

Dissertação de Mestrado

**Dinâmica Espaço-Temporal de Populações:
Formação de Padrões Espaciais em uma
Cadeia Alimentar de Três Espécies**

Daniela de Oliveira Maionchi

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Física
da Universidade Estadual de Campinas
como requisito para a obtenção do título
de Mestre em Física.

Banca Examinadora

Marcus Aloízio Martinez de Aguiar (orientador)

Sérgio Furtado dos Reis

Fernando Cerdeira

*À minha família
e amigos.*

*À minha família
e amigos.*

*À minha família
e amigos.*

Sumário

Agradecimentos	vii
Resumo	viii
Abstract	ix
Introdução	1
0.1 Ecologia	1
0.2 Modelos Ecológicos de Múltiplas Espécies	4
1 Modelos Populacionais de Lotka-Volterra	9
1.1 Modelo de Lotka-Volterra de Duas Espécies	10
1.2 Modelo de Hastings-Powell de Três Espécies	13
2 Uma Versão Espacial do Modelo de Hastings-Powell	20
2.1 Dinâmica Discreta	21
2.2 Interações de Curto Alcance	25
3 Resultados e Análise do Modelo Homogêneo	29
4 Resultados e Análise do Modelo Espacial	40

Conclusões	74
Referências	77
Apêndice	82

Agradecimentos

- À Fapesp, pelo apoio financeiro;
- Ao professor Marcus Aloízio Martinez de Aguiar pela orientação e pelos esforços despendidos durante a realização deste trabalho, o que certamente marcará minha formação como pesquisadora e como ser humano;
- Ao professor Sérgio Furtado dos Reis pela atenção e pela ajuda com os assuntos relacionados a Biologia;
- Aos professores do Instituto de Física e do Instituto de Matemática que tanto me ensinaram e contribuíram para a minha formação;
- Aos colegas da faculdade André, Rodrigo, Carlos Henrique, Adolfo, Wendel, Amanda, Vanessa, Sérgio, Rodolfo, Gustavo, Leandro e aqueles cujos nomes eventualmente me faltem agora;
- Aos amigos de todas as horas, mesmo os que há muito não vejo, cuja convivência, de uma forma ou de outra, enriqueceu minha vida.
- À minha filha, Sofia Helena, que tem sido meu estímulo maior nessa dura caminhada e a quem dedico este trabalho.

Resumo

Neste trabalho estudamos um modelo de cadeia alimentar de três espécies, proposto inicialmente por Hastings e Powell, que apresenta dinâmica caótica. Propomos uma versão espacial deste modelo onde os predadores se alimentam apenas das presas que se encontram em uma vizinhança finita de sua posição no espaço. Mostramos que a introdução de interações de alcance finito provoca a formação espontânea de padrões (*clusters*) na distribuição espacial das espécies. Além disso, a dinâmica dos valores médios de cada população muda qualitativamente em relação ao atrator caótico presente no modelo original. Os parâmetros fundamentais do modelo espacial são os alcances das interações das duas espécies dos níveis tróficos superiores. Mostramos que o tamanho e a quantidade de clusters formados dependem dos valores desses raios de alcance. A razão entre os raios também determina se a dinâmica média do sistema será caótica ou se tenderá a um ponto de equilíbrio estável.

Abstract

In this work we study a model food web with three species, originally proposed by Hastings and Powell, that exhibits chaotic dynamics. We propose a spatial version of this model where the predators seek their preys only in a finite neighborhood of their home location. We show that the introduction of finite range interactions leads to the spontaneous formation of patterns (*clusters*) in the spatial distribution of the species. Besides, the dynamics of the average value of each population changes qualitatively with respect to the chaotic attractor present in the original model. The fundamental parameters of the spatial model are the ranges of interaction of the two higher trophic species. We show that the number and size of the clusters depend on size of these interaction radii. The ratio between them also determines if the average population dynamics will be chaotic or will tend to a stable fixed point.

Introdução

Cadeias alimentares do tipo predador-presa são exemplos clássicos de aplicação da teoria de sistemas dinâmicos à ecologia. Modelos não-lineares onde três ou mais espécies interagem podem exibir comportamentos extremamente ricos e interessantes, incluindo dinâmicas caóticas. Esse fato tem atraído a atenção de biólogos, físicos e matemáticos, propiciando uma fértil interação entre essas disciplinas. Neste trabalho, analisaremos um modelo bastante conhecido, onde três espécies interagem através de predação. Nossa contribuição principal será a construção de uma versão deste modelo que leve em conta interações espaciais de curto alcance entre os indivíduos das diferentes espécies. Nosso objetivo é estudar a influência do alcance finito de interação entre indivíduos na dinâmica e na distribuição espacial das espécies. Faremos a seguir uma breve introdução sobre o campo da Ecologia e sobre modelos de múltiplas espécies em ecologia. No final desta introdução descrevemos de maneira sucinta o conteúdo desta dissertação.

0.1 Ecologia

A ecologia moderna pode ser subdividida em três categorias: a *ecologia do indivíduo*, a *ecologia das espécies* (biologia populacional) e a *ecologia das comunidades*.

A ecologia do indivíduo investiga as exigências dos indivíduos de uma certa espécie quanto ao meio ambiente (tolerância climática, ciclo de vida, recursos necessários e fatores de controle de sobrevivência) e estuda quais adaptações esses indivíduos devem ter para viver com sucesso no meio ambiente específico de sua espécie. Do ponto de vista da ecologia do indivíduo, o meio ambiente, tanto o biótico como o físico, é o principal responsável pela seleção natural.

A ecologia das espécies tem como principal objeto de estudo uma determinada população que está em contato com populações de outras espécies. Chamamos de população um grupo de indivíduos da mesma espécie que têm uma grande probabilidade de interagir uns com os outros. Ao estudarmos uma população tentamos descrevê-la através de sua densidade populacional, da sua taxa de crescimento em condições variáveis, além dos parâmetros que controlam o seu tamanho (taxas de nascimento e mortalidade e expectativa de vida, por exemplo). Assim, a biologia populacional é, por sua natureza, uma ciência que tem interesse em entender, explicar e prever a dinâmica das populações.

Existem diferentes tipos de interação entre pares de espécies como, por exemplo, a *competição*, a *predação* e o *mutualismo*, entre outras.

A situação na qual vários indivíduos de uma mesma espécie (ou de várias espécies diferentes) inibem uns aos outros ou dependem do mesmo recurso limitado¹ é chamada de competição. Ela é caracterizada por um efeito negativo de um indivíduo sobre o outro e é de grande interesse tanto para a biologia evolucionária quanto para a ecologia. Ela é um dos principais mecanismos da seleção natural, além de ser um dos fatores de controle do

¹No caso de animais esse recurso geralmente é comida; no caso de plantas pode ser luz e para animais marinhos que vivem em mar profundo pode ser o espaço. Ou seja, chamamos de recurso qualquer fator, físico ou biótico, essencial para o organismo.

tamanho de populações que competem, podendo em casos extremos ser a responsável pela extinção de uma das espécies. No entanto, uma competição séria não ocorre se o principal recurso necessário for abundante. Como a maioria das espécies não depende inteiramente de um único tipo de recurso, mesmo havendo escassez do principal elas recorrem a recursos alternativos e, no caso de espécies que competem, estes são geralmente diferentes.

A competição, juntamente com a predação, é um dos fatores dependentes da densidade mais importantes no controle do crescimento populacional.

A predação é um outro tipo de interação que envolve o consumo de uma espécie por outra, onde chamamos de predadora a espécie que se alimenta da presa. É interessante que o processo da predação pode provocar flutuações cíclicas ou irregulares no número de indivíduos das populações de algumas espécies.

Há casos onde os predadores, ao serem inseridos numa nova região, têm efeitos devastadores sobre certas espécies de presas podendo, em situações extremas, eliminar uma dessas espécies. No entanto, em geral, alguns indivíduos sobrevivem e a população da presa se recupera do desastre causado pela população predadora. Dessa forma, as numerosas interações entre presas e predadores preenche uma área ativa de pesquisa em ecologia.

Há ainda um outro tipo de interação muito interessante mas menos estudada, o mutualismo, onde uma espécie beneficia a outra.

A ecologia das comunidades é totalmente diferente da ecologia de indivíduos ou populações, sendo o seu interesse principal a composição e a estrutura de comunidades que consistem de diferentes espécies. Atualmente, esse tipo de ecologia tem se preocupado mais com as comunidades de plantas e sua distribuição geográfica. O que é evidente é que

a composição de uma comunidade é resultado de uma interação altamente complexa de fatores históricos, físicos e bióticos e que, na maioria dos casos, é previsível apenas aproximadamente. Os fatores que influenciam a composição, como as características físicas do meio ambiente e a presença de competidores e doenças, são geralmente aparentes, mas a importância relativa desses fatores pode ser fortemente influenciada pelas contingências históricas.

Em ecologia ainda existem muitas controvérsias e poucas delas parecem ter sido resolvidas, embora exista uma visão dominante para todas elas. A resposta correta para muitas dessas controvérsias parece ser o pluralismo: diferentes tipos de organismos podem obedecer diferentes regras. Quando dois autores discordam com respeito à solução de um determinado problema de ecologia, não é necessariamente verdade que um deles esteja errado; pode se tratar simplesmente de um caso de pluralismo.

É claro que nem todas as situações na natureza podem ser previstas pela pesquisa ecológica, como certos desastres ecológicos que envolvem várias espécies. Mas em alguns casos a análise ecológica pode ser fundamental para prevenir um ato que causaria consequências desastrosas.

0.2 Modelos Ecológicos de Múltiplas Espécies

Uma área de pesquisa de grande interesse atualmente é a que se refere à modelagem de múltiplas espécies [2]-[8] e do crescimento de populações espaciais.

De um lado, alguns pesquisadores têm o interesse em descrever sistemas biológicos através de equações de probabilidade; por outro lado, existem pessoas que se dedicam a

modelos deterministas com características matemáticas interessantes.

Tanto os modelos deterministas como os estocásticos têm papéis importantes na análise de qualquer sistema particular. A dedicação a somente um tipo de aproximação pode levar a análises errôneas. Se o número de indivíduos na população nunca é pequeno, então um modelo determinista é suficiente para descrever o comportamento biológico; mas se a população se torna pequena, então é vital uma análise estocástica do problema [8]. Ainda, é fundamental que ao tratar qualquer sistema não se infira sobre o desenvolvimento de um população baseado num único experimento, já que diferentes realizações de um mesmo processo podem variar enormemente.

Uma área na qual os deterministas têm se dedicado bastante é na aplicação da Teoria do Caos. Modelos não lineares aparentemente triviais como a equação logística, por exemplo, oferecem uma rica diversidade de comportamentos matemáticos. Dessa forma, uma característica marcante é que modelos simples, puramente deterministas, podem originar comportamentos totalmente imprevisíveis.

Assim, ao considerar a matemática na biologia é preciso desenvolver modelos cuja forma se baseie em considerações matemáticas simples. Como Maynard Smith explica, a teoria não desempenha na ecologia o mesmo papel que na genética de populações, talvez porque não exista nada em ecologia comparável às leis de Mendel.

Os organismos em geral não vivem em populações isoladas, mas juntamente com organismos de outras espécies. Embora muitas dessas espécies não afetem as outras, em alguns casos elas irão interagir na forma de predação [9]-[21], reprodução [22]- [29] ou competição por recursos como comida ou espaço.

Nos últimos anos percebeu-se que o espaço físico pode ter um papel fundamental no

resultado da evolução temporal de populações, pois os indivíduos raramente se misturam homogeneamente por todo o sítio, mas se desenvolvem separadamente em sub-regiões. Assim, existe uma forte evidência da importância da dispersão no controle tanto do tamanho de muitas populações na natureza como nas suas variações locais de densidade [8]. Esse estudo tem implicações em ecologia no que se refere ao entendimento da dinâmica de sistemas tipo predador-presa.

O comportamento obtido considerando-se populações distribuídas homogeneamente no espaço, onde cada indivíduo interage de modo uniforme com todos os seus vizinhos, pode ser drasticamente modificado quando interações de curto alcance, onde cada indivíduo interage apenas com seus vizinhos mais próximos, são consideradas. Um exemplo disso é que a probabilidade de um predador atacar uma presa na sua vizinhança imediata é maior do que a probabilidade dele atacar uma presa muito distante.

No entanto, a introdução de uma componente espacial nas equações que descrevem a evolução das populações torna até mesmo as soluções aproximadas difíceis de serem obtidas. A saída é então recorrer a uma análise numérica por meio de simulações.

Neste trabalho estudamos um modelo espacial de dinâmica populacional que apresenta interações de curto alcance, comparando os resultados com um modelo análogo homogêneo apresentado por Hastings e Powells [9]. O sistema no qual nos baseamos é de tempo contínuo e trata-se de uma cadeia alimentar com três níveis, onde um predador superior se alimenta do predador secundário que, por sua vez, se alimenta de indivíduos de uma terceira espécie. Mostrou-se que a dinâmica de tal sistema exibe um comportamento caótico ou, mais especificamente, a dinâmica irregular de um atrator para um certo conjunto de parâmetros biologicamente razoáveis. Estamos interessados em verificar o comportamento

desse sistema quando distribuído no espaço.

Com o objetivo de descrever as influências espaciais deve-se optar pela escolha de um modelo discreto ou contínuo, o que depende dos diferentes níveis de detalhamento espacial que se deseja obter sobre o fenômeno estudado; deve-se ter consciência de quais detalhes em um certo nível são importantes na determinação de fenômenos em outros níveis e quais podem ser ignorados [30].

Para isso, o primeiro passo neste trabalho foi discretizar as equações diferenciais originais e obter um mapa de iteração. No mapa, assim como nas equações diferenciais originalmente propostas por Hastings e Powell, existem apenas três variáveis, x , y e z , representando a densidade total de cada uma das espécies presentes. O comportamento apresentado pelo sistema que descreve esse mapa é semelhante àquele apresentado pelas equações diferenciais, ou seja, a dinâmica de um atrator estranho. Dessa forma, podemos garantir que, qualitativamente, os resultados que obtemos com esse modelo discreto são os mesmos obtidos com o modelo contínuo.

Finalmente, introduzimos o espaço e inserimos as interações de curto alcance nas equações discretas. O espaço será introduzido na forma de uma rede quadrada discreta de $N \times N$ pontos com condições de contorno periódicas. Em cada sítio k da rede, as densidades populacionais serão x_k , y_k e z_k . Assim, o número total de variáveis passa a ser $3N^2$. Consideramos que apenas os predadores superior e secundário têm mobilidade, de forma que somente os raios de ação destes estejam presentes no sistema de equações a ser estudado.

As simulações mostram que a inserção do espaço leva à formação de padrões, os quais apresentam uma relação com os valores dos raios escolhidos. Diversas formas de padrão

têm sido um assunto de grande interesse, conforme pode ser visto em [31] e [32].

Para cada passo de iteração de cada simulação realizada calculamos as populações médias de cada uma das três espécies, ou seja, $\bar{x} = \frac{\sum_k x_k}{N^2}$, $\bar{y} = \frac{\sum_k y_k}{N^2}$ e $\bar{z} = \frac{\sum_k z_k}{N^2}$. Uma vez que a configuração espacial atinge uma situação estacionária comparamos a dinâmica de \bar{x} , \bar{y} e \bar{z} com aquela do sistema homogêneo. Um dos nossos interesses é verificar se o atrator caótico de Hastings e Powell é robusto frente às distribuições espaciais.

Como um último comentário, notamos que o modelo homogêneo de Hastings e Powell pode ser visto como uma aproximação de campo médio da dinâmica espacial: assumindo que o efeito de todos os indivíduos possa ser substituído por uma interação média, igual para todos, podemos eliminar o espaço e tratar daquilo que acontece *em média* com um indivíduo típico do sistema. A formação de padrões espaciais não-homogêneos é uma quebra da aproximação de campo médio.

Esta dissertação está organizada da seguinte forma: no Capítulo 1 fazemos uma revisão dos modelos populacionais de Lotka-Volterra, inclusive do modelo introduzido por Hastings e Powell. No Capítulo 2 apresentamos a construção do modelo discreto baseado no modelo de Hastings e Powell e introduzimos as interações espaciais de curto alcance. Nos Capítulos 3 e 4, respectivamente, fazemos a análise da dinâmica do modelo homogêneo discreto e apresentamos as simulações do modelo espacial juntamente com a análise da dinâmica das populações médias.

Capítulo 1

Modelos Populacionais de Lotka-Volterra

Uma das primeiras representações do comportamento predador-presa foi construída independentemente por Lotka [33] e Volterra [34], onde foram consideradas somente duas espécies, uma predadora e uma presa. Com esses trabalhos foi possível mostrar que modelos que envolvem predação apresentam comportamentos cíclicos cuja amplitude depende fortemente das condições iniciais [35]. Nesse tipo de modelo onde existem somente duas variáveis interligadas (predador e presa, nesse caso) nunca ocorrerá um comportamento caótico. Por isso, é bem mais simples determinar os pontos de equilíbrio e sua estabilidade analiticamente, o que se torna mais difícil ao considerarmos mais espécies. Por outro lado, modelos que envolvem mais espécies proporcionam o aparecimento de dinâmicas bem mais interessantes (como por exemplo os atratores), capazes de tentar descrever comportamentos da natureza que os modelos de duas espécies não conseguem.

Um modelo interessante que envolve mais espécies é aquele apresentado por Hastings

e Powell [9], o qual descreve uma cadeia alimentar de três espécies. Tal modelo pode apresentar a dinâmica de um atrator estranho, a qual é bem mais complicada do que aquela obtida por Lotka e Volterra. Os pontos de equilíbrio desse sistema são facilmente determinados; no entanto, a análise de sua estabilidade torna-se muito complicada, até mesmo porque o modelo envolve vários parâmetros. Mesmo assim, através de uma análise numérica é possível estudar comportamentos muito interessantes não previstos por modelos de duas espécies.

1.1 Modelo de Lotka-Volterra de Duas Espécies

Apresentamos a versão mais simples do modelo de Lotka e Volterra [35], o qual assume as seguintes hipóteses:

- na ausência do predador a população da presa aumenta exponencialmente;
- na ausência da presa a população do predador morre exponencialmente;
- a 'taxa por predador' em que as presas são mortas é uma função linear do número de presas;
- cada morte de presa contribui identicamente para o aumento da população do predador.

Denotaremos o número de presas por H e o número de predadores por P .

De acordo com a primeira hipótese, se tivermos $P = 0$, então a taxa de variação do número de presas deve ser dado por:

$$\frac{dH}{dt} = rH,$$

onde r é a taxa intrínseca de crescimento da presa na ausência do predador. A segunda hipótese implica que quando $H = 0$ devemos ter:

$$\frac{dP}{dt} = -kP,$$

onde k é a taxa de declínio do predador na ausência da presa; ou seja, $1/k$ é o tempo de vida médio do predador. A terceira hipótese diz que a taxa de mortalidade da presa pelo predador é proporcional ao produto do número de presas e de predadores, ou seja bHP , onde b é uma constante. E a última hipótese diz que a contribuição da predação para a taxa de crescimento da população do predador é dada por cHP , onde c também é uma constante. Assim, o conjunto de equações que rege a dinâmica das presas e dos predadores é dada por:

$$\begin{aligned}\frac{dH}{dt} &= rH - bHP \\ \frac{dP}{dt} &= cHP - kP.\end{aligned}\tag{1.1}$$

A análise da estabilidade desse sistema é feita inicialmente determinando quais os seus pontos de equilíbrio. Para isso tomamos $\frac{dH}{dt} = 0$ e $\frac{dP}{dt} = 0$ e encontramos duas soluções:

- $H = 0$ e $P = 0$ e
- $H = \frac{k}{c}$ e $P = \frac{r}{b}$.

A estabilidade desses pontos pode ser determinada ao fazermos uma perturbação pequena em torno desses pontos e analisarmos somente os termos lineares da expansão (veja Apêndice). Com essa análise concluímos que o ponto no qual ambas espécies estão ausentes é instável. No entanto, o ponto correspondente à existência de ambas espécies não é nem assintoticamente estável nem instável; na verdade, essa solução representa um conjunto de curvas fechadas cujas amplitudes são determinadas unicamente pelas condições iniciais. Assim, por exemplo, se o sistema começa com um ciclo de grande amplitude esse ciclo se estenderá com a mesma amplitude; não há nenhuma tendência para que a amplitude do ciclo se altere no decorrer do tempo.

Este modelo representa uma primeira tentativa em descrever sistemas ecológicos e, com certeza, não apresenta uma dinâmica realista, já que pequenas modificações nesse modelo podem conduzir a enormes mudanças na sua dinâmica. Pelo fato do modelo apresentar oscilações cujas amplitudes dependem exclusivamente das condições iniciais, uma pequena modificação nas hipóteses pode levar a oscilações que crescem indefinidamente ou que se aproximam de um ponto de equilíbrio. Pelo fato de todos os modelos em ecologia serem essencialmente simples, tal comportamento sensível do resultado a mudanças na base do modelo não são desejáveis nem realistas.

De qualquer forma, diversos modelos que incluem modificações nas hipóteses apresentadas por Lotka e Volterra se sucederam com o intuito de torná-lo mais realista. Uma destas modificações pode ser vista por exemplo em [35], onde a população da presa cresce

logisticamente na ausência do predador ao invés de linearmente como apresentamos. Uma análise mais rigorosa e detalhada sobre os modelos de Lotka e Volterra pode ser encontrada em [5].

1.2 Modelo de Hastings-Powell de Três Espécies

Embora o estudo de sistemas envolvendo somente duas espécies tenha levado a importantes conclusões na área da biologia populacional, tem havido grande interesse em considerar cadeias alimentares com mais espécies. A pesquisa envolvendo cadeias com três ou mais espécies tem mostrado a ocorrência de dinâmicas muito complexas [36]-[38], onde podem ocorrer caos, atratores estranhos e fractais.

O sistema que descreve a cadeia alimentar de Hastings e Powell é apresentado em [9] e trata-se de um modelo simples de três espécies que incorpora uma função resposta não-linear em ambas espécies consumidoras. Denotamos a espécie no nível mais inferior da cadeia por X , a espécie que se alimenta de X por Y e a espécie que se alimenta de Y por Z . As letras X , Y e Z se referem tanto ao nome das espécies como às suas populações.

O modelo proposto em [9] é então dado por:

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dT} &= R_0X \left(1 - \frac{X}{K_0}\right) - C_1F_1(X)Y \\ \frac{dY}{dT} &= F_1(X)Y - F_2(Y)Z - D_1Y \\ \frac{dZ}{dT} &= C_2F_2(Y)Z - D_2Z,\end{aligned}\tag{1.2}$$

com

$$F_i(U) = \frac{A_i U}{U + B_i}$$

representando a função resposta. A variável T representa o tempo; as constantes R_0 e K_0 são, respectivamente, a taxa de crescimento intrínseca e a capacidade limite de X . As constantes C_1^{-1} e C_2 são as taxas de conversão de presas em predadores para as espécies Y e Z , respectivamente; D_1 e D_2 são as taxas de mortalidade constantes das espécies Y e Z , respectivamente. As constantes A_i e B_i para $i = 1, 2$ parametrizam a função resposta; B_i equivale ao nível da população da presa onde a taxa de predação por unidade de presa é a metade do seu valor máximo.

As principais diferenças entre esse modelo e o proposto por Lotka-Volterra são, além do número de espécies envolvidas, as seguintes: a presa X , quando deixada isolada, atinge um valor de equilíbrio finito K_0 , ao invés de crescer indefinidamente de forma exponencial. Além disso, a interação bi-linear do tipo XY entre as espécies é substituída por uma forma não linear $F(X)Y$ (veja discussão abaixo).

Esse modelo apresenta 10 parâmetros, o que torna sua análise muito difícil. Podemos, no entanto, tornar esses parâmetros adimensionais [39] e [40], sem perda de generalidade¹; com isso, reduzimos o número de parâmetros e determinamos quais combinações de parâmetros controlam o comportamento do sistema. Assim, escolhemos:

¹Ao analisarmos modelos estamos interessados em estabelecer parâmetros ou combinações destes que determinem estabilidade; assim, um conceito importante é o de parâmetros adimensionais (parâmetros sem unidades). Mas a estabilidade do modelo e da população obviamente não pode ser alterada se consideramos diferentes unidades. Desta forma, a estabilidade pode depender somente de grupos de parâmetros adimensionais e de combinações destes onde as unidades se cancelem [35].

$$\begin{aligned}
x &= \frac{X}{K_0}, \\
y &= \frac{C_1 Y}{K_0}, \\
z &= \frac{C_1 Z}{C_2 K_0}, \\
t &= R_0 T.
\end{aligned}$$

Fazendo essas substituições no sistema de equações (1.2) chegamos ao seguinte sistema, onde as variáveis x , y e z representam uma medida adimensional do tamanho das populações:

$$\begin{aligned}
\frac{dx}{dt} &= x(1-x) - f_1(x)y \\
\frac{dy}{dt} &= f_1(x)y - f_2(y)z - d_1 y \\
\frac{dz}{dt} &= f_2(y)z - d_2 z.
\end{aligned} \tag{1.3}$$

Se somente a espécie x estiver presente, vemos que a expressão para x se reduz a um termo logístico; os parâmetros d_i ($i = 1, 2$) são as taxas de mortalidade das espécies y e z , respectivamente, e as funções

$$f_i(u) = \frac{a_i u}{1 + b_i u},$$

com $i = 1, 2$ e $u = x, y$, se tratam das funções resposta de Holling tipo II, introduzidas no estudo da ecologia de invertebrados. Para uma densidade pequena de presas essa função

descreve o consumo pelo predador como uma função crescente do número de presas até que, para densidades maiores de presas, a taxa de consumo satura porque cada predador pode se alimentar somente de um número finito de presas em cada instante de tempo. Conforme o número de presas aumenta, a taxa de predação se torna menos dependente da população de presas e dependente somente da população de predadores.

Para descrever a diminuição da predação para baixas densidades de presas usa-se a função de Holling tipo III, que é dada por:

$$f_i(u) = \frac{a_i u^2}{1 + b_i u^2}.$$

Um estudo sobre a influência na escolha da função resposta em comportamentos complexos pode ser visto em [14].

Os parâmetros desse sistema são a_1 , a_2 , b_1 , b_2 , d_1 e d_2 e seus valores estão apresentados na tabela abaixo [9]. A escolha destes valores é baseada em dois fatores: primeiro, desejamos investigar cadeias alimentares biologicamente razoáveis e, segundo, queremos determinar se dinâmicas caóticas são possíveis.

Consideramos, então, que a escala de tempo natural da interação entre as espécies Y e Z é substancialmente maior do que entre X e Y , o que significa d_1 bem maior do que d_2 . Ainda, uma das formas de gerar caos é 'forçar periodicamente' sistemas não lineares que já exibem comportamento de ciclo limite. Assim, os valores dos parâmetros restantes são escolhidos de forma que ao considerarmos o par de espécies X e Y na ausência de Z ou o par Y e Z com X constante ocorra um comportamento cíclico. Com isso, reduzimos o número de parâmetros do problema e concentramos as investigações na variação de b_1

mantendo os demais parâmetros fixos.

Parâmetros adimensionais	Valores dos parâmetros usados nas simulações
a_1	5.0
b_1	2.2 a 3.6
a_2	0.1
b_2	2.0
d_1	0.4
d_2	0.01

Tabela 1: Valores dos parâmetros adimensionais usados nas simulações.

Dependendo da escolha do valor de b_1 , o sistema (1.3) pode exibir estabilidade, comportamento de ciclo limite ou uma dinâmica caótica no espaço x, y, z . Como estamos interessados em entender a dinâmica caótica, escolhemos um valor de b_1 que leva a esse tipo de comportamento ($b_1 = 3.0$) [9]. Uma explicação mais detalhada do procedimento tomado para a escolha desse parâmetro é apresentada no Capítulo 3. No momento nos atemos a apresentar somente a dinâmica descrita pelo sistema de equações (1.3) ao considerarmos os valores dos parâmetros explicitados acima.

A princípio deixamos o sistema evoluir 2000 unidades de tempo, mas analisamos somente as últimas 1000 unidades de forma a eliminar o transiente inicial. Na Figura 1.1 mostramos os gráficos da população de cada uma das espécies em função do tempo bem

como o gráfico de fases tridimensional das três espécies. Os gráficos de evolução temporal apresentam um comportamento irregular caracterizado por um número variável de máximos secundários entre os máximos primários para as espécies X e Y . Isso não é o resultado de um transiente, mas representa o comportamento caótico de um atrator. O atrator obtido se assemelha à superfície de uma xícara de ponta cabeça, embora as soluções do sistema não estejam sobre a superfície.

Para descrever o comportamento deste atrator começamos com a espécie predadora z na alça da xícara na parte mais estreita. Sendo o número de indivíduos muito grande nesse ponto a sua população diminui rapidamente recaindo na parte mais larga da xícara. Isso permite que o número de indivíduos das espécies x e y oscile entre vários valores. Conforme x e y aumentam z também aumenta, diminuindo a intensidade das oscilações. Quando z atinge um valor muito grande (a parte mais estreita da xícara), o número de presas y diminui rapidamente, o que também provoca uma queda brusca no valor de z e possibilita x atingir seu máximo valor. A partir daí o mesmo processo se inicia novamente.

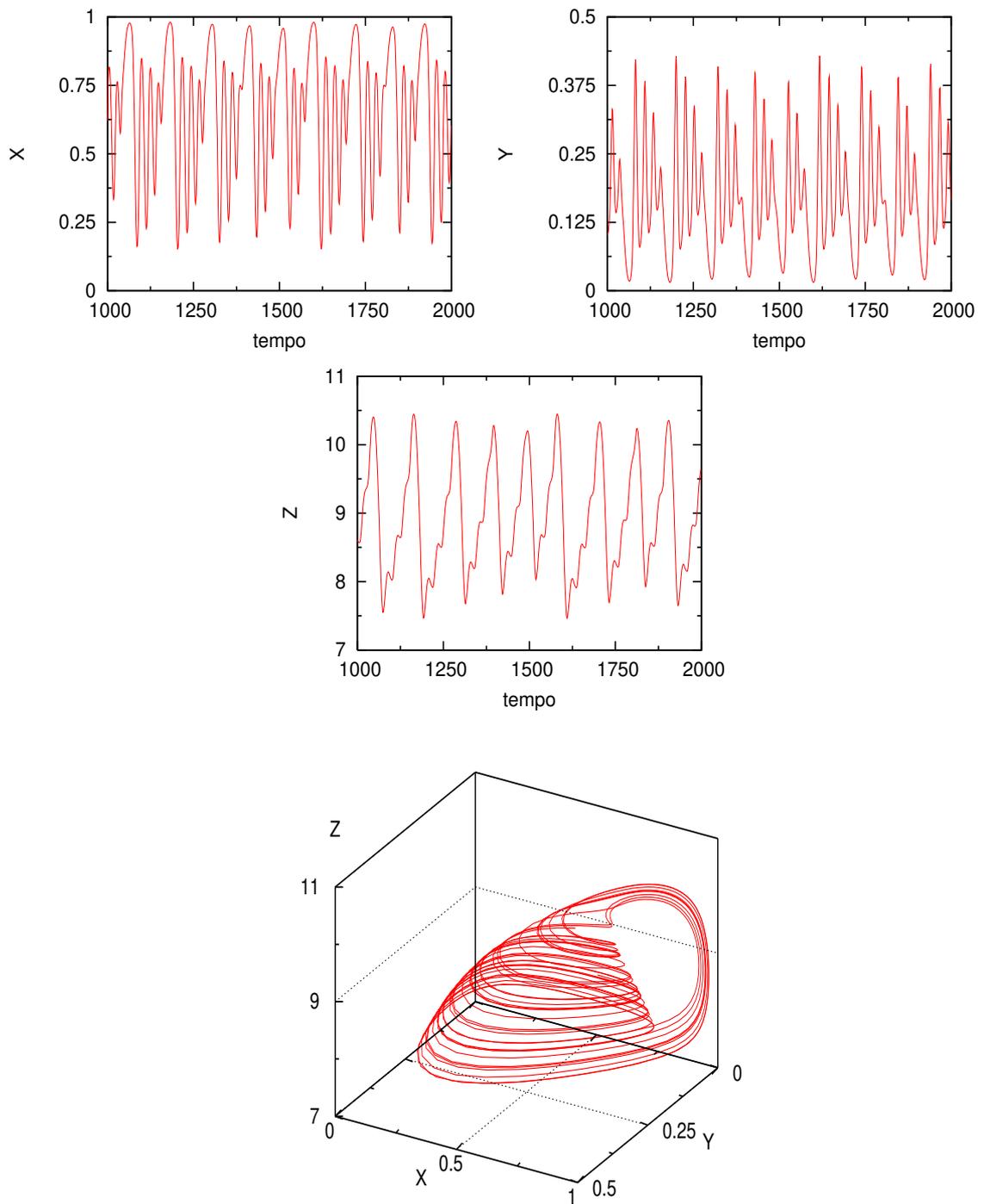


Figura 1.1: Dinâmica caótica do sistema proposto por Hastings e Powell. As trajetórias são plotadas utilizando os valores dos parâmetros da Tabela 1, com $b_1 = 3.0$. De cima para baixo temos os gráficos de x vs. tempo, y vs. tempo, z vs. tempo e o gráfico de fases tridimensional.

Capítulo 2

Uma Versão Espacial do Modelo de Hastings-Powell

Neste capítulo apresentamos as modificações feitas no modelo de Hastings e Powell com o intuito de introduzir as interações espaciais de curto alcance.

A forma mais natural de se introduzir o espaço físico no sistema de equações (1.3) é tornando x , y e z funções de \vec{r} e t . No entanto, isso torna as equações diferenciais em equações parciais, como uma teoria de campos, as quais são difíceis de serem resolvidas. Por isso, optamos por discretizar tanto o tempo quanto o espaço como forma alternativa para facilitar a análise do problema. Na seção 2.1 apresentamos o procedimento tomado para a discretização do tempo com o objetivo de obter um mapa que descreva um comportamento semelhante ao sistema de equações diferenciais. Na seção 2.2 inserimos as interações espaciais no sistema previamente construído através de médias que consideram uma região pré-definida onde um determinado indivíduo pode procurar por alimento.

2.1 Dinâmica Discreta

Para transformar as equações diferenciais (1.3) num mapa discreto primeiramente as escrevemos de uma forma simplificada como:

$$\begin{aligned}\frac{dx(t)}{dt} &= f(x(t), y(t)) \\ \frac{dy(t)}{dt} &= g(x(t), y(t), z(t)) \\ \frac{dz(t)}{dt} &= h(y(t), z(t))\end{aligned}\tag{2.1}$$

e escrevemos as derivadas como:

$$\frac{du}{dt} = \frac{u(t + \epsilon) - u(t)}{\epsilon},$$

onde u pode ser x , y ou z . Assim, temos o seguinte sistema escrito numa forma simplificada:

$$\begin{aligned}x^{t+\epsilon} &= x^t + \epsilon f(x^t, y^t) \\ y^{t+\epsilon} &= y^t + \epsilon g(x^t, y^t, z^t) \\ z^{t+\epsilon} &= z^t + \epsilon h(y^t, z^t).\end{aligned}\tag{2.2}$$

Consideramos que $\epsilon = 1$, o que descreve cada passo da iteração do mapa. Com isso chegamos a:

$$\begin{aligned}
x^{t+1} &= x^t + f(x^t, y^t) \\
y^{t+1} &= y^t + g(x^t, y^t, z^t) \\
z^{t+1} &= z^t + h(y^t, z^t).
\end{aligned} \tag{2.3}$$

Substituindo as funções por suas expressões originais temos:

$$\begin{aligned}
x^{t+1} &= x^t \left[(2 - x^t) - \frac{a_1 y^t}{1 + b_1 x^t} \right] \\
y^{t+1} &= y^t \left[\frac{a_1 x^t}{1 + b_1 x^t} - \frac{a_2 z^t}{1 + b_2 y^t} + (1 - d_1) \right] \\
z^{t+1} &= z^t \left[\frac{a_2 y^t}{1 + b_2 y^t} + (1 - d_2) \right].
\end{aligned} \tag{2.4}$$

No entanto, é preciso fazer uma modificação nos termos que descrevem a mortalidade das espécies y e z . O valor de $1 - d_i$ ($i = 1, 2$) deve ser positivo e menor do que 1, pois quando somente a espécie y ou a espécie z estiver presente o número de indivíduos deve diminuir a cada iteração, além de nunca assumir valores negativos; isso é garantido pelo fato de termos d_1 e d_2 menores do que 1. Mas ainda é necessário alterar a expressão que descreve esse termo.

Das equações diferenciais (1.3), temos que para somente y ou z presentes essas equações se reduzem a:

$$\begin{aligned}
\frac{dy(t)}{dt} &= -d_1 y(t) \\
\frac{dz(t)}{dt} &= -d_2 z(t),
\end{aligned} \tag{2.5}$$

que têm como solução,

$$\begin{aligned}y(t) &= y(0)e^{-d_1 t} \\z(t) &= z(0)e^{-d_2 t}.\end{aligned}\tag{2.6}$$

Dessas expressões vemos que $u(1) = u(0)e^{-d_i}$, $u(2) = u(0)e^{-2d_i} = u(1)e^{-d_i}$, e assim por diante, com u sendo y ou z e i sendo 1 ou 2. Assim, por indução, podemos escrevemos os termos de mortalidade como¹:

$$\begin{aligned}y^{t+1} &= y^t e^{-d_1} \\z^{t+1} &= z^t e^{-d_2}.\end{aligned}\tag{2.7}$$

Reescremos então as equações (2.4) com os termos de mortalidade modificados como:

$$\begin{aligned}x^{t+1} &= x^t \left[(2 - x^t) - \frac{a_1 y^t}{1 + b_1 x^t} \right] \\y^{t+1} &= y^t \left[\frac{a_1 x^t}{1 + b_1 x^t} - \frac{a_2 z^t}{1 + b_2 y^t} + e^{-d_1} \right] \\z^{t+1} &= z^t \left[\frac{a_2 y^t}{1 + b_2 y^t} + e^{-d_2} \right].\end{aligned}\tag{2.8}$$

É interessante notar que para d_1 e d_2 bem menores do que 1 as expressões e^{-d_1} e e^{-d_2} se reduzem a $1 - d_1$ e $1 - d_2$, que são os termos de mortalidade modificados.

No entanto, ao realizar simulações com esse mapa, o comportamento descrito por x ,

¹Em [35] vemos que a relação entre o contínuo e o discreto, onde as soluções são dadas por $N(t) = N(0)e^{rt}$ e $N^t = R^t N^0$ respectivamente, é obtida através de $R = e^r$. Nesse caso, vemos em (2.6) que $r = -d_i$.

y e z não se assemelha ao comportamento descrito pelas equações diferenciais do modelo de Hastings e Powell. Mas esse fato não é preocupante pois não existe somente um mapa equivalente ao sistema de equações diferenciais. Embora o mapa descrito acima seja o mais intuitivo de se tentar obter ele não é o que descreve o sistema corretamente. Nossa finalidade é então encontrar um mapa melhor e, para isso, reescrevemos as equações (2.2) como

$$\begin{aligned}
x^{t+\epsilon} &= x^t + \epsilon f(x^t, y^t) \\
y^{t+\epsilon} &= y^t + \epsilon g(x^{t+1} - \epsilon f(x^t, y^t), y^t, z^t) \\
z^{t+\epsilon} &= z^t + \epsilon h(y^{t+1} - \epsilon g(x^{t+1} - \epsilon f(x^t, y^t), y^t, z^t), z^t).
\end{aligned} \tag{2.9}$$

Expandindo essas equações em ϵ e mantendo somente os termos em primeira ordem temos:

$$\begin{aligned}
x^{t+\epsilon} &= x^t + \epsilon f(x^t, y^t) \\
y^{t+\epsilon} &= y^t + \epsilon g(x^{t+1}, y^t, z^t) \\
z^{t+\epsilon} &= z^t + \epsilon h(y^{t+1}, z^t).
\end{aligned} \tag{2.10}$$

Fazendo $\epsilon = 1$ e considerando novamente as modificações a serem feitas nos termos de mortalidade, obtemos finalmente o seguinte sistema de equações de iteração:

$$\begin{aligned}
x^{t+1} &= x^t \left[(2 - x^t) - \frac{a_1 y^t}{1 + b_1 x^t} \right] \\
y^{t+1} &= y^t \left[\frac{a_1 x^{t+1}}{1 + b_1 x^{t+1}} - \frac{a_2 z^t}{1 + b_2 y^t} + e^{-d_1} \right] \\
z^{t+1} &= z^t \left[\frac{a_2 y^{t+1}}{1 + b_2 y^{t+1}} + e^{-d_2} \right].
\end{aligned} \tag{2.11}$$

Esse mapa parece ser o ideal a ser estudado. Seu comportamento é idêntico ao comportamento descrito pelas equações diferenciais conforme será visto no próximo capítulo.

2.2 Interações de Curto Alcance

Para estudarmos a influência das interações de curto alcance torna-se necessária a introdução explícita do espaço físico. Da mesma forma que fizemos com o tempo, vamos considerar o espaço como discreto, na forma de uma rede bidimensional com $N \times N$ sítios com condições de contorno periódicas.

As interações serão introduzidas da seguinte forma: as espécies y e z consomem sua fonte de alimento dentro de uma região à sua volta. Assim, as interações dependem não do valor da população num único ponto do espaço (interação local), mas do valor médio da população na região onde o consumo é feito.

O valor médio da população $u(\vec{r}, t)$ ($u = x, y$ ou z) no instante t no ponto \vec{r} é definido como:

$$\langle u^t \rangle_{R(\vec{r})} = \frac{1}{N_{R(\vec{r})}} \sum_{\vec{r}' \in R(\vec{r})} u(\vec{r}', t), \quad (2.12)$$

onde a soma é feita sobre sítios dentro da vizinhança $R(\vec{r})$ de ponto central \vec{r} e $N_{R(\vec{r})}$ é o número total de sítios nessa vizinhança. Trabalharemos com vizinhanças circulares por serem mais simples e simétricas. Nesse caso $N_{R(\vec{r})} \simeq \pi R(\vec{r})^2$.

Para descrever o processo de predação com interações de curto alcance fazemos as seguintes hipóteses:

- Assumimos que os elementos de x são espacialmente fixos. Eles competem local-

mente apenas entre si através do termo logístico e são predados por y ;

- Os elementos de y têm mobilidade definida pelo raio R_y . Dessa forma, eles consomem as presas x que estiverem a uma distância menor ou igual a R_y ;
- Os elementos de z têm mobilidade definida pelo raio R_z . Dessa forma, eles consomem as presas y que estiverem a uma distância menor ou igual a R_z .

Vamos primeiro calcular a taxa de consumo de presas x pela população y no ponto \vec{n} . Essa população $y(\vec{n})$ consome um pouco de presas de cada sítio ao seu redor. O consumo é proporcional à população média de x na vizinhança $R_y(\vec{n})$ do ponto \vec{n} . Na verdade usamos a função resposta com saturação (veja o Capítulo 1) ao invés da proporcionalidade direta:

$$\text{Taxa de consumo de } x \text{ por } y(\vec{n}) = y(\vec{n}) \frac{a_1 \langle x \rangle_{R_y(\vec{n})}}{1 + b_1 \langle x \rangle_{R_y(\vec{n})}}.$$

Podemos agora calcular a taxa com que a população x no sítio \vec{n} é predada pelos y ao seu redor. Em primeiro lugar vemos que apenas os y dentro da vizinhança $R_y(\vec{n})$ de $x(\vec{n})$ podem predá-lo.

Considere uma população y no ponto $\vec{k} \in R_y(\vec{n})$. Como vimos acima, essa população consome uma taxa proporcional à média dos x em sua vizinhança, isto é, proporcional a $\langle x \rangle_{R_y(\vec{k})}$. Desse consumo total de $y(\vec{k})$ uma fração $\frac{1}{N}$ (em média) será consumida do sítio \vec{n} (N é o número total de sítios de R_y). Então, cada população $y(\vec{k})$ consome

$$\frac{1}{N} y(\vec{k}) \frac{a_1 \langle x \rangle_{R_y(\vec{k})}}{1 + b_1 \langle x \rangle_{R_y(\vec{k})}}$$

referente ao sítio \vec{n} e a taxa total de consumo sobre $x(\vec{n})$ é

$$\sum_{\vec{k} \in \mathbf{R}_y(\vec{n})} \frac{1}{N} y(\vec{k}) \frac{a_1 \langle x \rangle_{R_y(\vec{k})}}{1 + b_1 \langle x \rangle_{R_y(\vec{k})}} = \left\langle y(\vec{k}) \frac{a_1 \langle x \rangle_{R_y(\vec{k})}}{1 + b_1 \langle x \rangle_{R_y(\vec{k})}} \right\rangle_{R_y(\vec{n})}. \quad (2.13)$$

Isso mostra que o efeito da predação local sobre o predador é através de uma média direta. No entanto, seu efeito sobre a presa envolve uma média da média, pois o consumo de cada predador depende de sua própria vizinhança e não da vizinhança onde está uma presa em particular para a qual queremos calcular o consumo.

Repetindo os mesmos passos para determinar a expressão que representa o consumo de y por z chegamos, finalmente, ao seguinte sistema de equações na rede, que serão estudadas com detalhe nos próximos capítulos. Sua construção e análise constituem a parte principal deste trabalho. Chamamos atenção para o fato de que o acoplamento entre os sítios da rede espacial está contido totalmente nas médias.

$$\begin{aligned} x^{t+1}(\vec{n}) &= x^t(\vec{n})[2 - x^t(\vec{n})] - \left\langle y^t(\vec{k}) \frac{a_1 \langle x^t \rangle_{R_y(\vec{k})}}{1 + b_1 \langle x^t \rangle_{R_y(\vec{k})}} \right\rangle_{R_y(\vec{n})} \\ y^{t+1}(\vec{n}) &= y^t(\vec{n}) \left[\frac{a_1 \langle x^{t+1} \rangle_{R_y(\vec{n})}}{1 + b_1 \langle x^{t+1} \rangle_{R_y(\vec{n})}} + e^{-d_1} \right] - \left\langle z^t(\vec{k}) \frac{a_2 \langle y^t \rangle_{R_z(\vec{k})}}{1 + b_2 \langle y^t \rangle_{R_z(\vec{k})}} \right\rangle_{R_z(\vec{n})} \\ z^{t+1}(\vec{n}) &= z^t(\vec{n}) \left[\frac{a_2 \langle y^{t+1} \rangle_{R_z(\vec{n})}}{1 + b_2 \langle y^{t+1} \rangle_{R_z(\vec{n})}} + e^{-d_2} \right]. \end{aligned} \quad (2.14)$$

Note que o sistema de equações (2.14) é invariante por translações na rede. Em outras palavras, cada ponto é equivalente a qualquer outro. Esse sistema, portanto, admite soluções homogêneas, independente desta ser um ponto fixo estável, um ciclo limite ou um atrator. De fato, se tomarmos uma solução independente do espaço $u^t(\vec{k}) = u^t$

(onde u é x , y ou z) as médias desaparecem, pois a média de vários $u(\vec{k})$ é igual ao próprio $u(\vec{k}) = u$; com isso, recobramos o sistema homogêneo (1.3). A questão é saber se essas soluções homogêneas são estáveis ou não. No caso de termos um ponto fixo, provavelmente sim, pois a solução de cada $u(\vec{k})$ deve tender naturalmente ao ponto fixo. No final, todos os $u(\vec{k})$ assumirão um valor igual ao do ponto fixo. No caso do ciclo limite e do atrator, cada ponto $u(\vec{k})$ deve tender a algum lugar do ciclo ou do atrator. Como cada ponto tende a um lugar diferente a solução não fica homogênea e, portanto, esta deve ser instável, levando à formação de estruturas espaciais heterogêneas, como veremos a seguir.

Assim, a inserção do espaço não altera em nada a média da dinâmica do sistema (2.14) na rede ao tratarmos de uma solução homogênea estável, ou seja, a aproximação de campo médio é válida nesse caso. Mas se nos atermos ao atrator do modelo homogêneo, as médias serão cruciais para que ocorra destruição dessa dinâmica, levando à formação das estruturas mencionadas acima.

Capítulo 3

Resultados e Análise do Modelo

Homogêneo

Consideramos primeiramente o sistema homogêneo descrito por (2.11). Temos assim a aproximação de campo médio, ou seja, as médias espaciais não são levadas em conta. Para esse caso calculamos as soluções estacionárias, o que é feito tomando $x^{t+1} = x^t$, $y^{t+1} = y^t$ e $z^{t+1} = z^t$ e obtemos:

- $x_1 = y_1 = z_1 = 0$,
- $x_2 = 1, y_2 = z_2 = 0$,
- $x_3 = \frac{D_1}{a_1 - b_1 D_1}, y_3 = \frac{(1 + b_1 x_3)(1 - x_3)}{a_1}, z_3 = 0$ e
- $x_4 = r_0 \pm r_1, y_4 = \frac{(1 + b_1 x_4)(1 - x_4)}{a_1}, z_4 = \frac{(1 + b_2 y_4)[(a_1 - b_1 D_1)x_4 - D_1]}{a_2(1 + b_1 x_4)}$,

onde

$$\begin{aligned}r_0 &= \frac{b_1 - 1}{2b_1}, \\r_1 &= \sqrt{r_0^2 - \Delta r}, \\ \Delta r &= \frac{a_1 D_2 - a_2 + b_2 D_2}{b_1(a_2 - b_2 D_2)}\end{aligned}$$

e

$$\begin{aligned}D_1 &= 1 - e^{-d_1} \\ D_2 &= 1 - e^{-d_2}.\end{aligned}$$

A estabilidade dos pontos (x_1, y_1, z_1) e (x_2, y_2, z_2) pode ser determinada ao fazermos uma perturbação pequena nesses pontos e analisarmos somente os termos lineares da expansão (veja Apêndice). É possível notar facilmente que o ponto que descreve a extinção é sempre instável. Se considerarmos somente a existência de um número qualquer de indivíduos y ou z a extinção é certa, mas se inserirmos um pequeno número de indivíduos x esse crescerá até atingir seu valor máximo ($x = 1$), o que garante a instabilidade da extinção.

O ponto de equilíbrio que representa a existência somente da espécie x tem a sua condição de estabilidade determinada pelos valores de a_1 , b_1 e d_1 . A condição para que esse ponto seja estável é que

$$b_1 > \frac{a_1}{1 - e^{-d_1}} - 1. \quad (3.1)$$

Se usarmos os valores apresentados na Tabela 1 (Capítulo 1) essa condição se reduz a

$$b_1 > 14.166224.$$

Logo abaixo explicaremos o método usado para determinar o valor de b_1 que será utilizado no decorrer do trabalho; no entanto, adiantamos que o valor adotado é $b_1 = 3.2$ e, nesse caso, o ponto (x_2, y_2, z_2) é instável.

Para o ponto de equilíbrio representado por (x_3, y_3, z_3) e considerando os valores dos parâmetros da Tabela 1 com $b_1 = 3.2$ (veja explicação abaixo), a aproximação linear mostra que esse ponto também é instável; trajetórias vizinhas espiralam tendendo a distanciar-se desse ponto. Como já sabemos que o ponto (x_2, y_2, z_2) é instável para esse conjunto de parâmetros, o comportamento previsto em torno do ponto (x_3, y_3, z_3) é o de um ciclo limite no plano xy ¹. Ou seja, como já foi dito, os parâmetros são escolhidos de forma que ao tomarmos a variável z nula o par de espécies x e y apresente um comportamento de ciclo limite.

Mas o ponto de equilíbrio mais interessante de ser estudado é o que envolve a coexistência das três espécies e, por isso, vamos nos dedicar com mais ênfase à dinâmica em torno dele. O modelo descrito pelo sistema (2.11), assim como o modelo de Hastings e Powell apresentado no Capítulo 1, pode exibir comportamento estável ou não. E ainda, caso o ponto de equilíbrio seja instável podem haver dois tipos distintos de comportamento: o ciclo limite e caos. Do ponto de vista biológico, o interessante é que tenhamos

¹É interessante notar que no mundo real flutuações no meio ambiente irão fornecer tais perturbações e, dessa forma, o ciclo limite determinista representará uma média estável sobre a qual as perturbações do meio irão impor flutuações [5].

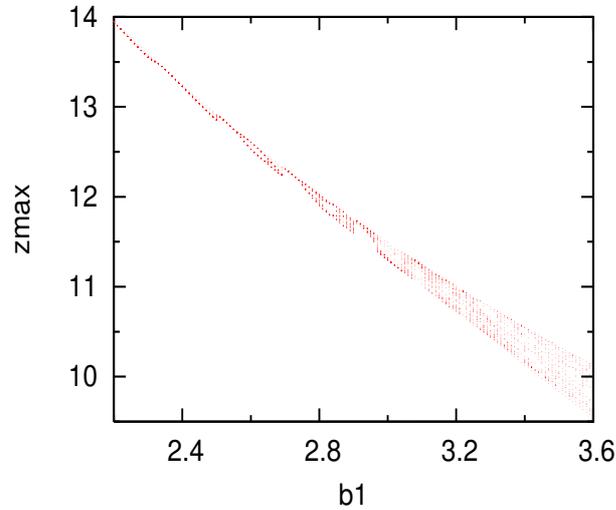


Figura 3.1: Um diagrama de bifurcação do sistema homogêneo onde são plotados os valores máximos de z (z_{max}) em função de b_1 .

uma dinâmica oscilatória. Por isso, ao invés de tentarmos encontrar expressões que descrevam a estabilidade deste ponto, vamos determinar numericamente um valor de b_1 que leve a um comportamento caótico (os parâmetros restantes continuam sendo os mesmos apresentados na Tabela 1). O método usado para tal é descrito a seguir e nos oferece a possibilidade de escolhermos valores para b_1 que resultem num ciclo limite ou numa dinâmica caótica.

A Figura 3.1 representa o diagrama de bifurcação do sistema homogêneo (2.11). É através dele que fazemos a investigação da dinâmica do sistema em função de variações em b_1 . Esse diagrama é construído da seguinte forma: para cada valor de b_1 considerado (b_1 varia de 2.2 a 3.6 com incrementos de 0.001) calculamos o valor do ponto de equilíbrio (x_4, y_4, z_4) apresentado no início do capítulo e somamos a ele uma pequena perturbação randômica correspondente a 5 % do seu valor. É bom ressaltar que essas populações podem apresentar dois valores distintos dependendo da escolha dos sinais (positivo ou

negativo) no cálculo de x_4 . No entanto, o uso do sinal negativo resulta em valores negativos para as populações. Assim, usamos sempre o sinal positivo para fazer esse cálculo.

Deixamos, então, que o sistema (2.11) evolua por 2000 passos de tempo, o suficiente para que ele atinja um comportamento estacionário; no entanto, consideramos somente os últimos 1000 passos de forma a desprezar o transiente inicial. Com isso, para cada valor de b_1 , obtemos gráficos semelhantes aos da Figura 3.2. Esses gráficos mostram a evolução da população de cada espécie ao longo do tempo e as projeções da dinâmica nos planos xy , xz e yz , cujas oscilações sugerem um comportamento caótico.

No entanto, iremos nos ater somente ao gráfico que representa a evolução temporal de z e considerar apenas os valores máximos que z assume (z_{max}). O diagrama de bifurcação é então construído ao plotarmos somente os valores máximos assumidos por z para cada valor de b_1 considerado.

Esse diagrama de bifurcação mostra que para alguns valores de b_1 (por exemplo, $b_1 = 2.4$) há um número pequeno de valores para z_{max} , o que representa um comportamento periódico de ciclo limite, enquanto para outros valores de b_1 (por exemplo, $b_1 = 3.2$) os valores assumidos por z_{max} formam aproximadamente um intervalo, o que mostra a existência de caos. Como estamos interessados em entender a dinâmica na região caótica escolhemos um valor de b_1 que leva a esse tipo de comportamento ($b_1 = 3.2$), o qual será usado no decorrer deste trabalho.

Na Figura 3.3 mostramos as dinâmicas do sistema (2.11) em torno do ponto (x_4, y_4, z_4) ao tomarmos $b_1 = 2.4$ e $b_1 = 3.2$, que correspondem, respectivamente, a um ciclo limite e a um atrator estranho. Esse atrator é idêntico ao obtido no modelo de Hastings e Powell, o que garante que o sistema de equações discretas (2.11) que construímos no

Capítulo 2 descreve o mesmo comportamento que o modelo contínuo original. Além disso, apresentamos a Figura 3.4 para que fique mais fácil visualizar a variação que ocorre na dinâmica conforme variamos b_1 em torno do valor adotado.² Podemos notar que a escolha de $b_1 = 2.8$ também seria razoável; no entanto, pequenas variações nesse valor tendem a destruir o atrator mais facilmente do que se considerarmos $b_1 = 3.2$.

Usando os valores dos parâmetros dados na Tabela 1 com $b_1 = 3.2$ para calcular os valores das populações das três espécies no ponto estacionário instável (x_4, y_4, z_4) , temos:

$$x_4 = 0.820135$$

$$y_4 = 0.124220$$

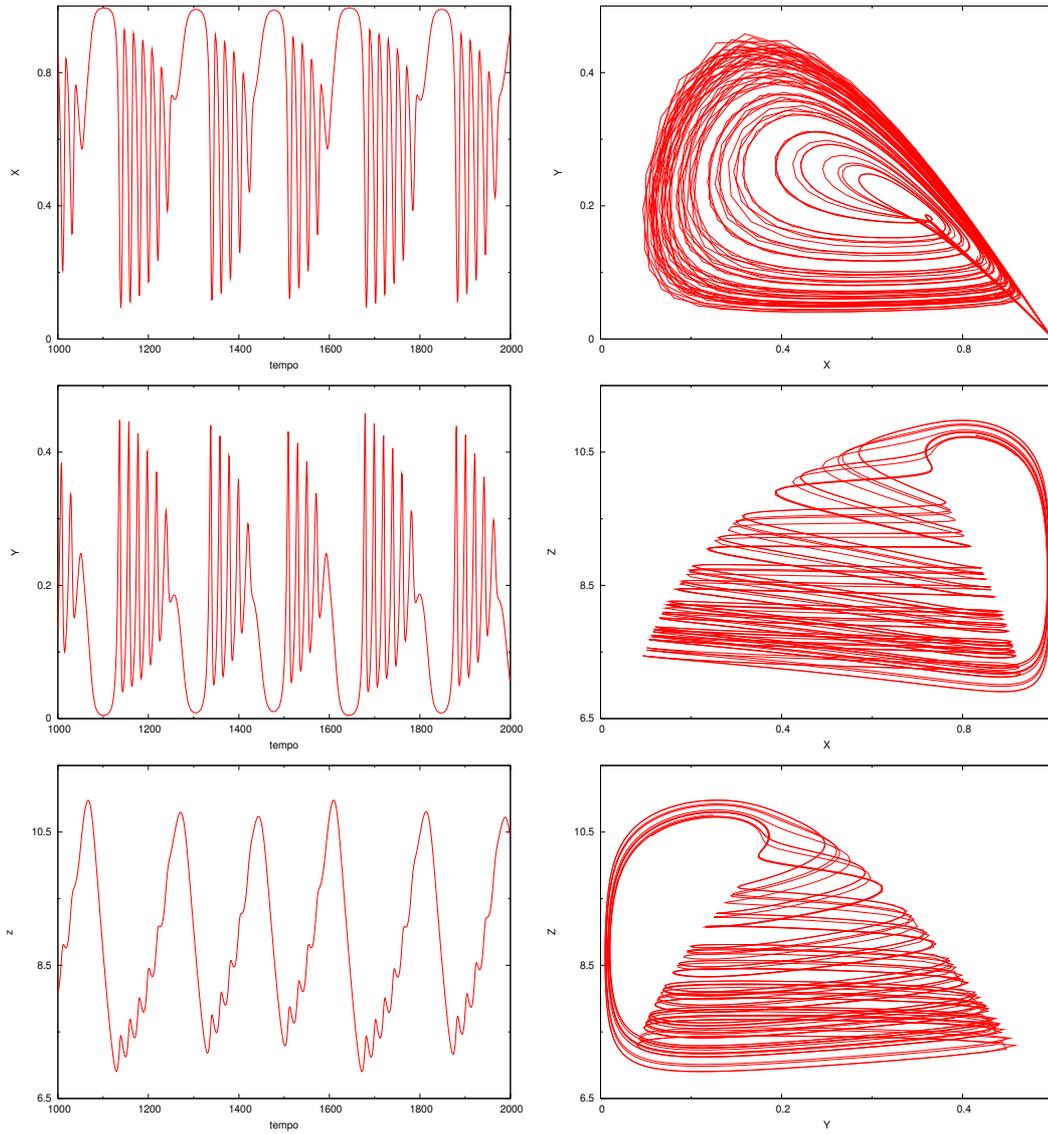
$$z_4 = 10.055820.$$

É interessante notar que para o ponto de equilíbrio acima o valor encontrado para o número de indivíduos da espécie z é bem maior que o das outras espécies.

Para finalizar a análise do caso homogêneo é importante saber quais condições iniciais podem ser consideradas para que o sistema realmente evolua para o atrator. Conforme a condição adotada, o sistema pode evoluir para situações não relevantes de populações negativas ou infinitas; tais condições iniciais devem, portanto, ser descartadas. Construímos então um diagrama que representa a bacia do atrator (Figura 3.5) que consiste em evoluir o sistema por 2000 passos de tempo para diferentes condições iniciais e considerar somente aquelas em que o atrator é obtido. Os parâmetros adotados são os mesmos apresentados

²É importante ressaltar que na referência [35] o valor escolhido para b_1 foi 3.0. No entanto, como o sistema que estamos estudando é uma aproximação discreta do sistema original diferencial é completamente compreensível que o valor dos parâmetros seja um pouco diferente.

na Tabela 1 com $b_1 = 3.2$. Vemos nesses diagramas que o valor inicial escolhido para x não interfere na obtenção do atrator e que o valor de y apresenta uma pequena restrição: deve ser menor do que aproximadamente 0.6. No entanto, o valor inicial de z é fundamental para determinar a dinâmica do sistema: seu valor deve estar aproximadamente entre 6.0 e 12.0. Ou seja, devemos escolher um valor para z inicial que esteja próximo do seu valor de equilíbrio, já calculado acima.



A

B

Figura 3.2: (A) Gráficos de x vs. tempo, y vs. tempo e z vs. tempo e (B) gráficos de x vs. y , x vs. z e y vs. z com $b_1 = 3.2$.

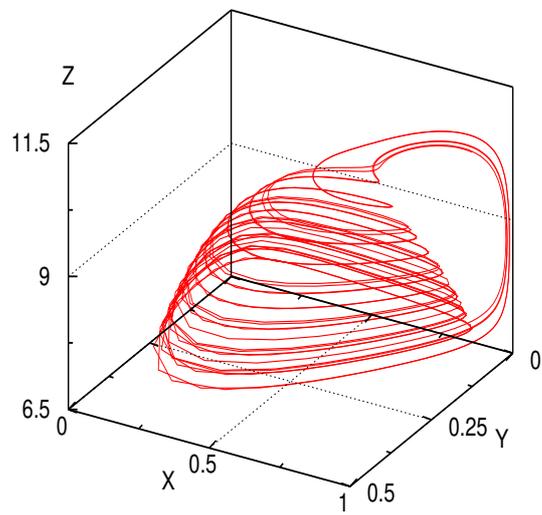
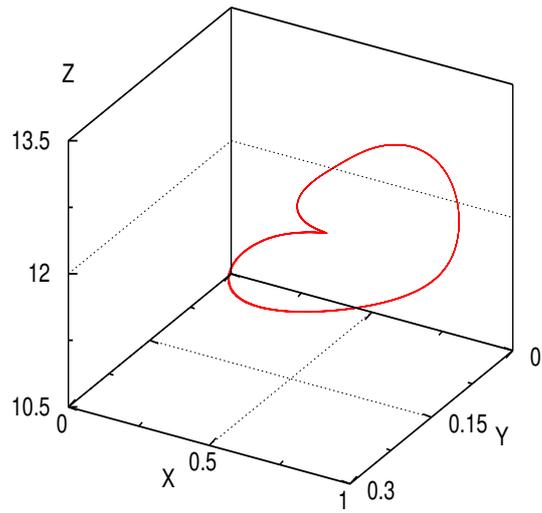


Figura 3.3: Gráficos de fases tridimensionais que representam as dinâmicas de um ciclo limite ($b_1 = 2.4$) e de um atrator estranho ($b_1 = 3.2$) para o sistema homogêneo.

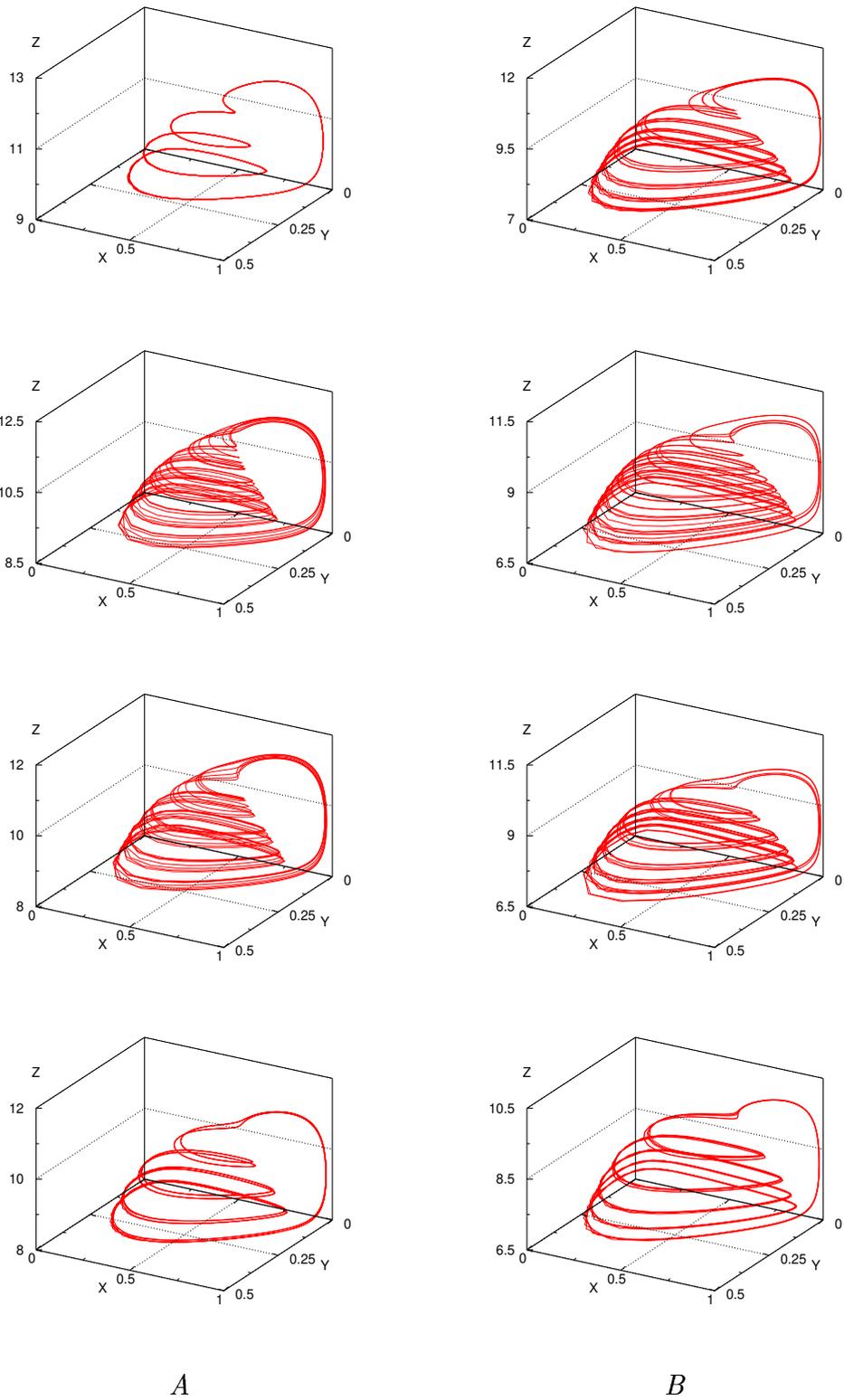


Figura 3.4: Gráficos de fases tridimensionais que representam as dinâmicas caóticas do sistema homogêneo com b_1 valendo (A) 2.7, 2.8, 2.9, 3.0, (B) 3.1, 3.2, 3.3 e 3.4.

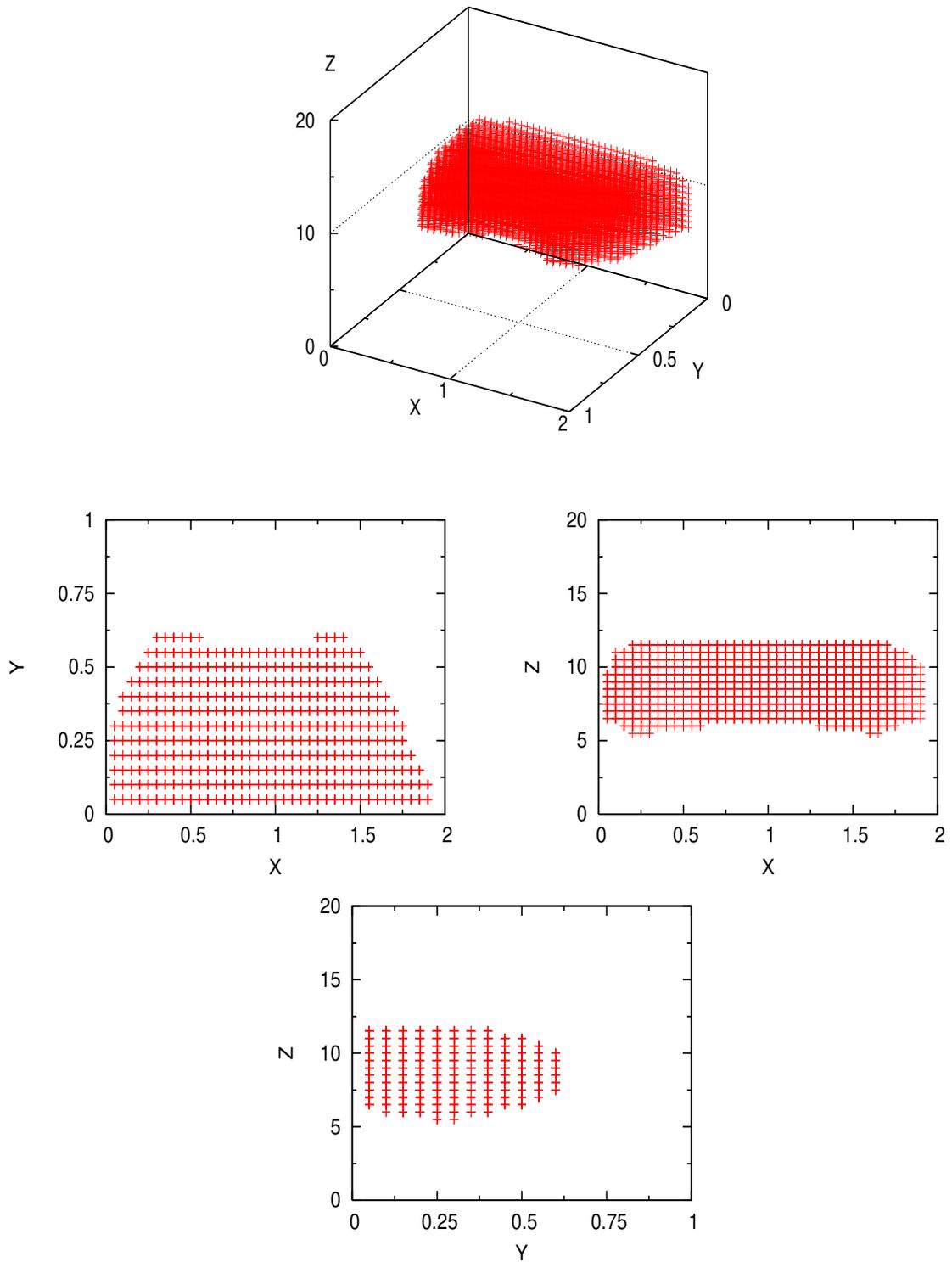


Figura 3.5: Um diagrama da bacia do atrator e suas projeções nos planos xy , xz e yz .

Capítulo 4

Resultados e Análise do Modelo

Espacial

Neste capítulo nos dedicamos à principal parte do trabalho. Parte desses resultados está presente em [41] e [42]. Através do sistema não homogêneo (2.14) estudamos a influência das interações espaciais de curto alcance sobre a dinâmica do atrator do modelo homogêneo. Para isso, realizamos diversas simulações variando os raios de interação R_y e R_z presentes nas equações (2.14) e verificamos uma quebra de simetria que resulta na formação de estruturas espaciais heterogêneas.

Os valores dos parâmetros usados nas simulações são os mesmo apresentados na Tabela 1 com $b_1 = 3.2$. Todas as simulações foram realizadas com 25000 passos de tempo e apresentam um *grid* espacial de 64×64 pontos, ou seja, um total de $2^{12} = 4096$ sítios, com condições periódicas de contorno. A condição inicial para todas as simulações é uma distribuição uniforme das três populações sobre todos os sítios da rede. Para cada sítio, o valor usado para essa condição corresponde ao valor do ponto de equilíbrio (x_4, y_4, z_4)

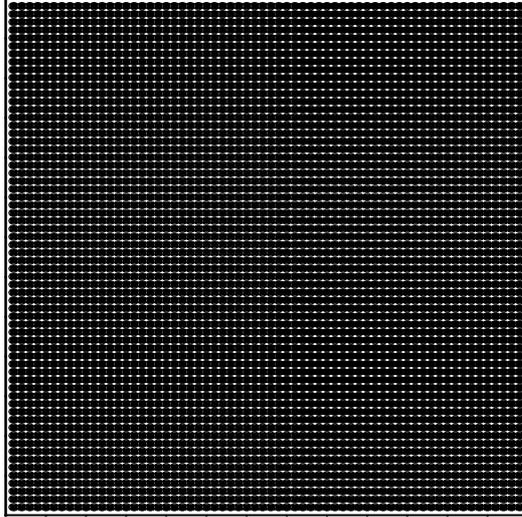


Figura 4.1: Representação espacial das populações das espécies x , y e z usada como condição inicial para todas as simulações realizadas.

(calculado no Capítulo 3) mais uma pequena perturbação randômica que corresponde a 5 % desse valor. A representação espacial das populações das espécies x , y e z usada como condição inicial para todas as simulações realizadas é apresentada na Figura 4.1. Com o intuito de mostrar as três populações ao mesmo tempo, plotamos em cada sítio espacial um símbolo diferente para cada uma das espécies. O tamanho de cada um desses símbolos é proporcional à fração da população da espécie considerada pela população total naquele ponto. Nas representações espaciais, as espécies x , y e z são caracterizadas, respectivamente, por um pequeno quadrado, uma estrela e um círculo preenchido por uma cor mais clara.

Com o objetivo de descrever a influência dos valores dos raios R_y e R_z sobre a dinâmica espacial do sistema (2.14), evoluímos essas equações para diferentes valores desses raios, ou mais especificamente, para R_y e R_z valendo 1.0, 2.0, 3.0, 4.0 e 5.0. Ou seja, fazendo todas

as combinações possíveis desses valores, realizamos um total de 25 simulações e, no decorrer do trabalho, nos referimos a cada uma delas como (R_y, R_z) . É importante ressaltar que escolhemos esses valores por serem eles sempre bem menores do que o tamanho da região espacial considerada. Dessa forma, podemos tratar o espaço como sendo infinito.

Através dessas simulações, podemos, pelo menos qualitativamente, determinar como a variação nos valores de R_y ou R_z altera a distribuição espacial das populações das três espécies, como pode ser visto na Figura 4.2. Nessa figura, temos o raio R_y variando na horizontal e o raio R_z na vertical, sendo que esses valores crescem da esquerda para a direita e de baixo para cima, respectivamente. Cada uma dessas simulações foi obtida ao iterarmos o sistema (2.14) a partir da condição inicial descrita acima até ele atingir o equilíbrio (ou, pelo menos, o equilíbrio dinâmico).

Notamos claramente que, para qualquer combinação de valores de R_y e R_z , ou seja, para qualquer simulação (R_y, R_z) , sempre ocorre a formação de *clusters* ou, em termos de ecologia, mini-ecossistemas. Esses *clusters* são formados basicamente por indivíduos da espécie z que se concentram ao redor de um único sítio de população y . Assim, parece que uma pequena população da espécie y é suficiente para garantir a sobrevivência de um número enorme de indivíduos da espécie z numa determinada região do espaço. Já a espécie x aparece espalhada por todo o espaço, o que é coerente, já que ela deve estar presente em sítios próximos a y , mas também pode sobreviver sozinha. No entanto, essa espécie não apresenta a formação de *clusters* quando isolada já que, de acordo com a hipótese proposta ao construirmos o sistema (2.14), esses indivíduos competem apenas localmente com ele mesmos.

Se mantivermos um valor de R_y fixo (dentre aqueles usados nas simulações acima),

vemos que, conforme o valor de R_z aumenta, o tamanho dos *clusters* também aumenta. De fato, se considerarmos um indivíduo da espécie z que esteja fora do *cluster* formado, ele não conseguirá ter acesso aos indivíduos da espécie y localizados no centro do *cluster* e, conseqüentemente, morrerá. Assim, é o raio de interação da espécie z que determina o tamanho dos *clusters* formados em cada situação.

Já se mantivermos um valor de R_z fixo e analisarmos como a variação de R_y altera a estrutura espacial, iremos notar que o aumento no valor de R_y parece conduzir a uma diminuição na quantidade de *clusters* e, assim, a um maior espaçamento entre estes. Ou seja, quanto menor o raio de interação R_y , maior a necessidade da população da espécie y de se distribuir no espaço de forma a garantir alimento suficiente para todos os indivíduos.

É importante ressaltar que, caso usássemos uma condição inicial diferente para qualquer uma das simulações apresentadas, a distribuição espacial das populações também apresentaria a formação de padrões. O tamanho e a quantidade de *clusters* seriam os mesmos; no entanto, a localização destes seria diferente. Ou seja, os resultados que obtemos dependem da flutuação inicial aleatória, mas são sempre qualitativamente iguais.

Ainda, o tempo típico para rodar cada uma das simulações apresentadas na Figura 4.2 varia de acordo com o valor do par (R_y, R_z) escolhido. Por exemplo, para a simulação $(1, 1)$, para cada ponto da rede, o número de pontos que devem ter seus valores somados ao calcularmos cada uma das médias é 5, enquanto que para a simulação $(5, 5)$ esse número aumenta para 61. Ou seja, a quantidade de cálculo a ser realizada aumenta incrivelmente conforme aumentamos os valores dos raios, o que é equivalente a dizer que as simulações com (R_y, R_z) maiores são mais demoradas. As simulações $(1, 1)$ e $(5, 5)$ foram realizadas, aproximadamente, em 10 e 180 horas, respectivamente, o que ilustra o que acabamos de

explicar.

Para visualizarmos como ocorre a formação dos padrões espaciais, apresentamos a Figura 4.3 como exemplo. Essa figura corresponde à representação espacial da simulação com $(R_y, R_z) = (3, 3)$ para diversos instantes de tempo; inclusive a representação espacial do passo 5000 dessa simulação é mostrada de forma bem ampliada para que os sítios ocupados pela espécie y possam ser identificados mais facilmente. Vemos que os grupos espaciais, depois de formados, se mantêm fixos no espaço; no entanto, se olharmos para um *cluster* específico, veremos que a sua população local oscila como uma função do tempo. O que nos interessa daqui em diante é saber como essas oscilações, presentes nas soluções de cada ponto da rede, influenciam o comportamento médio das populações no espaço.

Para isso, para cada simulação realizada, calculamos a população média de cada espécie, ou seja, $\bar{x} = \frac{\sum_k x_k}{N^2}$, $\bar{y} = \frac{\sum_k y_k}{N^2}$ e $\bar{z} = \frac{\sum_k z_k}{N^2}$, para cada passo de iteração e, dessa forma, obtemos a evolução temporal da população média de cada uma das espécies. Esses resultados são apresentadas nas Figuras de 4.4 a 4.9 para cada simulação (R_y, R_z) , sendo que as três primeiras figuras consideram a evolução ao longo dos 25000 passos de tempo em que as simulações foram realizadas e os demais descartam o transiente e se atêm somente aos últimos 10000 passos.

Independente de olharmos para os gráficos que descrevem a evolução de x , y ou z , notamos que o 'espaço de fases' (R_y, R_z) é claramente dividido ao longo de $R_y = R_z$ em dois regimes diferentes. Se tivermos $R_y < R_z$ uma situação simples de equilíbrio é atingida, ou seja, a dinâmica média tende a um ponto de equilíbrio estável; no entanto, se $R_y \geq R_z$ as populações oscilam no tempo, o que sugere uma dinâmica média caótica. Dessa forma, optamos por descrever a variação que ocorre na dinâmica do sistema (2.14)

conforme nos afastamos paralelamente da diagonal em que $R_y = R_z$.

Para as situações onde $R_y < R_z$, ao escolhermos qualquer uma dessas diagonais notamos que o valor estacionário das populações diminui conforme diminuimos R_y e R_z .

Ao considerarmos os casos onde $R_y \geq R_z$, as populações também oscilam em torno de valores menores conforme diminuimos R_y e R_z ao longo de uma dessas diagonais. Ainda, se $R_y = R_z$ a evolução temporal das espécies apresenta um comportamento estacionário cujo período aumenta conforme os valores dos raios aumenta. De certa forma isso ainda se observa se $R_y = R_z + 1$; no entanto, para as demais situações o sistema parece descrever um comportamento completamente aleatório. Além disso, tais situações apresentam uma diminuição na frequência das oscilações conforme nos afastamos paralelamente da diagonal em que $R_y = R_z$.

Com o auxílio desses gráficos, finalmente determinamos a dinâmica de \bar{x} , \bar{y} e \bar{z} para os casos onde ocorrem oscilações. Na Figuras 4.10 apresentamos as dinâmicas obtidas para todas as simulações (R_y, R_z) , sendo que aquelas onde $R_y < R_z$ tratam-se somente de um ponto. Nas Figuras 4.11 e 4.12 repetimos, respectivamente, as dinâmicas obtidas quando $R_y = R_z$ e quando $R_y > R_z$, com os valores dos raios considerados anotados acima de cada uma delas. Ainda, na Figura 4.12 apresentamos separadamente as situações onde $R_y = R_z + 1$ das demais.

A primeira coisa que vemos é que nenhuma das dinâmicas obtidas se assemelha à dinâmica do atrator caótico do modelo homogêneo, o que nos leva a dizer que esse atrator não é robusto frente às distribuições espaciais. A partir da Figura 4.11 vemos que a dinâmica média dos casos onde $R_y = R_z$ (semelhante a uma rosca) é aproximadamente um ciclo limite: os valores das populações oscilam em torno de um ciclo limite, mas com

uma certa flutuação, gerando uma espécie de ciclo limite perturbado. Além disso, a região ocupada pela dinâmica se torna mais densa conforme aumentamos o valor dos raios de interação. Já se nos afastamos da diagonal em que $R_y = R_z$ essa dinâmica começa a ser destruída, dando origem a uma espécie de atrator, mas muito diferente daquele produzido pela dinâmica homogênea, como pode ser visto na Figura 4.12.

Realizamos também uma simulação com $b_1 = 2.4$, ou seja, consideramos o caso onde o sistema homogêneo descreve um ciclo limite, e escolhemos os valores para os raios de interação $R_y = R_z = 3.0$. Os resultados dessa simulação são apresentados na Figura 4.13. Através deles vemos que o comportamento apresentado pelas três espécies é semelhante àquele ao tomarmos $b_1 = 3.2$. Assim, vemos que a dinâmica descrita pelo sistema espacial independe do valor de b_1 adotado; basta que o ponto de equilíbrio do sistema homogêneo seja instável para que a inclusão do espaço leve à formação de padrões sempre com a mesma dinâmica.

Finalmente, finalizamos nossa análise do modelo espacial realizando uma simulação com o número de sítios $N = 20$ e os valores dos raios $R_y = R_z = 10$. Como as espécies y e z interagem praticamente em todo espaço, esperamos com isso verificar se a aproximação de campo médio é válida para situações onde os raios de interação são grandes quando comparados com o tamanho da rede. A representação espacial das populações é apresentada na Figura 4.14 e a evolução temporal média destas bem como a dinâmica que descrevem na Figura 4.15. A representação espacial nesse caso possibilita uma melhor visualização de cada sítio pelo fato da rede (20×20) ser bem menor do que a considerada no restante do trabalho (64×64).

Vemos claramente que ocorre a formação de um grande *cluster* no espaço que gradual-

mente se quebra em um pequeno número de sítios ocupados por z . Novamente o atrator é destruído resultando num ciclo limite periódico. Com isso, mostramos que o sistema que estudamos não pode ser reduzido ao sistema homogêneo quando tratamos de situações limites como estas com raios de interação bem grandes. Ou seja, a existência do espaço altera totalmente a dinâmica do sistema homogêneo original.

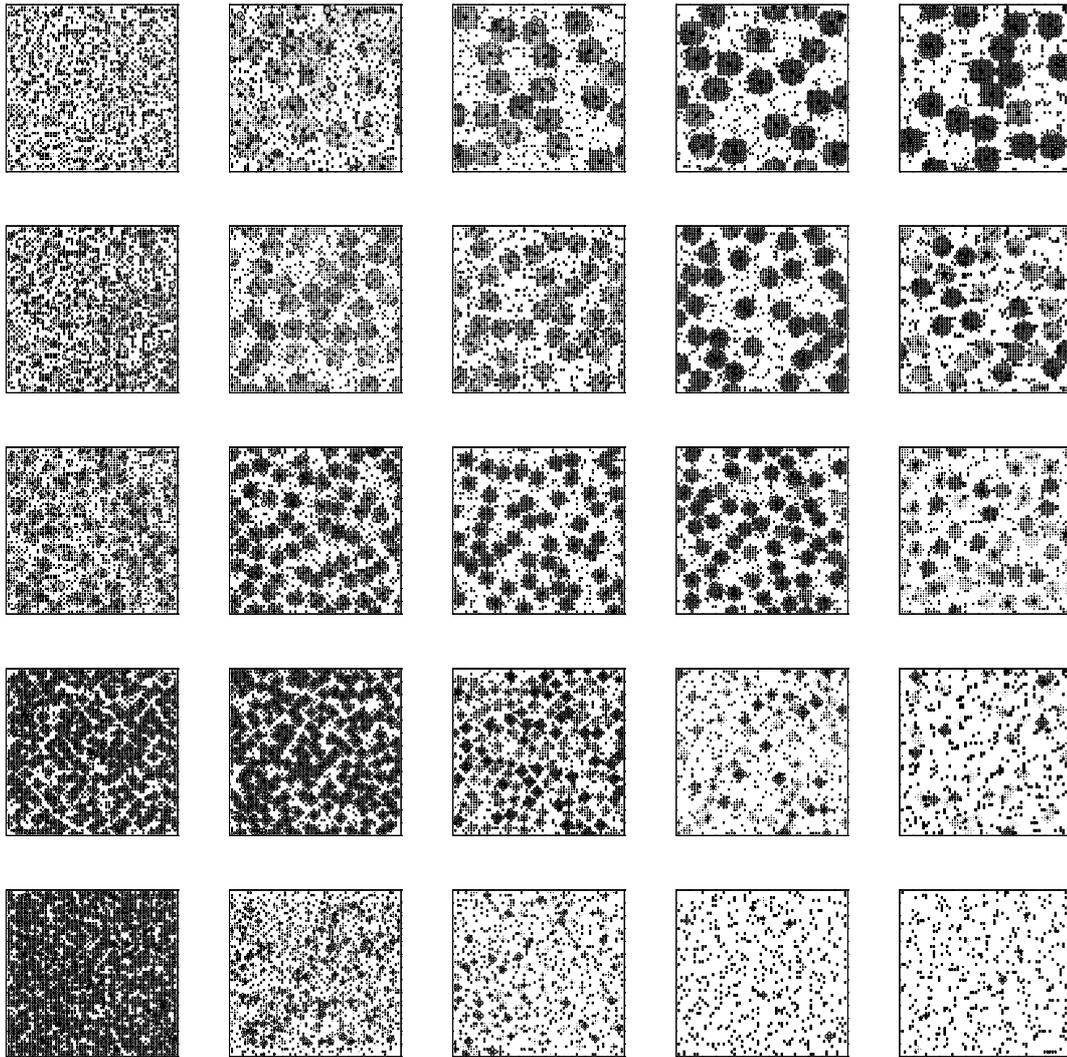


Figura 4.2: Representação espacial das populações das espécies x , y e z após 25000 passos de tempo, com R_y na horizontal e R_z na vertical. Os valores considerados para ambos são 1.0, 2.0, 3.0, 4.0 e 5.0

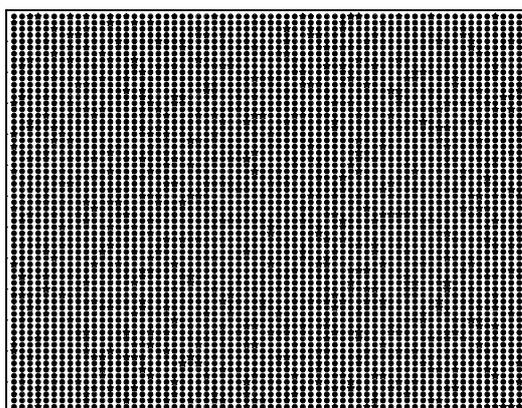
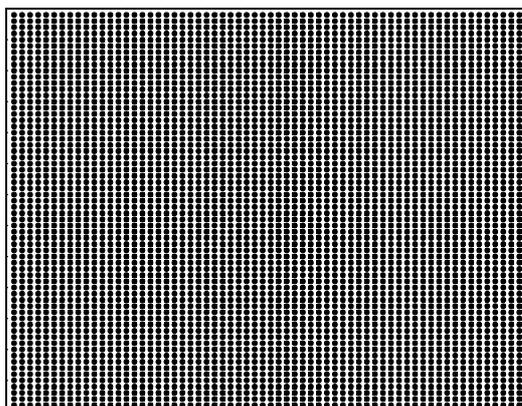
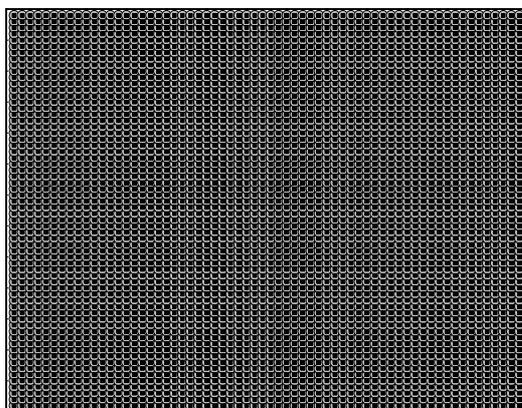


Figura 4.3: Representação espacial das populações das espécies x , y e z com $R_y = R_z = 3.0$ em 2, 4 e 8 passos de tempo.

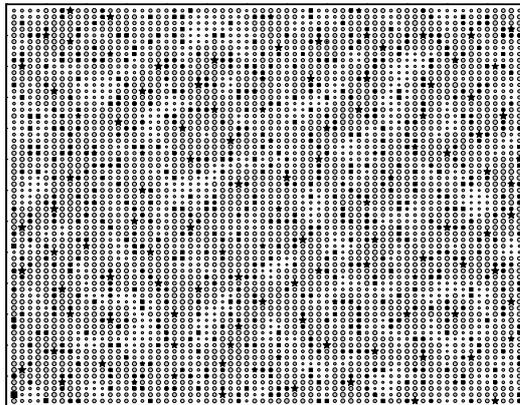
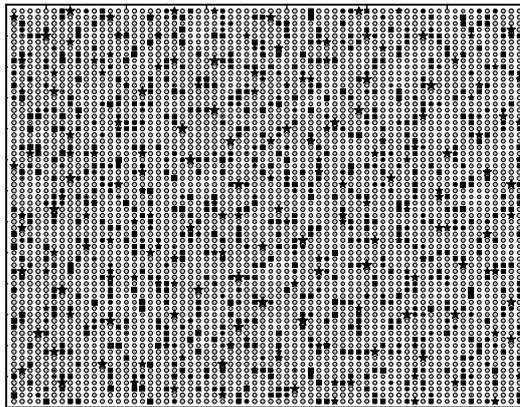
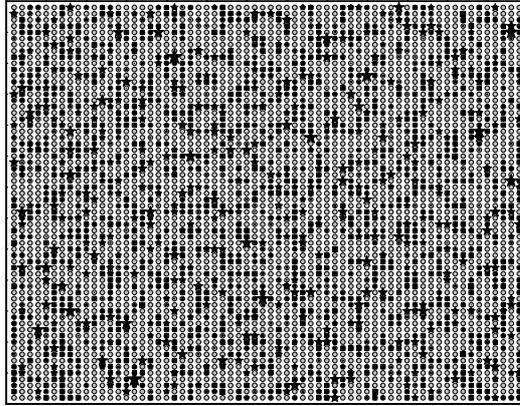


Figura 4.3: Continuação: 16, 32 e 64 passos de tempo.

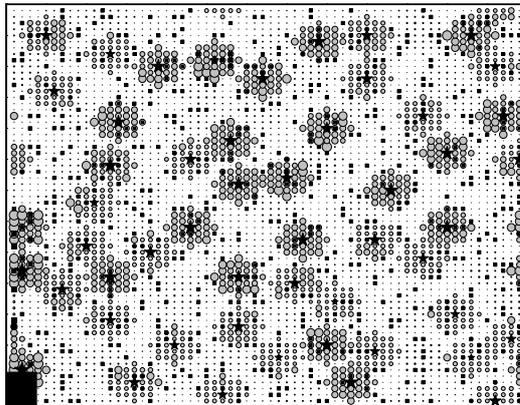
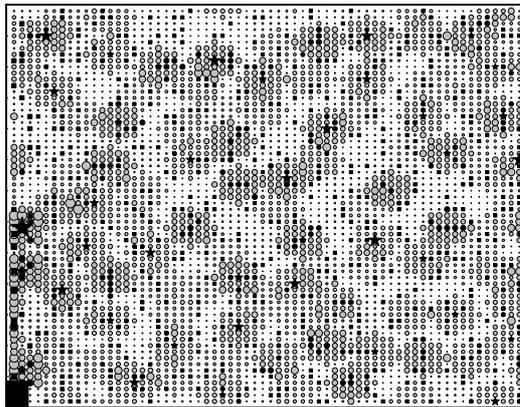
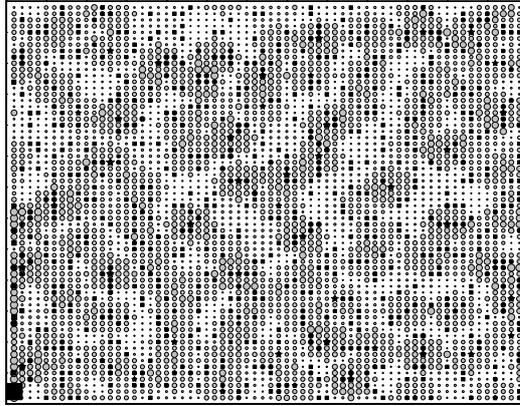


Figura 4.3: Continuação: 128, 256 e 500 passos de tempo.

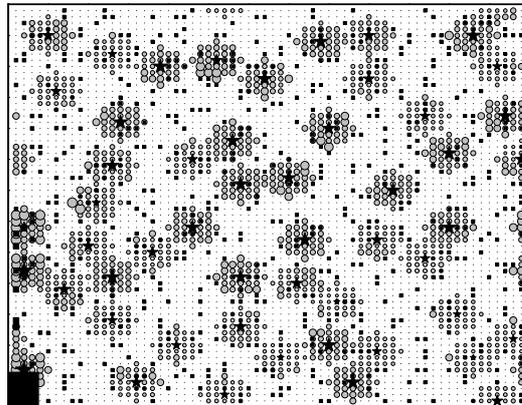
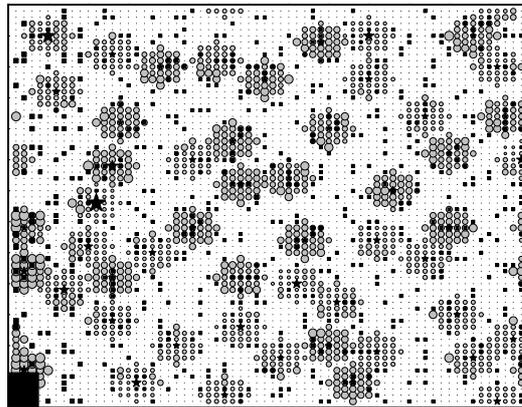
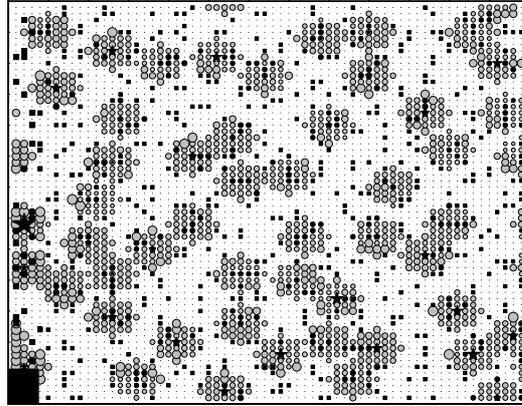


Figura 4.3: Continuação: 1000, 1500 e 2000 passos de tempo.

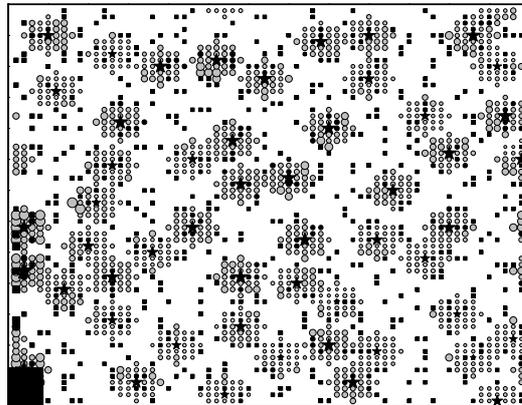
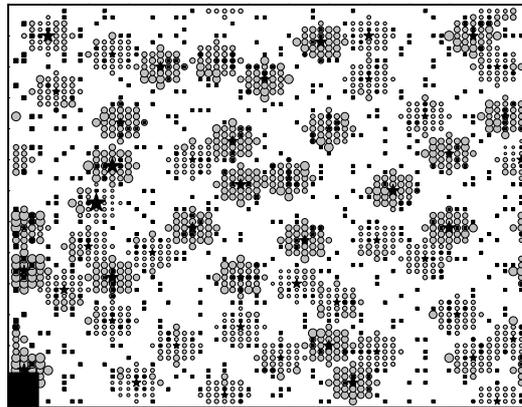
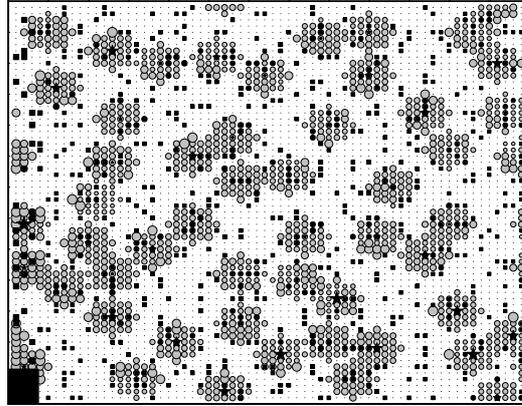


Figura 4.3: Continuação: 2500, 3000 e 3500 passos de tempo.

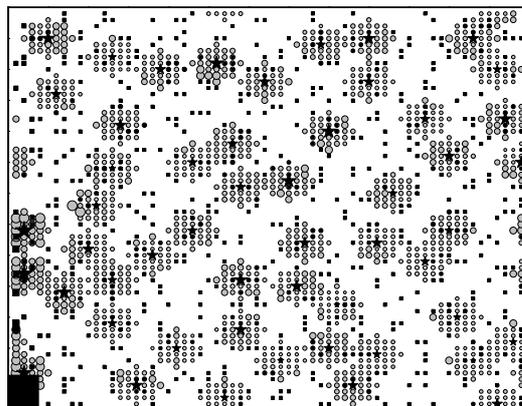
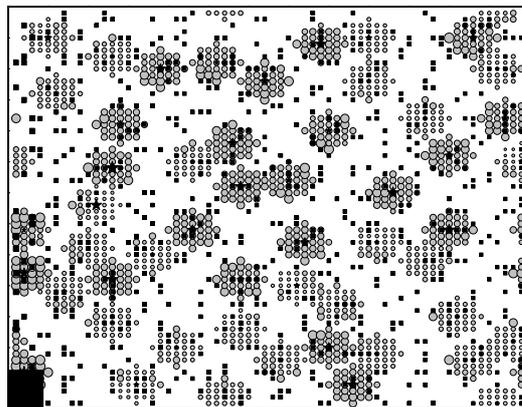
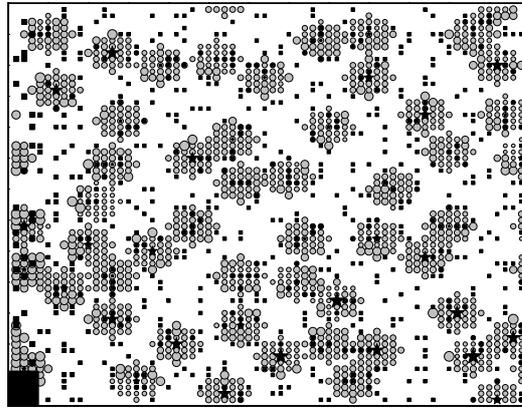


Figura 4.3: Continuação: 4000, 4500 e 5000 passos de tempo.

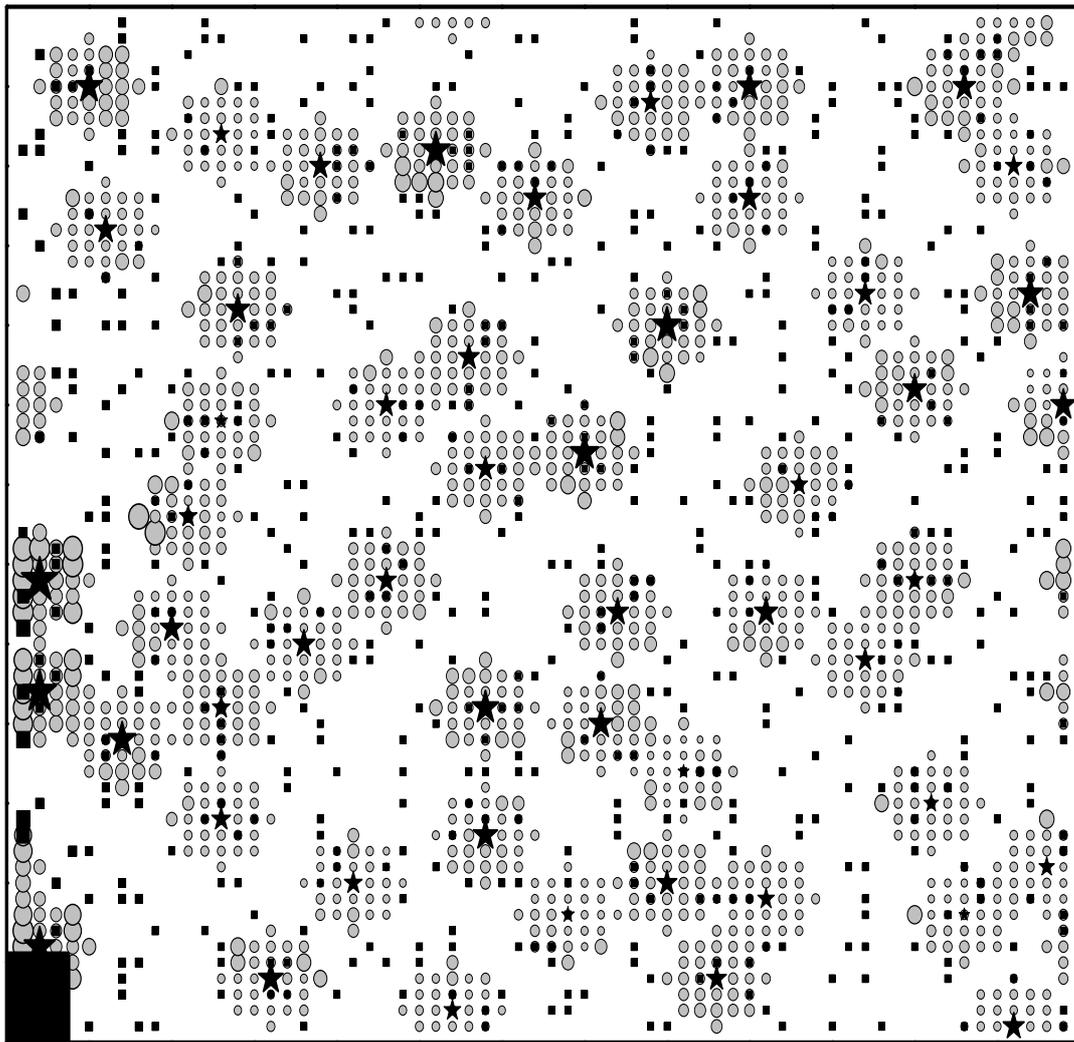


Figura 4.3: Continuação: 5000 passos de tempo ampliado.

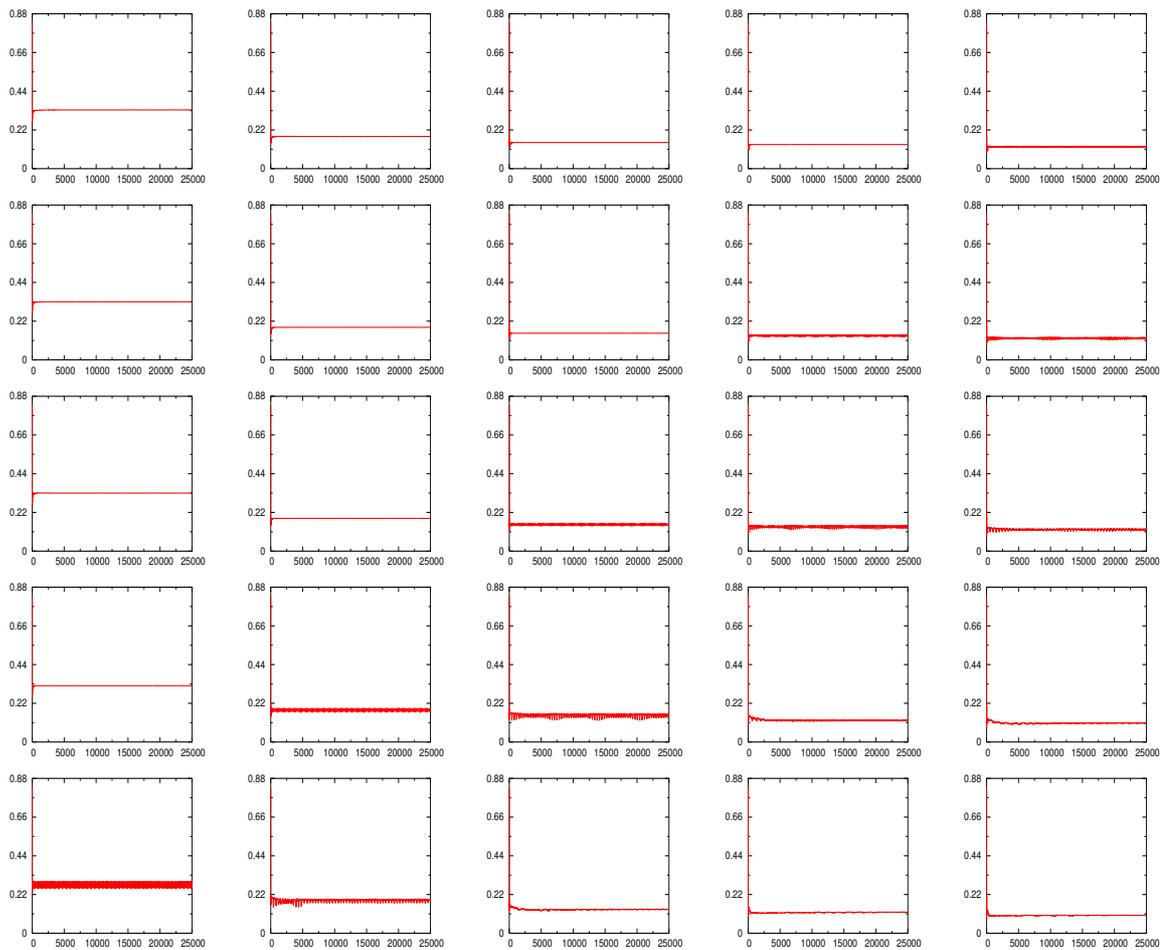


Figura 4.4: Evolução temporal da população média da espécie x após 25000 passos de tempo relativa às representações espaciais da Figura 4.2.

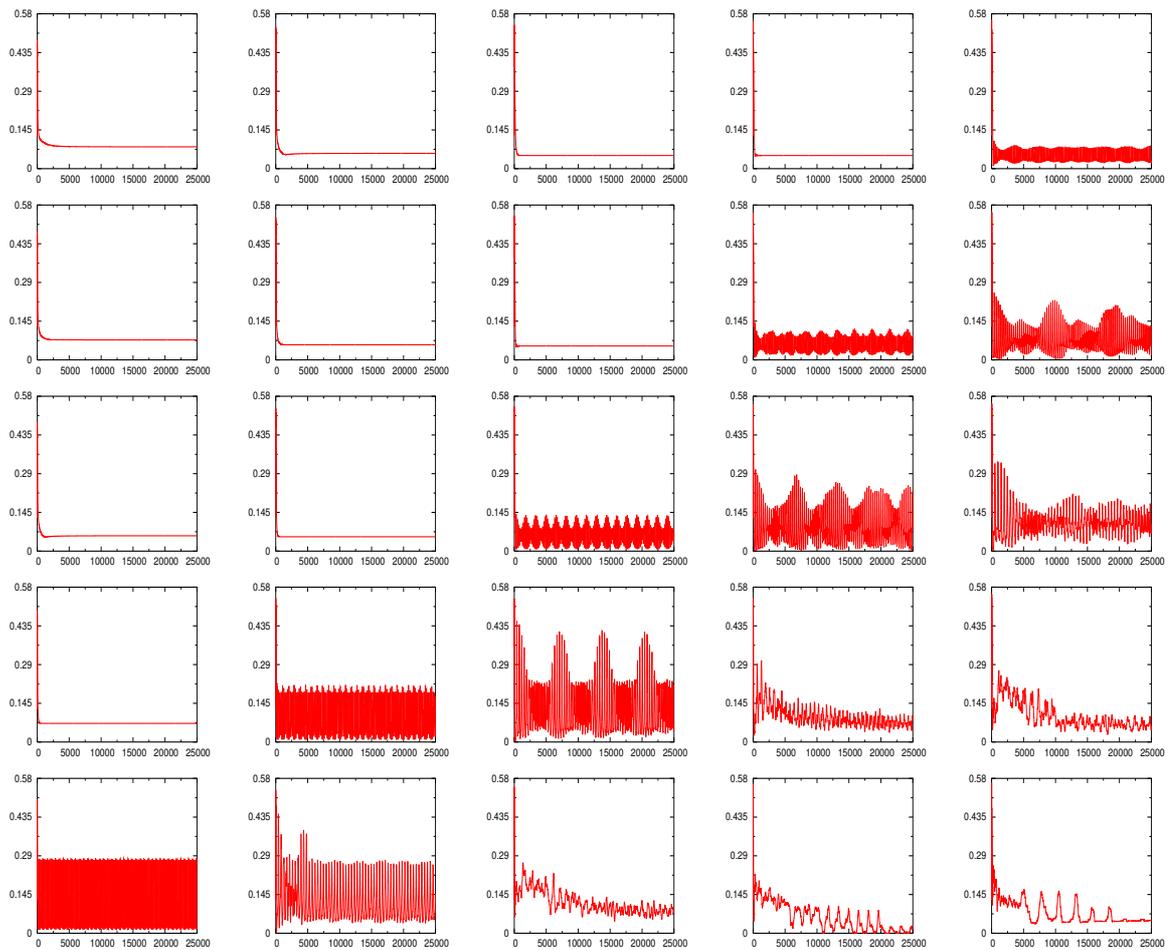


Figura 4.5: Evolução temporal da população média da espécie y após 25000 passos de tempo relativa às representações espaciais da Figura 4.2.

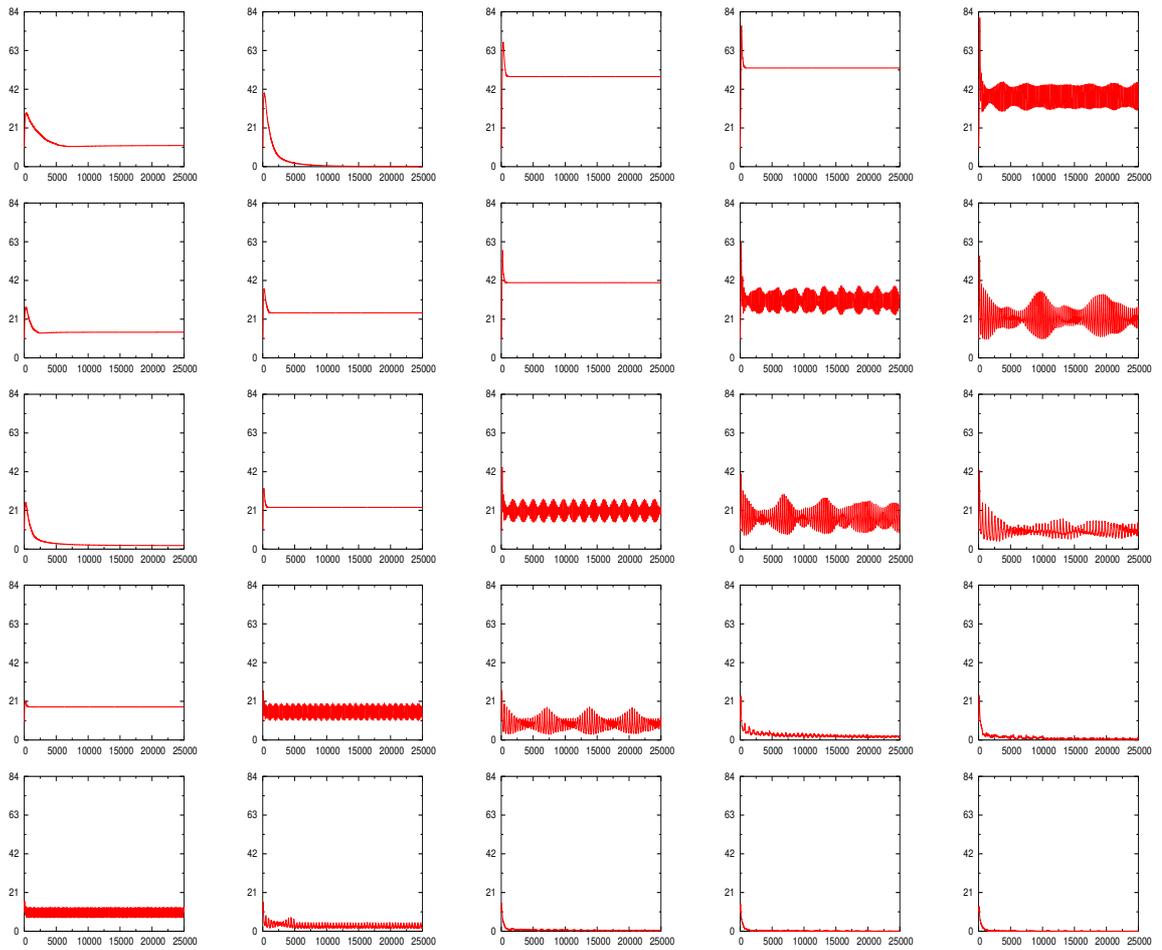


Figura 4.6: Evolução temporal da população média da espécie z após 25000 passos de tempo relativa às representações espaciais da Figura 4.2.

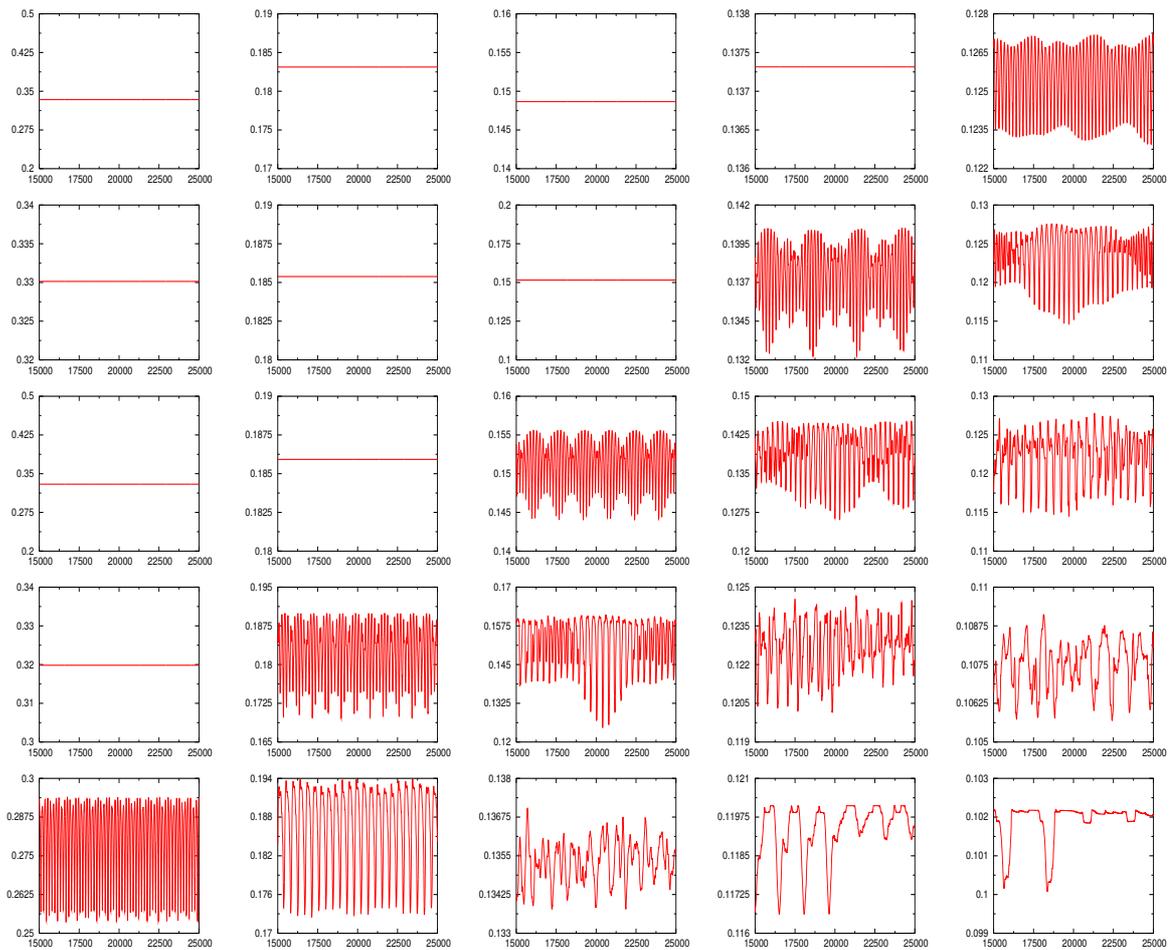


Figura 4.7: Evolução temporal da população média da espécie x entre 15000 e 25000 passos de tempo relativa às representações espaciais da Figura 4.2a.

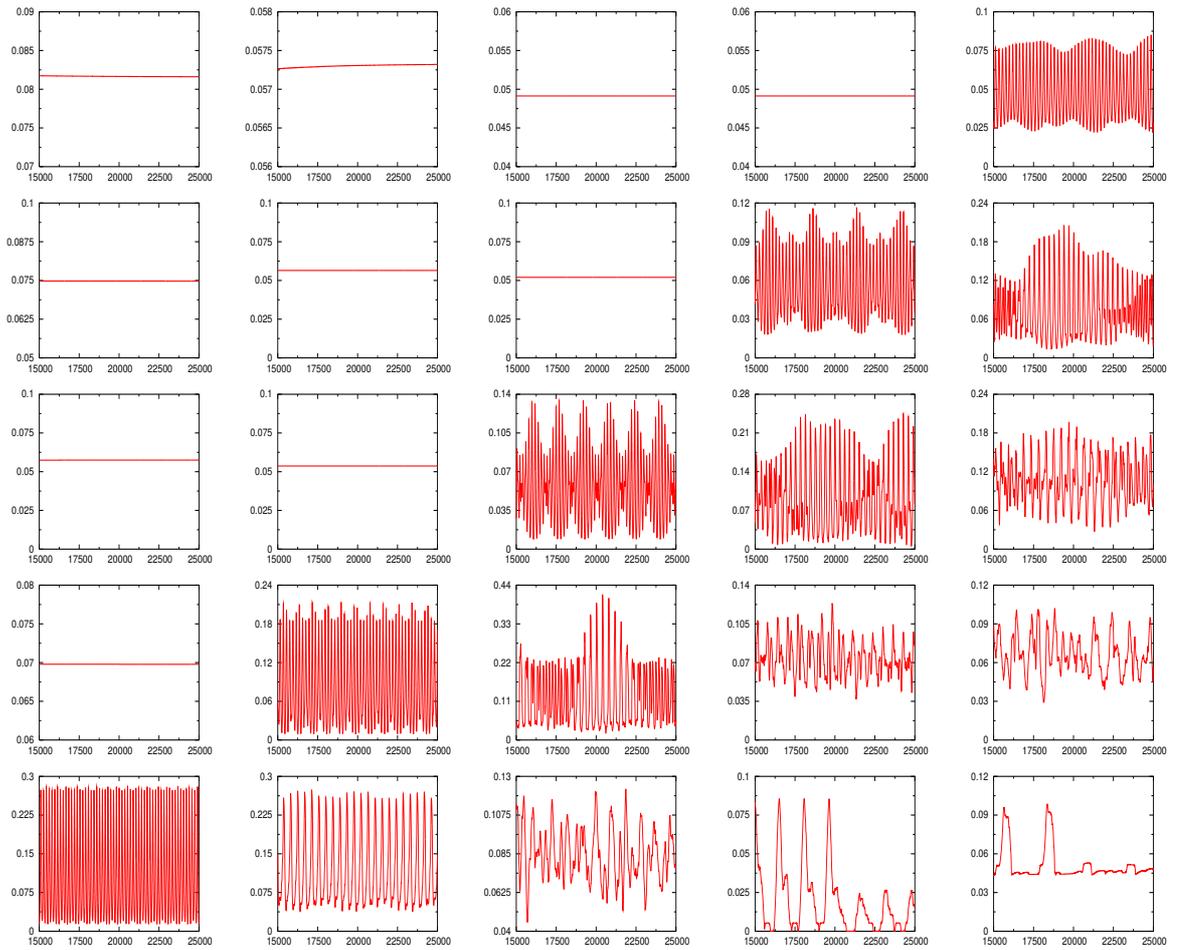


Figura 4.8: Evolução temporal da população média da espécie y entre 15000 e 25000 passos de tempo relativa às representações espaciais da Figura 4.2.

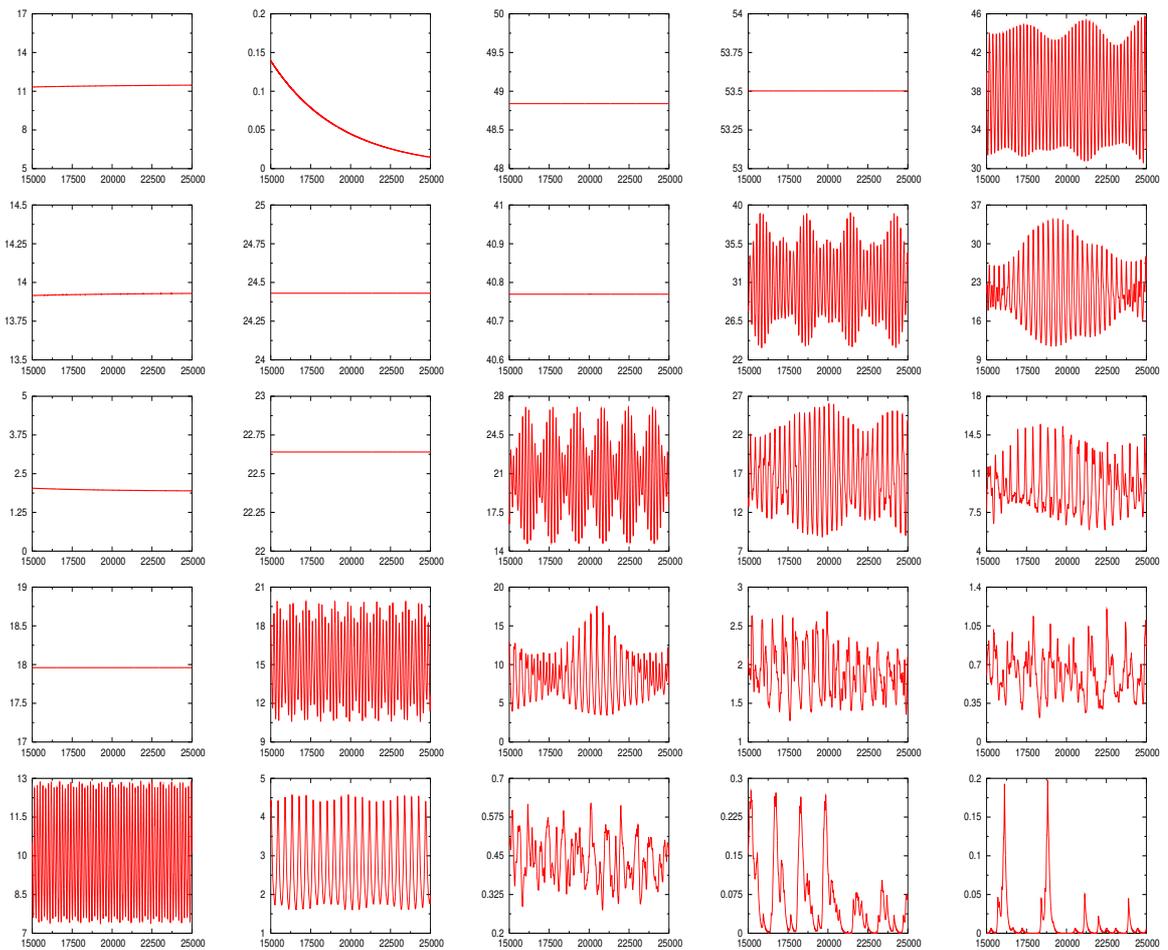


Figura 4.9: Evolução temporal da população média da espécie z entre 15000 e 25000 passos de tempo relativa às representações espaciais da Figura 4.2.

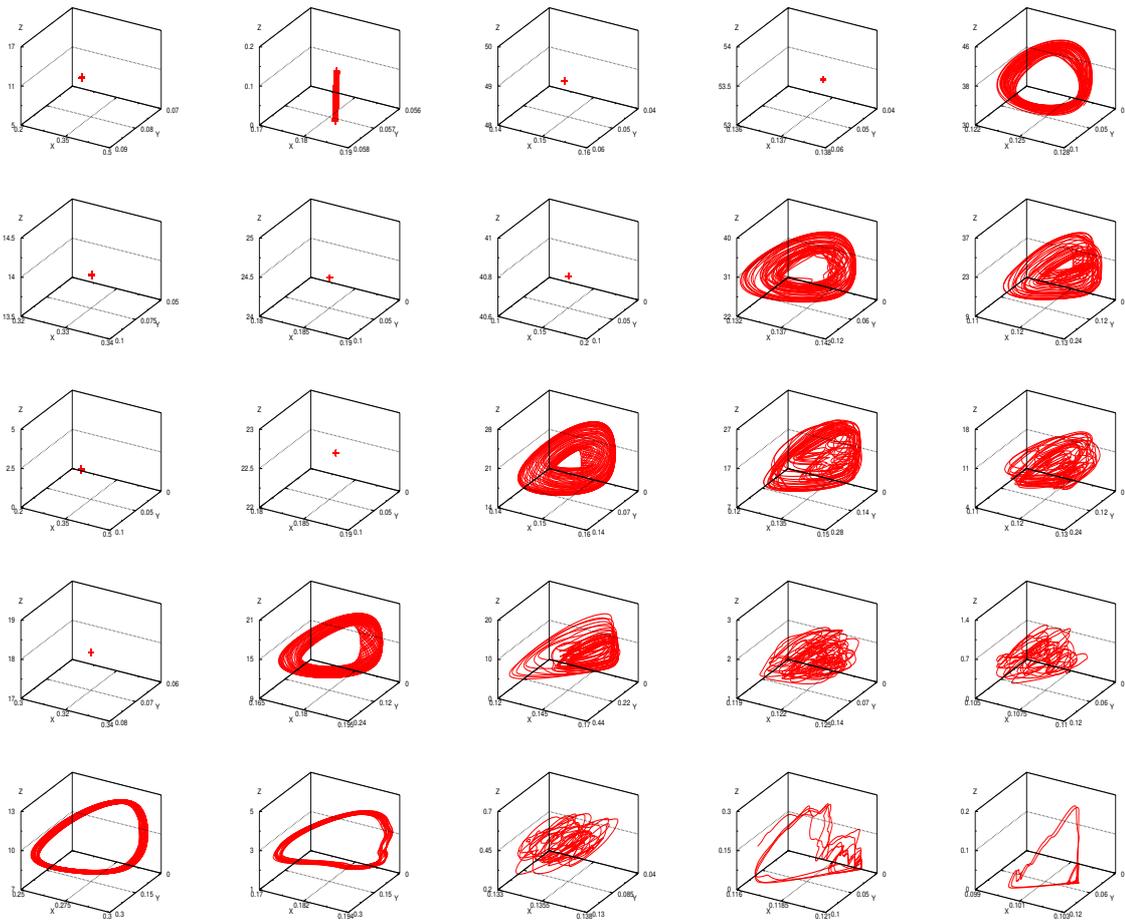


Figura 4.10: Dinâmicas do sistema entre 15000 e 25000 passos de tempo relativas às representações espaciais da Figura 4.2.

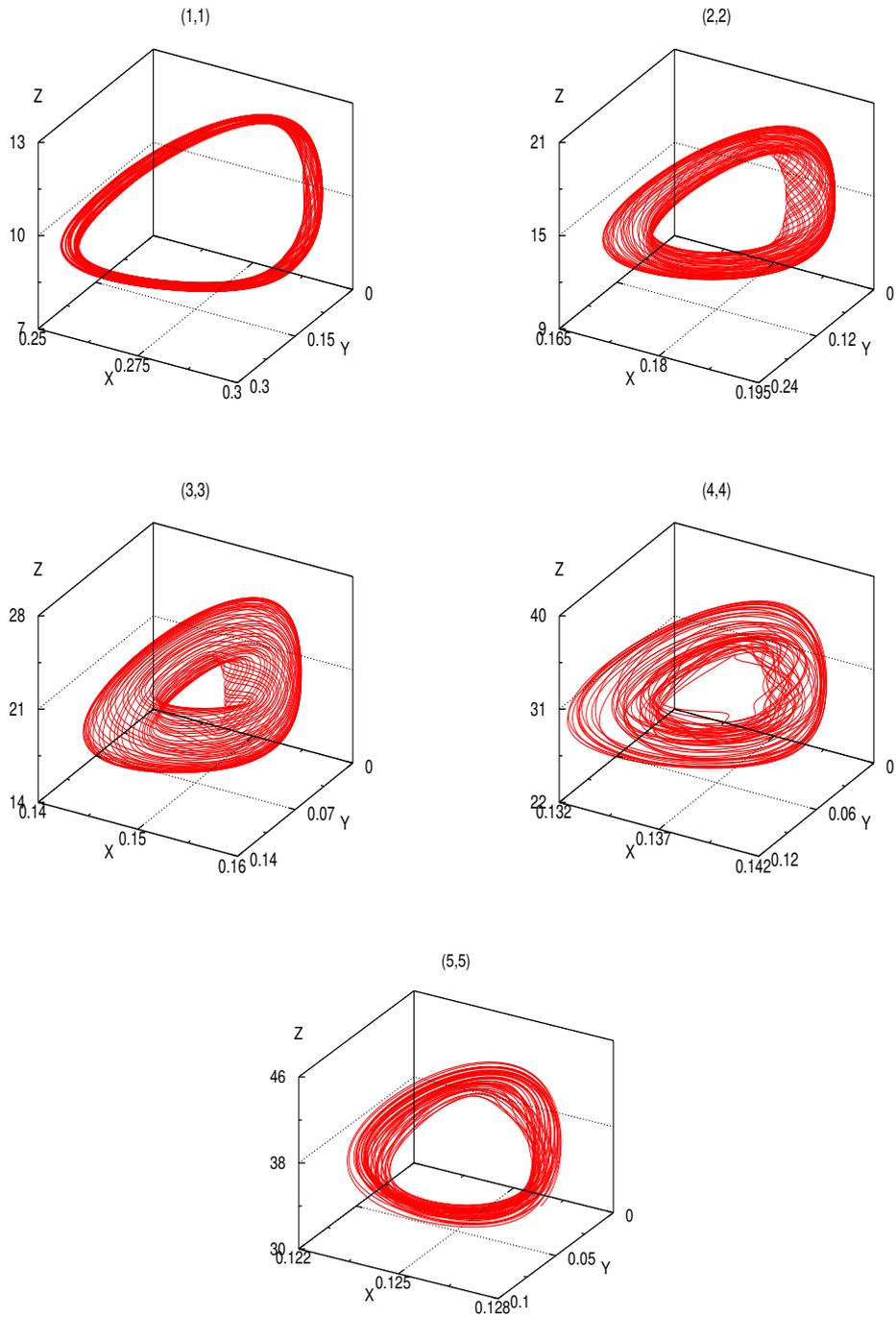


Figura 4.11: Dinâmicas do sistema com $R_y = R_z$ entre 15000 e 25000 passos de tempo relativas às representações espaciais da Figura 4.2. Os valores dos raios são explicitados em cada figura.

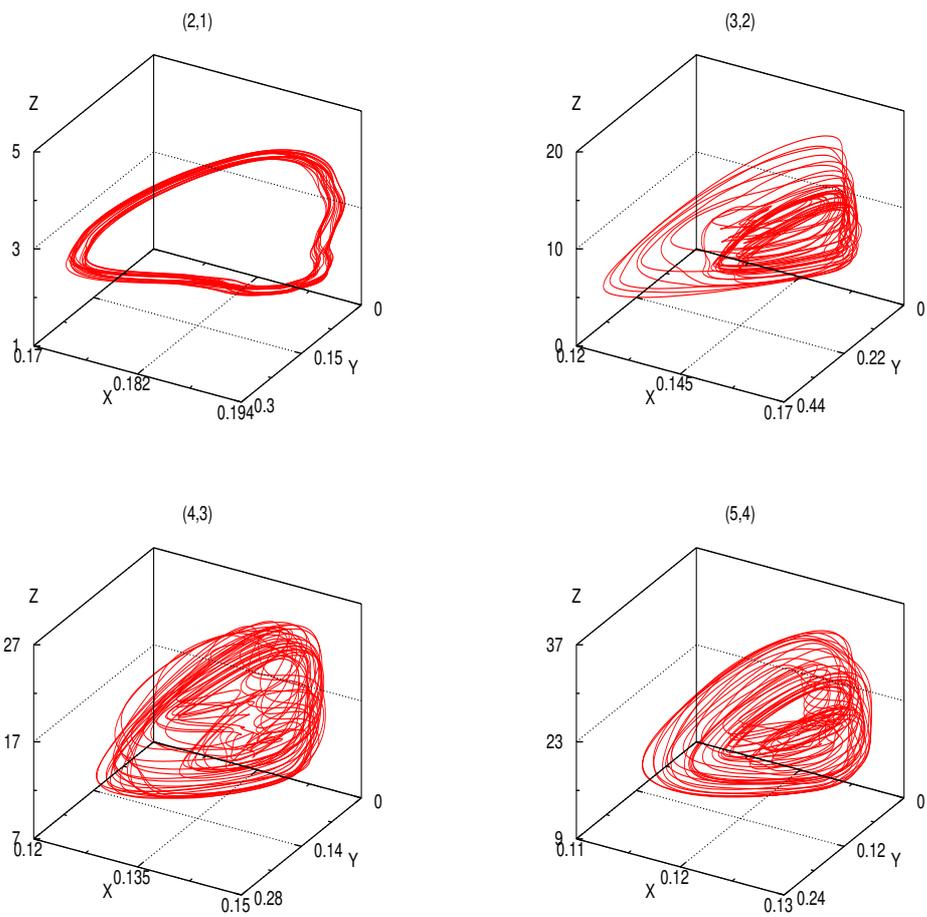


Figura 4.12: Dinâmicas do sistema com $R_y > R_z$ entre 15000 e 25000 passos de tempo relativas às representações espaciais da Figura 4.2. Os valores dos raios são explicitados em cada figura.

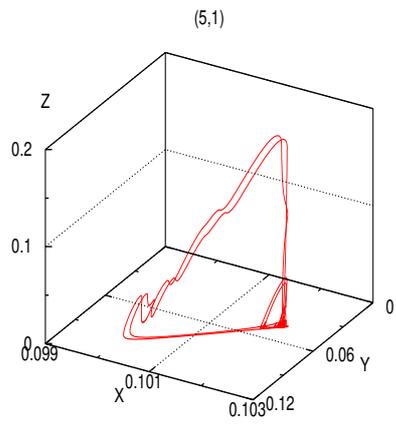
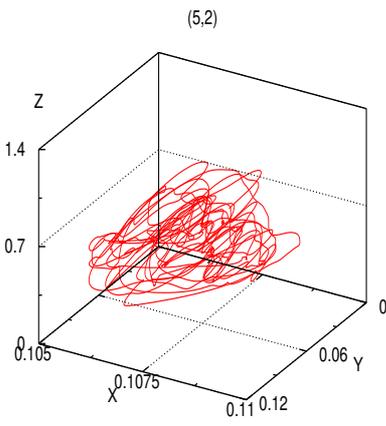
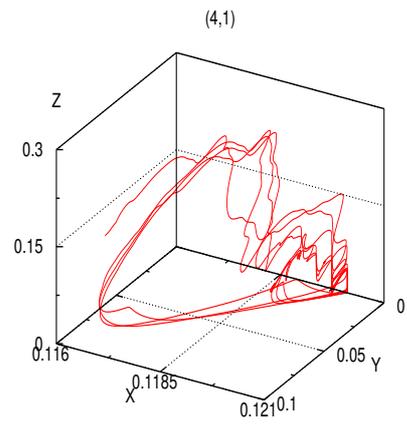
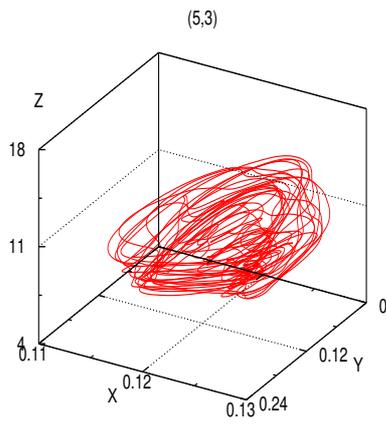
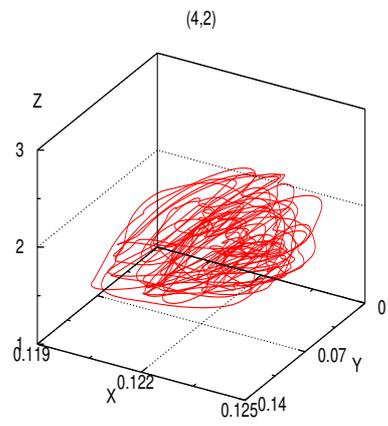
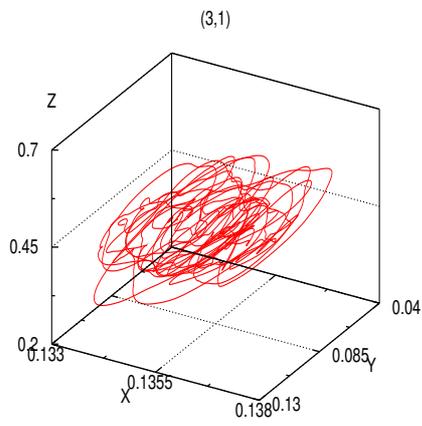


Figura 4.12: Continuação.

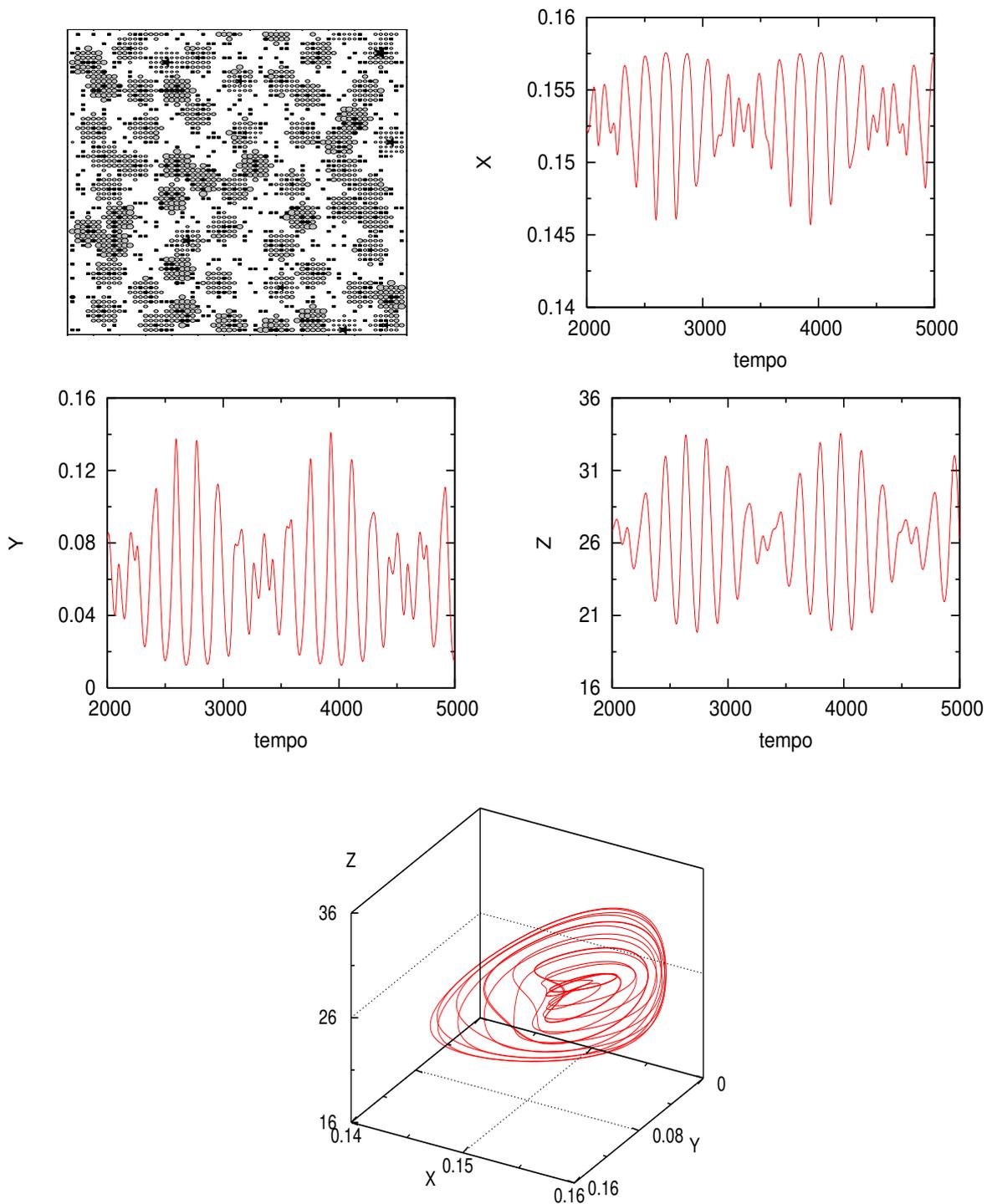


Figura 4.13: Representação espacial, evolução temporal média das populações das espécies x , y e z e dinâmica do sistema com $b_1 = 2.4$ e $R_y = R_z = 3.0$.

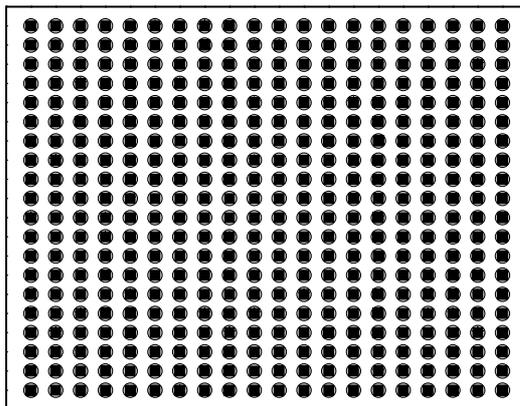
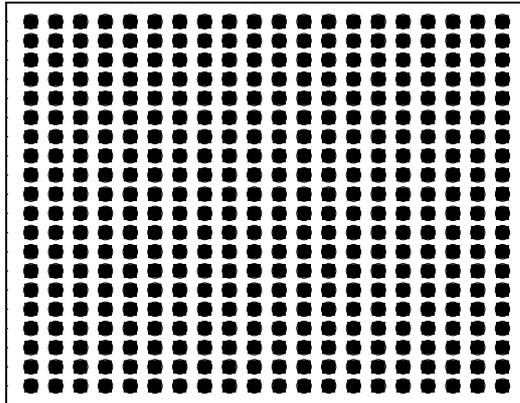
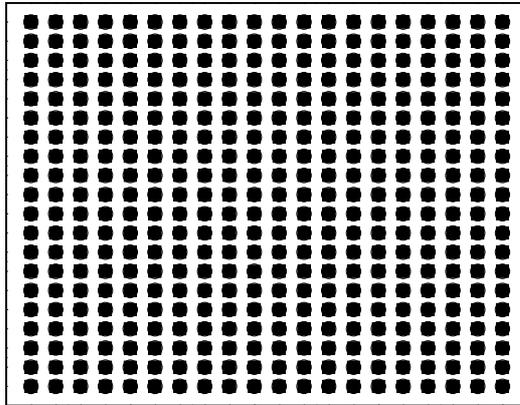


Figura 4.14: Representação espacial das populações das espécies x , y e z com o número de sítios $N = 20$ e $R_y = R_z = 10$ em 2, 4 e 8 passos de tempo.

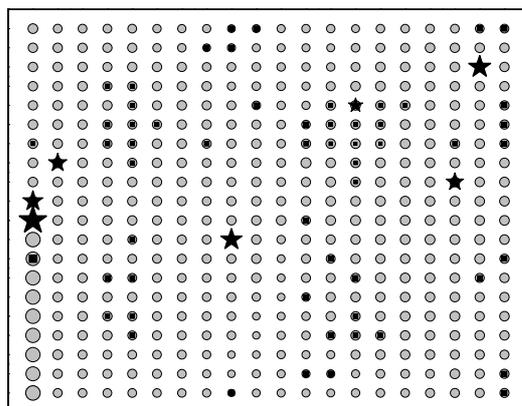
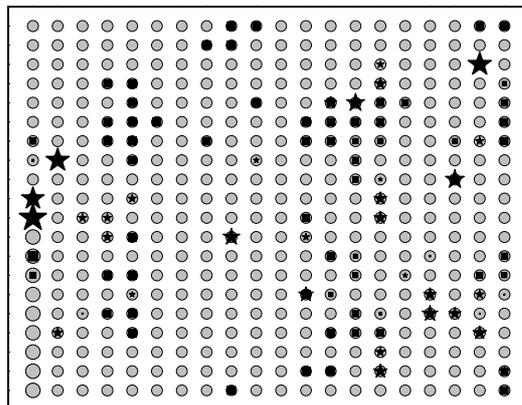
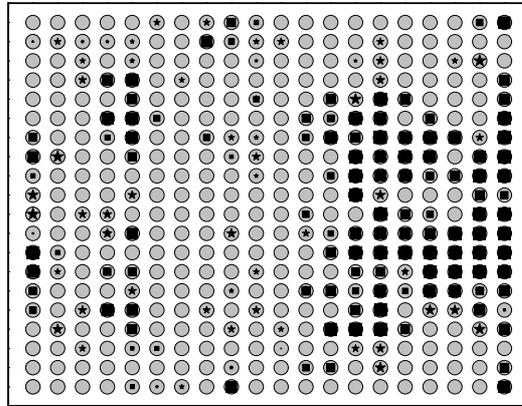


Figura 4.14: Continuação: 16, 32 e 64 passos de tempo.

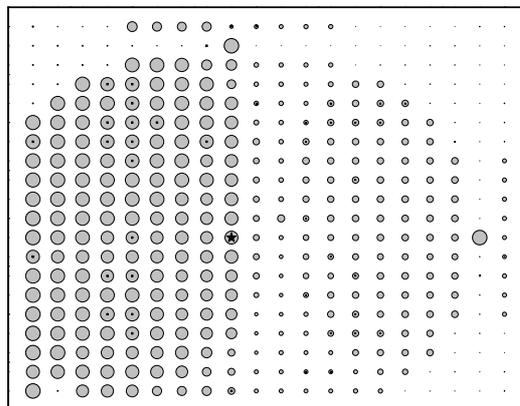
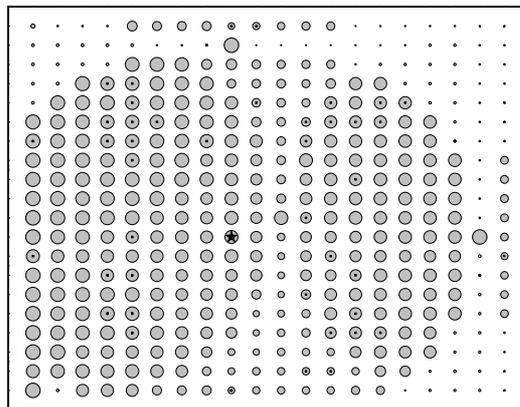
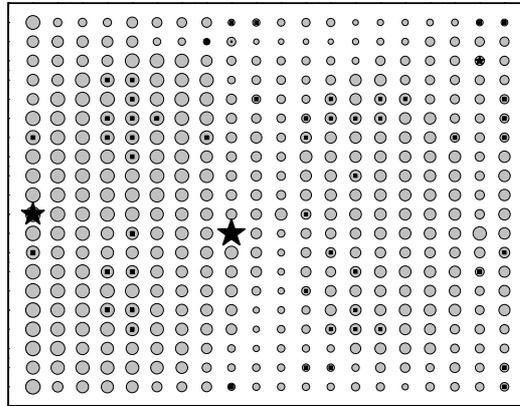


Figura 4.14: Continuação: 128, 256 e 500 passos de tempo.

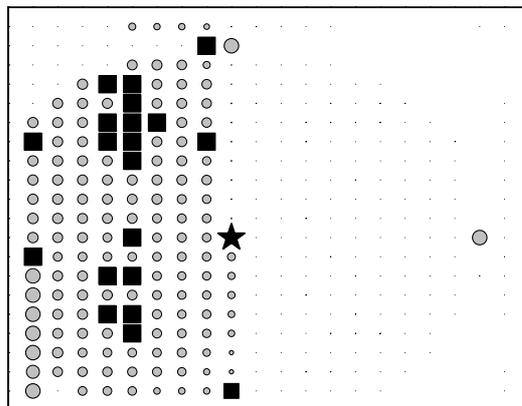
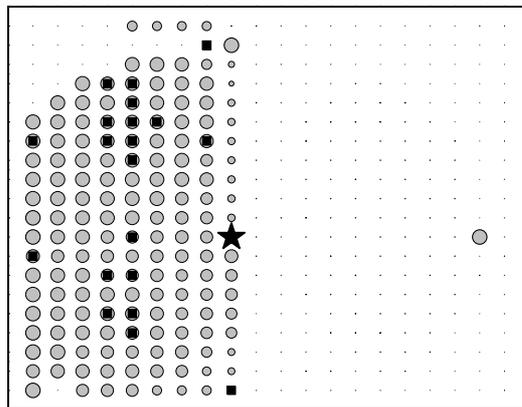
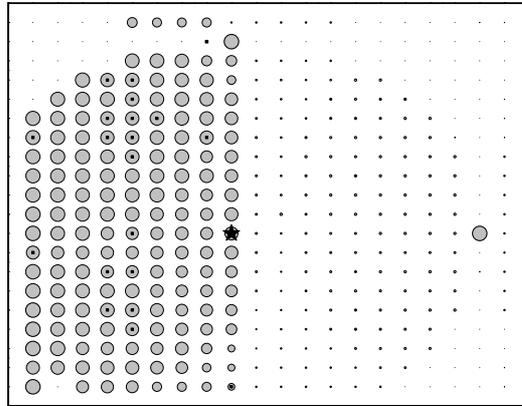


Figura 4.14: Continuação: 1000, 2000 e 3000 passos de tempo.

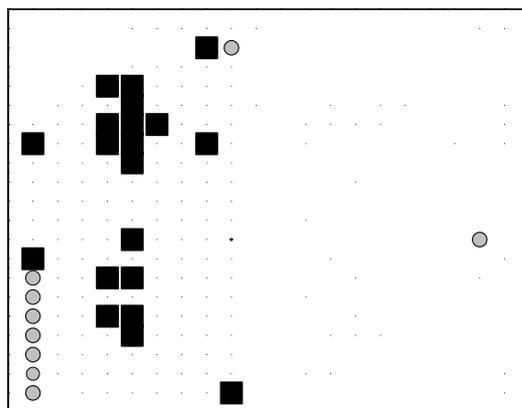
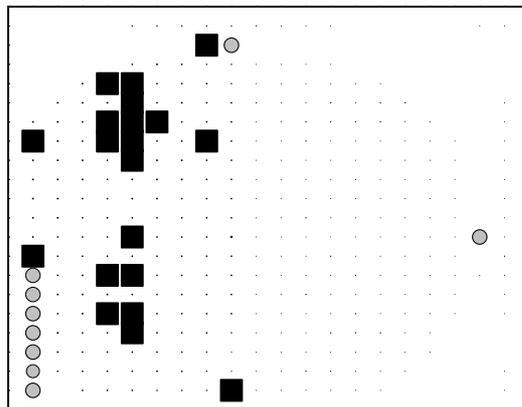
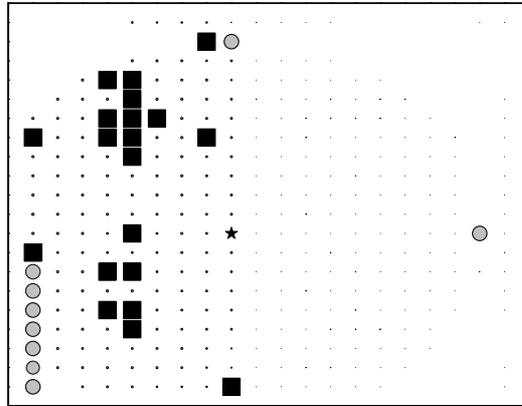


Figura 4.14: Continuação: 4000, 5000 e 10000 passos de tempo.

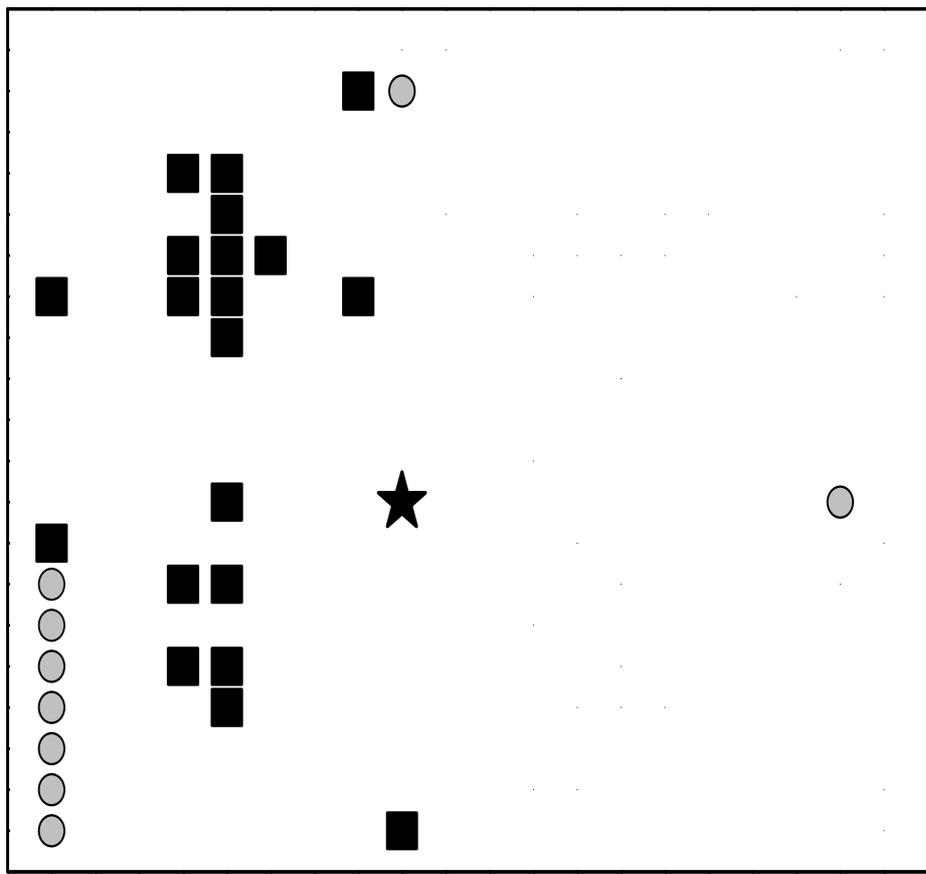


Figura 4.14: Continuação: 15000 passos de tempo.

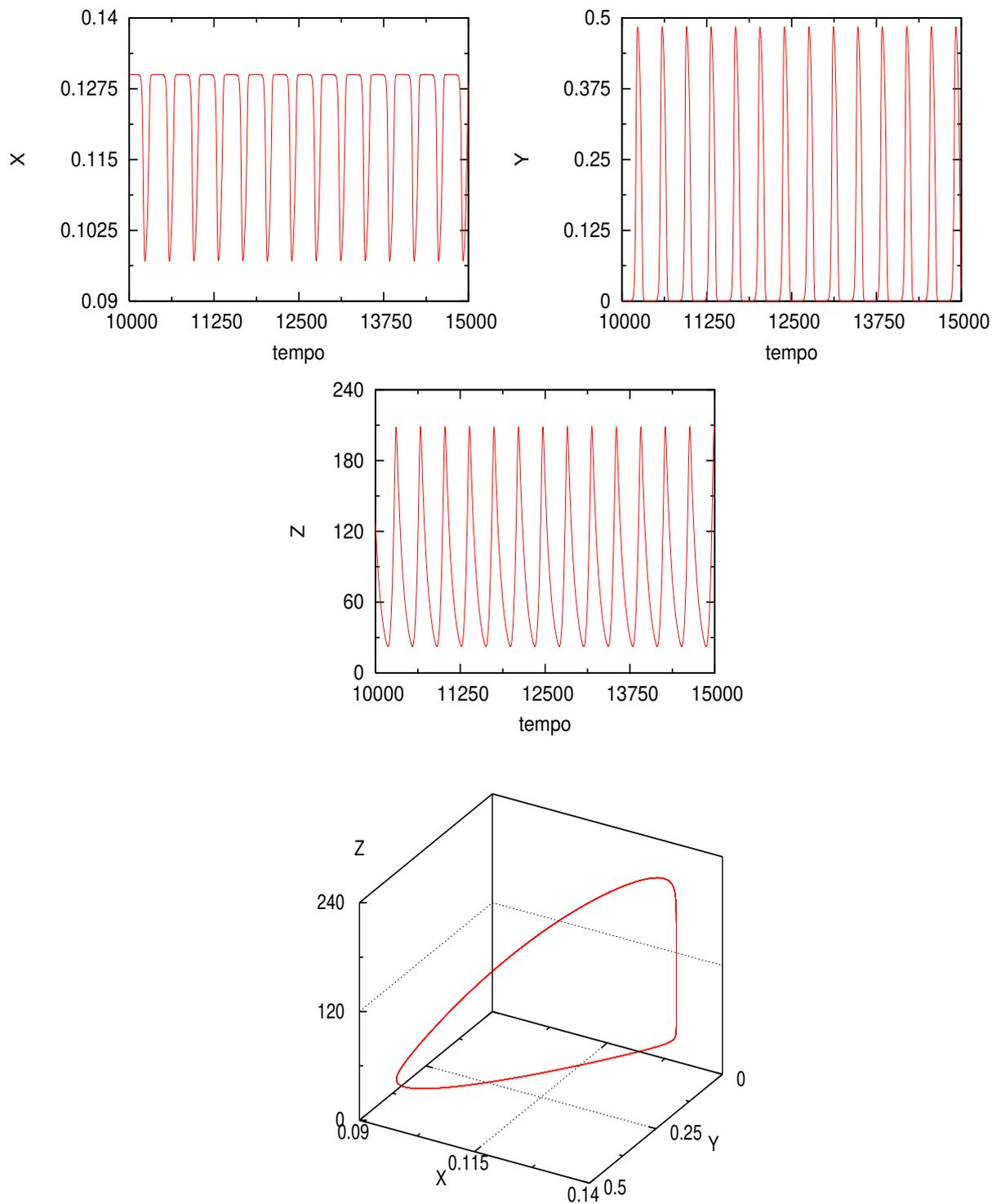


Figura 4.15: Evolução temporal média e dinâmica do sistema das populações das espécies x , y e z com o número de sítios $N = 20$ e $R_y = R_z = 10$.

Conclusões

A hipótese usual adotada pela maioria dos modelos que descrevem dinâmicas de populações do tipo Lotka-Volterra é que cada membro individual de uma espécie interage uniformemente com todos os outros membros das outras espécies envolvidas. Em muitos casos, particularmente quando as populações estão distribuídas por áreas espaciais extensas, esta hipótese pode não estar correta. Neste trabalho consideramos uma versão espacial do modelo conhecido de Hastings e Powell para uma cadeia alimentar de três espécies e estudamos suas propriedades com respeito ao modelo uniforme. As espécies são denotadas por x , y e z , sendo que z é a espécie que se alimenta de y , a qual se alimenta de x .

Nosso primeiro passo foi discretizar as equações diferenciais originais propostas por Hastings e Powell de modo a facilitar a introdução do espaço físico no sistema de equações homogêneas. Ou seja, discretizamos tanto o tempo quanto o espaço com o intuito de estudar a influência das interações de curto alcance. Essas interações foram introduzidas considerando que as espécies y e z consomem sua fonte de alimento dentro de uma região à sua volta e, dessa forma, as interações entre as espécies dependem do valor médio da população na região onde o consumo é feito e não do valor da população num único ponto

do espaço. Assim, a interação uniforme entre os indivíduos foi substituída por interações locais de alcance finito.

O modelo discreto que construímos apresentou resultados semelhantes àqueles do modelo homogêneo. Ao escolhermos um conjunto de parâmetros biologicamente razoáveis, conseguimos obter a mesma dinâmica do atrator estranho do modelo contínuo original.

Introduzimos o espaço na forma de uma rede bidimensional com 64×64 sítios com condições de contorno periódicas e, através de médias, fizemos o acoplamento entre os sítios dessa rede. Consideramos que somente as duas espécies dos níveis tróficos superiores, ou seja, as espécies predadoras, têm mobilidade. Assim, o sistema de equações que construímos apresentam médias envolvendo somente os raios de interação dessas duas espécies, os quais chamamos de R_y e R_z , respectivamente.

Realizamos diversas simulações, cada uma delas com valores diferentes de R_y e R_z . Mostramos que, dependendo desse limite de interação, *clusters* de populações isolados podem se formar. O tamanho e o número desses *clusters* mostrou ter uma relação com os valores dos raios considerados: quanto maior o valor de R_z , maior o tamanho dos *clusters* formados e, quanto maior o valor de R_y , menor o número dessas estruturas.

Além disso, a dependência temporal das populações totais do modelo espacial pode ter propriedades qualitativas completamente diferentes quando comparadas com as do modelo uniforme. Ao analisarmos a dinâmica descrita pelo modelo espacial para diferentes valores de R_y e R_z , vimos que podem ocorrer dois tipos de comportamento: se $R_y < R_z$ a dinâmica se aproxima de um ponto de equilíbrio estável; caso contrário, as populações apresentam oscilações que descrevem uma dinâmica caótica, cuja estrutura é completamente diferente do atrator estranho. O fato de existirem esses dois tipos de regime e, ainda, de haver uma

distinção tão nítida entre eles no espaço (R_y, R_z) é muito interessante e deve ser analisado futuramente com mais cuidado.

Assim, concluímos que a inclusão do espaço altera a dinâmica do sistema uniforme. Além de haver a formação de padrões, a dinâmica média das populações não corresponde ao atrator estranho presente no modelo homogêneo, o que mostra que o sistema homogêneo não representa a aproximação de campo médio para o modelo que apresentamos.

Seria ainda necessária uma análise do comportamento médio de um único *cluster* para sabermos se, nesse caso, o atrator ainda sobrevive. Afinal, a dinâmica de um determinado *cluster* é independente de todos os outros e, dessa forma, ao analisarmos somente a média em todo o espaço estamos relacionando dinâmicas que podem estar completamente fora de fase. Uma questão interessante é se um tratamento estocástico desse modelo poderia alterar essas conclusões. Esse problema está ainda em aberto e será alvo de investigações futuras.

Referências Bibliográficas

- [1] E. Mayr, *This is Biology - The science of the living world*, The Belknap Press of Harford University Press (1997).
- [2] W. S. C. Gurney and R. M. Nisbet, em *Ecological Dynamics*, Oxford University Press (1998).
- [3] J. Hofbauer and K. Sigmund, *The theory of evolution and dynamical systems*, Cambridge University Press (1998).
- [4] J. Hofbauer and K. Sigmund, *Evolutionary games and population dynamics*, Cambridge University Press (1998).
- [5] R. M. May, *Stability and complexity in model ecosystems*, Princeton University Press (1974).
- [6] R. Haberman, *Mathematical Models*, Siam (1998).
- [7] J. D. Murray, *Mathematical Biology*, Springer-Verlag (1990).
- [8] E. Renshaw, *Modelling biological populations in space and time*.

- [9] A. Hastings and T. Powell, Chaos in a three-species food chain, *Ecology*, **72(3)**, 896-903 (1991).
- [10] R. Gerami and M. R. Ejtehadi, *A history-dependent stochastic predator-prey model: chaos and its elimination*, *Eur. Phys. J. B* **13**, 601-606 (2000).
- [11] K. Tainaka, *Intrinsic uncertainty in ecological catastrophe*, *J. theor. Biol.* **166**, 91-99 (1994).
- [12] K. Tainaka and Y. Itoh, *Topological phase transition in biological ecosystems*, *Europhys. Lett.* **15(4)**, 399-404 (1991).
- [13] K. Tainaka, *Vortices and strings in a model ecosystem*, *Physical Review E* **50(5)**, 3401-3409 (1994).
- [14] J. N. Eisenberg and D. R. Maszle, *The structural stability of a three-species food chain model*, *J. theor. Biol.* **176**, 501-510 (1995).
- [15] L. Frachebourg, P. L. Krapivsky and E. Ben-Naim, *Spatial organization in cyclic Lotka-Volterra systems*, *Physical Review E* **54(6)**, 6186-6200.
- [16] R. T. Paine, *Food web complexity and species diversity*, *The American Naturalist* **100(910)**, 65-75 (1966).
- [17] F. Jordán, I. Scheuring and G. Vida, *Species positions and extinction dynamics in simple food webs*, *J. theor. Biol.* **215**, 441-448 (2002).
- [18] H. B. Wilson, M. P. Hassell and R. D. Holt, *Persistence and area effects in a stochastic tritrophic model*, *The American Naturalist* **151(1)**, 587-595 (1998).

- [19] M. A. M. de Aguiar, E. Rauch and Y. Bar-Yam, *Mean Field Approximation To a Spatial Host-Pathogen Model*, Phys. Rev. E **67**, 047102 (2003).
- [20] M. A. M. de Aguiar, E. Rauch and Y. Bar-Yam, *Invasion and Extinction in the Mean Field Approximation for a Spatial Host-Pathogen Model*, J. Stat. Phys. **114**, 1417 (2004).
- [21] C. J. Melián and J. Bascompte, *Food web structure and habitat loss*, Ecology Letters **5**, 37-46 (2002).
- [22] J. M. Smith, *Evolutionary genetics*, Oxford University Press (1989).
- [23] P. C. Phillips, *Maintenance of polygenic variation via a migration-selection balance under uniform selection*, Evolution **50(3)**, 1334-1339 (1996).
- [24] S. Gavrilets, *On phase three of the shifting-balance theory*, Evolution **50(3)**, 1034-1041 (1996).
- [25] S. Wright, *Notes and comments: surfaces of selective value revisited*, The American Naturalist **131(1)**, 115-123 (1988).
- [26] H. Sayama, L. Kaufman and Y. Bar-Yam, *Symmetry breaking and coarsening in spatially distributed evolutionary processes including sexual reproduction and disruptive selection*, Physical Review E **62(5)**, 7065-7069 (2000).
- [27] H. Sayama, M. A. M. de Aguiar, Y. Bar-Yam and M. Baranger, *Spontaneous pattern formation and genetic invasion in locally mating and competing populations*, Physical Review E **65**, 51919 (2002).

- [28] M. A. M. de Aguiar, M. Baranger, Y. Bar-Yam and H. Sayama, *Robustness of Spontaneous Pattern Formation in Spatially Distributed Genetic Populations*, Braz. J. Physics **33**, 514 (2003).
- [29] M. A. M. de Aguiar, H. Sayama, E. Rauch, Y. Bar-Yam and M. Baranger, *Stability and instability of polymorphic populations and the role of multiple breeding seasons in phase III of Wright's shifting balance theory*, Physical Review E **65**, 31909 (2002).
- [30] R. Durrett and S. A. Levin, *The importance of being discrete (and spatial)*, Theoretical population biology, **46**, 363-394 (1994).
- [31] Y. Bar-Yam, *Dynamics of Complex Systems*, Perseus Books (1997).
- [32] C. Harrison, Z. Cheng, S. Sethuraman, D. Huse, P. M. Chaikin, D. A. Vega, J. M. Sebastian, R. A. Register and D. H. Adamson, *Dynamics of pattern coarsening in a two-dimensional smectic system*, Physical Review E **66**, 011706 (2002).
- [33] A. J. Lotka, Proc Natl. Acad. Sci. U.S.A. **6**, 410 (1920).
- [34] V. Volterra, Mem. Accad. Nazionale Lincei 2 **6**, 31 (1926).
- [35] A. Hastings, *Population biology-Concepts and models*, Springer (1997)
- [36] M. E. Gilpin, *Spiral chaos in a predator-prey model*, American Naturalist **107**, 306-308 (1979).
- [37] J. Guckenheimer and P. Holmes, *Nonlinear oscillations, dynamical systems and bifurcations of vector fields*, Springer-Verlag, New York, New York, USA (1993).
- [38] W. M. Schaffer, *Order and chaos in ecological systems*, Ecology **66**, 93-106 (1985).

- [39] C. C. Lin and L. A. Segel, *Mathematics applied to deterministic problems in the natural sciences*, Siam (1994).
- [40] R. M. Nisbet and W. S. C. Gurney, *Modelling fluctuating populations*, John Wiley and Sons, New York, New York, USA.
- [41] D. O. Maionchi, M. A. M. de Aguiar and S. F. dos Reis, *Chaos and Spontaneous Pattern Formation in a Spatial Tritrophic Food Chain*, a ser publicado em Proceedings of the III Brazilian Symposium of Mathematical and Computational Biology (2004).
- [42] D. O. Maionchi, M. A. M. de Aguiar and S. F. dos Reis, *Chaos and Pattern Formation in a Spatial Tritrophic Food Chain*, submetido a Journal of Theoretical Biology (2004).

Apêndice

Determinação da Estabilidade do Ponto de Equilíbrio no Modelo Discreto

Considere um modelo discreto que seja da forma:

$$x^{t+1} = f(x^t, y^t, z^t)$$

$$y^{t+1} = g(x^t, y^t, z^t)$$

$$z^{t+1} = h(x^t, y^t, z^t).$$

Nossa intenção é estudar a dinâmica do sistema nas vizinhanças de um ponto de equilíbrio. Se o ponto de equilíbrio é dado por (x_i, y_i, z_i) fazemos uma perturbação nesse ponto que é representada por:

$$\delta x^t = x^t - x_i$$

$$\delta y^t = y^t - y_i$$

$$\delta z^t = z^t - z_i.$$

Substituindo essas relações da perturbação feita num tempo t nas expressões (4.1) podemos obter qual será a perturbação num tempo $t + 1$ pois teremos as seguintes expressões:

$$\delta x^{t+1} = f(x_i + \delta x^t, y_i + \delta y^t, z_i + \delta z^t) - x_i$$

$$\delta y^{t+1} = g(x_i + \delta x^t, y_i + \delta y^t, z_i + \delta z^t) - y_i$$

$$\delta z^{t+1} = h(x_i + \delta x^t, y_i + \delta y^t, z_i + \delta z^t) - z_i.$$

Mantendo somente os termos lineares em δ nas equações acima podemos obter uma matriz que descreve a perturbação que é da forma:

$$\begin{pmatrix} \delta x^{t+1} \\ \delta y^{t+1} \\ \delta z^{t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{12} & \alpha_{13} \\ \alpha_{21} & \alpha_{22} & \alpha_{23} \\ \alpha_{31} & \alpha_{32} & \alpha_{33} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \delta x^t \\ \delta y^t \\ \delta z^t \end{pmatrix}$$

onde os α_{ij} são derivadas das funções f , g e h em relação às variáveis x , y e z , ou seja,

$$\begin{pmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{12} & \alpha_{13} \\ \alpha_{21} & \alpha_{22} & \alpha_{23} \\ \alpha_{31} & \alpha_{32} & \alpha_{33} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} & \frac{\partial f}{\partial z} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} & \frac{\partial g}{\partial z} \\ \frac{\partial h}{\partial x} & \frac{\partial h}{\partial y} & \frac{\partial h}{\partial z} \end{pmatrix}$$

O próximo passo é determinar os autovalores dessa matriz. Sejam λ_1 , λ_2 e λ_3 esses autovalores. Os seus respectivos autovetores satisfazem as relações

$$\delta x^{t+1} = \lambda_1 \delta x^t$$

$$\delta y^{t+1} = \lambda_2 \delta y^t$$

$$\delta z^{t+1} = \lambda_3 \delta z^t$$

Assim, a condição para que o ponto de equilíbrio seja estável é que tenhamos $|\lambda_1| < 1$,

$|\lambda_2| < 1$ e $|\lambda_3| < 1$ para que a amplitude da perturbação diminua a cada iteração e desapareça, retornando o sistema ao ponto de equilíbrio. Basta que somente uma dessas condições não seja satisfeita para que o ponto de equilíbrio seja instável.

É interessante notar que se as condições impostas para a estabilidade são satisfeitas e todos os autovalores assumem valores positivos, então os valores de x , y e z são sempre positivos ao longo das iterações. Mas se algum autovalor é negativo então o valor da variável correspondente oscila entre valores positivos e negativos ao longo das iterações até atingir o ponto estável.