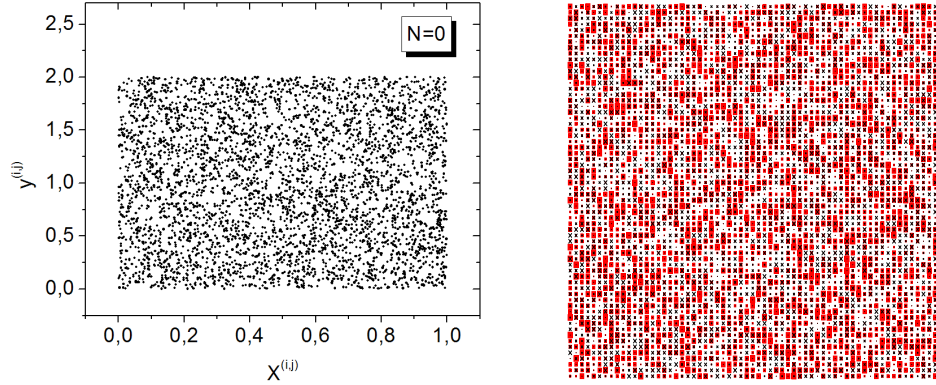


Figura 4.20: À esquerda o espaço de fases no tempo $N = 0$, indicado no gráfico, cada ponto representa os valores das populações x e y em cada sítio. À direita está o padrão espacial, a população x de preto e a y de vermelho, no mesmo passo de tempo da figura da esquerda.

cujo padrão espacial é formado por faixas e $d_1 = 0,45$ o qual padrão mostrou-se homogêneo, Fig. (4.17). Os resultados anteriores foram feitos impondo os valores iniciais das populações de cada sítio bem próximos. Para testar a sincronização vamos considerar em todos os casos condições iniciais aleatórias em um intervalo maior de valores e verificar como as populações de cada sítio se organizam. A Fig. (4.20) mostra os valores das populações x e y em cada sítio da rede no instante inicial, $N = 0$.

- $m_x = m_y = R = 0$ e $d_1 = 0,44$

Nesta situação, as populações em um determinado sítio não percebem as populações dos demais sítios, logo, para cada sítio (i, j) as equações do modelo espacial, Eqs. (3.22), reduzem às equações do modelo de campo médio, Eqs. (3.14). Porém, o comportamento médio de todos os sítios não é, necessariamente, análogo ao do modelo de campo médio. Dada a condição inicial, Fig. (4.20), os estados de cada

sítio evoluem independentemente para o atrator. Se os sítios possuem diferentes condições iniciais, os estados de cada sítio evoluirão para diferentes pontos do atrator. Caso as condições iniciais sejam iguais em todos os sítios, a dinâmica será equivalente para qualquer sítio e, neste caso, o modelo espacial comportaria como o modelo de campo médio. A Fig. (4.21) mostra os mesmos gráficos da Fig. (4.20) em três instantes de tempo diferentes. Em $N = 20$ quase todos os estados que estavam na região externa do atrator já atingiram sua superfície. Em $N = 80$ a limitação externa do atrator já está definida e alguns estados da região central já atingiram o atrator. Em $N = 300$ todos os estados já evoluíram para diferentes partes do atrator, não ocorre sincronização e o padrão espacial continua com a característica aleatória inicial.

- $m_x = 0,01$, $m_y = 0,1$, $R = 10$ e $d_1 = 0,44$

Como visto anteriormente, quando inserimos interação entre os sítios no modelo, raio de predação e migração, o padrão espacial tende a se organizar. Para o caso $m_x = 0,01$, $m_y = 0,1$, $R = 10$, $d_1 = 0,44$ e condições periódicas de contorno, observamos que ao fim de 10 mil iterações o padrão espacial é formado por faixas que sugerem algum tipo de sincronização, Fig. (4.17). Para melhor compreender o que ocorre com o padrão espacial ao longo do tempo, a Fig. (4.22) mostra a cada passo de tempo a densidade da espécie y ao longo dos sítios (i, j) pertencentes à vertical $(32, j)$, tal que $1 \leq j \leq 64$. Apesar de visualizar apenas uma linha do espaço bidimensional, teremos uma idéia de como o padrão espacial muda no decorrer do tempo. Percebemos na Fig. (4.22), um tipo de padrão temporal que se repete, ou seja, a forma como a espécie y se organiza ao longo de uma linha muda no tempo e se repete de maneira que parece ser periódica. A Fig. (4.2.3) mostra o valor das populações x e y em cada sítio e o padrão espacial para 15

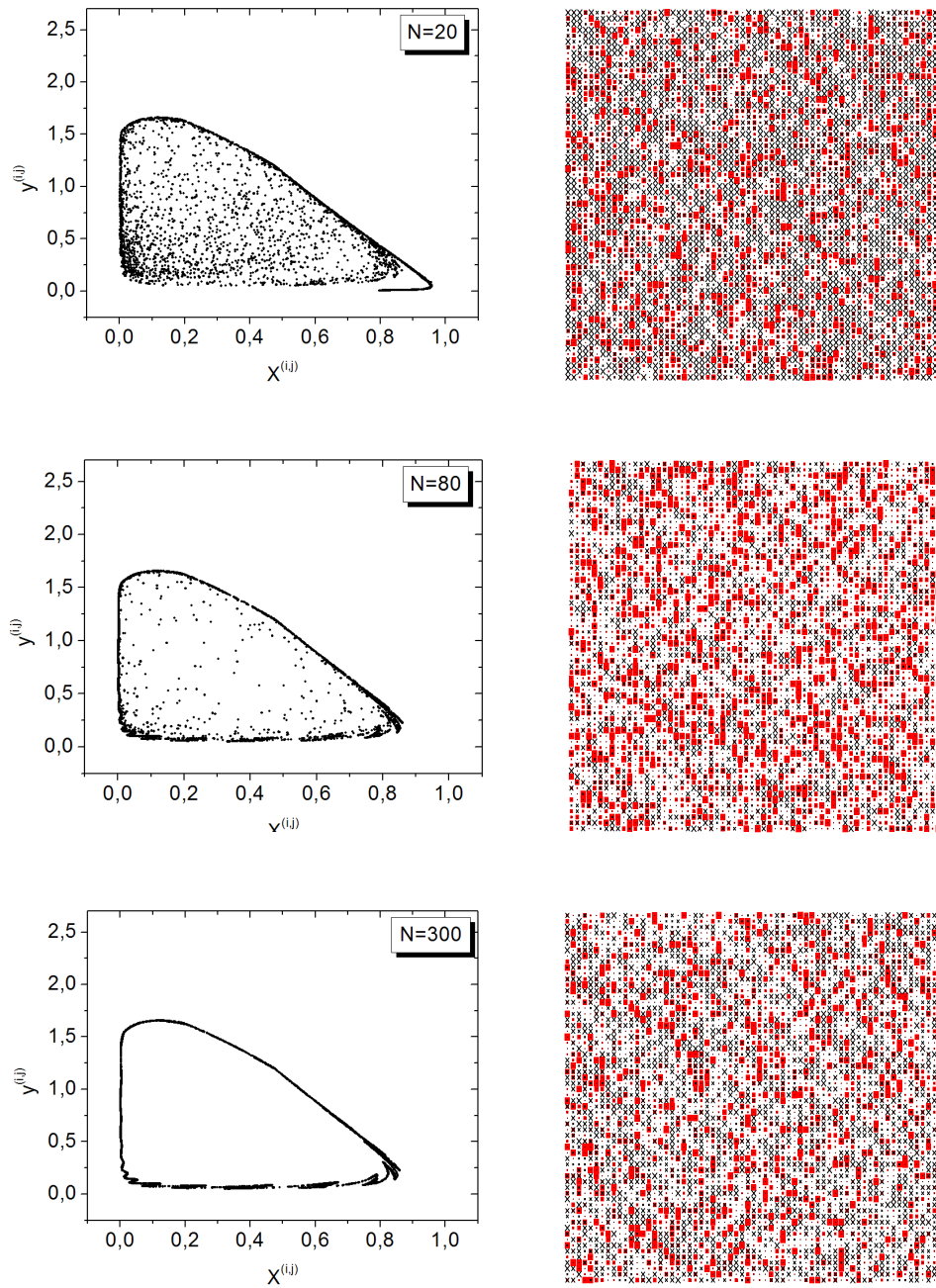


Figura 4.21: À esquerda o espaço de fases no tempo N , indicado no gráfico, cada ponto representa os valores das populações x e y em cada sítio. À direita está o padrão espacial, a população x de preto e a y de vermelho, no mesmo passo de tempo da figura da esquerda. Os indivíduos de sítios diferentes não se interagem, não ocorre sincronização.

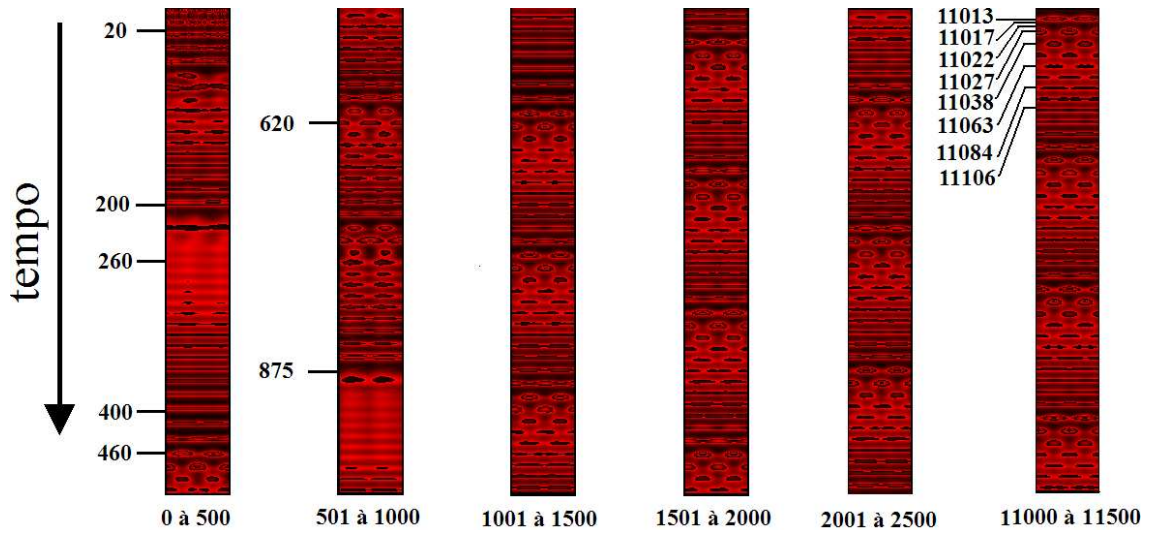


Figura 4.22: Padrão temporal. Cada tira mostra a densidade da espécie y ao longo de uma linha de sítios no decorrer do tempo, indicado abaixo das tiras. Os números à esquerda das tiras são os tempos nos quais os gráficos da Fig. (4.2.3) foram feitos. A presença de y é representada pela cor vermelha e a ausência pela cor preta.

instantes de tempos, que estão sinalizando na Fig. (4.22). No tempo $N = 0$, o padrão espacial e os valores das populações em cada sítio são como mostra a Fig. (4.20). Em $N = 20$ os estados de cada sítio começam a se agrupar em uma mesma região de valores e o padrão espacial já não é tão aleatório como inicialmente. Em $N = 200$, existem sítios que chegam a $y \approx 2,5$, tal valor não ocorre no modelo de campo médio, e as populações começam a se organizar em faixas. Em $N = 260$ os valores das populações de cada sítio são próximos, resultando em um padrão mais homogêneo do que em $N = 200$. Em $N = 400$ podemos dizer que as populações estão praticamente sincronizadas, porém em $N = 460$ ocorre uma expansão do volume ocupado pelos estados e o padrão espacial começa a mudar sua inclinação. Em $N = 620$ os estados permanecem agrupados em uma faixa no espaço de fases e percebemos a presença de “ilhas” no padrão espacial. Em $N = 875$ os estados no espaço de fases começam a assumir valores preferenciais e o padrão novamente muda

de inclinação. Ainda na Fig. (4.2.3) estão os espaços de fases e os padrões espaciais para $N > 11000$. Podemos perceber que a faixa no espaço de fases se estreita bastante e fica pontilhada, sugerindo que alguns sítios sincronizam perfeitamente, o padrão espacial fica mais definido e não muda sua inclinação. Comparando a Fig. (4.22) com a Fig. (4.2.3) notamos que as regiões onde o padrão temporal é um borrão vermelho, $N = 260$ e $N \approx 930$ ocorre as mudanças de inclinação das faixas no padrão espacial. Depois de $N = 1500$ o padrão temporal permanece com a mesma estrutura levando a crer que não ocorre mais mudanças bruscas no padrão espacial.

- $m_x = 0,01$, $m_y = 0,1$, $R = 30$, $d_1 = 0,44$ e $d_1 = 0,55$

Neste caso onde o raio de predação tende ao máximo ocorre sincronização total para o parâmetro $d_1 = 0,55$. Para tempos longos os 4096 pontos da rede colapsam em um único ponto, logo todos os sítios possuem o mesmo número de indivíduos de cada espécie para um mesmo tempo. Neste caso a dinâmica é como a de um modelo de campo médio, ou seja, a dinâmica em um determinado sítio é equivalente a dinâmica de qualquer outro. Para $d_1 = 0,44$, tal fato não ocorre, o volume ocupado pelos estados fica restrito a um máximo. A sincronização total para $d_1 = 0,44$ só ocorre quando $R \geq 32$ (em uma rede de 64×64 sítios).

A Fig. (4.24) mostra o espaço de fases e o padrão espacial para $d_1 = 0,44$ e $N > 10000$, tempo suficiente para a convergência do tipo padrão espacial. Em $N = 10003$ as populações de cada sítios praticamente são as mesmas, porém, ao passar 6 passos de tempo, $N = 10009$, o volume ocupado pelos estados expande ao longo de x , o que deixa o padrão espacial mais nítido. Em $N = 10013$ as populações de cada sítio novamente tendem a um único valor, deixando o padrão espacial aparentemente homogêneo. Em $N = 10016$ o volume ocupado pelos estados

volta a expandir e as faixas no padrão espacial reaparecem. Este processo vai se repetindo indefinidamente, de forma que a média destes pontos percorre um atrator ciclo limite, apresentado na Fig. (4.17).

Quando $d_1 = 0,55$, as diferentes condições iniciais colapsam em um mesmo estado e este percorre o mesmo atrator do modelo de campo médio. Todos os sítios, que inicialmente possuíam diferentes intensidades de indivíduos de cada espécie, depois de um certo tempo passam a possuir o mesmo número de indivíduos de cada espécie, os sítios ficam totalmente sincronizados no tempo. O gráfico da Fig.(4.25) mostra os valores das populações x e y para $N > 1500$, tempo suficiente para o colapso dos estados. Depois que ocorre a sincronização total, o padrão espacial permanece homogêneo, variando apenas a intensidade ao longo do tempo.

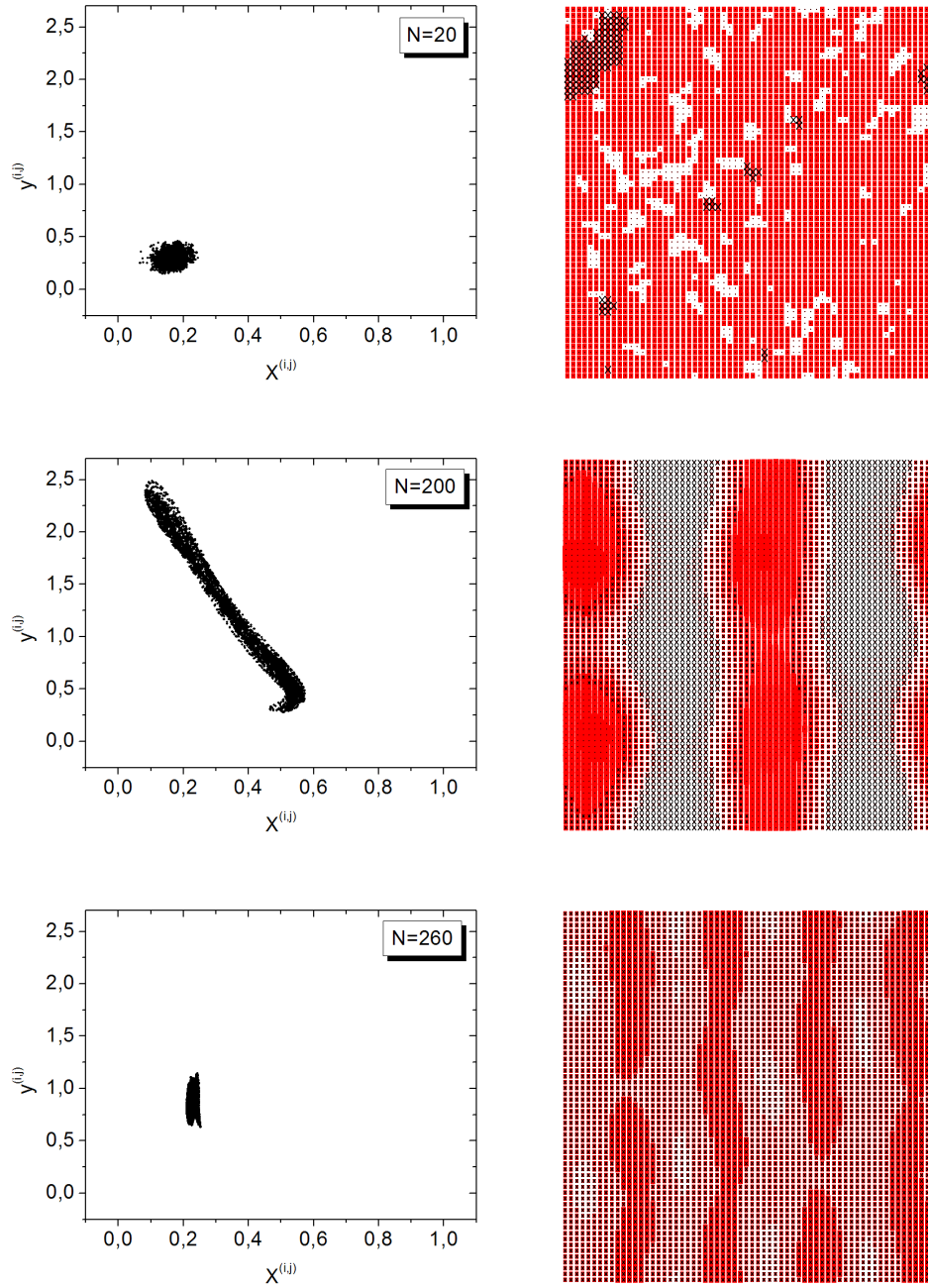
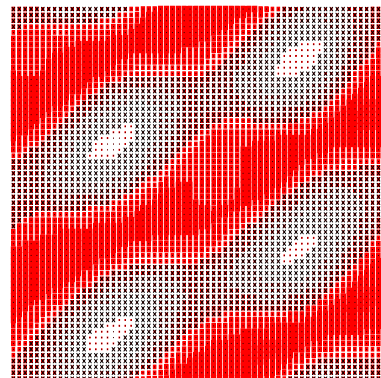
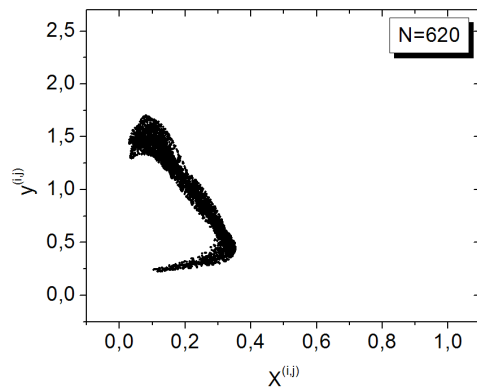
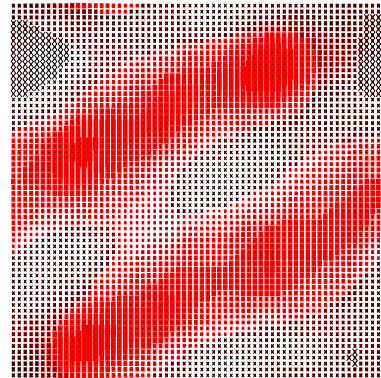
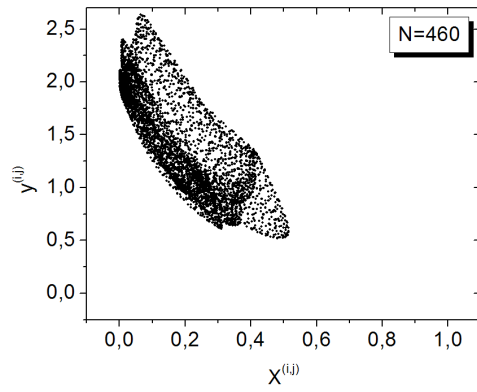
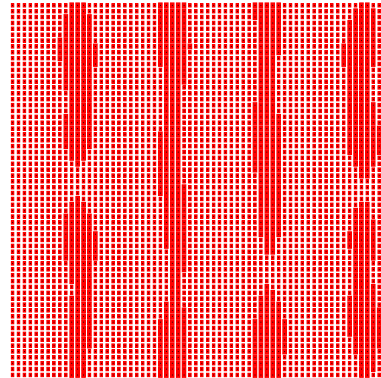
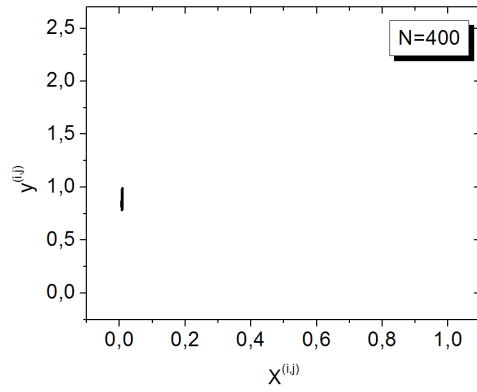
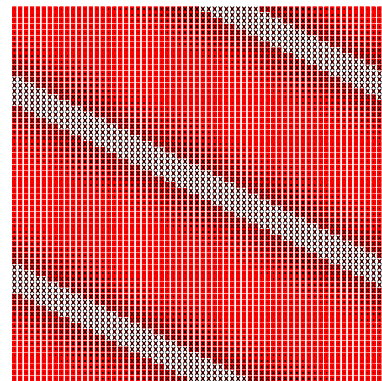
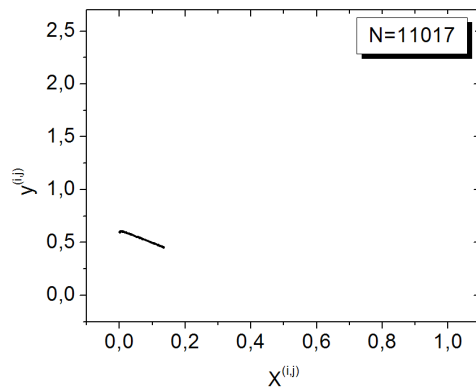
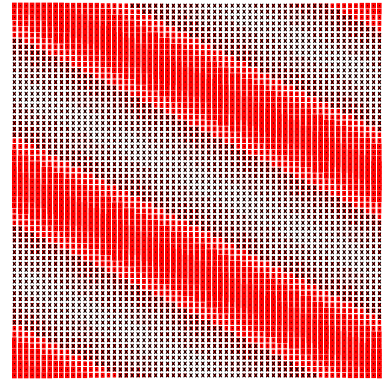
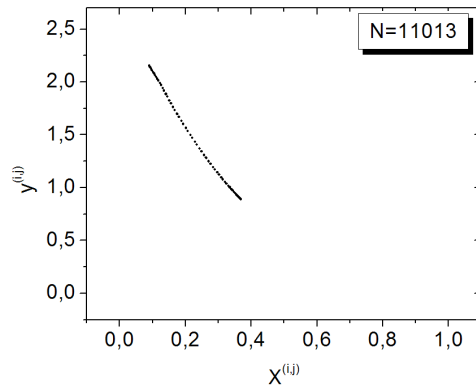
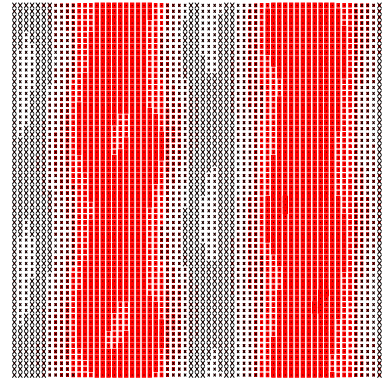
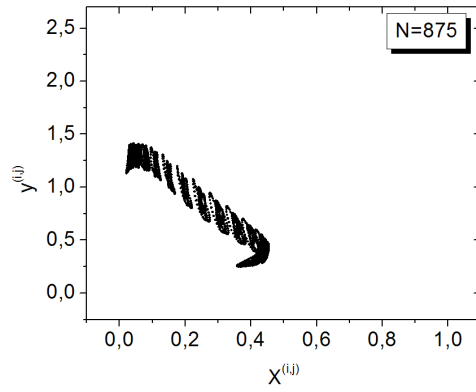


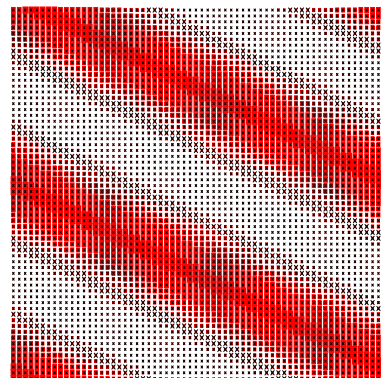
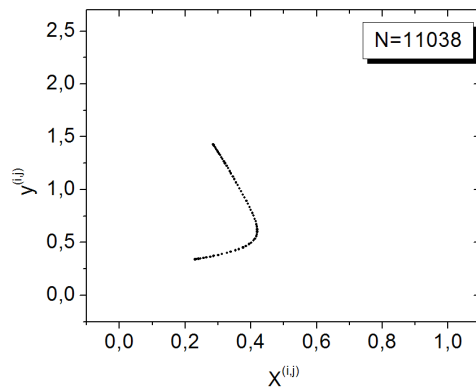
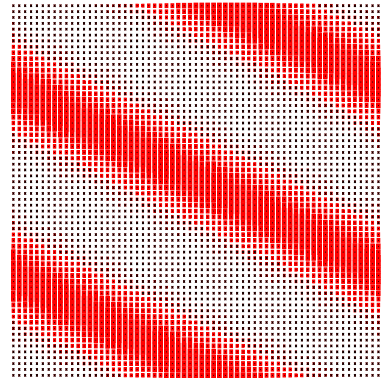
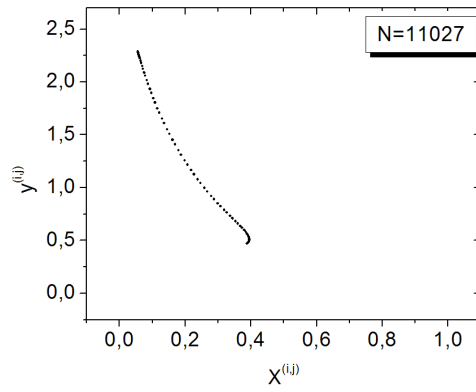
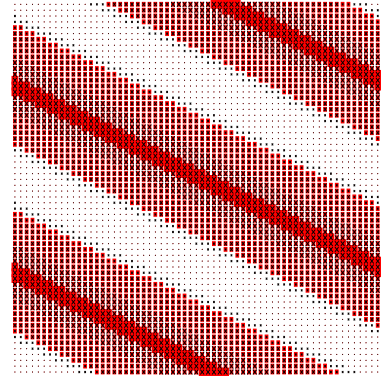
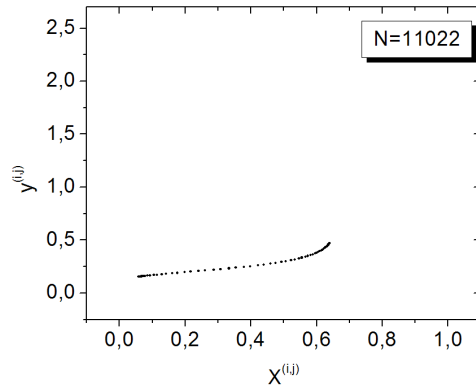
Figura 4.23: À esquerda o espaço de fases no tempo N , indicado no gráfico, cada ponto representa os valores das populações x e y em cada sítio. À direita está o padrão espacial, a população x de preto e a y de vermelho, no mesmo passo de tempo da figura da esquerda. Os indivíduos de sítios diferentes se interagem, existe algum tipo de sincronização, porém não é total. Esta figura continua nas próximas páginas.



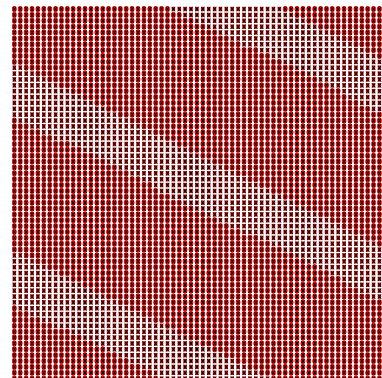
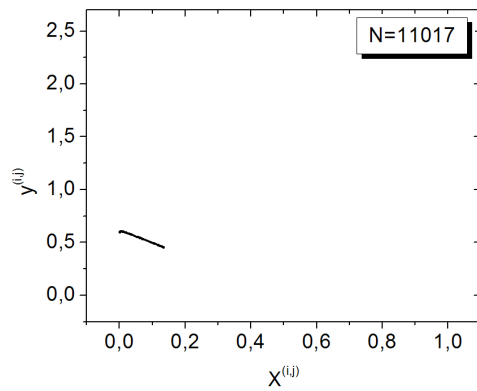
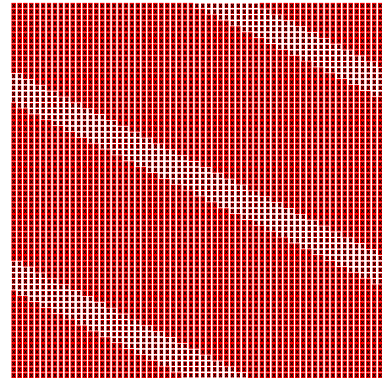
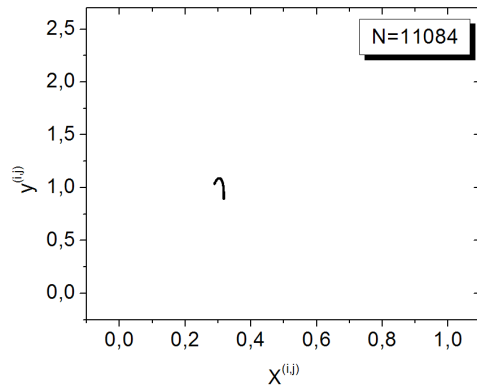
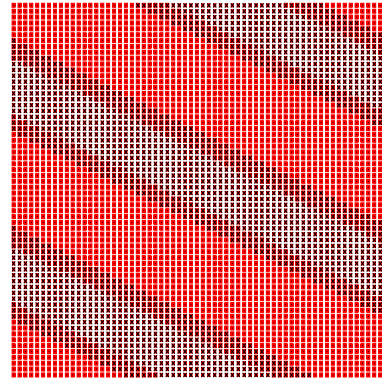
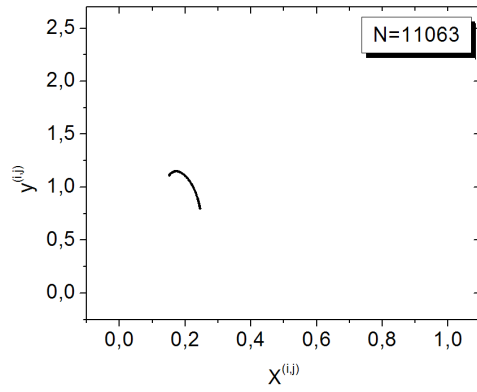
Continuação da Fig. (4.2.3)



Continuação da Fig. (4.2.3)



Continuação da Fig. (4.2.3)



Continuação da Fig. (4.2.3)

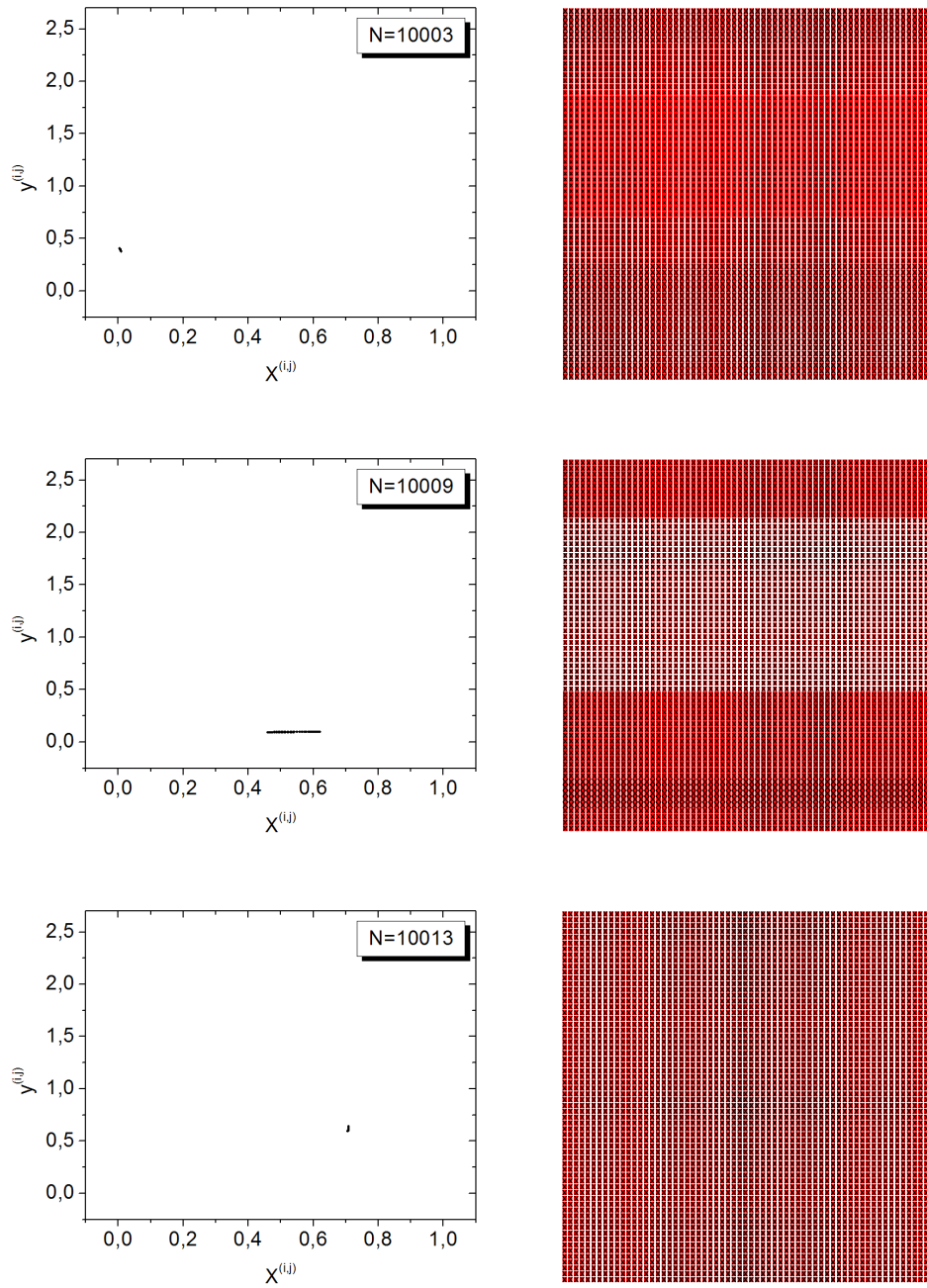
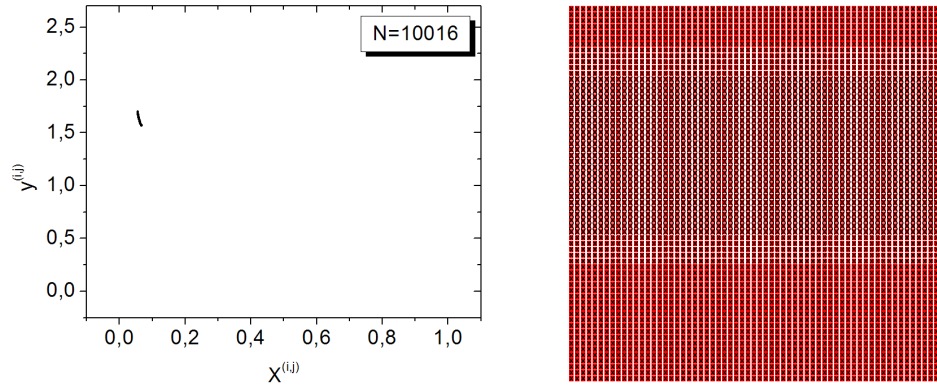


Figura 4.24: À esquerda o espaço de fases no tempo N , indicado no gráfico, cada ponto representa os valores das populações x e y em cada sítio. À direita está o padrão espacial, a população x de preto e a y de vermelho, no mesmo passo de tempo da figura da esquerda. Neste caso, $d_1 = 0,44$ não ocorre sincronização total. Esta figura continua na próxima página.



Continuação da Fig. (4.24)

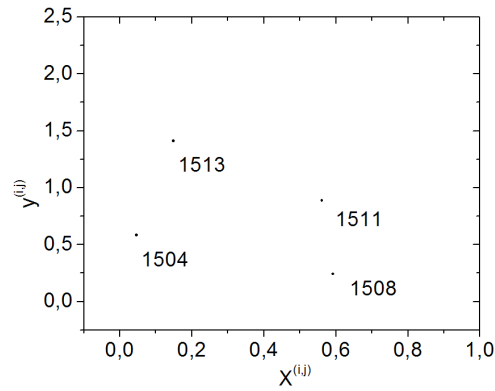


Figura 4.25: Espaço de fases para $d_1 = 0,55$ e em quatro valores de tempo, indicados no gráfico. Os valores das populações x e y em cada sítio são os mesmos, os sítios estão totalmente sincronizados.

Capítulo 5

Dinâmica de três espécies

No capítulo anterior tratamos do problema predador-presa ($y - x$). Neste capítulo iremos introduzir uma terceira espécie predadora da espécie y . Temos então um problema do tipo cadeia alimentar de três espécies: x a de mais baixo nível trófico, y que preda apenas a espécie x e necessita desta para sobreviver e z que preda a espécie y , fundamental para sua sobrevivência.

Propomos neste capítulo fazer algo bem semelhante ao capítulo anterior: tratar do problema de três espécies via modelo de campo médio e posteriormente via modelo espacial, onde consideraremos um espaço infinito e uma reserva biológica bem como suas condições de sincronização.

5.1 Modelo de campo médio

O modelo de campo médio para três espécies foi formulado no Capítulo 3, Eqs. (3.14) onde foi proposto quatro tipos de funções respostas, Eqs. (3.15) à (3.18). As taxas de mortalidade das espécies y e z , d_1 e d_2 respectivamente, são constantes que devem ser ajustadas. Para reduzir os parâmetros a serem estudados, optamos em fixar um único valor para d_2 e estudar a dinâmica em função de d_1 , como foi feito

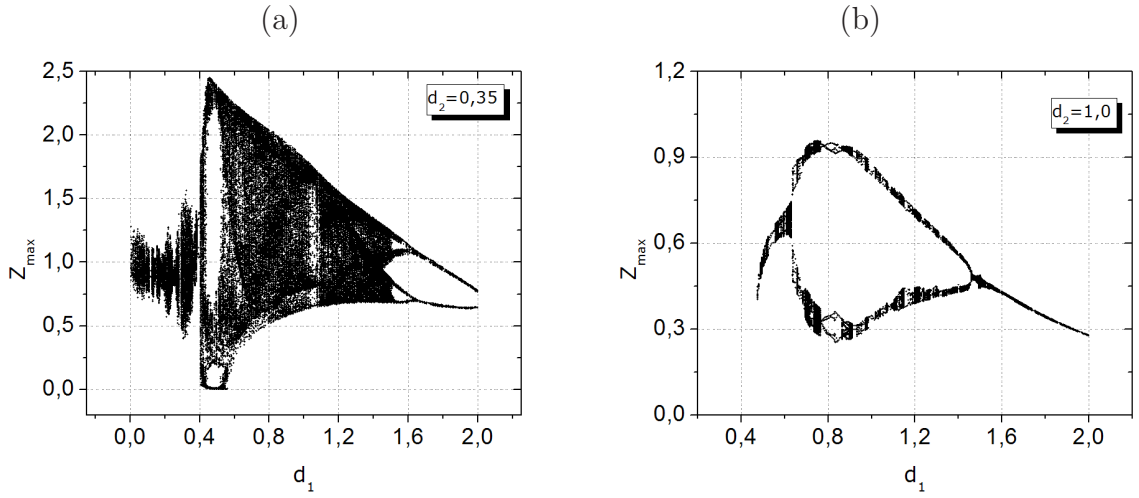


Figura 5.1: Diagramas de bifurcação referentes ao grupo I de funções respostas. Em (a) $d_2 = 0,35$, em (b) $d_2 = 1,0$. Observe que a escala em z_{max} não é a mesma para os dois gráficos, quando $d_2 = 1,0$ os máximos locais assumem valores menores.

para o modelo de duas espécies. A escolha do valor de d_2 foi feita de modo que o respectivo diagrama de bifurcação indicasse uma dinâmica rica em comportamentos ao considerarmos funções respostas do grupo I, Eqs. (3.15). Os diagramas de bifurcação para o modelo de três espécies foram feitos para valores de d_1 múltiplos de 0,005 que pertencem ao intervalo $0 < d_1 \leq 2$. Para cada valor de d_1 deixamos o sistema iterar por 4 mil passos (a fim do estado inicial atingir o atrator) e a partir daí salvamos os máximos locais da espécie z durante 20 mil iterações. As Figs. (5.1 e 5.2.a) mostram três diagramas para diferentes valores de d_2 , 0,35, 0,65 e 1,0, ao considerarmos funções respostas do grupo I. Optamos em restringir d_2 à 0,65, pois seu diagrama de bifurcação indica que os atratores são mais preenchidos do que quando $d_2 = 1,0$ e suas janelas de bifurcações são mais evidentes do que quando $d_2 = 0,35$.

A Fig. (5.2) apresenta os diagramas de bifurcação para os outros três tipos de funções respostas, sendo $d_2 = 0,65$. Os diagramas de bifurcação para o grupo de funções do tipo exponencial, Fig. (5.2.b), e tangente hiperbólica com argumento

linear, Fig. (5.2.c) mostram apenas bifurcações em duas regiões de z_{max} . O diagrama de bifurcações para o grupo de funções do tipo tangente hiperbólica com argumento quadrático, Fig. (5.2.d), mostra-se tão interessante quanto o diagrama para o grupo de funções do tipo linear, Fig. (5.2.a), onde as sucessivas bifurcações levam a crer a existência de um comportamento caótico.

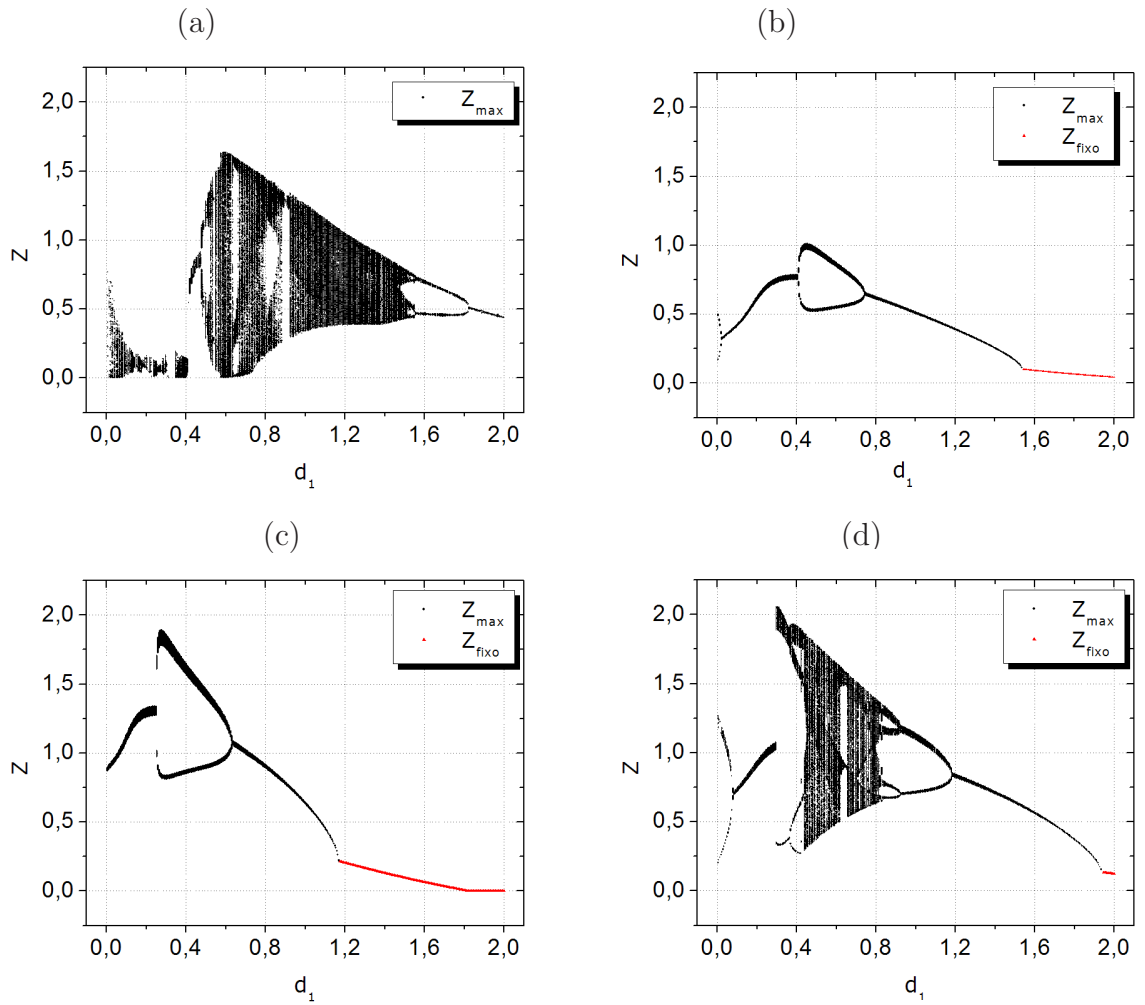


Figura 5.2: Diagramas de bifurcação para $d_2 = 0,65$ referentes aos grupos de funções: (a) grupo I; (b) grupo II; (c) grupo III; (d) grupo IV. z_{max} indica um máximo local e z_{fixo} um ponto fixo. Os gráficos estão na mesma escala para facilitar a comparação.

5.1.1 Restringindo às funções respostas do grupo IV

A partir de agora investigaremos com mais detalhes o modelo de campo médio para três espécies considerando $d_2 = 0,65$ e funções respostas do tipo tangente hiperbólica com argumento quadrático, grupo IV, Eqs. (3.18). Dessa forma, o único parâmetro que fica em aberto é d_1 .

A fim de melhor caracterizar a dinâmica, o gráfico da Fig. (5.3) apresenta os expoentes de Lyapunov em função de d_1 . O tempo de convergência dos expoentes mostrou-se dependente de d_1 , porém, evidenciamos que não ocorre acúmulo de erros ao deixarmos um sistema iterar por um tempo bem maior do que o suficiente para a convergência. Logo, por simplicidade, foram realizados 500 mil iterações, após o estado inicial atingir o atrator, para cada valor de d_1 . Uma vez que o mapa é tridimensional, existem três expoentes associados a três direções independentes: um na direção da trajetória e os outros dois perpendiculares à ela. Como um dos expoentes, que fixaremos como λ_3 , é negativo para todos os valores de d_1 , λ_1 e λ_2 são decisivos para caracterizar o tipo de comportamento.

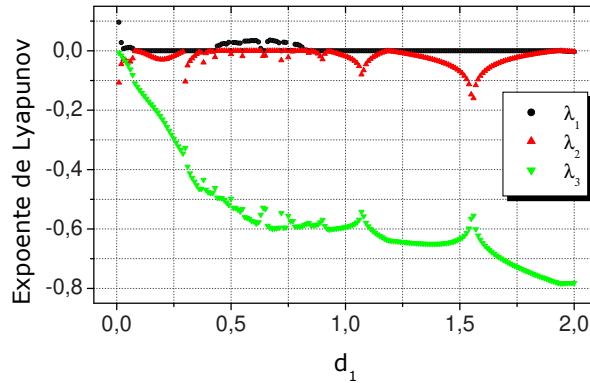


Figura 5.3: Expoentes de Lyapunov em função de d_1 . Consideramos apenas valores de d_1 múltiplos de 0,01.

A Fig. (5.4) mostra o diagrama de bifurcações da Fig. (5.2.d) e gráfico da Fig. (5.3) ampliado, onde podemos notar que existem três tipos de atratores: ponto fixo

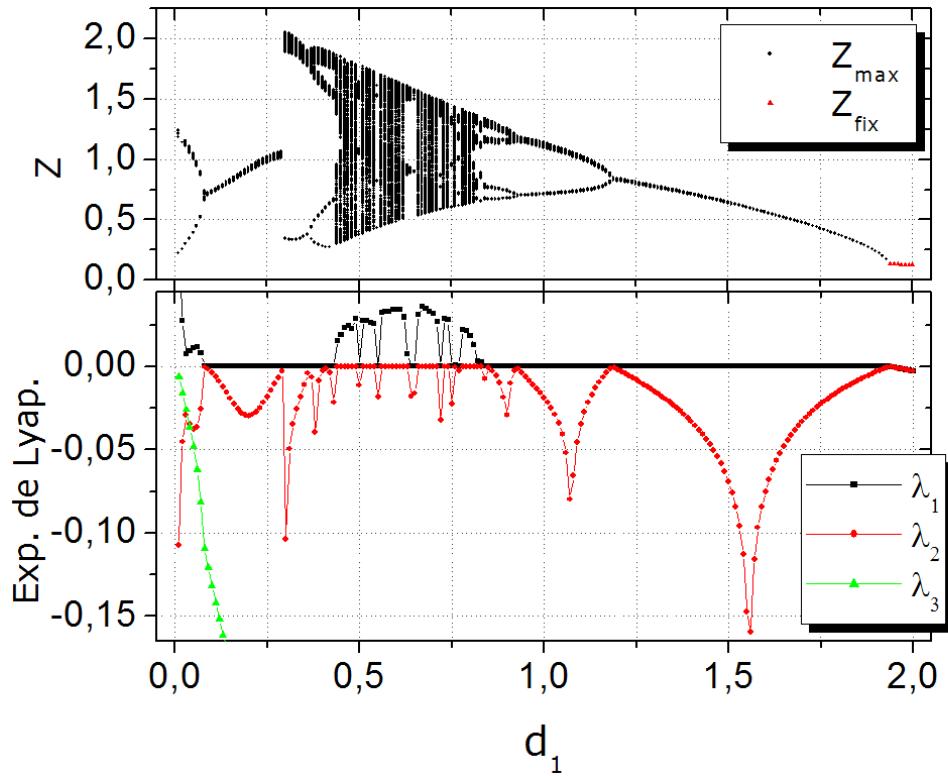


Figura 5.4: Diagrama de bifurcação (à cima) e os expoentes de Lyapunov (à baixo) em função de d_1 . Estes gráficos são os mesmos das Figs. (5.2.d e 5.3).

($\lambda_{1,2,3} < 0$), ciclo limite ($\lambda_1 = 0$ e $\lambda_{2,3} < 0$) e caótico ($\lambda_1 > 0$). O atrator órbita periódica não ocorre. Se observamos esta figura da direita para esquerda, notamos que cada bifurcação é “sinalizada” pelo expoente λ_2 : para os valores de d_1 que correspondem a uma bifurcação o expoente λ_2 tende a zero.

A Fig. (5.5) mostra uma região do gráfico da Fig. (5.3) onde ocorre caos, $\lambda_1 > 0$, e na Fig. (5.6) estão alguns atratores para esta região. Para cada atrator foram realizadas 20 mil iterações, porém foram salvas apenas as últimas 2500. Para alguns valores de d_1 , este tempo não foi suficiente para o atrator se formar. Por exemplo, o atrator cujo $d_1 = 0,55$ parece ser periódico, porém os expoentes de Lyapunov o caracterizam como ciclo limite. Neste caso, são necessários cerca de 50 mil passos de tempo para que o ciclo fique bem definido.

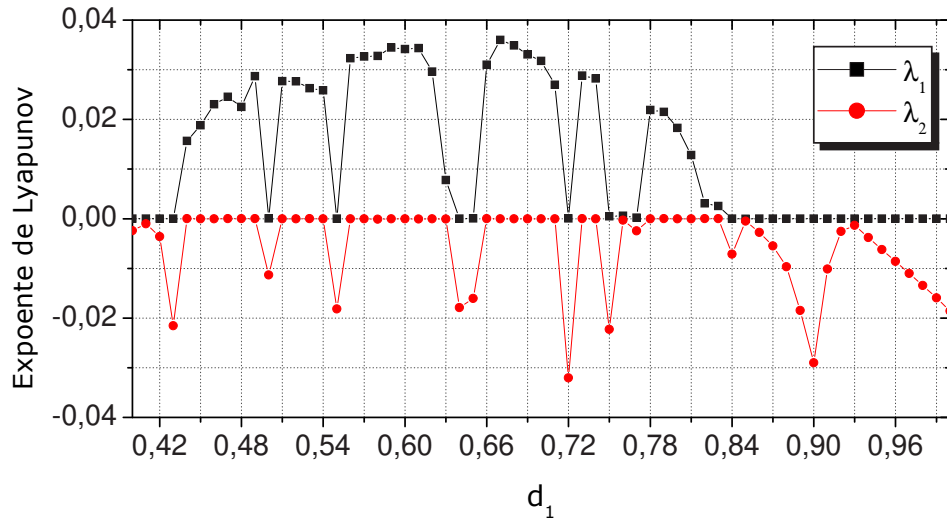


Figura 5.5: Valores dos expoentes de Lyapunov, $\lambda_{1,2}$, em função de d_1 calculados em 500 mil passos de tempo.

Como no caso do modelo de campo médio para duas espécies, podemos notar a dependência de y ao parâmetro d_1 , onde o atrator vai se estreitando a medida que d_1 aumenta. A cascata de bifurcações, Fig. (5.2.d ou 5.4) pode ser observada na Fig. (5.6) se olhada de trás para frente.

A Fig. (5.7) apresenta o atrator caótico para $d_1 = 0,44$ com mais detalhes. Neste atrator foram plotados 20 mil pontos para deixá-lo mais nítido.

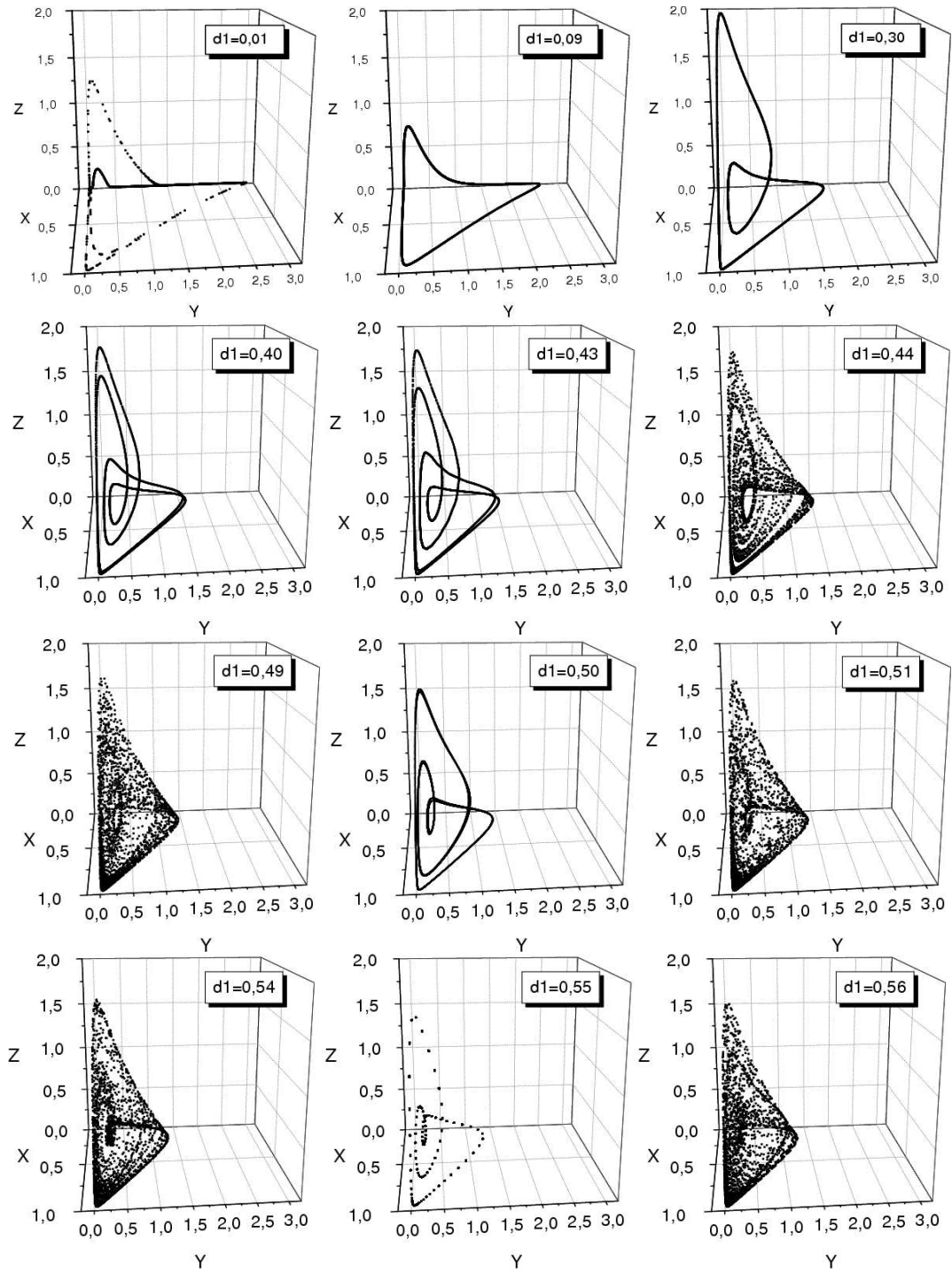
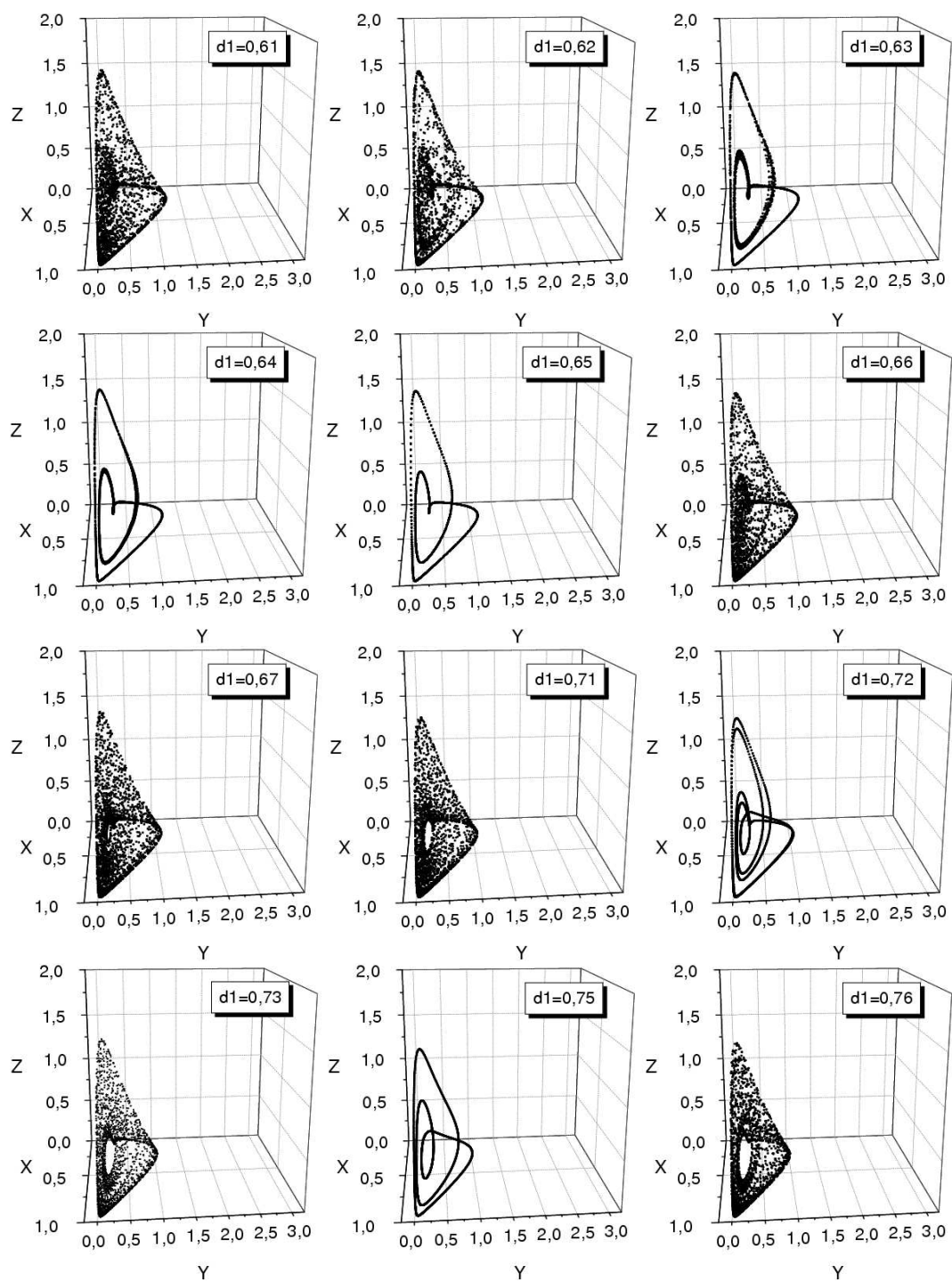
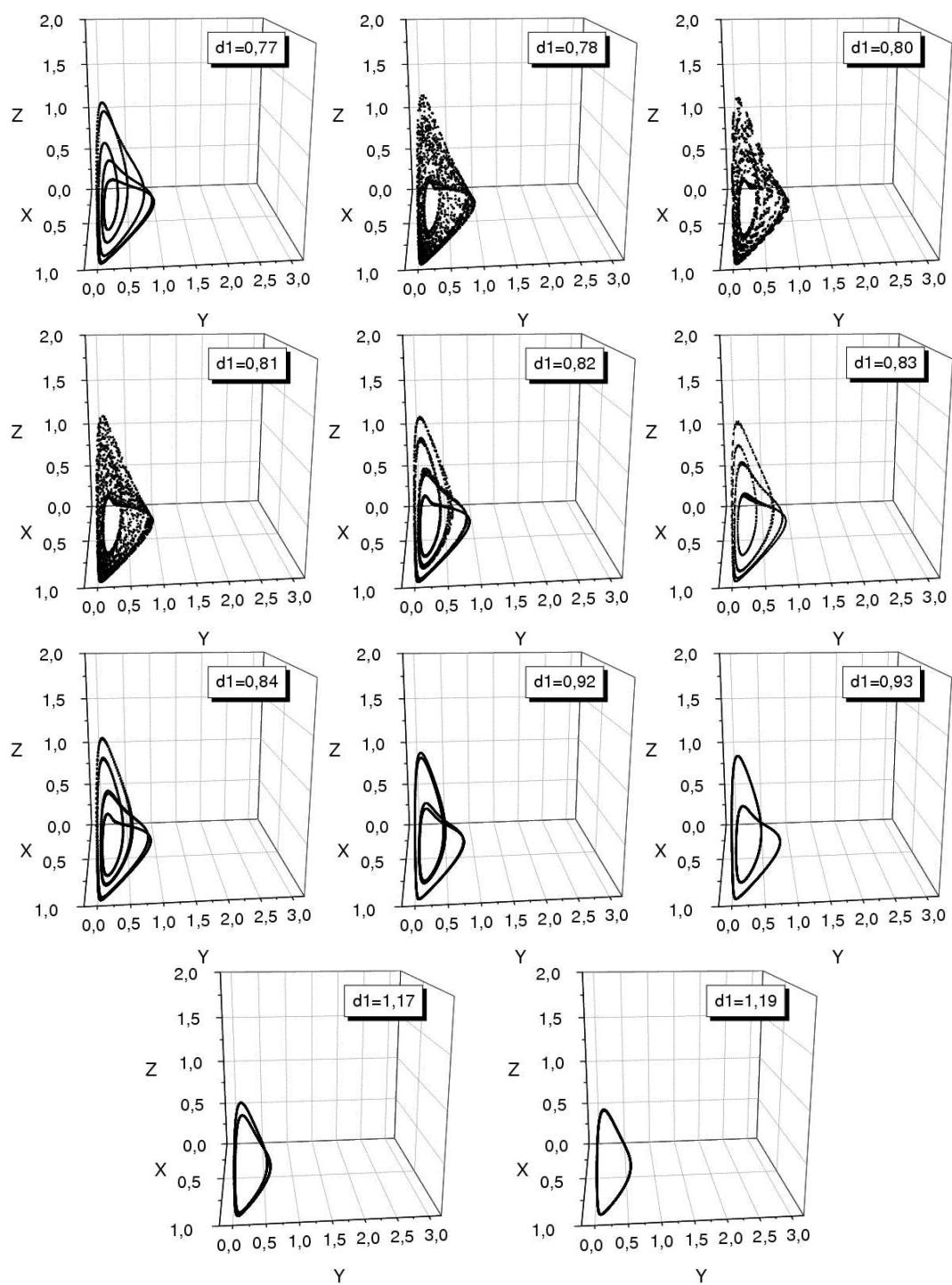


Figura 5.6: Atratores do modelo de campo médio para três espécies ao considerarmos funções respostas do grupo IV. Os valores de d_1 estão indicados nos gráficos. Todos os gráficos estão na mesma escala a fim de facilitar a comparação entre eles. Esta figura continua nas próximas páginas.



Continuação da Fig. (5.6).



Continuação da Fig. (5.6).

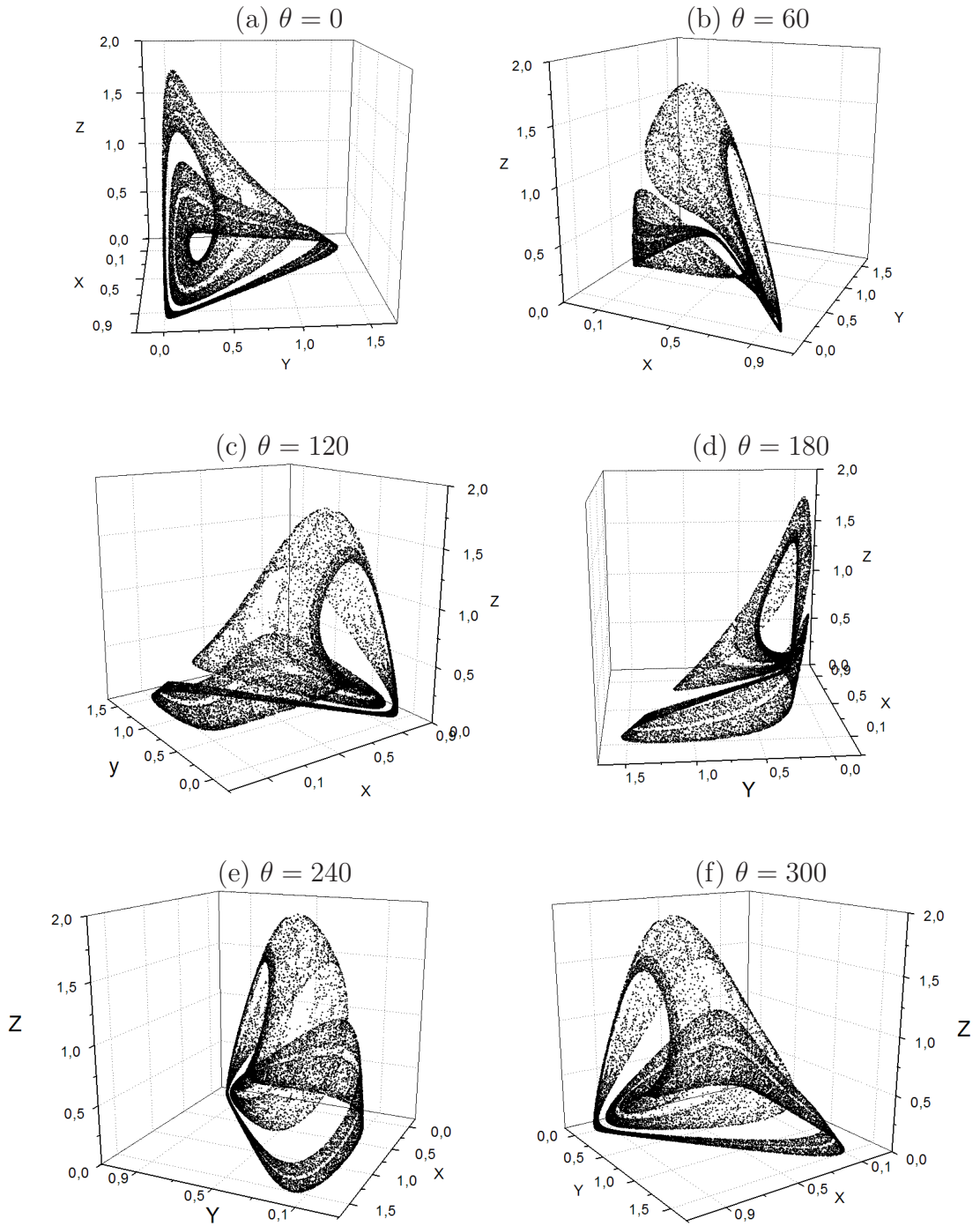


Figura 5.7: Atrator caótico para $d_1 = 0,44$ feito com 24 mil iterações das quais 4 mil foram eliminadas. De (a) à (f) está o mesmo atrator rotacionado no sentido anti-horário em torno do eixo Z de 60 graus em relação ao gráfico anterior.

5.2 Modelo espacial

Os resultados numéricos para o modelo espacial de três espécies, Eqs. (3.22), serão apresentados considerando funções respostas do tipo tangente hiperbólica com argumento quadrático, Eqs. (3.18). Restringiremos d_1 à um único valor, $d_1 = 0,44$, que corresponde a um atrator caótico tanto no modelo de campo médio de duas espécies quanto no de três espécies. Além disso, manteremos as migrações das espécies x e y impostas no capítulo anterior e consideraremos que z migra em maior porcentagem: $m_x = 0,01$, $m_y = 0,1$, $m_z = 0,2$. Os resultados serão apresentados em função dos raios de predação das espécies y , R_y , e z , R_z , que serão combinações de 2, 6, 10 e 15 e 30 sítios em uma rede de 64×64 sítios. A principal novidade da dinâmica de três espécies em relação à de duas espécies é o aparecimento de superpopulações, conforme descreveremos a seguir.

5.2.1 Condições de contorno periódicas

Quando simulamos o espaço infinito impomos condições periódicas de contorno à rede. Em todas as simulações consideramos que inicialmente cada sítio possui uma quantidade das três espécies que equivale a uma perturbação de 5% em relação ao ponto fixo do modelo de campo médio para três espécies. A Fig. (5.8) mostra a evolução temporal da média de indivíduos por sítio entre 2 mil e 10 mil iterações para as três espécies em diferentes valores de raio de predação. A Fig. (5.9) mostra os respectivos padrões espaciais ao fim de 10 mil iterações.

Para R_y igual a 2 e 6, e R_z igual a 2, 6 e 10, notamos um comportamento semelhante tanto nos gráficos referentes a evolução temporal quanto no padrão espacial. Nestes casos a evolução temporal possui um comportamento irregular onde os valores das médias das populações estão limitadas a uma mesma região. No entanto, podemos notar a tendência da espécie x oscilar entre intervalos de valores maiores a medida que R_z aumenta. Os padrões espaciais são formados por *clusters* que vão

se deformando e se afastando uns dos outros a medida que R_z aumenta. No caso específico de $R_y = R_z = 2$, nota-se que a presença da terceira espécie, z , não muda muito a forma como as espécies x e y se organizam (compare a Fig. (4.17) para $R = 2$ e $d_1 = 0,44$ com a Fig. (5.9) para $R_y = R_z = 2$).

Em $R_y = 2$ e $R_z = 15$ o comportamento muda consideravelmente. A evolução temporal de x oscila em torno de valores próximos do máximo, $x_{max} = 1$. Devido a abundância de alimento, a população média de y chega a valores imensos, da ordem de 10^2 . Os picos também estão presentes no comportamento temporal da espécie z , que chegam atingir 6 milhões de vezes do valor máximo permitido pelo modelo de campo médio. O padrão espacial é formado por faixas bem definidas, como no modelo espacial de duas espécies. Quando $R_y = 6$ e $R_z = 15$ não observamos superpopulações e as faixas no padrão espacial não estão bem definidas, porém devido a semelhança com os casos onde $R_y = 2$, talvez estes comportamentos ocorram para $R_z > 15$. Tais fatos nos levam a crer que a medida que aumentarmos R_z as populações atingirão picos cada vez mais “absurdos”, porém quando $R_z = 30$ as populações voltam a oscilar nas mesmas proporções do modelo de campo médio e os padrões espaciais, para estes casos, apresentam-se homogêneos.

Para $R_y > 10$ e $R_z \leq 15$ ocorrem picos nos valores das populações em pelo menos uma das espécies predadoras. Quanto maior são os raios de predação maiores são os picos das populações, de forma que em $R_y = 30$ e $R_z = 15$ as populações y e z chegam a aumentar em até 10^5 e 10^8 vezes respectivamente. Os padrões espaciais mostram que os predadores se organizam em *clusters*, onde ocorrem as superpopulações. Para raios maiores os predadores ficam agrupados em poucos *clusters* e a dimensão destes aglomerados nem sempre aumenta com o aumento dos raios. Na próxima seção apresentaremos o modelo espacial considerando espaço finito onde as superpopulações também ocorrem e tentaremos entender melhor o que gera tal comportamento.

Para $R_z = 30$ o comportamento das populações sempre volta aos valores do modelo de campo médio. Nos casos onde R_y é igual a 10 e 15, o comportamento temporal lembra uma malha e os padrões espaciais são formados por faixas. Nos demais casos as evoluções temporais não apresentam nenhuma forma regular e o padrão temporal é homogêneo. Estes fatos levaram-nos a investigar melhor os atratores percorridos pela média de indivíduos por sítio para $R_z = 30$ e $2 \leq R_y \leq 30$. A Fig. (5.10) mostra estes atratores. Quando $R_y \leq 9$, a média por sítio das populações percorre o mesmo atrator do modelo de campo médio, Fig. (5.7). Para $10 \leq R_y \leq 18$ a superfície do atrator reduz significativamente, em $R_y = 14$ o atrator parece ser um ciclo limite. Em $R_y \geq 19$ o atrator volta ao mesmo do modelo de campo médio. Esta mudança de atratores é curiosa e será abordada futuramente.

Nosso modelo não faz restrições quanto ao número de indivíduos por sítio. Por este motivo talvez ele não seja realista quanto às proporções “espantosas” do crescimento das populações e devemos fazer apenas uma análise qualitativa. Sendo assim, pudemos observar que é possível ocorrer um aumento de população simplesmente limitando o ataque dos predadores e este crescimento está associado a um raio ideal que é diferente do raio máximo. Por um outro lado, se estes raios fossem parâmetros evolutivos de cada indivíduo da espécie, que podem ser ajustados ao longo do tempo com o intuito de aumentar sua população, provavelmente a tática utilizada por estes indivíduos não seria de maximizar o raio de predação. Estudos futuros serão realizados a fim de entender tal suposição.

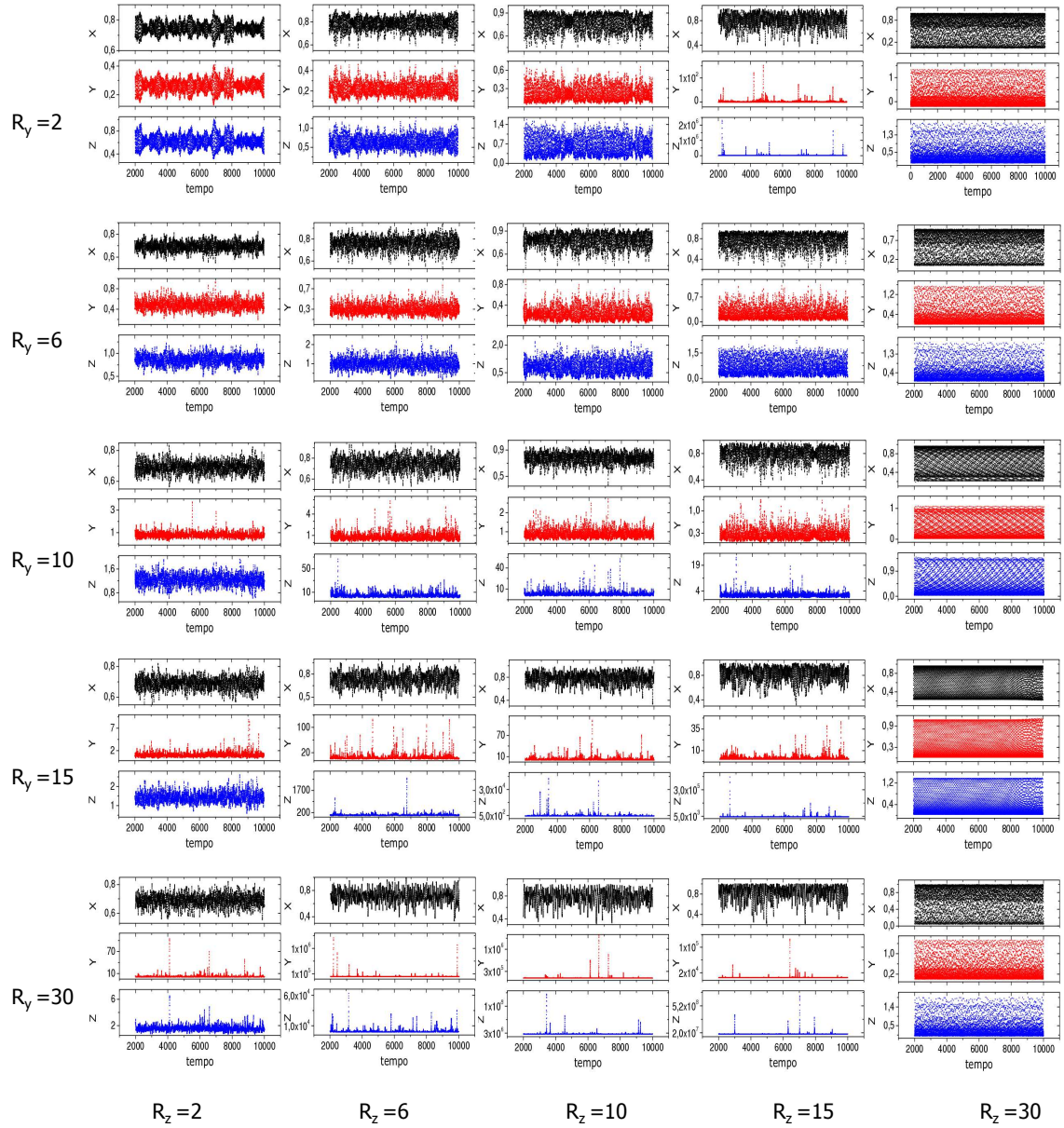


Figura 5.8: Evolução temporal das médias por sítio das populações x e y e z entre 2 mil e 10 mil iterações. A esquerda estão os valores do raio de predação da espécies y e abaixo da espécie z .

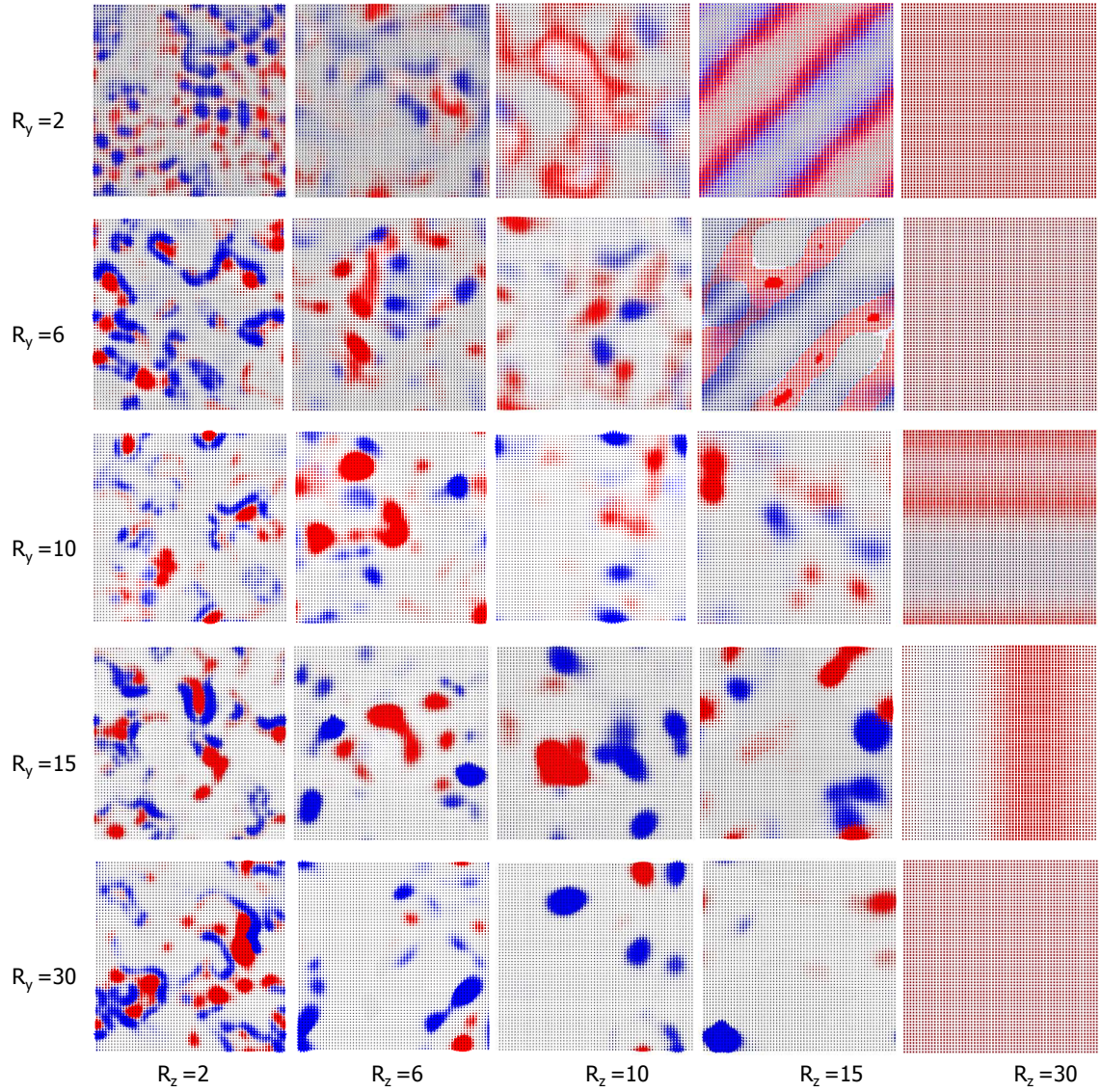


Figura 5.9: Padrões espaciais ao fim de 10 mil passos de tempo. A espécie x está representada de preto, y de vermelho e z de azul. O tamanho do símbolo é proporcional ao número de indivíduos das respectivas espécies, porém, a fim de ressaltar o padrão espacial, cada gráfico possui sua própria escala para o tamanho dos símbolos.

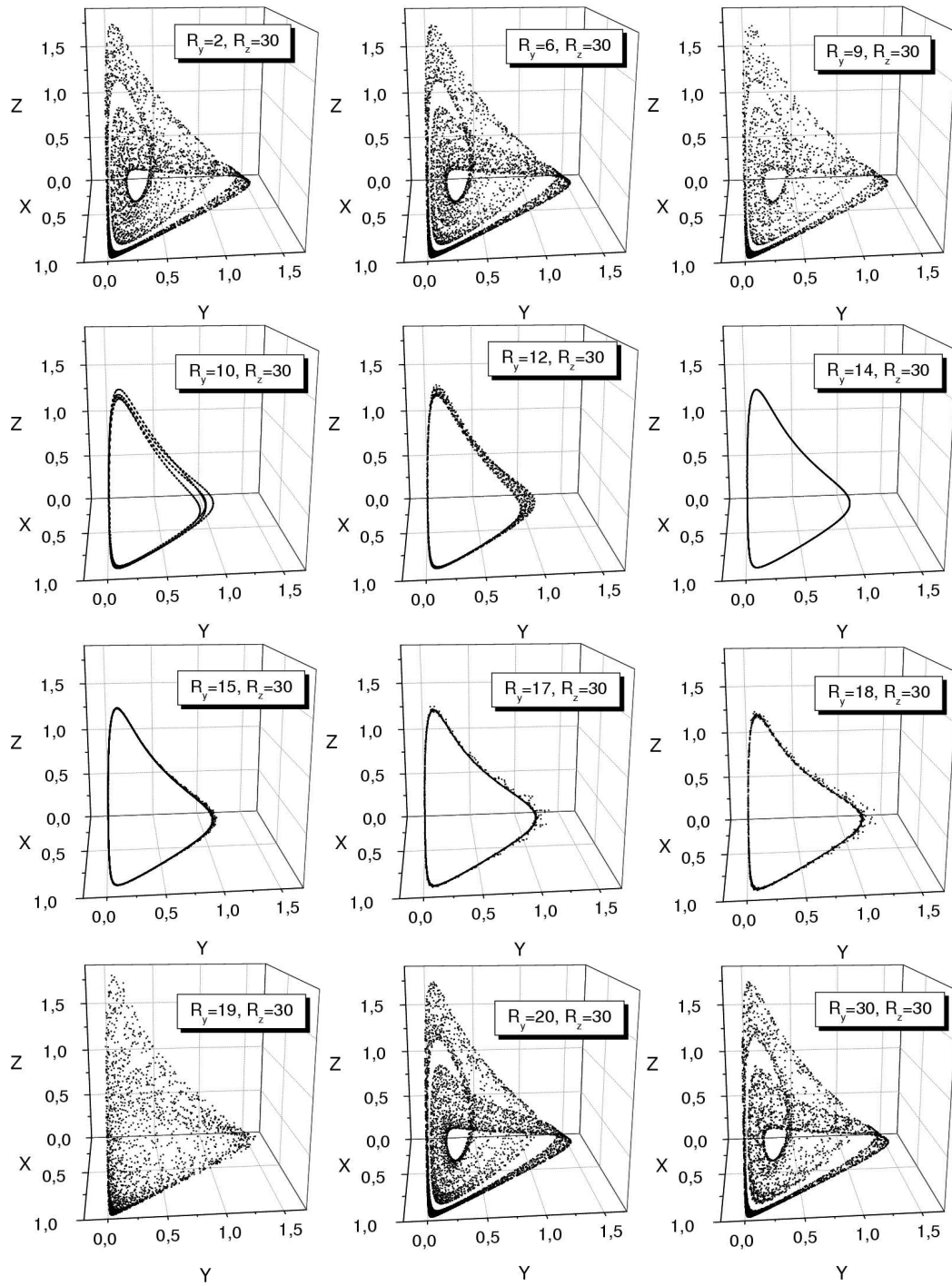


Figura 5.10: Atratores para $R_z = 30$ e diferentes valores de R_y , indicados nos gráficos. Todos os gráficos foram feitos a partir das últimas 2500 das 10 mil iterações.

5.2.2 Reserva ecológica

A simulação de uma reserva ecológica consiste em limitar as interações dos indivíduos à rede de 64×64 sítios, conseqüentemente, os indivíduos terão a vizinhança de interação reduzida quando estiverem na região periférica da rede. Os resultados serão apresentados para os mesmos parâmetros impostos no caso do espaço finito: $d_1 = 0,44$, $d_2 = 0,65$, $m_x = 0,01$, $m_y = 0,1$ e $m_z = 0,2$ em função dos raios de predação, R_y e R_z .

Na Fig. (5.11) estão os valores da média de indivíduos de cada espécie por sítio no intervalo de 2 mil à 10 mil passos de tempo. A Fig. (5.12) mostra como as espécies se organizam ao fim de 10 mil passos.

Os gráficos das evoluções temporais são semelhantes aos do caso do espaço infinito, Fig. (5.8): a medida que R_z aumenta, para um determinado valor de R_y , a média da população x vai oscilando em torno de valores cada vez maiores. Para $R_y \geq 6$ os picos nos valores das populações y e z quase sempre ocorrem. Para o gráfico com $R_z = 30$ as oscilações nos valores das populações não retomam às proporções do modelo de campo médio, ao contrário do que ocorre no caso do espaço infinito. Quando $R_y = R_z = 30$, ocorrem os maiores picos nos valores das populações, a média por sítio da população y chega a aumentar 10^{12} e a população z em 10^{16} vezes.

Quando olhamos para os padrões espaciais, Fig. (5.12), notamos uma estrutura semelhante ao caso do espaço infinito, porém não ocorre padrões do tipo faixas nem homogêneos. Para as situações que ocorrem superpopulações, podemos notar uma tendência de y se refugiar na fronteira, o símbolo que representa esta espécie chega a ultrapassar o contorno do espaço, isto é devido ao grande número de indivíduos nesta região.

A Fig. (5.13) mostra para $R_z = 6$ e diferentes valores de R_y o comportamento temporal para um intervalo de tempo menor do que na Fig. (5.11). Observe que

o período de oscilação está diretamente relacionado com as superpopulações. Se voltarmos às Eqs. (3.22), podemos notar que o aumento das populações y e z dependem da média de presas em sua vizinhança. Logo, quanto mais lento for o decaimento da população de presas, a população de predadores poderá atingir valores maiores. Para melhor entender, imagine que a população de presas comece a crescer em um determinado sítio, como o predador preda sobre a média de presas em sua vizinhança, quanto maior for o raio de predação menos o predador percebe o aumento de presas naquele sítio. Se o raio de predação é pequeno, o predador logo percebe o aumento de presas e impede o alto crescimento das presas. No caso de um grande raio de predação, a população de presas, em uma determinada região da vizinhança de predação, pode começar a crescer em proporções maiores do que a taxa de predação. Quando o aumento da população de presas nesta região torna-se significativo na média da vizinhança, a população de predadores começa a aumentar, e como a população de presas era muito alta, é necessário muitas iterações para que o número de presas caia o suficiente para provocar a diminuição de predadores. Sendo assim, a população de predadores também atinge valores absurdos. A população de predadores começa a cair quando o número médio de presas é insuficiente para seu crescimento. Novamente serão necessárias muitas iterações para que a população de predadores diminua e o ciclo de acontecimentos retome.

No entanto, tal justificativa é incompleta, pois para o modelo com condições periódicas de contorno ela só é válida se $R_z \leq 15$. O fato de existir um raio ideal, diferente do raio máximo, onde o crescimento da população é máximo, fica em aberto.

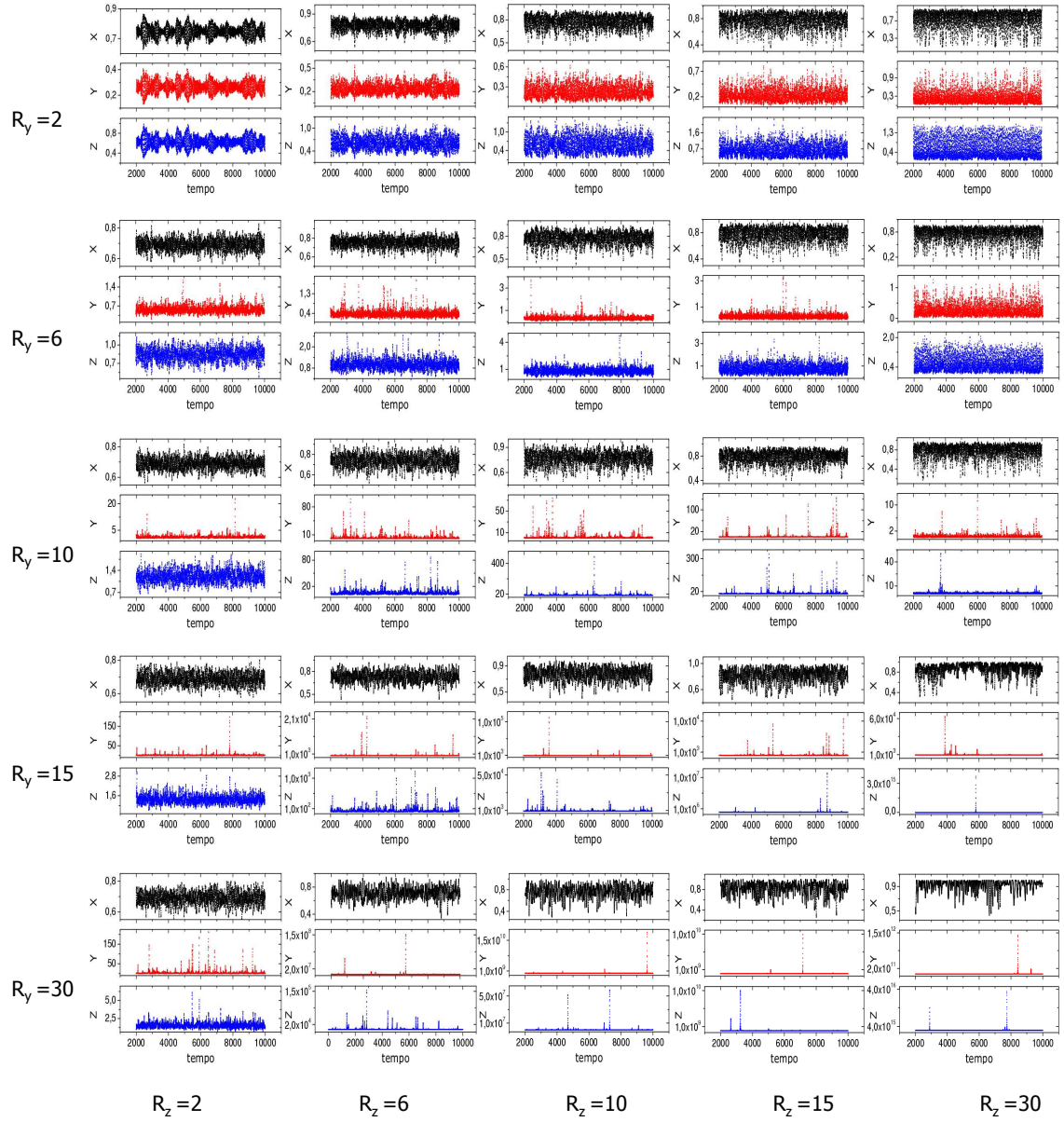


Figura 5.11: Evolução temporal das médias por sítio das populações x e y e z entre 2 mil e 10 mil iterações. A esquerda estão os valores do raio de predação da espécies y e abaixo da espécie z .

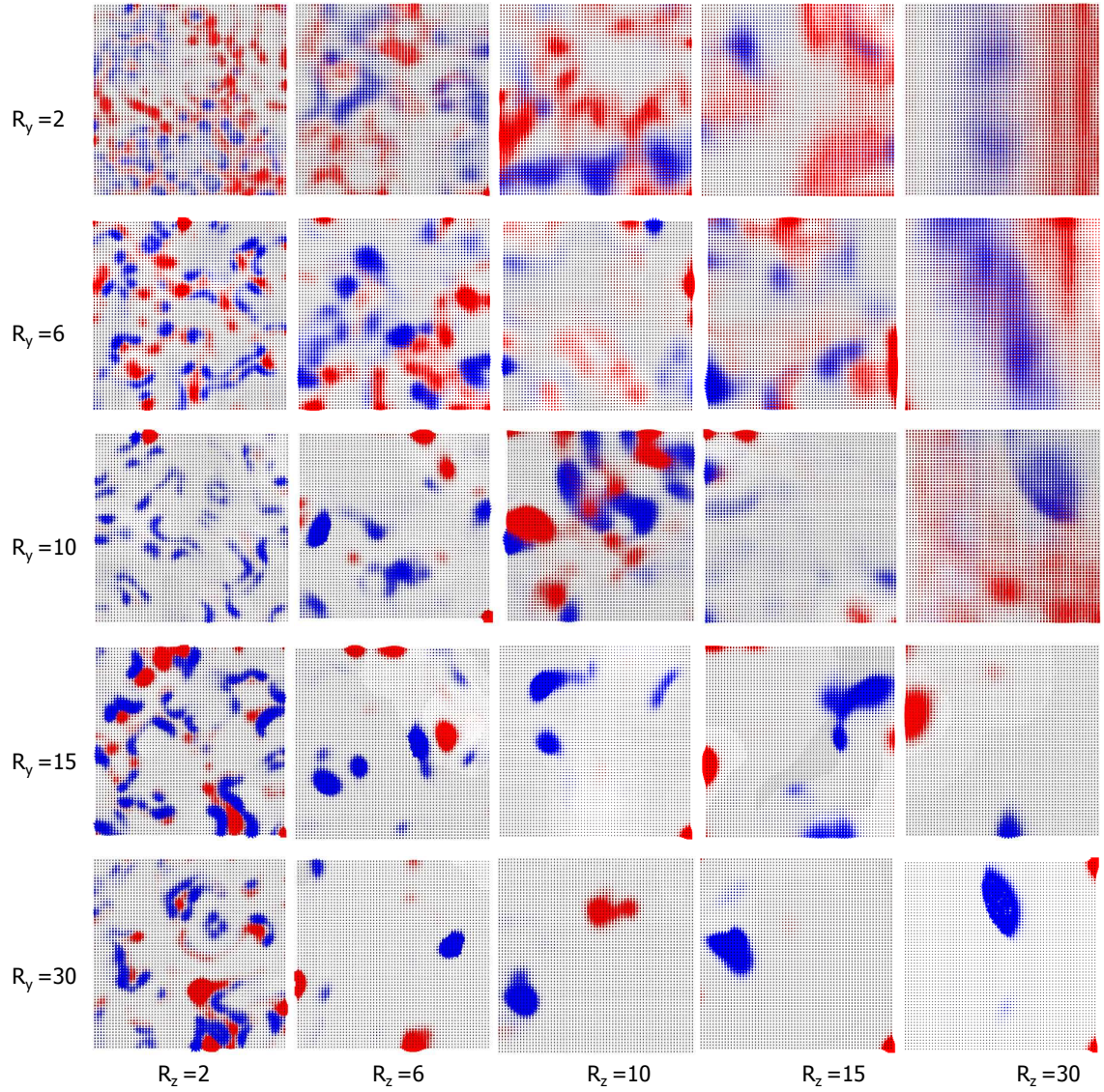


Figura 5.12: Padrões espaciais ao fim de 10 mil passos de tempo. A espécie x está representada de preto, y de vermelho e z de azul. O tamanho do símbolo é proporcional ao número de indivíduos das respectivas espécies, porém, a fim de ressaltar o padrão espacial, cada gráfico possui sua própria escala para o tamanho dos símbolos.

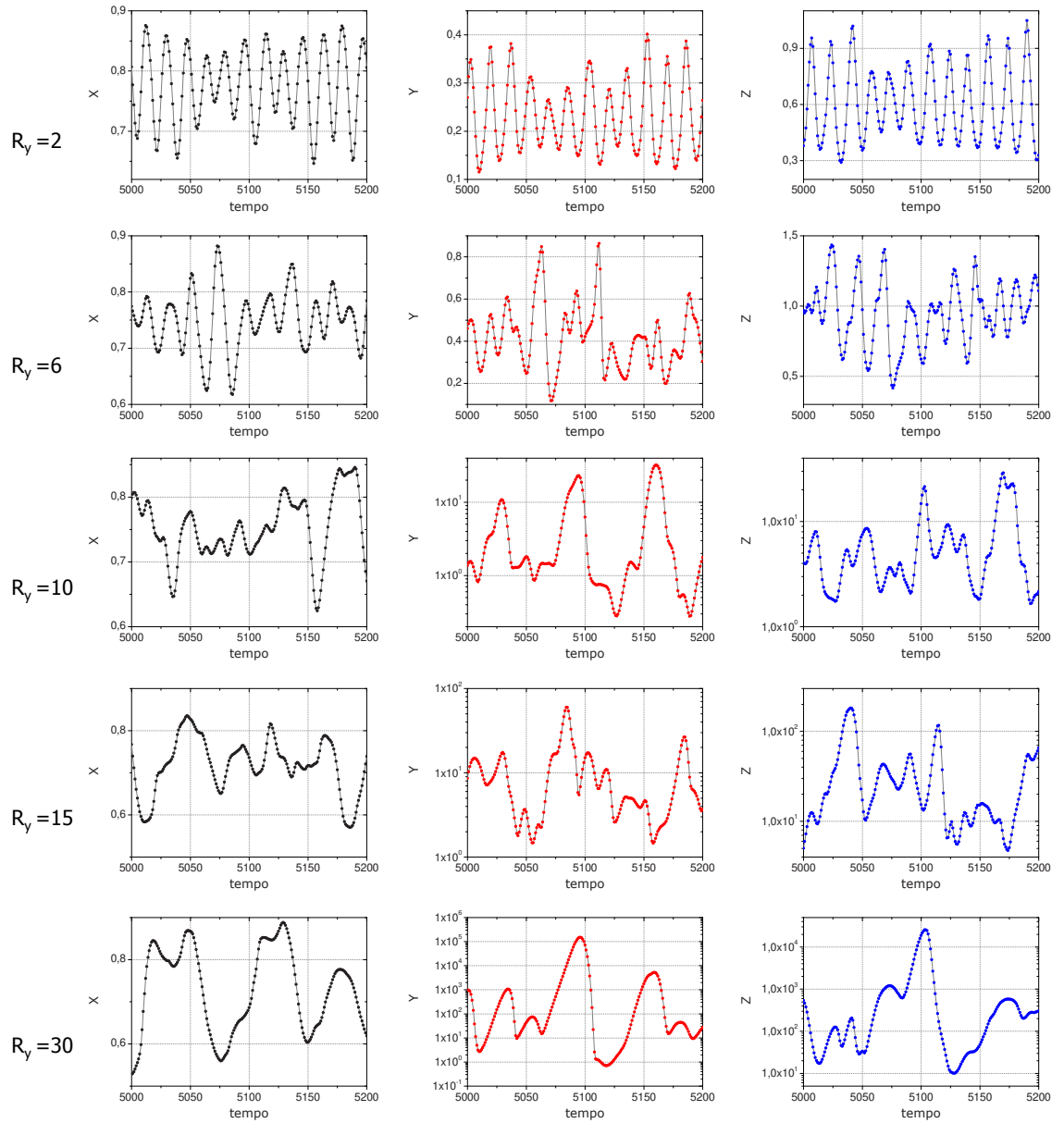


Figura 5.13: Evolução temporal das médias por sítio das populações x e y e z entre 5000 e 5200 iterações. Para todos os casos $R_z = 6$. Os valores do raio de predação da espécie y estão indicados na margem esquerda. Estes gráficos são regiões ampliadas de alguns gráficos da Fig. (5.11). Observe que alguns gráficos estão em escala logarítmica.

5.2.3 Sincronização

Assim como no modelo espacial de duas espécies, o modelo espacial de três espécies com condições periódicas de contorno possui alguns padrões espaciais que sugerem algum tipo de sincronização. Podemos perceber nos gráficos da Fig. (5.9) que R_z controla este efeito: em todos os casos onde $R_z = 30$ o padrão é homogêneo ou composto de faixas. Outro fato que nos chama a atenção são os gráficos da Fig. (5.10), pois eles dizem o que ocorre em média no espaço. Se o padrão é homogêneo, provavelmente todos os sítios possuem o mesmo número de indivíduos de cada espécie no decorrer do tempo, de forma que a média nos diz o que ocorre em cada sítio. No caso do padrão ser formado por faixas, não podemos tirar a mesma conclusão. Quando $R_y = 14$ e $R_z = 30$ a média anda sobre um atrator ciclo limite, mas o que ocorre em cada sítio?

Para responder esta pergunta, primeiro vamos investigar se ocorre e como ocorre a sincronização, e para isso vamos considerar diferentes condições iniciais em cada sítio, e deixa-las evoluírem no tempo. A Fig. (5.14) apresenta o padrão temporal da população y dos sítio (i, j) que estão sobre a vertical $(i, 32)$, sendo $1 \leq i \leq 64$. Podemos observar que surge um padrão que lembra uma semente de feijão. Para podermos relacionar o padrão temporal com o que realmente ocorre nos sítios, a Fig. (5.15) mostra o espaço de fases e o padrão espacial corresponde aos tempos indicados na Fig. (5.14). A linha que corresponde ao padrão temporal é perpendicular às faixas. Se a linha fosse paralela, o padrão temporal seria apenas linhas ao invés de “feijão”. Depois de 2500 iterações as 4096 condições iniciais reduzem-se a alguns pontos, ou seja, realmente existe algum tipo de sincronização. O gráfico da Fig. (5.16) mostra o atrator percorrido por todos os sítios depois de 2500 até 5 mil iterações. A “média” deste atrator é o atrator mostrado na Fig. (5.10). Como podemos observar, o atrator percorrido por todos os estados iniciais é algo mais preenchido do que o atrator percorrido pela média destes estados, porém não chega

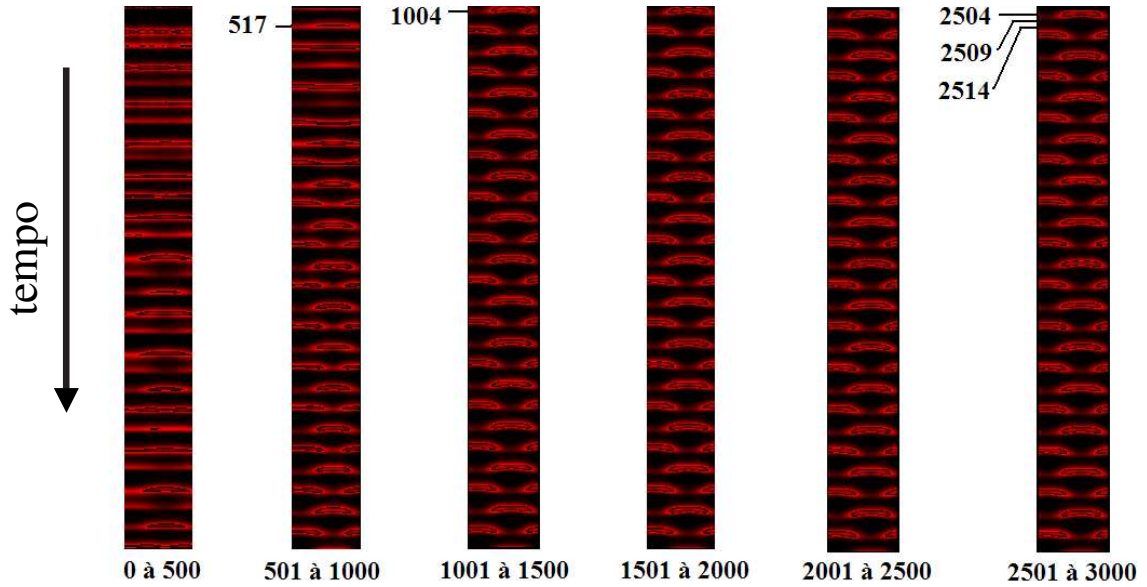


Figura 5.14: Padrão espacial ao longo do tempo. Cada tira mostra a densidade da espécie y ao longo de uma linha de sítios no decorrer do tempo, cada tira foi feita no intervalo de tempo indicado à baixo de cada tira. Os número à esquerda das tiras são os tempos nos quais os gráficos da Fig. (5.15) foram feitos. A presença de y é representada pela cor vermelha e a ausência pela cor preta. As faixas possuem condições periódicas de contorno, logo o padrão temporal, para $N > 1000$, sempre é o mesmo, apenas está deslocado.

a ser tão elaborado como o atrator caótico do caso onde $R_y = 2$, por exemplo.

Ainda não sabemos se todos os sítios percorrem o mesmo atrator. Para evidenciar tal fato, acompanhamos separadamente a órbita de oito sítios ao longo da linha $(i, 32)$ perpendicular às faixas do padrão espacial: $(8, 32)$, $(16, 32)$, $(24, 32)$, $(32, 32)$, $(40, 32)$, $(48, 32)$, $(56, 32)$ e $(64, 32)$. A Fig. (5.17) mostra os atratores percorridos por estes sítios durante 500 passos de tempo e também a evolução temporal de x , y e z por 100 passos de tempo. Todos os atratores parecem ser ciclo limite, porém existem dois tipos de atratores, um que passa por dois máximos locais e outro que passa apenas por um máximo local. Dentre os que passam por dois máximos locais, existem três trajetórias diferentes. Alguns sítios percorrem um mesmo atrator, porém em tempo diferentes. Os sítios que estão sobre uma mesma

linha de uma mesma faixa estão totalmente sincronizados. Esse estudo mostra que o “atrator médio” contém de fato menos informações do que pode ser obtido usando-se a dinâmica espacial, mesmo em casos muito simples de grande (mas não total) sincronização.

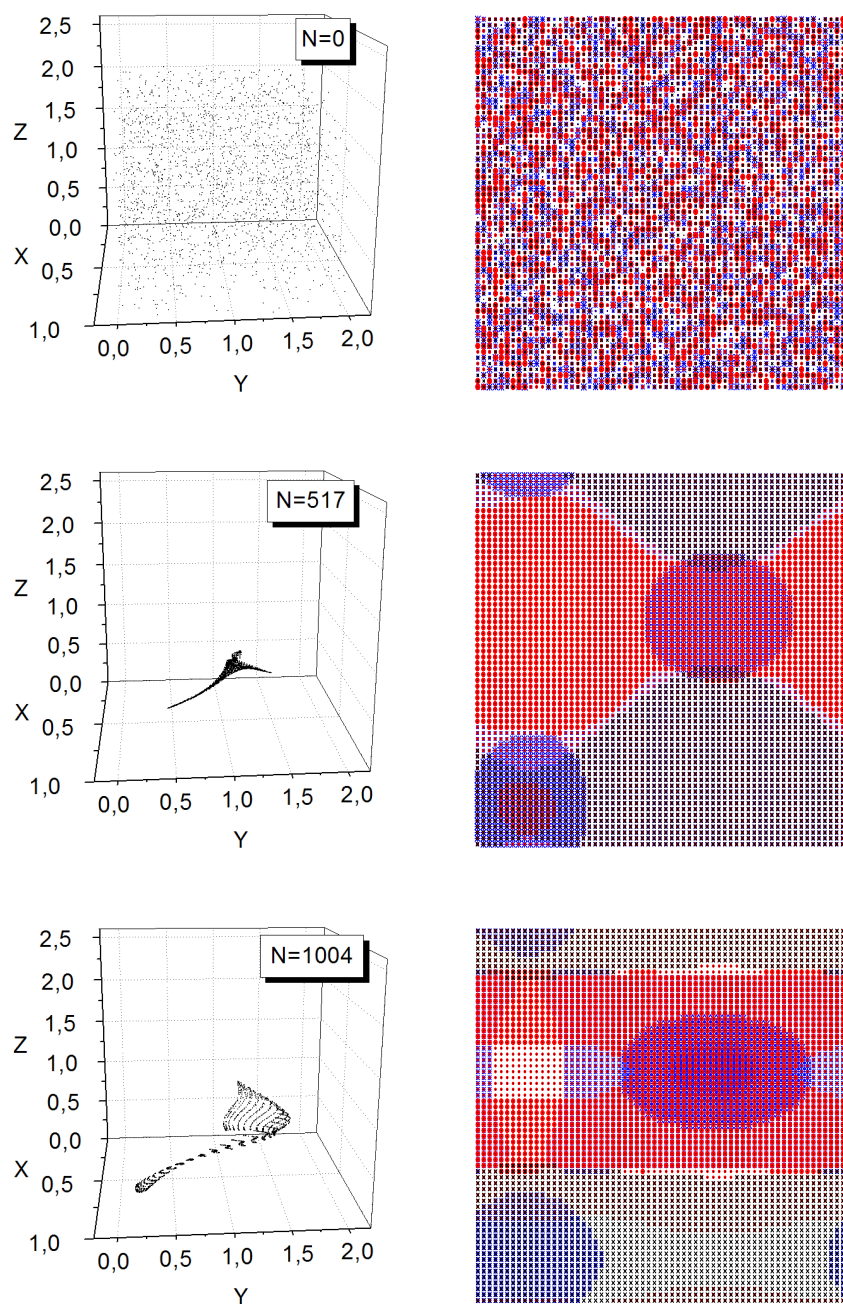
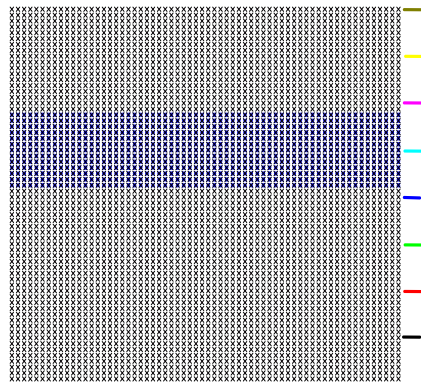
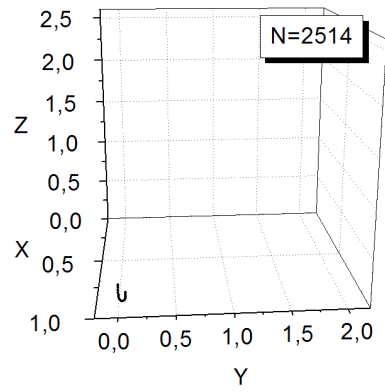
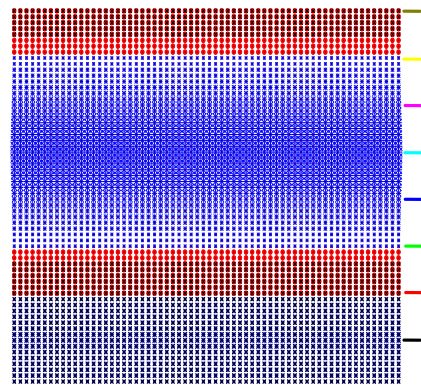
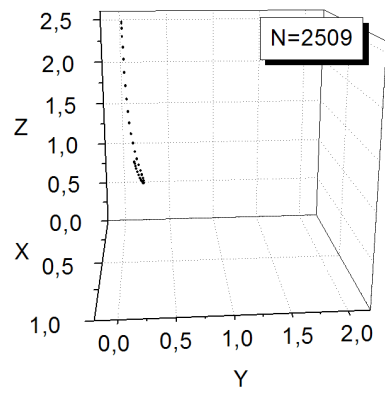
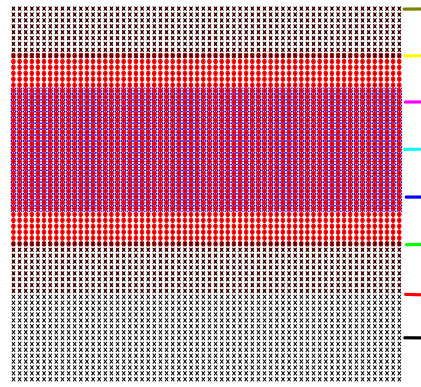
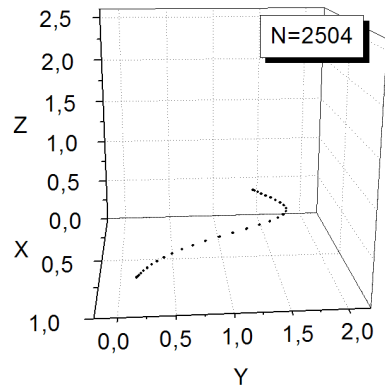


Figura 5.15: À esquerda o espaço de fases no tempo N , indicado no gráfico, cada ponto representa os valores das populações x , y e z em cada sítio. À direita está o padrão espacial, a população x de preto, a y de vermelho e z de azul, no mesmo passo de tempo da figura da esquerda. Esta figura continua na próxima página



Continuação da Fig. (5.15). As linhas assinaladas na margem esquerda do padrão espacial estão equidistantes.

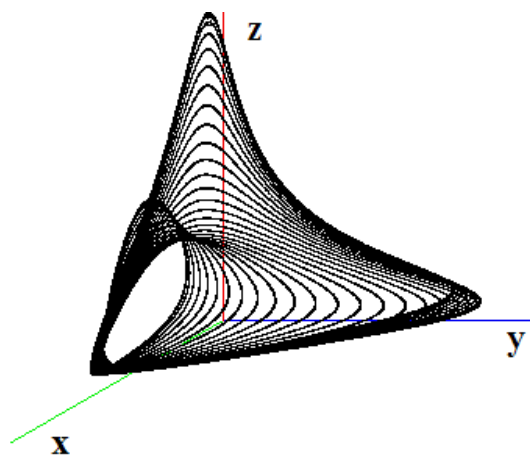


Figura 5.16: Atrator do modelo espacial de três espécies para $R_y = 14$ e $R_z = 30$. No gráfico estão representadas as populações de todos os sítios ao longo de 2500 iterações.

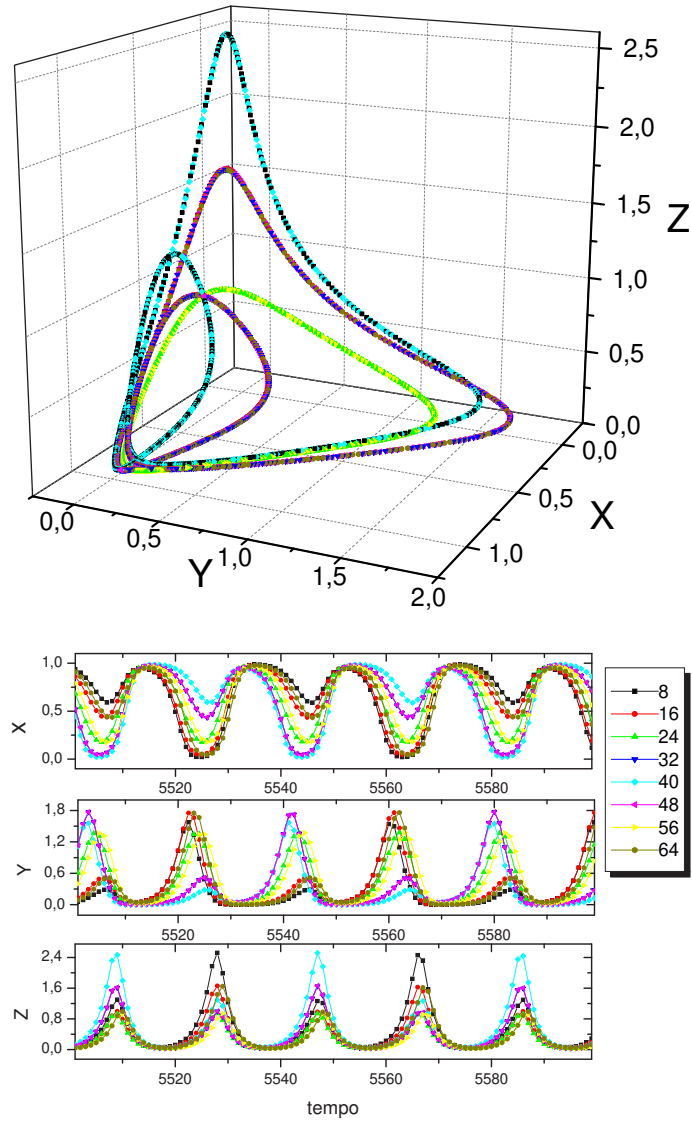


Figura 5.17: À cima: Três atratores para a dinâmica de oito sítios diferentes. Da órbita de maior amplitude para a de menor: 1^o) os sítios (8,32) preto e (40,32) azul claro; 2^o) os sítios (16,32) vermelho, (32,32) azul escuro, (48,32) rosa e (64,32) ocre; 3^o) os sítios (24,32) verde e (56,32) amarelo;. Apenas o atrator verde e amarelo possui uma única região de máximo local, os demais possuem duas. À baixo: estão as evoluções temporais dos oito sítios ao longo de 100 passos de tempo. Observe que os sítios (32,32) azul escuro e (48,32) estão sincronizados, compare este fato com a Fig. (5.15) em N igual a 2504, 2509 e 2514, as linhas onde estão estes sítios estão assinaladas com a respectiva cor.

Conclusões

Sobre a dinâmica descrita pelo modelo de campo médio, podemos dizer que as funções respostas são decisivas no tipo de comportamento das espécies, de modo que o comportamento abrupto destas funções parece ser importante para ocorrer dinâmica caótica, principalmente no caso de duas espécies. Ao variarmos a taxa de mortalidade intrínseca do predador pertencente ao segundo nível trófico, d_1 , podemos obter quatro tipos de atrator: ponto fixo, órbita periódica (apenas no caso de duas espécies), ciclo limite e caótico. Esses atratores foram muito bem caracterizados pelo cálculo dos expoentes de Lyapunov utilizando-se o método proposto em [16]. Os atratores caóticos resultantes do modelo de três espécies são mais preenchidos do que no caso de duas espécies, evidenciando um comportamento mais elaborado.

Como o próprio nome diz, o modelo de campo médio nos diz o que ocorre em média no espaço. Logo, para comparar o modelo de campo médio com o modelo espacial apresentamos as evoluções temporais e os atratores referentes a média das populações de cada espécie por sítio. Para o modelo de duas espécies, a inclusão do espaço possibilita atratores mais elaborados resultantes de evoluções temporais mais complexas. Pudemos observar que apesar da média por sítio das populações oscilarem em intervalos de valores aproximadamente iguais ao do modelo de campo médio, em alguns sítios as populações ultrapassam esse limite. Para o modelo espacial de três espécies, o crescimento das populações de predadores em alguns sítios é tão intenso que mesmo na evolução temporal da média por sítio este efeito é bastante significativo. Tal fato talvez não ocorra de forma tão intensa em um problema real,

pois este modelo espacial não possui limitação quanto ao número de indivíduos por sítio. Para que a população de predadores cresça, basta que haja presas suficientes em sua vizinhança de predação. Porém a ocorrência destas superpopulações nos desperta bastante interesse, pois o crescimento absurdo não está relacionado com o raio máximo de predação e sim com valores intermediários desse raio. Em uma situação real, os predadores da mesma espécie podem variar seu raio de predação a fim de buscar alimento. Em situações em que uma população diminui significativamente, os indivíduos devem buscar uma tática evolutiva para que sua população não se extinga. Ao contrário do que intuitivamente pensamos, este modelo mostrou que o melhor raio de predação não é o raio máximo. Em trabalhos futuros estaremos investigando melhor tal fato.

Como o modelo espacial descreve as populações em cada sítio, pudemos verificar como as espécies se organizam no espaço. Para o caso de duas espécies, os padrões espaciais indicam que a medida que aumentamos o raio de predação as diferentes populações se organizam em faixas. Ao incluir a terceira espécie o padrão espacial é semelhante ao de duas espécies apenas nos casos onde os raios de predação são bem pequenos ou quando o raio de predação da espécie pertencente ao terceiro nível trófico tende ao máximo. Para raios intermediários os padrões espaciais evidenciam que as espécies predadoras se organizam em *clusters* onde ocorrem as superpopulações. Tanto para o modelo de duas espécies quanto para o modelo de três espécies, quando as vizinhanças de interação tendem ao seus máximos, o modelo espacial tende a descrever o mesmo atrator do modelo de campo médio e o padrão espacial fica homogêneo, como propõe o modelo de campo médio. Além disso pudemos observar que a convergência para o modelo de campo médio também depende de d_1 . Para o modelo espacial de duas espécies estudamos a dinâmica para três valores de d_1 : $d_1 = 0,44$, $d_1 = 0,45$ e $d_1 = 0,55$ que resultam respectivamente em atratores caótico, órbita periódica e ciclo limite no modelo de campo médio.

Verificamos que quando d_1 corresponde a um atrator caótico, a convergência para o modelo de campo médio exige um raio de interação maior do que quando d_1 não é um parâmetro caótico.

Quando eliminamos as condições de contorno periódicas e limitamos as interações à rede, a fim de simular uma reserva ecológica, a dinâmica muda principalmente quando os raios de predação tendem ao seus valores máximos: o modelo espacial com reserva não tende ao modelo de campo médio e no modelo de três espécies as superpopulações chegam a seus maiores picos.

As oscilações temporais das populações de cada sítio tendem a sincronizarem desde que haja algum tipo de acoplamento entre os sítios, seja o raio de predação e/ou migração. Esta sincronização, devido a interação entre as espécies, já se foi observada experimentalmente [27]. Em geral, a medida que aumentamos o raio de predação, estas oscilações ficam mais sincronizadas. No caso de três espécies a sincronização total já ocorre quando $R_y = 2$ e $R_z = 30$, porém quando $10 \leq R_y \leq 18$ e $R_z = 30$, o padrão espacial é formado por faixas, evidenciando que a sincronização é parcial. Quando $R_y \geq 19$ e $R_z = 30$, o padrão temporal é homogêneo sugerindo que a sincronização volta a ser total. No caso específico onde $R_y = 14$ e $R_z = 30$, o padrão espacial é formado por faixas e o atrator percorrido pela média por sítio das populações é ciclo limite. Neste caso ocorrem sincronização das populações que estão sobre uma mesma linha de sítios ao longo da faixa. Como utilizamos uma rede de 64×64 , existem no máximo 64 grupos de sítios sincronizados e destes grupos existem alguns que percorrem exatamente um mesmo atrator, porém estão defasados no tempo. Todos os atratores são ciclo limites de uma ou duas regiões de máximos locais. É interessante notar que quando desacoplados, cada sítio percorre independentemente o mesmo atrator caótico e quando acoplados os 4094 sítios podem se sincronizar em grupos que percorrem atratores do tipo ciclo limite, simplificando bastante a dinâmica.

Bibliografia

- [1] J. D. Murray. *Mathematical Biology*. Springer, Berlin, 1993.
- [2] C. S. Elton. Periodic fluctuations in the numbers of animals: Their causes and effects. *Journal of Experimental Biology*, 2:119, 1924.
- [3] Richard Durrett and Simon Levin. The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology*, 46:363, 1994.
- [4] Fussmann GF and Heber G. Food web complexity and chaotic population dynamics. *Ecology Letters*, 5:394, 2002.
- [5] Becks L, Hilker FM, Malchow H, Jurgens K, and Arndt H. Experimental demonstration of chaos in a microbial food web. *Nature*, 435:1226, 2005.
- [6] A. Hastings, C. L. Hom, S. Ellner, P. Turchin, and H. C. J. Godfray. Chaos in ecology: Is mother nature a strange attractor? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24:1, 1993.
- [7] Robert M. May. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 261:459, 1976.
- [8] A. Hastings and T. Powell. Chaos in a three-species food chain. *Ecology*, 72:896, 1991.

- [9] Editado por David Tilman and Peter Kareiva. *Spatial Ecology*. Princeton, New Jersey, 1997.
- [10] Elton C. and Nicholson M. The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *The Journal of Animal Ecology*, 11:215, 1942.
- [11] Moran P. A. P. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. *Australian Journal of Zoology*, 1:291, 1953.
- [12] Blasius B, Huppert A, and Stone L. Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems. *Nature*, 399:354, 1999.
- [13] Steven Strogatz. *Sync: the emerging science of spontaneous order*. New York, New York, 2003.
- [14] Edward Ott. *Chaos in Dynamical Systems*. Cambridge University Press, New York, 1993.
- [15] Alan Wolf, Jack B. Swift, Harry L. Swinney, and John A. Vastano. Determining Lyapunov exponents from a time series. *Physica D*, 16:6614, 1985.
- [16] T. M. Janaki, Govindan Rangarajan, Salman Habib, and Robert D. Ryne. Computation of the Lyapunov spectrum for continuous-time dynamical systems and discrete maps. *Physical Review E*, 3:285, 1999.
- [17] G. H. Golub and C. F. Van Loan. *Matrix Computations*. John Hopkins University Press, Baltimore, 1996.
- [18] Pierre Bergé, Yves Pomeau, and Monique Dubois-Gance; tradução de Roberto Leal Ferreira. *Dos ritmos ao caos*. Editora UNESP, São Paulo, 1996.
- [19] David Peak and Michael Frame. *Chaos Under Control: the art science of complexity*. W. H. Freeman and Company, New York, 1998.

- [20] Nelson Fiedler-Ferrara and Carmem P. Cintra do Padro. *Caos Uma Introdução*. Editora Afiliada, São Paulo, 1994.
- [21] Luiz Henrique Alves Monteiro. *Sistemas Dinâmicos*. Livraria da física, São Paulo, 2002.
- [22] Gilpin M.E. Do hares eat lynx? *American Naturalist*, 107:727, 1973.
- [23] Schaffer W. M. Stretching and folding in lynx fur returns: Evidence for a strange attractor in nature? *American Naturalist*, 124:798, 1984.
- [24] C. S. Holling. Some charecteritics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Endomologist*, 91:385, 1959.
- [25] Daniela O. Maionchi, S. F. dos Reis, and M. A. M. de Aguiar. Chaos and pattern formation in a spatial tritrophic food chain. *Journal of Ecological Modelling*, 191:219, 2006.
- [26] Andrew P. Beckerman. The shape of things eaten: the functional response of herbivores foraging adaptively. *Oikos*, 110:591, 2005.
- [27] Huito O, Laaksonem J, Norrdahl, and Korpimäki. Spatial synchrony in vole population fluctuations - a field experiment. 109:583, 2005.
- [28] Hiroki Sayama, Marcus A. M. de Aguiar, Yaneer Bar-Yam, and Michel Baranger. Spomtaneous pattern formulation and genetic invasion in locally mating and competing populations. *Physical Review E*, 65:051919, 2002.
- [29] Letellier C and Aziz-Alaoui MA. Analysis of the dynamics of a realistic ecological model. *Chaos solitons and fractals*, 13:394, 2002.
- [30] Chattopadhyay J and Sarkar RR. Chaos to order: preliminary experiments with a population dynamics models of three trophic levels. *Journal of Ecological Modelling*, 163:45, 2003.

- [31] Lonngren KE, Bai EW, and Ucar A. Dynamics and synchronization of the hasting-powell model of the food chain. *Chaos solitons and fractals*, 20:387, 2004.