

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE MATEMÁTICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM MATEMÁTICA APLICADA

**Redes de Mapas Acoplados
em Sistemas Biológicos de
Reação-Difusão**

por

Joceliane Ventura Da Cas

Dissertação submetida como requisito parcial
para a obtenção do grau de
Mestre em Matemática Aplicada

Prof.^a Dr.^a Maria Cristina Varriale
Orientadora

Prof. Dr. Luiz Alberto Díaz Rodrigues
Co-orientador

Porto Alegre, Julho de 2006.

CIP - CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

Ventura Da Cas, Joceliane

Redes de Mapas Acoplados em Sistemas Biológicos de Reação-Difusão / Joceliane Ventura Da Cas.—Porto Alegre: PPGMAP da UFRGS, 2006.

130 p.: il.

Dissertação (mestrado) —Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Porto Alegre, 2006.

Orientadora: Varriale, Maria Cristina; Co-orientador: Díaz Rodrigues, Luiz Alberto

Dissertação: Matemática Aplicada

Mapas Acoplados, difusão, taxia, convecção.

Redes de Mapas Acoplados em Sistemas Biológicos de Reação-Difusão

por

Joceliane Ventura Da Cas

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada do Instituto de Matemática da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial para a obtenção do grau de

Mestre em Matemática Aplicada

Linha de Pesquisa: Sistemas Não Lineares e Ecologia Matemática.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Maria Cristina Varriale

Co-orientador: Prof. Dr. Luiz Alberto Díaz Rodrigues

Banca examinadora:

Prof. Dr. João Frederico Costa Azevedo Meyer
IME/UNICAMP

Prof. Dr. André Thiago de Souza Lanzer
DEPROT/EENG/UFRGS

Prof. PhD. Jacques Aveline Loureiro da Silva
PPGMAp/IM/UFRGS

Dissertação apresentada e aprovada em
06 de julho de 2006.

Prof.^a Maria Cristina Varriale, Dr.^a
Coordenadora

*Ao meu marido,
aos meus filhos,
e a minha família.*

AGRADECIMENTOS

Ao concluir este trabalho, gostaria de agradecer...

Ao meu marido, Sergio, e ao meus filhos, Natália e Daniel por todo amor, carinho e compreensão na minha ausência.

À minha mãe e ao meu pai (in memoriam) pela presença mesmo distante.

À minha família, aos meus amigos e todos aqueles que de uma forma ou de outra estiveram presentes, pelo incentivo e amizade.

Em especial as minhas amigas Denise, Marsoé, Veraci e ao meu amigo Rubens pela amizade, pelo companheirismo e pela força durante todos estes anos.

À professora Dr^a. Maria Cristina Varriale pela orientação, dedicação, seriedade e amizade.

Ao professor Dr. Luiz Alberto Díaz Rodrigues pela orientação, apoio e incentivo.

À professora Dr^a. Diomar Cristina Mistro pela ajuda e pela amizade.

À diretora da minha escola Irmã Valderesa Moro e aos meus colegas pelo apoio e compreensão.

Ao Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada pela oportunidade.

SUMÁRIO

RESUMO	viii
ABSTRACT	ix
1 INTRODUÇÃO	1
2 MODELOS CONTÍNUOS DE REAÇÃO E DIFUSÃO	5
2.1 Introdução	5
2.2 Princípio de Conservação	7
2.3 Fluxo Tubular	10
2.4 Fluxo em Duas Dimensões	12
2.5 Tipos de Fluxos	15
2.5.1 Fluxo convectivo ou advecção	15
2.5.2 Fluxo de Atração ou de Repulsão	16
2.5.3 Fluxo Difusivo	18
3 MODELOS BÁSICOS COM EQUAÇÕES A DIFERENÇAS . .	20
3.1 Equações a diferenças de 1^a ordem	21
3.1.1 Equações a diferenças lineares	22
3.1.2 Equações a diferenças não lineares	23
3.1.2.1 Modelo de Ricker	24
3.1.2.2 Modelo de Verhulst	31

3.2	Sistemas de equações a diferenças	32
3.2.1	Sistema de equações a diferenças lineares de 1ª ordem	32
3.2.2	Sistema de equações a diferenças não linear	34
4	REDES DE MAPAS ACOPLADOS EM SISTEMAS DE REAÇÃO-DIFUSÃO	44
4.1	Modelo parasitóide-hospedeiro com movimentação por difusão	44
4.2	Modelo planta-herbívoros com movimentação por taxia	60
4.2.1	Regra de Movimentação	61
4.2.2	Simulações	67
5	MOVIMENTO DE UMA POPULAÇÃO DE INSETOS ATINGIDA POR UMA SUBSTÂNCIA QUÍMICA	78
5.1	Movimentação dos insetos quando atingidos por uma concentração de substância química	78
5.2	Movimentação da substância química	81
5.2.1	Sem dinâmica vital	85
5.2.2	Com dinâmica vital	85
5.3	Simulações	86
5.3.1	Sem dinâmica vital	86
5.3.2	Com dinâmica vital	87
6	DOS MODELOS DISCRETOS PARA OS MODELOS CONTÍNUOS	95
6.1	Modelos de Difusão e de Difusão - Convecção Unidimensionais	95

6.2	Modelos de Difusão e de Difusão - Convecção Bidimensionais	98
6.3	Modelo de Difusão e de Difusão - Taxia	102
6.4	Movimentação de insetos quando atingidos por uma substância química	105
6.5	Movimentação de uma substância química	108
7	CONCLUSÃO	110
APÊNDICE A	DETERMINAÇÃO E ESTABILIDADE DOS EQUILÍBRIOS DE UMA EQUAÇÃO A DIFERENÇAS DE PRIMEIRA ORDEM AUTÔNOMA	113
APÊNDICE B	COMPORTAMENTO DAS SOLUÇÕES DE UM SISTEMA DE EQUAÇÕES A DIFERENÇAS LINEARES DE PRIMEIRA ORDEM	120
APÊNDICE C	DETERMINAÇÃO E ESTABILIDADE DOS EQUILÍBRIOS DE UM SISTEMA DE EQUAÇÕES A DIFERENÇAS NÃO LINEARES DE PRIMEIRA ORDEM	126
BIBLIOGRAFIA	129

RESUMO

Em modelos em que a distribuição espacial da população não é considerada, isto é, quando se supõe que haja uma homogeneidade espacial, e se estuda a evolução temporal do sistema, há uma única variável independente: o tempo. Caso a população seja constituída de duas espécies, do tipo parasitóide-hospedeiro, e a variável independente tempo for considerada discreta, teremos um sistema de equações a diferenças, como por exemplo o modelo de Nicholson-Bailey cujas soluções são apresentadas neste trabalho.

Populações espacialmente distribuídas, em um espaço de natureza discreta, juntamente com a dinâmica vital em tempo discreto, têm o seu comportamento estudado através de redes de mapas acoplados. Após estudar o modelo de Hassell (dinâmica vital de Nicholson-Bailey com movimentação por difusão) e o modelo planta-herbívoro com movimentação por taxia, deduzimos e simulamos um modelo incluindo movimentação por taxia, difusão e convecção.

É também apresentado neste trabalho, um paralelo entre estes modelos de redes de mapas acoplados e aqueles com as equações diferenciais correspondentes.

ABSTRACT

When we study the time evolution of a population, without considering its spatial distribution, that is, by assuming homogeneous space, we have only one independent variable: the time. If the population is composed by two species, like host-parasitoid, and the time independent variable is considered as discrete, we have a system of difference equations, for example, Nicholson-Bailey model, whose solutions are presented in this work.

The behavior of spatially distributed populations, extended in a discrete underlying space, as well as a discrete time dynamics, can be studied by using the coupled map lattice. After studying Hassell's model, (Nicholson-Bailey time dynamics with dispersion by diffusion), and a plant-herbivore model with taxis, we deduce and simulate another model, which includes dispersion by diffusion, taxis, and convection.

Finally, a parallel between these coupled map lattices and those corresponding differential equations is presented in the last chapter.

1 INTRODUÇÃO

Os modelos utilizados para descrever interações populacionais no tempo e no espaço podem ser classificados em diversos tipos, dependendo se as densidades populacionais, o espaço e o tempo são discretos ou contínuos.

Tanto os modelos contínuos quanto os modelos discretos podem ser estocásticos, se envolverem regras probabilísticas, ou determinísticos, caso contrário, isto é, se as regras envolverem diretamente populações ou densidades populacionais, sem componentes probabilísticas. Todos os modelos apresentados neste trabalho são **determinísticos**.

Muitos estudos de dinâmica populacional têm sido desenvolvidos adotando-se modelos que envolvem equações diferenciais ordinárias ou equações a diferenças. Nestes modelos a distribuição espacial da população não é considerada, isto é, supõe-se que haja uma homogeneidade espacial e estuda-se a evolução temporal do sistema. Se o tempo t for considerado contínuo, teremos equações diferenciais ordinárias. Caso contrário, isto é, se o tempo t for considerado discreto, teremos equações a diferenças.

Porém, o estudo de dinâmica populacional não pode se restringir à hipótese de distribuição homogênea no espaço. Podemos ter um meio ambiente heterogêneo com regiões favoráveis e desfavoráveis, determinando taxas de crescimento e capacidades de suporte dependentes da posição espacial. Mesmo o ambiente sendo homogêneo, é de se esperar que uma população, com distribuição espacial inicial heterogênea, se movimente de regiões de mais altas para mais baixas concentrações. Uma exceção seria o caso de comportamentos sociais, quando é mais conveniente aos indivíduos se agregarem (por exemplo, colmeias e formigueiros), dentro de um mesmo grupo. Se considerarmos, particularmente, que o fluxo de indivíduos é proporcional ao gradiente de concentração, obtém-se uma equação de difusão. Quando, além disso, considerarmos os efeitos da dinâmica vital (termo de

reação), temos uma equação do tipo reação-difusão. Pode-se também considerar que o movimento seja influenciado por indivíduos ou substâncias no meio ambiente externo; neste caso diz-se que o movimento ocorre por *taxia*. Outro tipo de movimento, denominado *convecção* ou *advecção*, é aquele em que as partículas (ou indivíduos) são carregadas pelo movimento do fluido no qual estão imersos. Por exemplo, partículas carregadas pela correnteza de um rio ou pelo vento. Estas **equações diferenciais parciais** são usadas na formulação de modelos para populações cujos indivíduos interagem (reação ou dinâmica vital) e também se movimentam, seja aleatoriamente, seja na procura de nutrientes ou em processos de agregação.

Os modelos envolvendo equações diferenciais parciais são adequados para analisar fenômenos biológicos, quando são supostas contínuas as variáveis: densidade populacional, espaço e tempo. Se a variável tempo for considerada discreta e a população, espacialmente distribuída sobre uma rede discreta, puder assumir qualquer valor real, o modelo será representado por uma **rede de mapas acoplados**. Trata-se, portanto, de um modelo de tempo discreto, sendo que o espaço subjacente também é de natureza discreta, e as variáveis de estado consistem de números reais. Esta abordagem vem ganhando uma crescente importância a cada dia, em decorrência do vertiginoso aumento da capacidade computacional disponível ao usuário nos últimos anos. Se além do tempo e do espaço, também as variáveis de estado assumirem valores discretos, os modelos são do tipo Autômatos Celulares, que não apresentaremos neste trabalho.

Nossos estudos estão baseados na construção de modelos matemáticos do tipo redes de mapas acoplados, essencialmente computacionais, discretos e recursivos. Utilizaremos tais modelos discretos, para simulação de sistemas de reação-difusão, com movimentação, seja por difusão, *taxia* ou *convecção*, em dinâmica populacional. Estes modelos podem parecer menos precisos do ponto de vista quantitativo, mas, como veremos ao longo deste trabalho, podem revelar, do ponto de vista qualitativo, importantes padrões espaciais e temporais, resultantes das in-

terações consideradas, podendo inclusive representar boas aproximações dos modelos contínuos correspondentes.

Nosso trabalho é dividido como segue:

No **capítulo 2**, mostraremos como, a partir da mesma lei de conservação de matéria e mediante a definição dos diversos fluxos envolvidos, podem ser deduzidas equações diferenciais parciais que descrevem o comportamento do sistema correspondente. Estas mesmas equações diferenciais serão retomadas no capítulo 6, após desenvolvermos modelos discretos nos capítulos de 3 a 5, quando apresentaremos a obtenção de cada uma dessas equações diferenciais a partir dos modelos discretos correspondentes.

No **capítulo 3**, por considerar a variável tempo discreta e populações não espacialmente distribuídas (ou distribuições homogêneas), trabalharemos com equações a diferenças (**Mapas**). Para descrever o comportamento de populações com uma única espécie, estudaremos, com abordagem analítica e gráfica, os modelos de Verhulst e de Ricker e seus resultados. Considerando mais de uma espécie, com interação do tipo parasitóide-hospedeiro, será estudado o modelo de Nicholson-Bailey, no qual uma espécie (parasitóide) explora a outra (hospedeiro), levando-a à morte.

No **capítulo 4**, estudaremos o comportamento de populações espacialmente distribuídas, supondo o tempo e o espaço discretos; neste caso, temos uma **Rede de Mapas Acoplados**, sendo que as variáveis dependentes (populações) podem assumir qualquer valor real. Os modelos estudados apresentam movimentação (dispersão) além de termo de reação (dinâmica vital), e simulações dos diversos modelos serão realizadas com o uso do software Mathematica. O primeiro modelo que estudaremos é o de Hassell et al. [1991], para interações parasitóide-hospedeiro, que corresponde ao modelo com dinâmica vital de Nicholson-Bailey, acrescentando movimentação por difusão. Como exemplo de movimentação por taxia, estudaremos a dispersão de insetos herbívoros em uma plantação, desenvolvido por Rodrigues

[1998], no qual a taxia decorre do fato dos insetos conseguirem, após classificar plantas hospedeiras de acordo com a textura e a qualidade da vegetação, movimentar-se preferencialmente para lugares de maior qualidade de plantas.

No **capítulo 5**, as redes de mapas acoplados serão utilizadas na construção de um modelo que apresenta movimentação por taxia, difusão e convecção. Mais especificamente, analisaremos o comportamento de uma população de insetos, que é repelida por uma substância química (tóxica), a qual se dispersa por difusão e por convecção, degradando-se à medida que o tempo passa, enquanto os insetos fogem, sendo que alguns poderão morrer na escala de tempo considerada.

Por fim, no **capítulo 6**, mostraremos como, a partir das redes de mapas acoplados analisadas nos capítulos 4 e 5, podem ser obtidas as equações diferenciais parciais correspondentes apresentadas no capítulo 2. Evidenciamos, desta forma, a grande utilidade daqueles modelos recursivos, na medida em que permitem a utilização direta de simulações computacionais na descrição qualitativa dos fenômenos envolvidos.

2 MODELOS CONTÍNUOS DE REAÇÃO E DIFUSÃO

2.1 Introdução

É muito freqüente, em se tratando de modelar um fenômeno ou um experimento qualquer, obtermos equações que envolvam as variações das quantidades (variáveis) presentes consideradas essenciais. Quando estas variações são instantâneas, o fenômeno se desenvolve continuamente e as equações matemáticas são denominadas *equações diferenciais*.

Em modelos de populações de uma única espécie com uma distribuição espacial uniforme, em um meio homogêneo, indicamos por $p(t)$ o número de indivíduos da espécie no instante t . Se esta população não se movimenta, isto é, não há nem imigração nem emigração, então $\frac{dp}{dt}$, a taxa de variação da população, é igual a $rp(t)$, onde $r(p, t)$ representa a taxa de variação *per capita* da população.

$$\frac{dp}{dt} = r(p, t) \cdot p, \quad (2.1)$$

$$\frac{1}{p} \cdot \frac{dp}{dt} = r(p, t).$$

Representando por $[Q]$, a unidade de Q , temos

$$[r] = [t]^{-1}$$

O modelo mais simples, que corresponde a uma taxa de variação *per capita* constante, a , tem a forma:

$$\frac{dp(t)}{dt} = ap(t),$$

que é uma equação diferencial linear, conhecida como lei de Malthus para o crescimento de uma população. Se a população da espécie dada é p_0 no instante t_0 , então $p(t)$ satisfaz ao problema de valor inicial

$$\begin{aligned}\frac{dp}{dt} &= ap(t), \\ p(t_0) &= p_0,\end{aligned}$$

cuja solução é $p(t) = p_0 e^{a(t-t_0)}$, que cresce exponencialmente com o tempo, se a for uma constante positiva.

Este modelo para o crescimento de uma população não é satisfatório a longo prazo, pois não reflete o fato de que os indivíduos competem entre si pelo espaço vital, pelas reservas naturais e pelo alimento disponível. Isto sugere que consideremos uma equação diferencial do tipo (2.1), com

$$r(p, t) = a - bp,$$

onde a e b são supostamente constantes positivas. Assim obtemos:

$$\frac{dp}{dt} = ap - bp^2,$$

que pode ser reescrita sob a forma:

$$\frac{dp}{dt} = ap \left(1 - \frac{p}{K} \right),$$

onde $K = \frac{a}{b}$, é a capacidade de suporte do ambiente para esta população. Observamos que, quando $p = K$, tem-se $\frac{dp}{dt} = 0$. Esta equação é conhecida como a *lei logística* de crescimento da população e os números a e K são chamados os coeficientes vitais da população; esta lei foi introduzida em 1837 pelo biólogo matemático Belga Verhulst.

O estudo de dinâmica de populações, entretanto, não pode se restringir à hipótese de distribuição homogênea no espaço. Devemos considerar as variações espaciais. O meio ambiente pode ser heterogêneo, com regiões favoráveis e desfavoráveis, determinando taxas de crescimento e capacidade de suporte dependentes da posição espacial. Por outro lado, mesmo que o meio seja homogêneo deve-se esperar que uma população, com distribuição heterogênea, se movimente de regiões de mais alta concentração para regiões de mais baixa concentração. Quando considerarmos que uma determinada população $p(x, t)$ varia não apenas com o passar do

tempo, mas também com sua posição x no espaço, o modelo envolverá uma equação diferencial parcial.

A partir da próxima secção, veremos como a heterogeneidade espacial de distribuição da população influencia no movimento e na persistência da espécie.

2.2 Princípio de Conservação

A maior parte das equações diferenciais parciais, que modelam dinâmica populacional, são baseadas em condições de equilíbrio que, por sua vez, têm sua origem em princípios de conservação. Supondo [Edelstein-Keshet, 1988], que o movimento aconteça numa única dimensão u (unidimensional), como por exemplo, no fino tubo da Figura 2.1; podemos considerar, em um intervalo qualquer $(x, x + \Delta x)$, o fluxo das partículas entrando e saindo do intervalo, bem como eventuais processos de aparecimento (criação) e desaparecimento (destruição) das partículas ao longo do tubo.

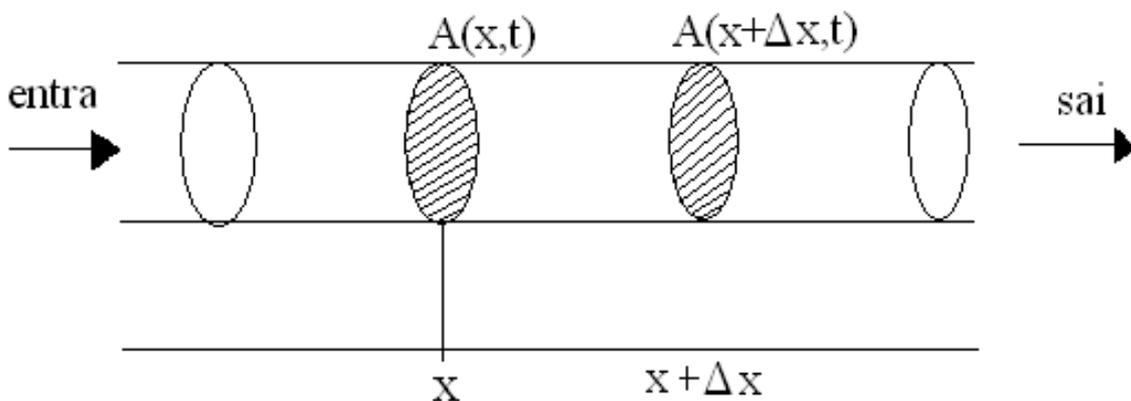


Figura 2.1: Tubo de secção transversal de área A .

Assim o princípio de conservação poderá ser estabelecido como:

taxa de variação da população em um instante de tempo t	=	taxa de entrada menos taxa de saída em um instante de tempo t	±	taxa de criação ou destruição em um instante de tempo t
---	---	---	---	---

Definimos as seguintes quantidades:

- $c(u, t)$ = concentração ou função distribuição de densidade de partículas em uma posição u , em um instante t (número por unidade de volume). O número total de partículas, localizadas no tubo, entre x e $x + \Delta x$, em qualquer instante t , é dado por

$$N(t) = \int_x^{x+\Delta x} c(u, t)A(u, t)du, \quad (2.2)$$

onde $A(u, t)$ é a área da secção transversal em u no instante t , e portanto, $A(u, t)du$ é o elemento de volume ao longo do tubo.

- $J(u, t)$ = fluxo de partículas, que é igual ao número de partículas que atravessam uma área unitária em u por unidade de tempo. O fluxo será positivo se as partículas estiverem atravessando na direção crescente de u e negativo, caso contrário.
- $f(u, t)$ = termo fonte de densidade, que é igual à taxa de “criação” da densidade por unidade de tempo e por unidade de volume; trata-se de criação se $f > 0$ e de destruição se $f < 0$. A taxa líquida de criação ou destruição de partículas em $(x, x + \Delta x)$ no instante t é dado por

$$F(t) = \int_x^{x+\Delta x} f(u, t)A(u, t)du. \quad (2.3)$$

Podemos discriminar as unidades das diversas quantidades definidas acima, como segue:

$$\begin{aligned} [c(u, t)] &= \frac{[N]}{[L]^3} \\ [J(u, t)] &= \frac{[N]}{[L]^2[t]} \\ [f(u, t)] &= \frac{[N]}{[L]^3[t]} \end{aligned}$$

sendo que $[L]$, $[N]$, $[t]$, significam unidade de comprimento, de população e de tempo, respectivamente.

Assim a Equação de Conservação pode ser escrita sob a forma

$$\frac{\partial}{\partial t} N(t) = J(x, t)A(x, t) - J(x + \Delta x, t)A(x + \Delta x, t) + F(t), \quad (2.4)$$

onde o sinal de *menos* indica saída de partículas do volume considerado. Além disso, nesta equação podemos verificar que a unidade de cada termo adicionada ou subtraída é $\frac{[N]}{[t]}$.

Considerando, que a área da secção transversal do tubo seja constante ao longo de todo o comprimento do tubo, isto é, $A(u, t) = A$ constante, para todo $u \in [x, x + \Delta x]$ e substituindo em (2.4), $N(t)$ e $F(t)$ por suas expressões dadas em (2.2) e (2.3), obtemos:

$$A \frac{\partial}{\partial t} \int_x^{x+\Delta x} c(u, t) du = AJ(x, t) - AJ(x + \Delta x, t) + A \int_x^{x+\Delta x} f(u, t) du. \quad (2.5)$$

donde, dividimos ambos os lados da igualdade pela constante A ,

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_x^{x+\Delta x} c(u, t) du = -[J(x + \Delta x, t) - J(x, t)] + \int_x^{x+\Delta x} f(u, t) du. \quad (2.6)$$

Usando o Teorema Fundamental do Cálculo¹, segue que

$$\int_x^{x+\Delta x} \frac{\partial}{\partial t} c(u, t) du = - \int_x^{x+\Delta x} \frac{\partial}{\partial u} J(u, t) du + \int_x^{x+\Delta x} f(u, t) du$$

¹Seja $f : [x, x + \Delta x] \rightarrow \mathbb{R}$ um caminho com derivada integrável. Então

$$f(x + \Delta x) - f(x) = \int_x^{x+\Delta x} f'(u) du.$$

ou ainda,

$$\int_x^{x+\Delta x} \left[\frac{\partial}{\partial t} c(u, t) + \frac{\partial}{\partial u} J(u, t) - f(u, t) \right] du = 0. \quad (2.7)$$

Supondo que as funções possuem derivadas parciais contínuas, o integrando deve ser nulo em todos os pontos do intervalo $(x, x + \Delta x)$. Assim a forma básica da **Lei de Equilíbrio** é

$$\frac{\partial}{\partial t} c(u, t) = -\frac{\partial}{\partial u} J(u, t) + f(u, t), \quad (2.8)$$

onde u é o eixo ao longo do qual ocorre o movimento de partículas.

Neste capítulo estudamos o fluxo tubular considerando a área $A(u, t)$ constante ao longo do tubo. Na próxima secção consideraremos possíveis variações da área $A(u, t)$, da secção transversal do tubo.

2.3 Fluxo Tubular

Consideraremos situação mais abrangente para área $A(x, t)$ da qual teremos casos especiais, e ainda, no caso de A constante, recuperaremos o resultado da secção anterior. A área da secção transversal do tubo poderá variar com o tempo, com o espaço ou com o tempo e o espaço.

Retomando a equação (2.4), e substituindo $N(t)$ e $F(t)$ por suas expressões dadas em (2.2) e (2.3) obtemos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \int_x^{x+\Delta x} c(u, t) A(u, t) du &= J(x, t) A(x, t) - J(x + \Delta x, t) A(x + \Delta x, t) \\ &+ \int_x^{x+\Delta x} f(u, t) A(u, t) du. \end{aligned} \quad (2.9)$$

O Teorema do Valor Médio² para integrais permite concluir que para (x_1, x_2) tal que $x \leq x_i \leq x + \Delta x$ para $i = 1, 2$ segue que

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t}[c(x_1, t)A(x_1, t)]\Delta x &= J(x, t)A(x, t) - J(x + \Delta x, t)A(x + \Delta x, t) \\ &+ [f(x_2, t)A(x_2, t)]\Delta x. \end{aligned} \quad (2.10)$$

Para obter a média linear dividimos por Δx , donde escrevemos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t}[c(x_1, t)A(x_1, t)] &= \left[\frac{J(x, t)A(x, t) - J(x + \Delta x, t)A(x + \Delta x, t)}{\Delta x} \right] \\ &+ [f(x_2, t)A(x_2, t)]. \end{aligned} \quad (2.11)$$

Tomando o limite da equação (2.11) quando $\Delta x \rightarrow 0$, $x_1 \rightarrow x$ e $x_2 \rightarrow x$, obtemos

$$\frac{\partial}{\partial t}[c(x, t)A(x, t)] = -\frac{\partial}{\partial x}[J(x, t)A(x, t)] + [f(x, t)A(x, t)], \quad (2.12)$$

donde segue que

$$c \cdot \frac{\partial A}{\partial t} + A \cdot \frac{\partial c}{\partial t} = -J \cdot \frac{\partial A}{\partial x} - A \cdot \frac{\partial J}{\partial x} + f \cdot A, \quad (2.13)$$

onde c , A , f , J são todas funções de x e de t .

Numa situação onde a área da secção transversal varia espacialmente e com o tempo $[A(x, t)]$ temos o caso geral na forma

$$\frac{\partial}{\partial t}[c(x, t)] = -\frac{\partial}{\partial x}J(x, t) + f(x, t) - \frac{1}{A(x, t)} \left[J(x, t) \frac{\partial}{\partial x}A(x, t) + c(x, t) \frac{\partial}{\partial t}A(x, t) \right]. \quad (2.14)$$

Casos Especiais

1. Considerando $A(x, t) = \tilde{A}$ constante, teremos $\frac{\partial A}{\partial t} = \frac{\partial A}{\partial x} = 0$ e a equação (2.13) recai em:

$$\frac{\partial}{\partial t}[c(x, t)] = -\frac{\partial}{\partial x}J(x, t) + f(x, t),$$

²Seja $f : [a, b] \rightarrow \mathbb{R}$ uma função contínua num intervalo fechado $[a, b]$, e diferenciável no intervalo aberto (a, b) . Então existe um $c \in (a, b)$ tal que

$$f(b) - f(a) = f'(c)(b - a)$$

que é exatamente o que obtivemos anteriormente em (2.8).

2. Se $A(x, t) = \tilde{A}(x) \neq 0$, teremos $\frac{\partial A}{\partial t} = 0$ e $\frac{\partial A}{\partial x} = \frac{d\tilde{A}}{dx}$, isto é, a área não muda com o tempo, (2.13) recai em:

$$\tilde{A}(x) \frac{\partial c}{\partial t} = -J \frac{d\tilde{A}}{dx} - \tilde{A} \frac{\partial J}{\partial x} + f\tilde{A}. \quad (2.15)$$

3. Se $A(x, t) = \tilde{A}(t) \neq 0$, $\frac{\partial A}{\partial x} = 0$ e $\frac{\partial A}{\partial t} = \frac{d\tilde{A}}{dt}$, isto é, a área do tubo é uniforme ao longo de seu comprimento mas possivelmente varia com o tempo, (2.13) recai em:

$$c \frac{d\tilde{A}}{dt} + \tilde{A} \frac{\partial c}{\partial t} = -\tilde{A} \frac{\partial J}{\partial x} + f\tilde{A}. \quad (2.16)$$

2.4 Fluxo em Duas Dimensões

Até a secção anterior trabalhamos com fluxo unidimensional, para fluxos em duas dimensões ou mais a equação de conservação é análoga a de uma dimensão (2.8).

Consideremos um pequeno elemento retangular de área $\Delta A = \Delta x \Delta y$ em \mathbb{R}^2 e consideremos o movimento de partículas entrando e saindo da região, e seja o ponto (x_0, y_0) em \mathbb{R}^2 .

Fluxo é o número de partículas por unidade de tempo que atravessa uma área unitária A em (x_0, y_0) com uma orientação particular. A maior taxa de travessia é alcançada quando a direção predominante do fluxo é ortogonal a área que ele deve atravessar. Assim, o fluxo é um vetor na direção do vetor normal \vec{n} cuja magnitude é dada por:

- $|\vec{J}(x, y, t)| \Rightarrow$ número líquido de partículas atravessando uma área unitária em (x, y) por unidade de tempo.

- \vec{n} é o vetor unitário normal ao elemento de área que admite a maior travessia líquida. Assim o fluxo é dado por:

$$\vec{J}(x, y) = (J_x, J_y)$$

onde cada componente pode depender do espaço e do tempo.

Em duas dimensões a magnitude do fluxo é dado por:

$$|\vec{J}| = (J_x^2 + J_y^2)^{\frac{1}{2}} = (\vec{J} \cdot \vec{J})^{\frac{1}{2}}.$$

Para calcularmos o número de partículas atravessando o tubo numa área A em um dado tempo Δt e considerando \vec{n} , um vetor unitário perpendicular a área, temos:

$$N = (\vec{J} \cdot \vec{n})A \cdot \Delta t,$$

onde $(\vec{J} \cdot \vec{n})A$ é o número de partículas que atravessa a área por unidade de tempo.

Assim, a equação de conservação em \mathbb{R}^2 é dada por:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \int_x^{x+\Delta x} \int_y^{y+\Delta y} c(u, v, t) A(u, v, t) dudv &= J_x(x, y, t)A(x, y, t) \\ &- J_x(x + \Delta x, y, t)A(x + \Delta x, y, t) \\ &+ J_y(x, y, t)A(x, y, t) \\ &- J_y(x, y + \Delta y, t)A(x, y + \Delta y, t) \\ &+ \int_x^{x+\Delta x} \int_y^{y+\Delta y} f(u, v, t)A(u, v, t)dudv. \end{aligned}$$

Considerando a área $A(x, y, t)$ constante, donde dividimos ambos os lados por A , obtemos

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \int_x^{x+\Delta x} \int_y^{y+\Delta y} c(u, v, t)dudv &= J_x(x, y, t) - J_x(x + \Delta x, y, t) \\ &+ J_y(x, y, t) - J_y(x, y + \Delta y, t) \\ &+ \int_x^{x+\Delta x} \int_y^{y+\Delta y} f(u, v, t)dudv. \end{aligned} \quad (2.17)$$

Usando o Teorema Fundamental do Cálculo, segue que

$$J_x(x, y, t) - J_x(x + \Delta x, y, t) = - \int_x^{x+\Delta x} \int_y^{y+\Delta y} \frac{\partial}{\partial u} J_u(u, v, t)dudv$$

$$J_y(x, y, t) - J_y(x, y + \Delta y, t) = - \int_x^{x+\Delta x} \int_y^{y+\Delta y} \frac{\partial}{\partial v} J_v(u, v, t) dudv.$$

Substituindo em (2.17) e passando a derivada para dentro da integral, no termo do lado esquerdo da equação, temos que, para qualquer x e y , vale:

$$\begin{aligned} \int_x^{x+\Delta x} \int_y^{y+\Delta y} \frac{\partial}{\partial t} c(u, v, t) dudv &= - \int_x^{x+\Delta x} \int_y^{y+\Delta y} \frac{\partial}{\partial u} J_u(u, v, t) dudv \\ &\quad - \int_x^{x+\Delta x} \int_y^{y+\Delta y} \frac{\partial}{\partial v} J_v(u, v, t) dudv \\ &\quad + \int_x^{x+\Delta x} \int_y^{y+\Delta y} f(u, v, t) dudv \end{aligned} \quad (2.18)$$

ou

$$\int_x^{x+\Delta x} \int_y^{y+\Delta y} \left[\frac{\partial}{\partial t} c(u, v, t) + \frac{\partial}{\partial u} J_u(u, v, t) + \frac{\partial}{\partial v} J_v(u, v, t) - f(u, v, t) \right] dudv = 0. \quad (2.19)$$

Supondo que as funções possuem derivadas parciais contínuas, o integrando deve ser nulo em todos os pontos dos intervalos $(x, x + \Delta x)$ e $(y, y + \Delta y)$. Assim, a forma básica de Lei de Equilíbrio em duas dimensões é dada por:

$$\frac{\partial}{\partial t} c(x, y, t) = - \left[\frac{\partial J_x}{\partial x}(x, y, t) + \frac{\partial J_y}{\partial y}(x, y, t) \right] + f(x, y, t)$$

ou

$$\frac{\partial}{\partial t} c(x, y, t) = -\nabla \cdot \vec{J} + f, \quad (2.20)$$

onde $\nabla \cdot \vec{J} = \left(\frac{\partial J_x}{\partial x} + \frac{\partial J_y}{\partial y} \right)$ é o divergente³ de \vec{J} , é a quantidade escalar que mede a tendência de um vetor campo representar a divergência (saída) de um fluido.

³Seja $F = (F_1, F_2, \dots, F_n)$ um campo vetorial definido no aberto $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ e suponhamos que as componentes F_1, F_2, \dots, F_n admitem derivadas parciais em Ω . O campo escalar $\text{div } \vec{F} : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ dado por

$$\text{div } \vec{F} = \frac{\partial F_1}{\partial x_1} + \frac{\partial F_2}{\partial x_2} + \dots + \frac{\partial F_n}{\partial x_n}$$

denomina-se *divergente* de \vec{F} .

A notação $\nabla \cdot \vec{F}$ indica o “produto escalar” do vetor $\nabla = \left(\frac{\partial}{\partial x_1}, \frac{\partial}{\partial x_2}, \dots, \frac{\partial}{\partial x_n} \right)$ pelo campo vetorial (F_1, F_2, \dots, F_n) .

2.5 Tipos de Fluxos

2.5.1 Fluxo convectivo ou advecção

Consideremos que existe um campo de velocidades $v(x, t)$ do meio, no sentido de que qualquer indivíduo que se encontre no ponto x no instante t tenha necessariamente uma velocidade $v(x, t)$. Então, os indivíduos, representados por $c(x, t)$, são carregados pela corrente gerada por $v(x, t)$. A função

$$J = v(x, t).c(x, t),$$

é denominada fluxo de **convecção**⁴.

Considerando a equação de conservação

$$\frac{\partial}{\partial t}c(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x}J(x, t) + f(x, t) \quad (2.21)$$

e considerando a função fonte $f = 0$, ou seja, se o tempo considerado for suficientemente pequeno, tal que a mortalidade e a reprodução sejam insignificantes, então a equação (2.21) é reduzida a:

$$\frac{\partial}{\partial t}c(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x}J(x, t). \quad (2.22)$$

Substituindo o fluxo convectivo na equação (2.22) temos

$$\frac{\partial}{\partial t}c(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x}[v(x, t)c(x, t)]. \quad (2.23)$$

Se considerarmos a velocidade constante, podemos escrever a **equação de convecção linear unidimensional**

$$\frac{\partial}{\partial t}c(x, t) = -v\frac{\partial}{\partial x}c(x, t), \quad x \in \mathfrak{R}, \quad t > 0. \quad (2.24)$$

⁴No nosso trabalho usaremos as palavras convecção e advecção como sinônimos. Alguns autores, no entanto, fazem distinção entre ambos denominando convecção, quando a velocidade depende do próprio fenômeno e advecção caso contrário.

Em duas dimensões teremos um campo vetorial de velocidades, onde o fluxo pode ser escrito como

$$\vec{J} = \vec{v}(x, y, t) c(x, y, t).$$

A equação de conservação (2.20), com $f = 0$, fica na forma:

$$\frac{\partial}{\partial t} c(x, y, t) = -\nabla \cdot (\vec{v} c), \quad (2.25)$$

onde $\vec{v} = v_x(x, y, t)\hat{i} + v_y(x, y, t)\hat{j}$ e $\nabla c = \frac{\partial c}{\partial x}\hat{i} + \frac{\partial c}{\partial y}\hat{j}$.

Sendo a velocidade v constante, a equação fica na forma:

$$\frac{\partial}{\partial t} c(x, y, t) = -\vec{v} \cdot \nabla c. \quad (2.26)$$

Para maiores dimensões o processo é análogo.

2.5.2 Fluxo de Atração ou de Repulsão

Muitos organismos possuem a capacidade de orientar seu movimento em resposta a um estímulo externo. Exemplos de animais que são *atraídos*, seja por fontes luminosas ou de calor, seja por substâncias químicas liberadas por indivíduos da mesma espécie (feromônios), seja por altas concentrações de nutrientes ou ainda pela qualidade do seu alimento, são freqüentes. Outros organismos são *repelidos* por influências negativas do meio ambiente tais como toxinas, extremos de temperatura ou pH, concentrações muito altas de coespecíficos e inclusive pela luz, em se tratando de animais de hábitos noturnos. Este movimento orientado é denominado **taxia**. Esta pode ser caracterizada como positiva, ou negativa, se o efeito do estímulo externo for de atração ou repulsão, respectivamente. Segundo Segel (1984), todo organismo móvel responde por *taxia* a pelo menos um estímulo.

Suponhamos $\phi(x, t)$ uma função que representa uma fonte de atração para os organismos, por exemplo, a distribuição de uma substância química. Os organismos são atraídos na direção de maior concentração da substância, e o movimento populacional é suposto como uma convecção proporcional ao gradiente de

concentração $\nabla\phi$, também limitado à velocidade máxima que os organismos podem atingir, a qual depende do organismo em questão. Assim, o fluxo de taxia é descrito por:

$$\vec{J} = c(x, t) \chi \nabla\phi,$$

onde $c(x, t)$ é a densidade da população atraída e χ o fator que mede a intensidade atrativa do gradiente de ϕ com relação aos indivíduos.

Em uma dimensão resulta em

$$J = c(x, t) \chi \frac{\partial\phi}{\partial x}.$$

Substituindo na equação (2.21), com $f = 0$, teremos

$$\frac{\partial}{\partial t}c(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} \left[\chi c(x, t) \frac{\partial\phi}{\partial x} \right]. \quad (2.27)$$

Em duas dimensões, considerando em (2.20) a função fonte $f = 0$, recai em:

$$\frac{\partial}{\partial t}c(x, y, t) = -\nabla \cdot (\chi c(x, y, t) \nabla\phi) \quad (2.28)$$

onde $\nabla\phi = \frac{\partial\phi}{\partial x}\hat{i} + \frac{\partial\phi}{\partial y}\hat{j}$. Substituindo na equação (2.28) teremos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t}c(x, y, t) &= -\vec{\nabla} \cdot \left(\chi c(x, y, t) \frac{\partial\phi}{\partial x}\hat{i} + \chi c(x, y, t) \frac{\partial\phi}{\partial y}\hat{j} \right) \\ &= -\left[\frac{\partial}{\partial x} \left(\chi c(x, y, t) \frac{\partial\phi}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(\chi c(x, y, t) \frac{\partial\phi}{\partial y} \right) \right] \\ &= -\left[\chi c(x, y, t) \left(\frac{\partial^2\phi}{\partial x^2} + \frac{\partial^2\phi}{\partial y^2} \right) + \chi \left(\frac{\partial\phi}{\partial x} \frac{\partial c}{\partial x} + \frac{\partial\phi}{\partial y} \frac{\partial c}{\partial y} \right) + c \left(\frac{\partial\phi}{\partial x} \frac{\partial\chi}{\partial x} + \frac{\partial\phi}{\partial y} \frac{\partial\chi}{\partial y} \right) \right] \\ &= -[\chi c(x, y, t) \nabla^2\phi + \chi [\nabla c \cdot \nabla\phi] + c [\nabla\phi \cdot \nabla\chi]]. \end{aligned}$$

Portanto, a **Equação de Atração bidimensional** é da forma:

$$\frac{\partial}{\partial t}c(x, y, t) = -\chi c \nabla^2\phi - \chi [\nabla c \cdot \nabla\phi] - c [\nabla\chi \cdot \nabla\phi], \quad (2.29)$$

ou, em um espaço de dimensões arbitrárias, teremos:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -\nabla \cdot (\chi c \nabla\phi). \quad (2.30)$$

2.5.3 Fluxo Difusivo

Em muitos processos biológicos, os indivíduos, durante a movimentação, descrevem trajetórias individuais (microscópicas) que, na falta de modelos que representem os mecanismos pelos quais organismos microscópicos se movimentam, podem ser interpretadas como completamente aleatórias ou equiprováveis. Neste trabalho o termo aleatório será usado como sinônimo de equiprovável. Os indivíduos movimentam-se aleatoriamente e difundem como resultado deste movimento irregular de cada partícula. Quando este movimento irregular microscópico resulta em algum movimento regular macroscópico chamamos isto de processo de dispersão por difusão. A difusão é um importante mecanismo de transporte em sistemas biológicos, mas sua eficiência decresce rapidamente com a distância.

Suponhamos que os indivíduos de uma certa população estejam distribuídos unidimensionalmente e que se movimentam aleatoriamente, metade dos indivíduos se movimentam para a direita e a outra metade para a esquerda, num intervalo de tempo Δt . Haverá fluxo nos dois sentidos e o fluxo líquido será no sentido de maior para menor concentração. Como a magnitude do fluxo depende da diferença de concentração entre o ponto x e seus vizinhos, uma primeira aproximação é considerar este fluxo proporcional ao gradiente $\frac{\partial c}{\partial x}$.

Se $c(x, t)$ for uma função crescente de x , então o fluxo deverá ser negativo, pois neste caso, haverá maior concentração quanto maior for o valor de x e, portanto mais partículas deverão passar no sentido de x decrescente do que no sentido de x crescente. Assim, o fluxo J devido ao movimento aleatório é aproximadamente proporcional ao gradiente local da concentração de partículas e é conhecido como a lei de Fick

$$\vec{J} = -D\nabla c.$$

A constante de proporcionalidade D é denominada coeficiente de difusão.

Em uma dimensão o fluxo de difusão é dado por:

$$\vec{J} = -D \left(\frac{\partial c}{\partial x} \right).$$

Substituindo na equação (2.21) e considerando a função fonte $f = 0$ temos:

$$\frac{\partial}{\partial t} c(x, t) = \frac{\partial}{\partial x} \left(D \frac{\partial}{\partial x} c(x, t) \right). \quad (2.31)$$

Se D é uma constante que não depende de x ou de t podemos escrever:

$$\frac{\partial}{\partial t} c(x, t) = D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}, \quad (2.32)$$

isto é,

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D(\nabla^2 c). \quad (2.33)$$

Portanto esta é a **Equação de Difusão unidimensional**.

Em duas dimensões considerando a equação (2.20), com a função fonte $f = 0$, temos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} c(x, y, t) &= -\nabla \cdot \left[-D \left(\frac{\partial c}{\partial x} \hat{i} + \frac{\partial c}{\partial y} \hat{j} \right) \right] \\ &= -\left\{ \frac{\partial}{\partial x} \left[-D \frac{\partial c}{\partial x} \right] + \frac{\partial}{\partial y} \left[-D \frac{\partial c}{\partial y} \right] \right\} \\ &= D \left[\frac{\partial^2 c}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 c}{\partial y^2} \right]. \end{aligned} \quad (2.34)$$

Portanto, esta é a **Equação da Difusão bidimensional**.

Em dimensões arbitrárias este resultado pode ser escrito

$$\frac{\partial c}{\partial t} = \nabla \cdot (D \nabla c) \quad (2.35)$$

Nos capítulos seguintes apresentaremos abordagens destes mesmos fenômenos (reação, difusão, taxia e convecção), através de modelos onde as variáveis independentes são discretas; o espaço no lugar de coordenadas (x, y, z) , serão “patches” (manchas). No capítulo 6, apresentaremos a obtenção de cada uma das equações diferenciais parciais desenvolvidas neste capítulo a partir dos modelos discretos correspondentes.

3 MODELOS BÁSICOS COM EQUAÇÕES A DIFERENÇAS

No capítulo anterior, tanto a variável dependente de estado quanto as variáveis independentes, tempo e espaço, são consideradas contínuas, em consequência, vimos os diversos tipos de fluxos por difusão, taxia e convecção, que acrescentados à dinâmica vital (reação), levaram a uma abordagem com modelos contínuos que envolvem, portanto, equações diferenciais parciais.

Neste capítulo apresentaremos modelos onde as variáveis independentes são discretas (equações a diferenças).

Enquanto populações (variáveis dependentes) assumem qualquer valor não negativo, a dinâmica populacional de uma espécie, para a qual não existe sobreposição entre gerações sucessivas, isto é, os adultos morrem e são substituídos por seus descendentes em intervalos fixos de tempo (gerações), é mais apropriadamente descrita relacionando a população N_{t+1} , dos descendentes, com a população N_t da geração presente através de uma equação a diferenças (mapa) do tipo:

$$N_{t+1} = f(N_t). \quad (3.1)$$

Situação semelhante é aquela de organismos que sofrem mudanças abruptas ou passam por uma seqüência de ciclos discretos durante sua vida.

Ao construir um modelo para descrever um sistema parasitóide-hospedeiro, são sempre feitas considerações a respeito do que ocorreria se não houvesse parasitóides. Por isso, modelos usando equações para uma única população serão apresentados na seção (3.1).

Para estudar o comportamento de duas espécies interagentes N (hospedeiros) e P (parasitóides), teremos um sistema de equações a diferenças do tipo

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= f(N_t, P_t), \\ P_{t+1} &= g(N_t, P_t). \end{aligned} \tag{3.2}$$

Este sistema será estudado na seção (3.2).

Tanto na seção (3.1) quanto na seção (3.2), a única variável independente é o tempo. Salientamos também que todos os modelos com os quais trabalharemos envolverão equações a diferenças de 1ª ordem (a população de uma geração depende apenas da geração anterior) autônoma (o tempo não está envolvido explicitamente). Nossos estudos incluirão cálculos de equilíbrios bem como análise da estabilidade dos mesmos.

3.1 Equações a diferenças de 1ª ordem

Dada uma equação a diferenças de 1ª ordem autônoma, do tipo

$$N_{t+1} = f(N_t), \tag{3.3}$$

esta equação é dita linear se f for uma função linear de N_t , caso contrário ela é não-linear.

Dada uma condição inicial N_0 , uma solução do problema constituído pela equação a diferenças (3.3) juntamente com a condição inicial dada, é uma seqüência de números N_0, N_1, N_2, \dots que satisfaz a equação para cada t . Soluções para as quais $N_{t+1} = N_t = \bar{N}$ são chamadas de soluções de equilíbrio.

Nas subseções que seguem, estudaremos algumas das equações a diferenças básicas no estudo de dinâmica populacional, investigaremos o comportamento da solução N_t quando $t \rightarrow \infty$, e determinaremos, se existirem, os equilíbrios do modelo.

3.1.1 Equações a diferenças lineares

Como exemplo de uma equação a diferenças linear aplicada ao crescimento populacional, podemos citar a divisão celular. Suponhamos que as células se dividam sincronicamente, cada uma produzindo λ células filhas. Sendo N_t , o número de células na t -ésima geração, a equação que relaciona as populações em gerações sucessivas é:

$$N_{t+1} = \lambda N_t, \quad \lambda > 0 \quad (3.4)$$

O fator λ , que indica a razão $\frac{N_{t+1}}{N_t}$ entre as populações de duas gerações sucessivas, é freqüentemente denominada taxa de reprodução da população⁵.

Dado o número inicial de células N_0 , temos

$$N_1 = \lambda N_0,$$

$$N_2 = \lambda N_1 = \lambda(\lambda N_0) = \lambda^2 N_0,$$

$$N_3 = \lambda N_2 = \lambda(\lambda^2 N_0) = \lambda^3 N_0,$$

.

.

.

$$N_t = \lambda N_{t-1} = \lambda(\lambda^{t-1} N_0) = \lambda^t N_0.$$

A solução da equação a diferenças (3.4), linear de 1^a ordem, dada a população inicial N_0 , tem, portanto, a forma:

$$N_t = \lambda^t N_0. \quad (3.5)$$

⁵É possível usar a equação (3.4) para modelar uma população, incluindo mortes, imigração e emigração, durante a mesma geração, quando o tipo de migração não for especificado: neste caso

$$\lambda = \frac{\text{nascimento} + \text{imigrantes}}{\text{mortes} + \text{emigrantes}}$$

Observamos que

- se $\lambda > 1$, N_t cresce exponencialmente com as gerações sucessivas, isto é, $N_0 < N_1 < N_2 < \dots$ tende a ∞ quando $t \rightarrow \infty$;
- se $0 < \lambda < 1$, N_t decresce com as gerações sucessivas, isto é, $N_0 > N_1 > N_2 > \dots$, tende a zero quando $t \rightarrow \infty$;
- se $\lambda = 1$, N_t é constante igual a N_0 , em todas as gerações sucessivas.

Gráficos de soluções $N_t = \lambda^t N_0$ de equações a diferenças lineares do tipo $N_{t+1} = \lambda N_t$, incluindo possibilidades de $\lambda < 0$ e $N_0 < 0$ (não viáveis para população), serão apresentados no Apêndice A (ver Figuras A.3 e A.4).

3.1.2 Equações a diferenças não lineares

Uma equação a diferenças de 1ª ordem não-linear autônoma é da forma

$$N_{t+1} = f(N_t), \quad (3.6)$$

onde N_t é o valor de N na geração t e onde f é uma função não linear de N_t (f pode, por exemplo, ser uma função quadrática, ou uma função exponencial, etc). Em geral, não podemos obter uma solução analítica para equações a diferenças não lineares. Entretanto, é possível obter informações sobre a natureza das soluções ou explorar as soluções com o auxílio do computador, pelo uso recursivo da equação (3.6).

Embora os métodos utilizados para equações lineares não possam ser aplicados diretamente na resolução de equações a diferenças não lineares, veremos a sua utilidade no estudo da estabilidade de soluções de equilíbrio.

Como exemplos de equações a diferenças não lineares, os mais conhecidos são os modelos básicos de Ricker e de Verhulst. O primeiro será apresentado com mais detalhe pois é o que envolveremos mais tarde, no estudo dos sistemas

parasitóide-hospedeiro. Do segundo, apresentaremos apenas o modelo e seus resultados.

3.1.2.1 Modelo de Ricker

O modelo de Ricker [Edelstein-Keshet, 1988], consiste na seguinte equação de 1ª ordem não linear autônoma:

$$N_{t+1} = N_t \exp[r(1 - N_t/K)], \quad (3.7)$$

onde r e K são constantes positivas, K é denominada capacidade de suporte do meio ambiente para uma certa população. Comparando com a equação (3.4) a quantidade $\exp[r(1 - N_t/K)]$ faz o papel do λ , o fator de reprodução da população (razão entre populações sucessivas $\frac{N_{t+1}}{N_t}$), neste caso, é dependente da densidade; este fator decresce à medida que N_t cresce.

A versão adimensionalizada deste modelo é obtida definindo uma nova variável dependente adimensional x_t , através de $x_t = \frac{N_t}{K}$, visto que $[N_t] = [K]$, onde usamos $[\alpha]$ para indicar a dimensão de α .

Substituindo na equação (3.7) segue que:

$$x_{t+1} = f(x_t), \quad (3.8)$$

onde definimos

$$f(x_t) \equiv x_t \exp[r(1 - x_t)]. \quad (3.9)$$

Observamos que dos dois parâmetros r e K envolvidos na equação (3.7), apenas r é um parâmetro relevante, pois é o único que resta na versão adimensional do modelo. De um modo geral, é freqüente acontecer dos parâmetros relevantes serem uma combinação de parâmetros originais do modelo.

A equação a diferenças abaixo é portanto, a versão adimensional do modelo de Ricker, a saber:

$$x_{t+1} = x_t \exp[r(1 - x_t)], \quad (3.10)$$

onde x_t é relacionado com a população N_t e a capacidade de suporte K através de

$$x_t = \frac{N_t}{K}. \quad (3.11)$$

Equilíbrios do modelo de Ricker adimensional - abordagem analítica

Os equilíbrios da equação adimensional (3.10) devem satisfazer

$$x_{t+1} = x_t = \bar{x},$$

isto é,

$$\bar{x}(1 - \exp[r(1 - \bar{x})]) = 0,$$

donde obtemos dois equilíbrios \bar{x}_1 e \bar{x}_2 , como segue:

$$\bar{x}_1 = 0$$

e,

$$1 = \exp[r(1 - \bar{x}_2)] \Rightarrow \bar{x}_2 = 1.$$

Portanto, os pontos de equilíbrio da equação (3.10) são:

$$\bar{x}_1 = 0, \quad \bar{x}_2 = 1. \quad (3.12)$$

Um equilíbrio \bar{x} da equação a diferenças (3.8)-(3.9) será estável (ver Apêndice A), se

$$|f'(\bar{x})| = |e^{r(1-\bar{x})}[1 - r\bar{x}]| < 1. \quad (3.13)$$

Aplicando a condição acima a cada um dos equilíbrios $\bar{x}_1 = 0$ e $\bar{x}_2 = 1$, concluímos que:

a) $\bar{x}_1 = 0$ é ponto de equilíbrio instável, para qualquer que seja o valor do parâmetro $r > 0$, pois $f'(0) = e^r > 1$,

b) $\bar{x}_2 = 1$, é ponto de equilíbrio linearmente estável se $|f'(1)| = |1 - r| < 1$, donde concluímos que $0 < r < 2$. Este equilíbrio será instável se $r > 2$.

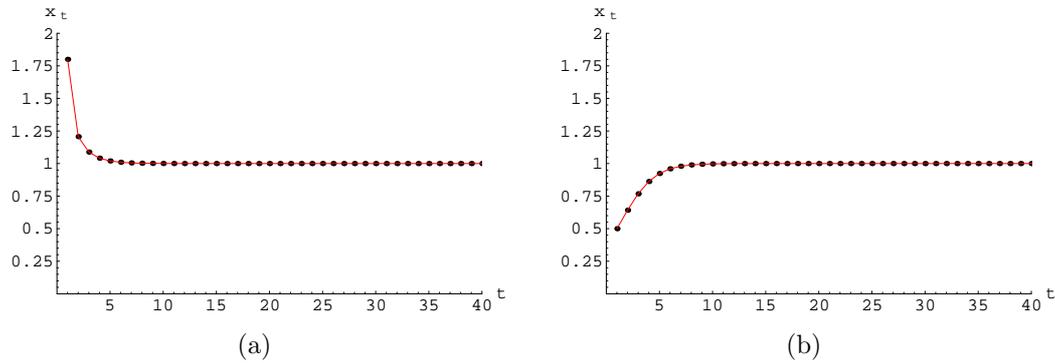


Figura 3.1: Evolução temporal obtida iterando 40 vezes consecutivas a equação a diferenças (3.10) para $0 < r < 1$; (a) $x_0 > 1$, (b) $x_0 < 1$.

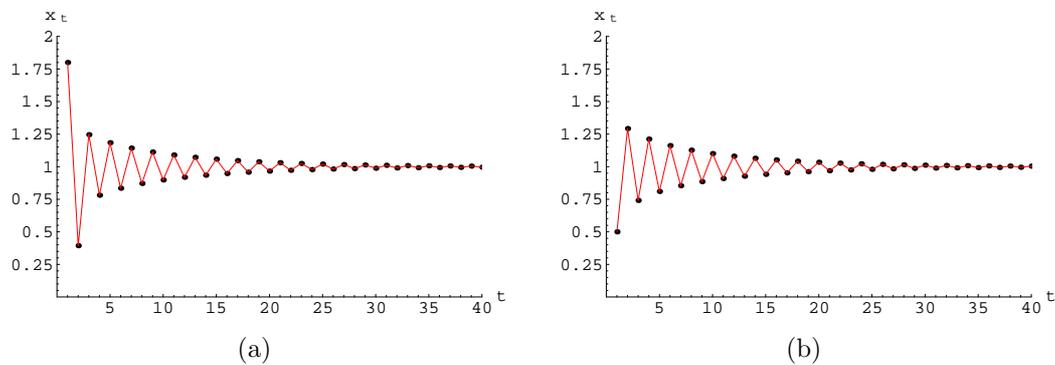


Figura 3.2: Evolução temporal obtida iterando 40 vezes consecutivas a equação a diferenças (3.10) para $1 < r < 2$; (a) $x_0 > 1$, (b) $x_0 < 1$.

Para ver se, para pontos próximos de \bar{x}_2 , a aproximação a este equilíbrio se dá com oscilação ou não, devemos considerar duas possibilidades [ver Apêndice A]:

- se $0 < r < 1$ temos $0 < f'(1) < 1$, e portanto a aproximação a \bar{x}_2 é monotônica (ver Figura 3.1);
- se $1 < r < 2$ temos $-1 < f'(1) < 0$ a aproximação a \bar{x}_2 é com oscilações (ver Figura 3.2).

Traçamos os segmentos unindo os pontos, apenas para melhor visualizar a seqüência entre os diversos valores das iterações sucessivas.

Equilíbrios do modelo de Ricker adimensional - abordagem gráfica

Graficamente, uma solução de equilíbrio \bar{x} , é obtida tomando-se a intersecção das curvas

$$x_{t+1} = f(x_t) \quad \text{e} \quad x_{t+1} = x_t.$$

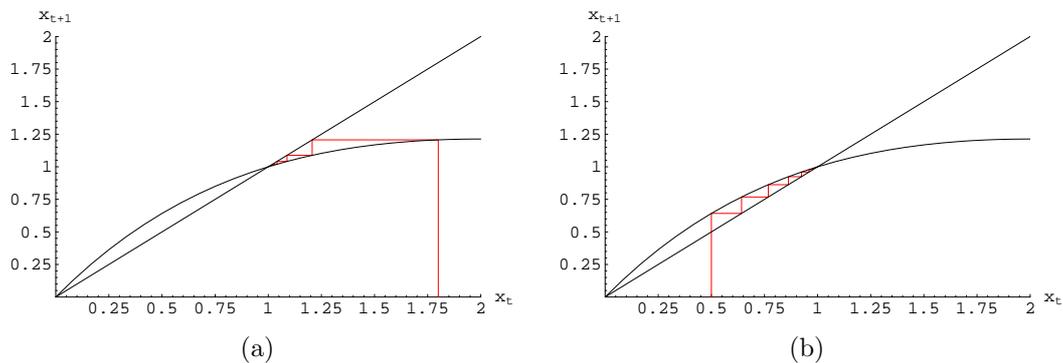


Figura 3.3: Abordagem gráfica dos equilíbrios da equação a diferenças (3.10) para $0 < r < 1$; (a) $x_0 > 1$, (b) $x_0 < 1$.

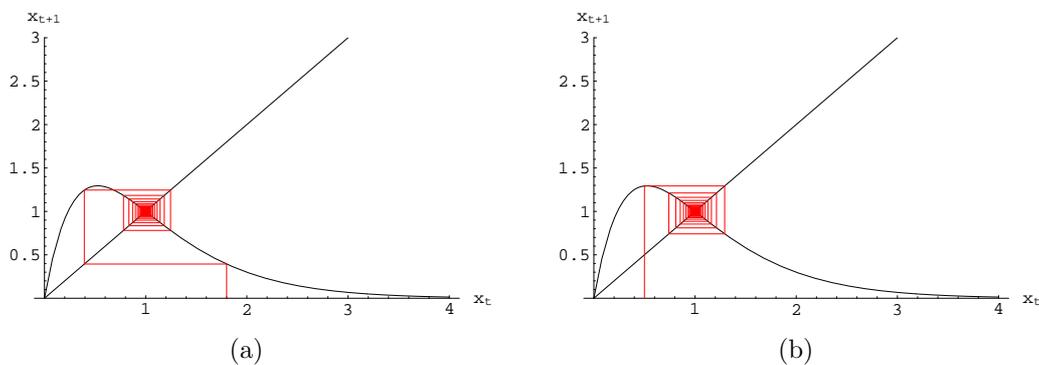


Figura 3.4: Abordagem gráfica dos equilíbrios da equação a diferenças (3.10) para $1 < r < 2$; (a) $x_0 > 1$, (b) $x_0 < 1$.

As Figuras 3.3 e 3.4 representam o diagrama de Lamerey, também conhecido como Cobweb (“teia de aranha”) do modelo de Ricker, para cada uma das situações correspondentes às Figuras 3.1 e 3.2, respectivamente. Este diagrama segue a seguinte construção: dado x_0 , traçamos uma reta paralela ao eixo das ordenadas até a curva $x_{t+1} = f(x_t)$; a ordenada $f(x_0)$ correspondente é o valor x_1 . Este valor deve posteriormente ser marcado sobre o eixo horizontal para, da mesma

forma, fornecer o valor de x_2 ; e assim por diante. Para marcar sobre o eixo horizontal, o valor que foi primeiro determinado sobre o eixo vertical, pode-se (ao invés de medir) usar a reta bissetriz do primeiro quadrante; dessa forma a seqüência de etapas resume-se ao que está apresentado nas Figuras 3.3 e 3.4. Nas quatro situações apresentadas nestas figuras, podemos observar que os pontos vão se aproximando do ponto de equilíbrio linearmente estável (\bar{x}, \bar{x}) da função, com $\bar{x} \neq 0$; o equilíbrio $(0, 0)$ é instável.

Ciclos no modelo de Ricker

O que acontece para valores $r > 2$? Quando r cresce além de 2, os equilíbrios $\bar{x}_1 = 0$ e $\bar{x}_2 = 1$ do modelo de Ricker adimensional (3.10) são ambos instáveis. Na Figura 3.5(a) apresentamos o diagrama tipo “teia de aranha” para $r = 2,2$ iniciando com $x_0 = 0,25$; a série temporal correspondente está na Figura 3.5(b). Destes gráficos, observamos que tanto $\bar{x} = 0$ quanto $\bar{x} = 1$ são equilíbrios instáveis, e que o comportamento assintótico é do tipo ciclo de período 2.

Para investigar a existência de ciclos de período 2, determinaremos (se existirem), valores \bar{x}'_1 e \bar{x}'_2 tais que [ver Apêndice A],

$$g(\bar{x}'_i) = f(f(\bar{x}'_i)) = \bar{x}'_i, \quad i = 1, 2$$

para $f(x)$ dada em (3.9).

Temos, portanto, que investigar os equilíbrios da equação a diferenças

$$x_{t+1} = g(x_t), \quad (3.14)$$

onde $g(x)$ é a função composta:

$$g(x) = f(f(x)) = f(x) \exp[r(1 - f(x))] = x \cdot e^{r(1-x) + r[1 - xe^{r(1-x)}]}, \quad (3.15)$$

para $r > 2$.

Consideremos novamente $r = 2,2$. Os equilíbrios podem ser determinados numericamente (usando o comando FindRoot do software Mathematica), como

segue:

$$\bar{x}'_1 = 0, \quad \bar{x}'_2 = 0,497059, \quad \bar{x}'_3 = 1, \quad \bar{x}'_4 = 1,50294. \quad (3.16)$$

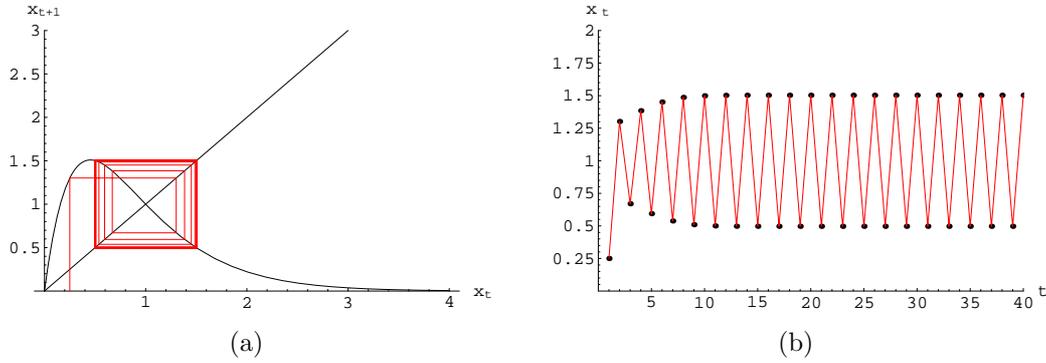


Figura 3.5: (a) Diagrama tipo “teia de aranha”, (b) Série temporal, ambos correspondentes à equação a diferenças (3.10) para $r = 2,2$ e $x_0 = 0,25$, apresentando ciclo de período 2.

Observamos que \bar{x}'_1 e \bar{x}'_3 são os mesmos equilíbrios, instáveis, da função $f(x)$. Na Figura 3.6, apresentamos o gráfico da reta $x_{t+1} = x_t$, juntamente com $x_{t+1} = g(x_t)$, onde cada equilíbrio da função g é um ponto de intersecção entre a reta e a curva em questão.

Graficamente, podemos observar a estabilidade linear de \bar{x}'_2 e \bar{x}'_4 , visto que

$$\begin{aligned} |g'(\bar{x}'_2)| &= |g'(0,497059)| = 0,215724 < 1 \\ |g'(\bar{x}'_4)| &= |g'(1,50294)| = 0,215728 < 1 \end{aligned} \quad (3.17)$$

bem como a instabilidade de \bar{x}'_1 e de \bar{x}'_3 , visto que

$$\begin{aligned} |g'(\bar{x}'_1)| &= |g'(0)| = 81,4509 > 1 \\ |g'(\bar{x}'_3)| &= |g'(1)| = 1,44 > 1. \end{aligned} \quad (3.18)$$

Nesta mesma figura, observamos também que, dependendo do valor inicial x_0 , iterando $x_{t+1} = g(x_t)$, x_t se aproxima de \bar{x}'_2 ou de \bar{x}'_4 .

Por fim, observamos ainda que os valores \bar{x}'_2 e \bar{x}'_4 são os mesmos que obtivemos nas Figuras 3.5(a) e 3.5(b).

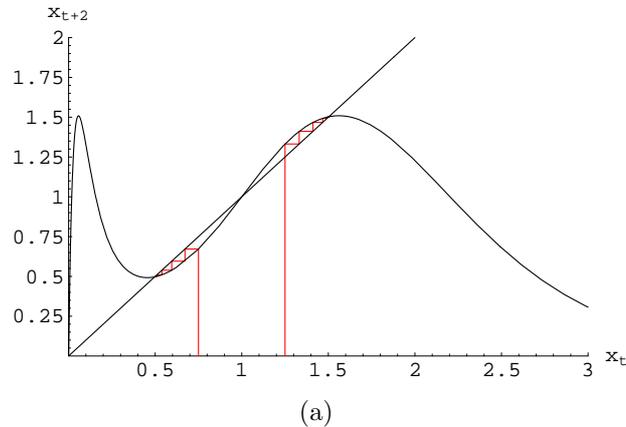


Figura 3.6: Diagrama do tipo “teia de aranha” correspondente à equação a diferenças (3.14), com (3.15), para $r = 2,2$; os pontos de intersecção entre a reta e a curva definem os equilíbrios \bar{x}_i , $i = 1, 2, 3, 4$.

Na Figura 3.7, apresentamos o diagrama de bifurcação do modelo de Ricker obtido iterando a equação $x_{t+1} = x_t \exp[r(1 - x_t)]$, para r de 0 a 4, em passos de 0,1 em 0,1, deixando passar os transientes (149 iterações) e marcando o valor das iterações 150 a 300. Os pontos marcados são, portanto, os valores assintóticos de x_t . Como mostrado analiticamente anteriormente, observamos que o equilíbrio $\bar{x}_2 = 1$ é estável para $0 < r < 2$; teremos ciclo de período 2 formado pelos equilíbrios \bar{x}'_2 e \bar{x}'_4 obtidos em (3.16) para $r > 2$ e $r < 2,5$, aproximadamente. Para maiores valores de r , poderemos encontrar ciclos de período 2^n , com $n = 2, 3, 4, \dots$, bem como atratores caóticos.

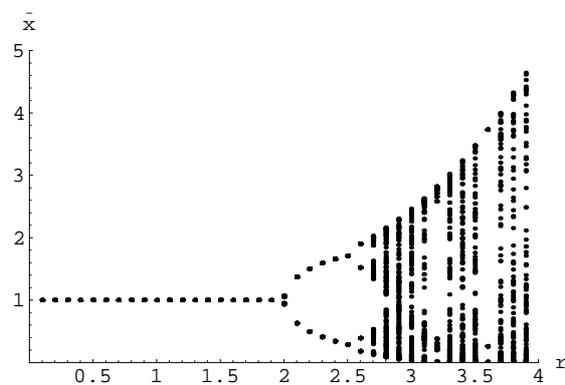


Figura 3.7: Diagrama de bifurcação do modelo de Ricker.

No modelo parasitóide-hospedeiro que estudaremos na seção (3.2), a dinâmica vital dos hospedeiros será descrita por um modelo de Ricker.

3.1.2.2 Modelo de Verhulst

Um outro exemplo de equações a diferenças não linear de uma única espécie, bastante utilizado, é a equação de Verhulst que também é conhecida como equação logística:

$$x_{t+1} = rx_t(1 - x_t), \quad (3.19)$$

onde $0 < x_t < 1$, pois caso contrário $x_{t+1} < 0$.

Visto que nos sistemas que estudaremos tal equação a diferenças não será envolvida, apresentaremos abaixo, apenas alguns resultados básicos.

Os pontos de equilíbrio são:

$$\bar{x}_1 = 0 \quad \bar{x}_2 = 1 - \frac{1}{r},$$

sendo que para este último seja biologicamente viável ($\bar{x}_2 > 0$), devemos ter $r > 1$.

Para $0 < r < 1$, o único equilíbrio é $\bar{x}_1 = 0$, e este é linearmente estável. Para $r > 1$, existirão os dois equilíbrios \bar{x}_1 e \bar{x}_2 , sendo que $\bar{x}_1 = 0$ e $\bar{x}_2 = 1 - \frac{1}{r}$; quanto a sua estabilidade, \bar{x}_1 é instável $\forall r > 1$, enquanto que \bar{x}_2 é linearmente estável para $1 < r < 3$.

Da mesma forma da Figura 3.7, obtivemos a Figura 3.8 que mostra o diagrama de bifurcação do modelo de Verhulst obtido iterando a equação $x_{t+1} = rx_t(1 - x_t)$. Podemos observar que para $0 < r < 1$ o equilíbrio $\bar{x} = 0$ é estável; para $1 < r < 3$ o equilíbrio $\bar{x} = 1 - \frac{1}{r}$ é estável e para $3 < r < 1 + \sqrt{6}$ teremos ciclos de período 2 estáveis, e para valores de r acima de $1 + \sqrt{6}$ temos uma cascata de duplicação de período, isto é, ciclos de período 2^n , $n = 2, 3, \dots$, e após temos comportamento caótico.

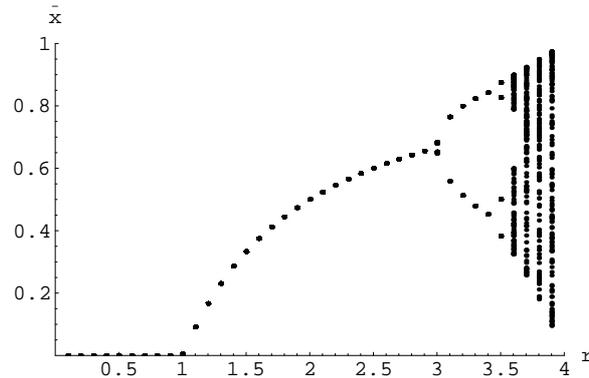


Figura 3.8: Diagrama de bifurcação do modelo de Verhulst.

3.2 Sistemas de equações a diferenças

Depois de ver alguns tópicos referentes às equações a diferenças, abordaremos agora sistema de equações a diferenças de 1ª ordem, que constituem a modelagem matemática dos sistemas parasitóide-hospedeiro do trabalho que desenvolvemos. Da mesma forma que fizemos, com relação às equações a diferenças, começaremos por estudar sistemas lineares de 1ª ordem (seção 3.2.1), para depois abordar sistemas não lineares de 1ª ordem (seção 3.2.2).

3.2.1 Sistema de equações a diferenças lineares de 1ª ordem

Nesta seção, estudaremos o seguinte exemplo específico de sistema de equações a diferenças lineares de 1ª ordem:

$$\begin{aligned}\epsilon_{t+1} &= a_{11}\epsilon_t + a_{12}\eta_t \\ \eta_{t+1} &= a_{21}\epsilon_t + a_{22}\eta_t,\end{aligned}\tag{3.20}$$

onde convenientemente escolhemos:

$$\begin{aligned}a_{11} &= 1 \\ a_{12} &= -\frac{\lambda \ln \lambda}{c(\lambda - 1)} \\ a_{21} &= c\frac{\lambda - 1}{\lambda} \\ a_{22} &= \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}\end{aligned}$$

que envolve dois parâmetros: $c > 0$ e $\lambda > 1$.

Esta escolha é oportuna pois, como veremos mais adiante, ao estudar a linearidade de um certo equilíbrio do modelo de Nicholson-Bailey, recairemos no sistema linear (3.20), para os afastamentos em torno deste equilíbrio.

Aplicando a teoria desenvolvida no Apêndice B, a solução deste sistema é, de acordo com a equação (B.25):

$$\begin{bmatrix} \epsilon_t \\ \eta_t \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \varphi_{11} & \varphi_{12} \\ \varphi_{21} & \varphi_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} r_1^t \\ r_2^t \end{bmatrix},$$

onde r_1 e r_2 são as raízes da equação característica de (B.13):

$$r^2 - \left(1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}\right)r + \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} = 0, \quad (3.21)$$

e de acordo com (B.26), (B.27), (B.28) e (B.29) temos que:

$$\varphi_{11} = \frac{\epsilon_0(r_2 - 1) + \eta_0 \frac{\lambda \ln \lambda}{c(\lambda-1)}}{r_2 - r_1} \quad (3.22)$$

$$\varphi_{12} = \frac{-\eta_0 \frac{\lambda \ln \lambda}{c(\lambda-1)} + \epsilon_0(1 - r_1)}{r_2 - r_1} \quad (3.23)$$

$$\varphi_{21} = \frac{\epsilon_0(r_2 - 1) + \eta_0 \frac{\lambda \ln \lambda}{c(\lambda-1)}}{r_2 - r_1} \frac{(r_1 - 1)}{\frac{-\lambda \ln \lambda}{c(\lambda-1)}} \quad (3.24)$$

$$\varphi_{22} = \frac{-\eta_0 \frac{\lambda \ln \lambda}{c(\lambda-1)} + \epsilon_0(1 - r_1)}{r_2 - r_1} \frac{r_2 - 1}{\frac{-\lambda \ln \lambda}{c(\lambda-1)}} \quad (3.25)$$

De acordo com a equação (B.31), a condição para que esta solução satisfaça $\lim_{t \rightarrow \infty} (\epsilon_t, \eta_t) = (0, 0)$ é:

$$\left|1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}\right| < \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} + 1 < 2, \quad (3.26)$$

visto que

$$\beta = a_{11} + a_{22} = 1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} \quad (3.27)$$

e

$$\gamma = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}. \quad (3.28)$$

Para analisar se a condição (3.26) é satisfeita ou não, procedemos como segue:

Como $\lambda > 1$, podemos eliminar o módulo na equação (3.26), e reescrevê-la sob a forma:

$$\frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} < \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} < 1. \quad (3.29)$$

Sendo $\lambda > 1$ a primeira desigualdade de (3.29) é sempre satisfeita. A segunda desigualdade pode ser reescrita sob a forma:

$$\frac{\lambda \ln \lambda - \lambda + 1}{\lambda - 1} < 0, \quad (3.30)$$

que, para $\lambda > 1$, nunca será satisfeita, pois sendo o denominador positivo implicará no numerador negativo, isto é,

$$f_1(\lambda) < f_2(\lambda) \quad (3.31)$$

onde, $f_1(\lambda) \equiv \lambda \ln \lambda$ e $f_2(\lambda) \equiv \lambda - 1$, cujos gráficos, apresentados na Figura 3.9, asseguram que a condição (3.31) nunca será satisfeita. Analiticamente, verificamos que:

$$f_1(1) = f_2(1) = 0 \quad (3.32)$$

não satisfaz a condição acima e também, $f_1'(\lambda) = 1 + \ln \lambda$, que para $\lambda > 1$, será sempre maior que $f_2'(\lambda) = 1$.

Portanto, não existe $\lambda > 1$, tal que a solução (ϵ_t, η_t) se aproxime de $(0, 0)$, quando $t \rightarrow \infty$.

3.2.2 Sistema de equações a diferenças não linear

Como exemplo de aplicação da análise desenvolvida no Apêndice C, para sistemas de equações a diferenças não lineares estudaremos o modelo para-

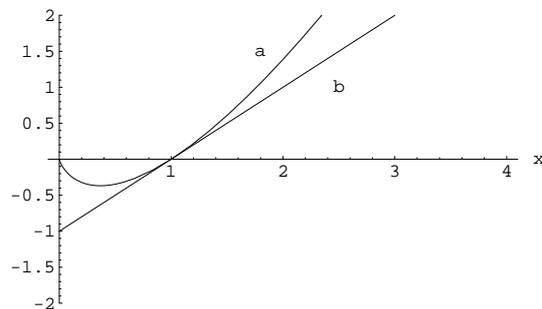


Figura 3.9: Representação gráfica: (a) da função $f_1(x) = x \ln x$ e (b) da função $f_2(x) = x - 1$.

sitóide-hospedeiro de Nicholson-Bailey, que envolve um certo tipo de interação entre duas espécies.

Ambas as espécies apresentam estágios do tipo ciclos de vida que incluem: ovos, larvas, pupas e adultos. O parasitóide explora o seu hospedeiro da seguinte maneira: uma fêmea adulta procura um hospedeiro para depositar seus ovos (oviposição), sendo que em alguns casos os ovos são depositados sobre a superfície externa do hospedeiro, durante seu estágio de larva ou pupa; em outros, os ovos são injetados dentro do corpo do hospedeiro. As larvas dos parasitóides desenvolvem-se e crescem às custas do seu hospedeiro, consumindo-o e posteriormente matando-o⁶.

O modelo de Nicholson-Bailey

Um modelo simples de parasitóides e hospedeiros, com uma única variável independente t , discreta, pode ser descrito pelo seguinte conjunto de hipóteses:

1. Hospedeiros parasitados morrem dando origem à próxima geração de parasitóides;
2. Hospedeiros não parasitados dão origem à próxima geração de hospedeiros;

⁶Em [Kot, 2001] encontramos que a diferença entre parasitóide e parasita está no fato de que, se por um lado a fêmea parasitóide mata seu hospedeiro, o mesmo não ocorre com o parasita, que se fixa no hospedeiro, extraíndo dele seu alimento, sem matá-lo.

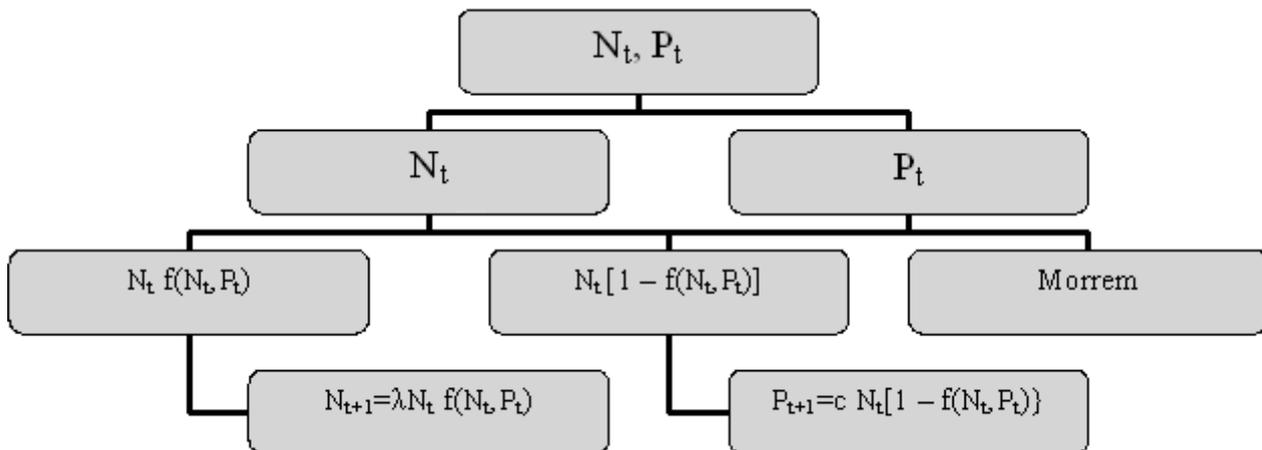


Figura 3.10: Fluxograma do modelo de Nicholson-Bailey.

3. A fração de hospedeiros que são parasitados depende da taxa de encontro das duas espécies;
4. Parasitóides que não depositam seus ovos em hospedeiro algum, não se reproduzem e morrem na geração t ;
5. O primeiro encontro entre hospedeiro e parasitóide é o único encontro relevante.

Representamos por:

N_t = densidade de hospedeiros na geração t ;

P_t = densidade de parasitóides na geração t ;

λ = fator de reprodução dos hospedeiros, é o número de hospedeiros “filhos” por hospedeiro “mãe” não parasitado;

c = número médio de ovos viáveis depositados por um parasitóide em um único hospedeiro, também denominado fecundidade do parasitóide.

$f(N_t, P_t)$ é a fração de hospedeiros não parasitados; na ausência de parasitóides $f(N_t, P_t) = 1$ (nenhum hospedeiro é parasitado).

Assim, ao levar em consideração as hipóteses definidas anteriormente, construímos o modelo parasitóide-hospedeiro dado pelo seguinte sistema de equações a diferenças:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= \lambda N_t f(N_t, P_t), \\ P_{t+1} &= c N_t [1 - f(N_t, P_t)], \end{aligned} \quad (3.33)$$

apresentado na Figura 3.10, onde

$N_t f(N_t, P_t)$ é o número de hospedeiros não parasitados; após multiplicar pelo fator de reprodução λ dos hospedeiros, fornece o número N_{t+1} de hospedeiros na geração $t + 1$.

$N_t [1 - f(N_t, P_t)]$ é o número de hospedeiros parasitados; após multiplicar pela fecundidade c dos parasitóides, fornece o número P_{t+1} de parasitóides na geração $t + 1$.

No sistema (3.33), não está explícita a função $f(N_t, P_t)$, mas verificamos que, se $f(N_t, P_t) = 1$ (nenhum hospedeiro é parasitado), os hospedeiros seguem um modelo de Malthus $N_{t+1} = \lambda N_t$, que é linear.

No modelo de Nicholson e Bailey, supõe-se que a fração $f(N_t, P_t)$, de hospedeiros não parasitados, seja função apenas da população P_t de parasitóides, através de:

$$f(N_t, P_t) = \exp(-aP_t), \quad (3.34)$$

que decresce à medida que a população P_t aumenta. A obtenção da expressão (3.34), bem como os princípios nos quais está baseada serão apresentados a seguir. Observamos que a expressão (3.34) para $f(N_t, P_t)$ satisfaz a condição de que, na ausência de parasitóides, isto é, com $P_t = 0$, obtém-se $f(N_t, P_t) = 1$.

Ao propor esta expressão, Nicholson e Bailey consideraram que os encontros são aleatórios e, portanto, pela lei de ação das massas o número de encontros E_t é proporcional ao produto do número de hospedeiros (ainda não parasitados),

pelo número de parasitóides, isto é,

$$E_t = aN_tP_t, \quad (3.35)$$

onde a é uma constante que representa a eficiência do parasitóide em encontrar algum hospedeiro. Decorre do fato de termos encontros aleatórios, que sua probabilidade seja descrita por uma distribuição de Poisson, donde temos que a probabilidade de um certo número r de eventos ocorrer em um certo intervalo de tempo é dado por:

$$p(r) = \frac{\exp(-\mu)\mu^r}{r!}, \quad (3.36)$$

onde

$$\mu = \frac{E_t}{N_t} \quad (3.37)$$

é o número médio de eventos num intervalo de tempo. Como o número de encontros é dado pela equação (3.35), concluímos que $\mu = aP_t$, e portanto,

$$p(r) = \frac{\exp(-aP_t)}{r!} (aP_t)^r. \quad (3.38)$$

A função $f(N_t, P_t)$ deve corresponder a $p(0)$, pois esta indica a probabilidade de que um parasitóide não encontre hospedeiro durante a sua vida (geração t), isto é,

$$f(N_t, P_t) = p(0) = \exp(-aP_t), \quad (3.39)$$

que é exatamente a expressão (3.34).

Substituindo $f(N_t, P_t)$ no sistema parasitóide-hospedeiro genérico (3.33), obtemos o seguinte sistema que é conhecido como o modelo de Nicholson-Bailey

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= \lambda N_t \exp(-aP_t), \\ P_{t+1} &= cN_t[1 - \exp(-aP_t)]. \end{aligned} \quad (3.40)$$

Pontos de equilíbrio do modelo de Nicholson-Bailey

Uma questão fundamental em Ecologia é a coexistência das espécies, isto é, que indivíduos das duas espécies existam e persistam com o tempo. Mostraremos

que o modelo de Nicholson-Bailey possui dois pontos de equilíbrio, que definiremos como (\bar{N}_1, \bar{P}_1) e (\bar{N}_2, \bar{P}_2) , onde o primeiro é o ponto de equilíbrio de extinção das espécies e o segundo é o ponto de equilíbrio da coexistência das espécies.

Para isso, representamos por (\bar{N}, \bar{P}) , o ponto de equilíbrio no espaço das variáveis dependentes, (ver Apêndice C), que deve satisfazer as condições:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t = \bar{N} \\ P_{t+1} &= P_t = \bar{P}, \end{aligned} \quad (3.41)$$

o qual, substituído nas equações (3.40), leva a:

$$\begin{aligned} \bar{N} [1 - \lambda \exp(-a\bar{P})] &= 0, \\ \bar{P} - c\bar{N} [1 - \exp(-a\bar{P})] &= 0. \end{aligned} \quad (3.42)$$

Das condições (3.42), obtemos:

- o ponto de equilíbrio de extinção de ambas espécies

$$\bar{N}_1 = 0 \quad \text{e} \quad \bar{P}_1 = 0,$$

- e de $[1 - \lambda \exp(-a\bar{P}_2)] = 0$ e $\bar{P}_2 - c\bar{N}_2[1 - \exp(-a\bar{P}_2)] = 0$, o ponto de equilíbrio de coexistência das espécies:

$$\bar{N}_2 = \frac{\lambda \ln \lambda}{ac(\lambda - 1)} \quad \text{e} \quad \bar{P}_2 = \frac{\ln \lambda}{a},$$

biologicamente viável ($\bar{N}_2 > 0$) se $\lambda > 1$.

Portanto, os pontos de equilíbrio do modelo de Nicholson-Bailey são:

$$(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0) \quad (3.43)$$

e

$$(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = \left(\frac{\lambda \ln \lambda}{ac(\lambda - 1)}, \frac{\ln \lambda}{a} \right), \quad (3.44)$$

sendo que o equilíbrio em (3.44) é biologicamente viável apenas se $\lambda > 1$.

Estabilidade dos equilíbrios do modelo de Nicholson-Bailey

Mostraremos, a seguir, que o único equilíbrio existente para $0 < \lambda < 1$, a saber, (\bar{N}_1, \bar{P}_1) dado em (3.43), é estável; por outro lado, para $\lambda > 1$, quando existirem os dois equilíbrios (\bar{N}_1, \bar{P}_1) de (3.43), e (\bar{N}_2, \bar{P}_2) de (3.44), nenhum equilíbrio é estável.

Para isso [ver Apêndice C], definindo:

$$\begin{aligned} F(N, P) &\equiv \lambda N \exp(-aP) \\ G(N, P) &\equiv cN[1 - \exp(-aP)], \end{aligned} \quad (3.45)$$

temos que um equilíbrio (\bar{N}, \bar{P}) será linearmente estável se ambos autovalores r_1 e r_2 da matriz jacobiana:

$$J = \begin{bmatrix} F'_N(\bar{N}, \bar{P}) & F'_P(\bar{N}, \bar{P}) \\ G'_N(\bar{N}, \bar{P}) & G'_P(\bar{N}, \bar{P}) \end{bmatrix} \quad (3.46)$$

$$= \begin{bmatrix} \lambda \exp(-a\bar{P}) & -a\lambda\bar{N} \exp(-a\bar{P}) \\ c[1 - \exp(-a\bar{P})] & ac\bar{N} \exp(-a\bar{P}) \end{bmatrix} \quad (3.47)$$

forem tais que $|r_i| < 1$, $i = 1, 2$, o que por sua vez implica em [ver Apêndice C.12]

$$|\beta| < \gamma + 1 < 2 \quad (3.48)$$

para uma equação característica da forma:

$$r^2 - \beta r + \gamma = 0,$$

sendo $\beta \equiv \text{tr}\mathbf{J}$ e $\gamma \equiv \det\mathbf{J}$.

a) Estabilidade do equilíbrio (\bar{N}_1, \bar{P}_1)

O ponto $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$, substituído em (3.47) fornece:

$$J|_{(\bar{N}_1, \bar{P}_1)} = \begin{bmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad (3.49)$$

donde

$$\begin{aligned}\beta &= tr \mathbf{J}|_{(\overline{N}_1, \overline{P}_1)} = \lambda \\ \gamma &= det \mathbf{J}|_{(\overline{N}_1, \overline{P}_1)} = 0,\end{aligned}\tag{3.50}$$

que substituído no critério de estabilidade (3.48) fornece:

$$|\lambda| < 1,\tag{3.51}$$

e como $\lambda > 0$, segue que

$$0 < \lambda < 1.\tag{3.52}$$

Portanto, o ponto de equilíbrio $(\overline{N}_1, \overline{P}_1) = (0, 0)$ de extinção das espécies será linearmente estável para $0 < \lambda < 1$; caso contrário, será instável.

b) Estabilidade do equilíbrio $(\overline{N}_2, \overline{P}_2)$

O ponto de equilíbrio $(\overline{N}_2, \overline{P}_2) = (\frac{\lambda \ln \lambda}{ac(\lambda-1)}, \frac{\ln \lambda}{a})$, que é biologicamente viável, para $\lambda > 1$, substituído em (3.47) fornece:

$$J|_{(\overline{N}_2, \overline{P}_2)} = \begin{bmatrix} 1 & \frac{-\lambda \ln \lambda}{c(\lambda-1)} \\ c[\frac{\lambda-1}{\lambda}] & \frac{\ln \lambda}{\lambda-1} \end{bmatrix},\tag{3.53}$$

donde

$$\begin{aligned}\beta &= tr \mathbf{J}|_{(\overline{N}_2, \overline{P}_2)} = 1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} \\ \gamma &= det \mathbf{J}|_{(\overline{N}_2, \overline{P}_2)} = \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1},\end{aligned}\tag{3.54}$$

que substituídos no critério de estabilidade (3.48), fornece:

$$\left|1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}\right| < \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} + 1 < 2,\tag{3.55}$$

condição previamente encontrada na secção anterior em (3.26). De acordo com a análise desenvolvida, após a equação (3.28), esta condição nunca será satisfeita para $\lambda > 1$.

Portanto, o equilíbrio de coexistência das espécies $(\overline{N}_2, \overline{P}_2)$, que existe apenas para $\lambda > 1$, será sempre instável.

Conclusão do modelo de Nicholson-Bailey

Os equilíbrios (\bar{N}_i, \bar{P}_i) , $i = 1, 2$ do modelo de Nicholson-Bailey

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= \lambda N_t \exp(-aP_t), \\ P_{t+1} &= c N_t(1 - \exp(-aP_t)), \end{aligned}$$

onde $a > 0$, $\lambda > 0$ e $c > 0$, podem ser classificados de acordo com a tabela abaixo:

	Equilíbrios biologicamente viáveis	Estabilidade linear
$0 < \lambda < 1$	$(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$	linearmente estável
$\lambda > 1$	$(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$	instável
	$(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = \left(\frac{\lambda \ln \lambda}{ac(\lambda-1)}, \frac{\ln \lambda}{a}\right)$	instável

Para ver como ocorre a evolução temporal das populações segundo este modelo, iteramos o sistema (3.40), gerando desta forma os gráficos apresentados na Figura 3.11. Usamos para os parâmetros c e a , os valores 1 e 0,068, respectivamente.

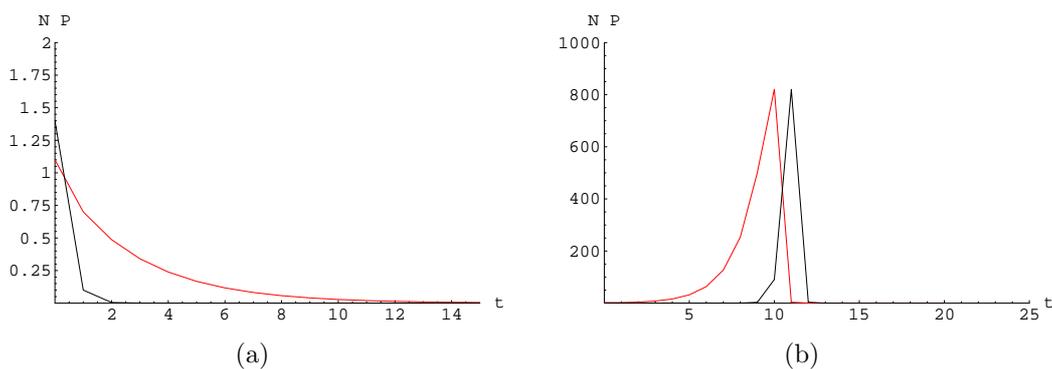


Figura 3.11: Evolução temporal das populações de hospedeiros (curva vermelha) e parasitóides (curva preta) do modelo de Nicholson-Bailey (a) $0 < \lambda < 1$; (b) $\lambda > 1$.

A Figura 3.11(a) refere-se à situação $0 < \lambda = 0,7 < 1$; verificamos que para $0 < \lambda < 1$ o ponto de equilíbrio $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ é linearmente estável; ambas

as populações tendem à extinção, sendo que a população de hospedeiros se extingue após a população de parasitóides.

A Figura 3.11(b) refere-se a $\lambda = 2 > 1$, para o qual os pontos de equilíbrio $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ e $(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = (\frac{\lambda \ln \lambda}{ac(\lambda-1)}, \frac{\ln \lambda}{a})$ são ambos instáveis. Inicialmente, a população de hospedeiros cresce mais rapidamente que a população de parasitóides, e após um certo tempo ocorre primeiro a extinção dos hospedeiros (diz-se que a população de hospedeiros é controlada pela população de parasitóides), e depois ocorre a extinção dos parasitóides, uma vez que estes dependem dos hospedeiros para sobreviver.

Desta síntese, vemos que em meios homogêneos, as populações de parasitóides e de hospedeiros com gerações discretas, de acordo com o modelo de Nicholson-Bailey, não irão persistir, pois o equilíbrio (\bar{N}_2, \bar{P}_2) de coexistência das espécies, que só é biologicamente viável quando $\lambda > 1$, é instável. Na próxima seção, mostraremos que, em meios heterogêneos, a dispersão poderá ter um efeito estabilizante.

4 REDES DE MAPAS ACOPLADOS EM SISTEMAS DE REAÇÃO-DIFUSÃO

No capítulo anterior, estudamos equações a diferenças, onde a variável tempo (única variável independente) é discreta. Ao não considerar “espaço” entre as nossas variáveis independentes, estamos supondo que o meio é espacialmente homogêneo. No entanto, ao estudar populações espacialmente distribuídas, com alguma heterogeneidade (espacial) seja na distribuição da população, seja no próprio ambiente, devemos incluir o espaço entre as variáveis independentes. Na rede de mapas acoplados, que estudaremos neste capítulo, passaremos a incluir a variável independente “espaço” que, assim como o tempo, será considerada discreta; a variável dependente (variável de estado=população) será considerada contínua.

Redes de mapas acoplados (“Coupled Map Lattices”) são, portanto, modelos nos quais o espaço e o tempo são representados por variáveis discretas enquanto as variáveis de estados são descritas por densidades contínuas. No que segue o espaço será considerado como um domínio bidimensional dividido em manchas (“patches”) discretos identificados por dois índices i e j com $i, j = 1, 2, \dots, n$, onde n é a dimensão da rede quadrada.

4.1 Modelo parasitóide-hospedeiro com movimentação por difusão

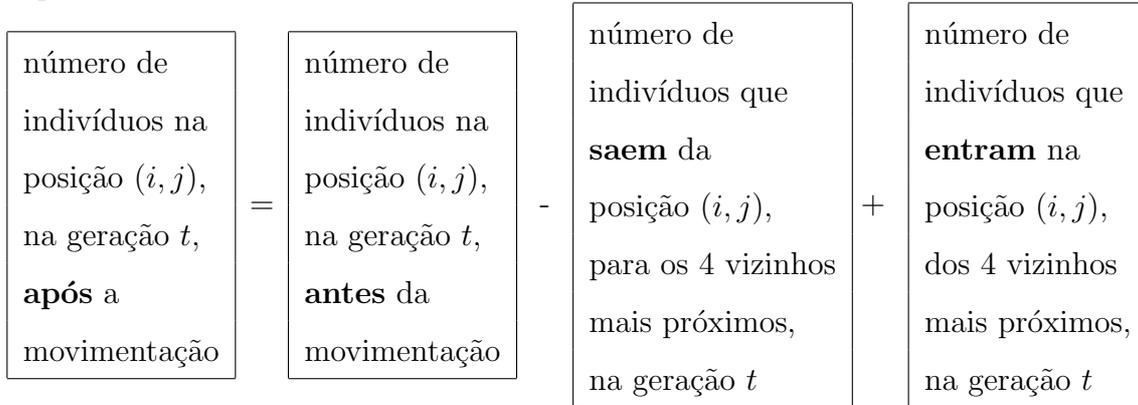
Como exemplo de redes de mapas acoplados, veremos o modelo de Hassell et al. [1991], para interações parasitóide-hospedeiro, que é o modelo de Nicholson-Bailey acrescentando movimentação local (o movimento ocorre entre vizinhos mais próximos) sobre uma rede bidimensional.

Vamos supor que a movimentação sobre esta rede seja apenas local, isto é, entre os vizinhos mais próximos. Para a mancha (i, j) o movimento se dá apenas

de e para as manchas pertencentes à vizinhança $V_{i,j}$, definida por:

$$V_{i,j} \equiv \{(i-1, j), (i, j+1), (i+1, j), (i, j-1)\}. \quad (4.1)$$

Antes de configurar a movimentação por difusão, podemos efetuar o seguinte raciocínio para qualquer que seja a movimentação entre vizinhos mais próximos de uma população com inicialmente $X_{i,j}$ indivíduos. Representando por $X_{i,j}^t$ o número de indivíduos na posição (i, j) após a movimentação, durante a geração t , podemos escrever:



isto é,

$$X_{i,j}^t = X_{i,j}^t - \sum_{k=1}^4 S_k + \sum_{m=1}^4 E_m, \quad (4.2)$$

onde S_k , ($k = 1, \dots, 4$), representam o número de indivíduos que saem da posição (i, j) e E_m , ($m = 1, \dots, 4$), representam o número de indivíduos que entram na posição (i, j) . Cada um dos termos do lado direito de (4.2) está representado na Figura 4.1. Representando por:

$$A = X_{i,j}^t, \quad B = \sum_{k=1}^4 S_k, \quad C = \sum_{m=1}^4 E_m, \quad (4.3)$$

escrevemos:

$$X_{i,j}^t = A - B + C. \quad (4.4)$$

Podemos ainda representar o mesmo processo através da Figura 4.2 onde juntamos em um mesmo diagrama as entradas (saídas) na (da) posição (i, j) , ou ainda, podemos juntar de outra forma, como mostra a Figura 4.3, onde a curva fechada, no primeiro diagrama, representa o que resta na posição (i, j) já descontadas

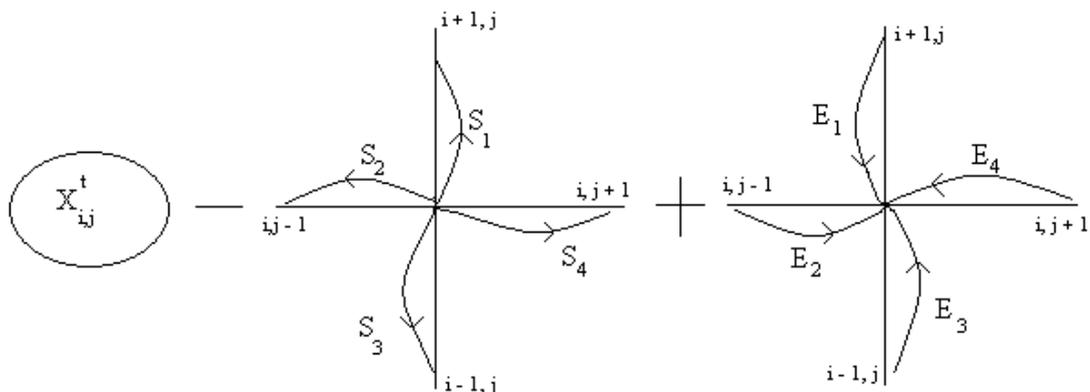


Figura 4.1: Esquema gráfico para o lado direito da equação (4.2), sob a forma: $A - B + C$, onde A , B e C estão definidos em (4.3).

as saídas, e o segundo diagrama representa as entradas na posição (i, j) , a partir de vizinhos mais próximos.

Estes dois diagramas da Figura 4.3 podem ser agrupados num único diagrama, apresentado na Figura 4.4.

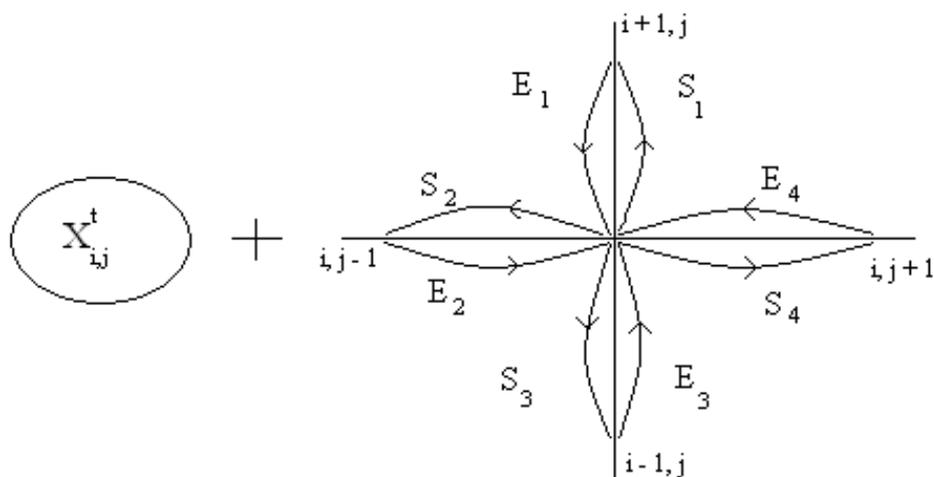


Figura 4.2: O lado direito da equação (4.2), sob a forma: $A + (-B + C)$, onde A , B e C estão definidos em (4.3), representado graficamente.

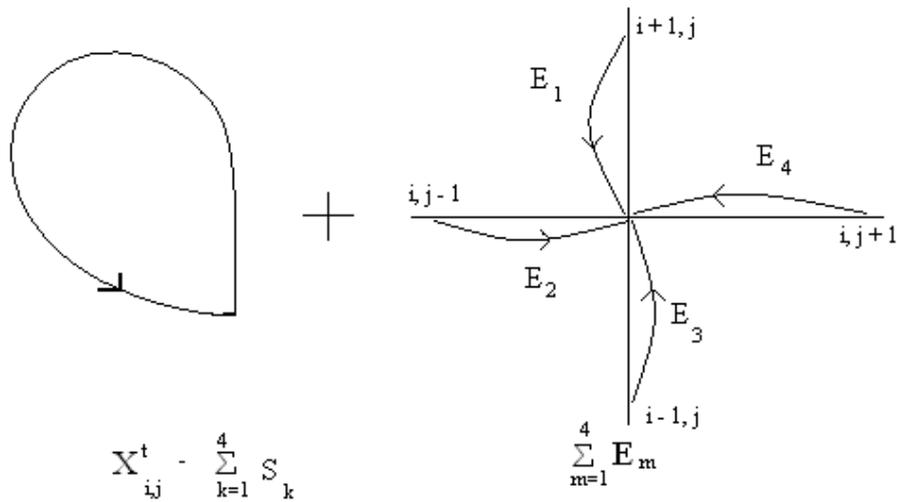


Figura 4.3: Esquema gráfico para o lado direito da equação (4.2), sob a forma: $(A-B)+C$, onde A , B e C estão definidos em (4.3).

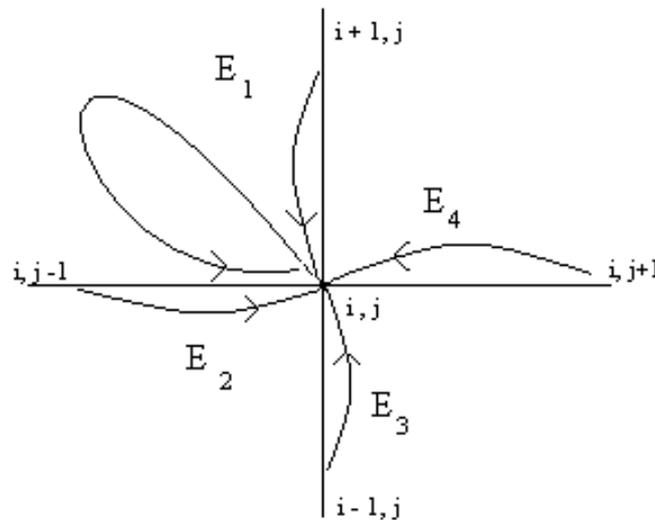


Figura 4.4: Esquema gráfico para o lado direito da equação (4.2), sob a forma: $(A-B)+C$, onde A , B e C estão definidos em (4.3).

Para descrever a movimentação por difusão no modelo parasitóide-hospedeiro, introduzimos dois parâmetros μ_N e μ_P ($0 < \mu_N < 1$ e $0 < \mu_P < 1$) denominados fração de dispersão que caracterizam a movimentação de hospedeiros e parasitóides, respectivamente. De uma posição (i, j) , que contém $N_{i,j}$ hospedeiros e $P_{i,j}$ parasitóides, $\frac{\mu_X}{4} X_{i,j}$ onde X é ou N ou P , saem desta posição, a cada geração, dispersando-se igualmente (dispersão local do tipo difusão) para cada um dos vizinhos mais próximos.

Para reprodução, permanecem, portanto, $(N_{i,j} - \mu_N N_{i,j})$ hospedeiros e $(P_{i,j} - \mu_P P_{i,j})$ parasitóides, (curva fechada nas Figuras 4.3 e 4.4) no seu “patch” original, isto é, na posição (i, j) , onde irão se reproduzir juntamente com os que chegam em (i, j) .

As equações para o estágio (fase) de dispersão durante a geração t , em cada “patch”, é dada por:

$$\begin{aligned} N_{i,j}^{tt} &= (1 - \mu_N)N_{i,j}^t + \frac{\mu_N}{4} \sum_{(k,l) \in V_{i,j}} N_{k,l}^t, \\ P_{i,j}^{tt} &= (1 - \mu_P)P_{i,j}^t + \frac{\mu_P}{4} \sum_{(k,l) \in V_{i,j}} P_{k,l}^t, \end{aligned} \quad (4.5)$$

onde

- $V_{i,j} = \{(i, j - 1), (i - 1, j), (i, j + 1), (i + 1, j)\}$ é a vizinhança dos quatro vizinhos mais próximos da posição (i, j) , envolvida nos somatórios para os hospedeiros e os parasitóides que vêm de outros “patches”;
- μ_N e μ_P são as frações de hospedeiros e parasitóides respectivamente, que se movem entre sítios vizinhos (migração);
- $N_{i,j}^t$ e $P_{i,j}^t$ são as densidades de hospedeiros e parasitóides antes da dispersão;
- $N_{i,j}^{tt}$ e $P_{i,j}^{tt}$ são as densidades de hospedeiros e parasitóides após a dispersão.

As populações na geração $t + 1$, são obtidas após a fase de reprodução e predação (parasitação), descritas em cada “patch” pelas equações de Nicholson-Bailey, ou seja:

$$\begin{aligned} N_{i,j}^{t+1} &= \lambda N_{i,j}^t \exp(-a P_{i,j}^t) \\ P_{i,j}^{t+1} &= c N_{i,j}^t [1 - \exp(-a P_{i,j}^t)] \end{aligned} \quad (4.6)$$

onde

- λ é a taxa de crescimento da população de hospedeiros;
- a é a taxa per capita de ataque dos parasitóides, isto é, a eficiência do parasitóide em encontrar algum hospedeiro, ver (3.35);
- c é a eficiência de conversão de hospedeiros em parasitóides ou, como visto na secção 3.2.2, o número médio de ovos viáveis depositados por um parasitóide em um único hospedeiro, também denominado fecundidade do parasitóide.

Vimos, portanto, que num ambiente subdividido em “patches” a dinâmica envolverá duas fases, uma fase de dispersão (movimentação) e uma fase de reprodução (Nicholson-Bailey). Esta composição constitui o modelo de Hassel et al. (1991).

Podem ser supostas três tipos de condições de fronteira:

- a) fronteira reflexiva - neste caso os indivíduos não atravessam a fronteira, permanecendo no interior do domínio. Esta condição é especialmente adequada quando os indivíduos da população se encontram numa região muito favorável, ou quando há limitações geográficas para a dispersão dos indivíduos (por exemplo, cadeias montanhosas, etc). Neste caso, é suficiente considerar, no contorno do domínio, “patches” permanentemente vazios.
- b) fronteira absorvente - os indivíduos que se movimentam para fora do domínio são perdidos. Um exemplo desta situação ocorre quando os indivíduos de uma população precisam abandonar a região quando ela se torna desfavorável, ou quando a região considerada está inserida em um todo maior com o qual interage.

- c) fronteira cíclica - para considerar este tipo de fronteira, definimos como adjacentes: a primeira e a última linha da rede, e também a primeira coluna com a última. Desta forma, trabalhamos sobre um toro, isto é, um domínio infinito periódico, que é interessante para lidar com “patches” de um sistema maior.

Veremos que a divisão do ambiente em “patches” favorece a dinâmica populacional, no sentido de evitar a extinção das espécies que ocorre no modelo de Nicholson-Bailey sem movimentação (capítulo 3). Segundo Hassel et al., [1991], dependendo do tamanho da rede e dos valores de μ_N e μ_P , o movimento local num ambiente dividido em “patch” pode auxiliar na persistência das populações de hospedeiros e parasitóides.

Mostraremos que o modelo de Hassel et al. com dispersão difusiva pode apresentar, para o comportamento das subpopulações de hospedeiros e de parasitóides numa formação bidimensional, padrões do tipo redes cristalinas estáticas, variações espaciais caóticas, ondas espirais, ou ainda, se o número de “patches” for pequeno, pode levar a extinção [Hassell et al, 1991]. Estes tipos de comportamento serão melhor explicados mais adiante quando apresentaremos um exemplo de cada um.

Na Figura 3 do seu trabalho, Hassel et al. (1991), apresentam um diagrama no qual, para n , λ , c e a fixos, podem ser delimitadas regiões no espaço (plano) de parâmetros μ_N e μ_P , onde se estabelecem tipos distintos de padrões. Para apresentá-los em nosso trabalho, iteramos o sistema até $t = 300$, para valores adequados de μ_N e μ_P , dentro de cada uma destas regiões. Neste caso, para um número de iterações maior que 300, corresponde uma configuração espacial constante. Em todas as simulações utilizamos uma rede quadrada 30x30, tal como a do trabalho acima referido, com as mesmas condições iniciais tanto para hospedeiros quanto para parasitóides, a saber: todos os “patches” estão inicialmente vazios exceto o elemento de posição $i = 15$ e $j = 15$, onde a população inicial no instante zero vale 0,8. Além disso, em todas as simulações usamos $\lambda = 2$, $a = 0,5$ e $c = 2$.

Os gráficos que apresentaremos, após efetuarmos as iterações do modelo, serão de dois tipos:

- a) evolução temporal da população total de hospedeiros (parasitóides);
- b) distribuição da população de hospedeiros (parasitóides) entre as diversas células da rede, que corresponde a uma determinada iteração. Este tipo de gráfico define possíveis padrões espaciais.

Podemos apresentar os diversos tipos de padrões espaciais [H. N. Comins et al. 1992], como segue:

- a) Padrão rede ou estrutura cristalina (“crystal lattice”), [Figuras 4.5 a 4.7], onde, após um certo número de iterações (transientes), temos valores constantes da população total de hospedeiros e também da população total de parasitóides; é o que observamos na Figura 4.5, para $t > 230$.

Os padrões espaciais estabelecidos para a população de hospedeiros e parasitóides em todo o reticulado são apresentados nas seqüências para $t = 295, 296, 297, 298, 299$ e 300 , nas Figuras 4.6 e 4.7 respectivamente. Quanto mais escuro (claro) o “patch”, maior (menor) a densidade populacional. “Patches” com relativamente alta densidade populacional aparecem próximos a outros com densidade populacional muito baixa. Este tipo de padrão ocorre para μ_N muito pequeno, próximo de zero e μ_P grande, próximo de 1, nesta região de parâmetros o sistema apresenta uma baixa auto-organização, isto é, sem padrões de organização espacial evidenciáveis.

- b) Padrão caótico (caos espacial), [Figuras 4.8 a 4.10], onde as populações de hospedeiros e parasitóides flutuam de “patch” para “patch” sem organização espacial de longo prazo. Não possuem estrutura reconhecível, mas observa-se a coexistência das populações. Observam-se frentes de

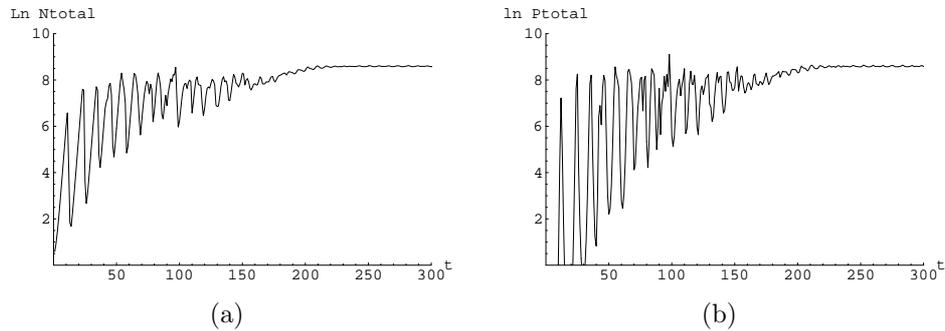


Figura 4.5: Logaritmo natural da população total de (a) hospedeiros; (b) parasitóides, para $\mu_N = 0,05$ e $\mu_P = 0,99$, pertencentes à região de rede cristalina no espaço $\mu_N \mu_P$.

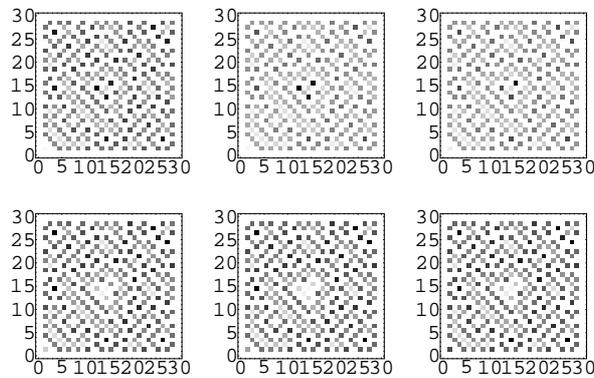


Figura 4.6: Padrão espacial tipo “crystal lattice” de hospedeiros, correspondentes às iterações: 295, 296, 297 na primeira linha; e 298, 299, 300 na segunda linha.

ondas orientadas aleatoriamente mas cada uma persiste por curto prazo de tempo. Na Figura 4.8, observamos que as populações totais os-

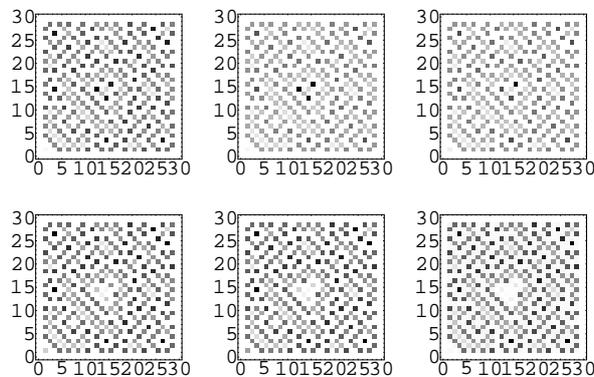


Figura 4.7: Padrão espacial tipo “crystal lattice” de parasitóides, correspondentes às iterações: 295, 296, 297 na primeira linha; e 298, 299, 300 na segunda linha.

cilam e os padrões apresentados para as populações de hospedeiros e de parasitoides são aqueles das Figuras 4.9 e 4.10, neste caso a auto-organização é considerada média.

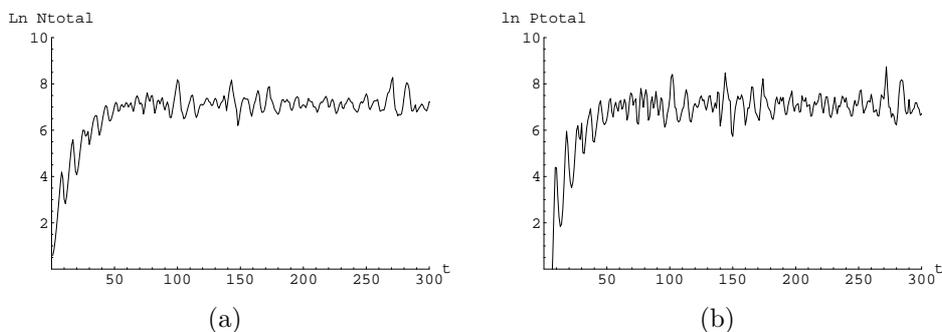


Figura 4.8: Logaritmo natural da população total de (a) hospedeiros; (b) parasitoides, para $\mu_N = 0,1$ e $\mu_P = 0,6$, pertencentes à região de caos no espaço $\mu_N \mu_P$.

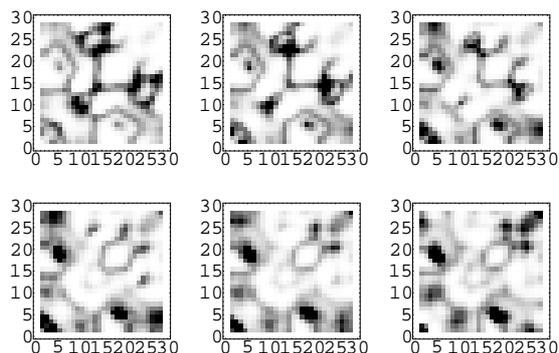


Figura 4.9: Padrão espacial tipo caótico de hospedeiros, correspondente às iterações: 295, 296, 297 na primeira linha; e 298, 299, 300 na segunda linha.

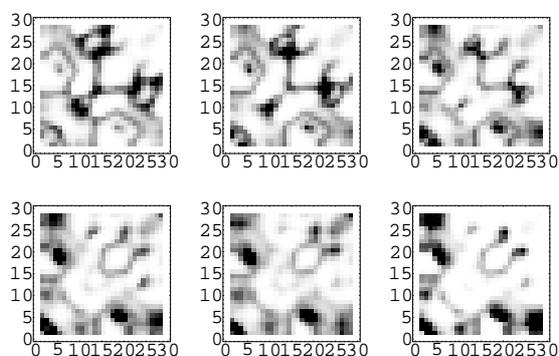


Figura 4.10: Padrão espacial tipo caótico de parasitoides, correspondente às iterações: 295, 296, 297 na primeira linha; e 298, 299, 300 na segunda linha.

c) Padrão espiral, [Figuras 4.11 a 4.13], onde as populações formam ondas espirais que giram em torno de vários pontos focais. Estritamente falando, ainda é caótico, pois a posição e o número de pontos focais variam lentamente com o tempo em padrões que não se repetem. Na Figura 4.11 observamos que a população total apresenta um comportamento semelhante ao da Figura 4.8, mas os padrões correspondentes que estão nas Figuras 4.12 e 4.13 apresentam claramente ondas espirais. Neste caso, a auto-organização é alta, há aumento do aparecimento de padrões auto-organizáveis perceptíveis na área de simulação, ao contrário do que se vê nas Figuras 4.6 e 4.7.

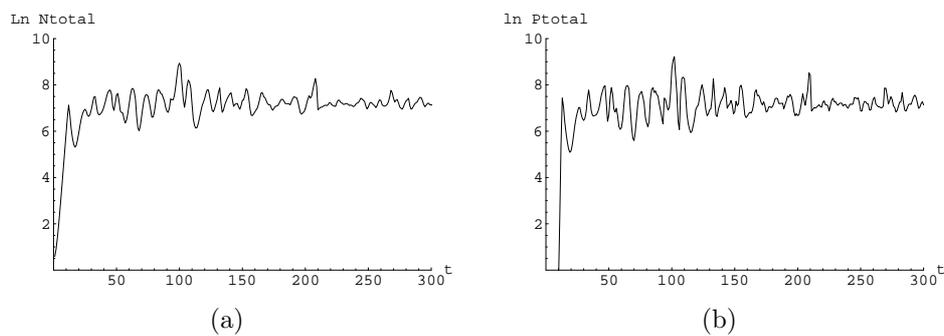


Figura 4.11: Logaritmo natural da população total de (a) hospedeiros; (b) parasitoides, para $\mu_N = 0,5$ e $\mu_P = 0,8$, pertencentes à região de espiral no espaço μ_N μ_P .

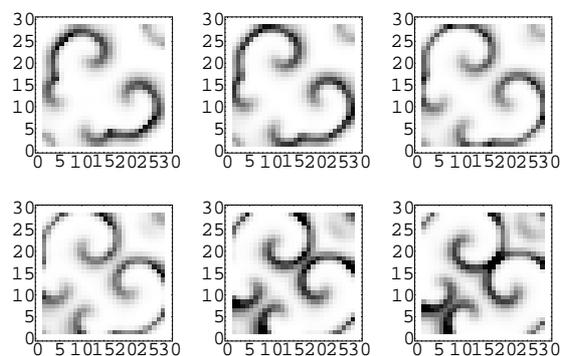


Figura 4.12: Padrão espacial tipo espiral de hospedeiros, correspondente às iterações: 295, 296, 297 na primeira linha; e 298, 299, 300 na segunda linha.

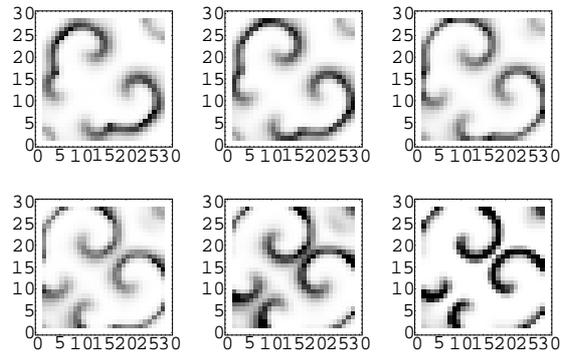


Figura 4.13: Padrão espacial tipo espiral de parasitóides, correspondente às iterações: 295, 296, 297 na primeira linha; e 298, 299, 300 na segunda linha.

d) Há ainda possibilidades de não coexistência das espécies, que enumeramos a seguir:

d1) Se o número de “patches” da rede for muito pequeno, a instabilidade, existente no modelo de Nicholson-Bailey original, leva o sistema à extinção. Esta extinção ocorre após oscilações divergentes nas densidades, como se vê na Figura 4.14. Nesta mesma figura, também observamos que primeiro extinguem-se os hospedeiros e logo depois, ocorre a extinção dos parasitóides.

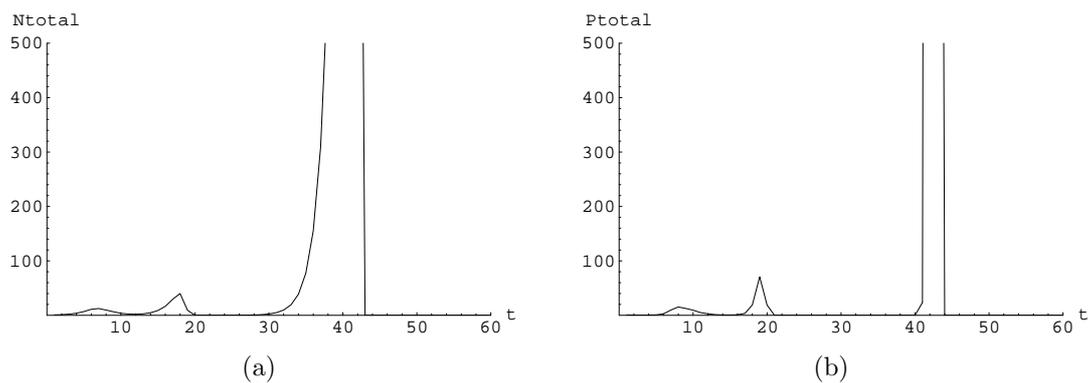


Figura 4.14: Com $n = 4$; (a) Total de hospedeiros; (b) Total de parasitóides, para $\mu_N = 0,1$ e $\mu_P = 0,3$; os demais valores dos parâmetros estão no texto.

As simulações, feitas para uma rede 4x4 com fronteira reflexiva, para $\mu_N = 0,1$, $\mu_P = 0,3$, $\lambda = 2$, $a = 0,5$ e $c = 2$, para 100 iterações, estão apresentadas nas Figuras 4.15 a 4.17.

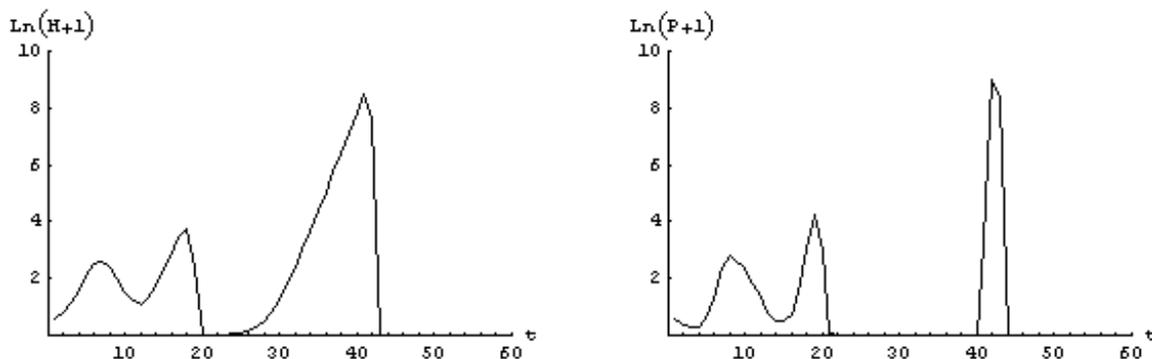


Figura 4.15: Com $n = 4$; (a) Total de hospedeiros; (b) Total de parasitoides, ambos em escala logarítmica, para $\mu_N = 0,1$ e $\mu_P = 0,3$; os demais valores dos parâmetros estão no texto.

O uso de escala logarítmica é conveniente porque há uma grande variação dos valores das populações: no caso dos hospedeiros, existe desde “patch” com população $3,47694 \times 10^{-294}$ até “patch” com população 1978,94; e no caso dos parasitoides, varia de 0 até 18,7835. Na Figura 4.15 (a) temos a variação de $\ln(N + 1)$ onde N é a população total de hospedeiros; e em (b) a variação de $\ln(P + 1)$ onde P é a população total de parasitoides; desta forma, quando $N = 0$ ou $P = 0$, teremos zero também no eixo vertical correspondente. Podemos notar que, no instante $t = 40$, a população de hospedeiros é bem maior que a de parasitoides, como se observa ao comparar os diagramas das Figuras 4.16 e 4.17, que apresentam o padrão espacial da população de hospedeiros e parasitoides, respectivamente. Para cada espécie de população traçamos o padrão espacial nos mesmos instantes de tempo, a saber: $t = 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45$. Para cada par de diagramas, correspondendo ao mesmo instante de tempo, um para hospedeiros e um para parasitoides, o “software” apresenta em preto a célula com maior ocupação, e em branco aquela com menor ocupação; o sombreamento das demais células é graduado de acordo com os valores extremos definidos acima.

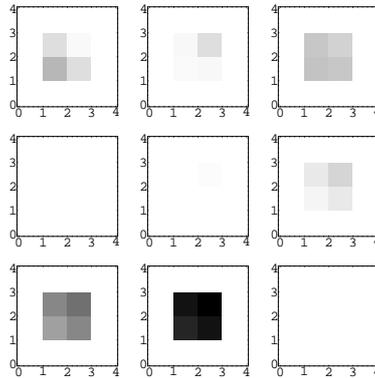


Figura 4.16: Com $n = 4$; padrão espacial da população de hospedeiros, correspondentes às iterações: 5, 10, 15 na primeira linha; 20, 25, 30 na segunda linha; e 35, 40, 45 na terceira linha.

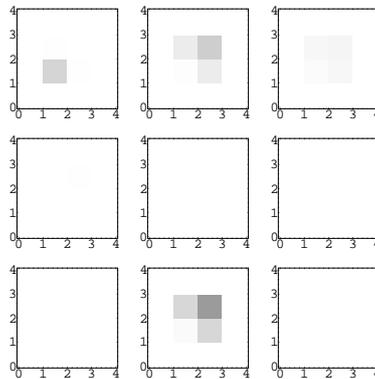


Figura 4.17: Com $n = 4$; padrão espacial da população de parasitóides, correspondentes às iterações: 5, 10, 15 na primeira linha; 20, 25, 30 na segunda linha; e 35, 40, 45 na terceira linha.

- d2) De acordo com Hassel et al.(1991), independente do tamanho da rede também ocorre não persistência para algumas combinações com μ_N ou μ_P muito pequenos. Neste caso, a dinâmica local prevalece, levando ambas populações para a extinção.
- d3) Para uma rede 30x30, observamos que a não persistência pode ocorrer quando a dispersão da população de hospedeiros for muito maior do que aquela dos parasitóides, por exemplo, para $\mu_N = 0,9$ e $\mu_P = 0,1$. Nesta situação, a população de hospedeiros consegue escapar do parasitismo e cresce de maneira ilimitada, como mostra

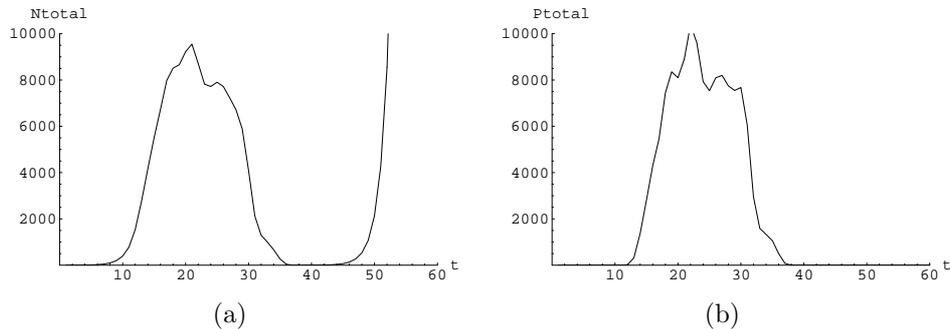


Figura 4.18: Com $n = 30$; (a) Total de hospedeiros; (b) Total de parasitóides, para $\mu_N = 0,9$ e $\mu_P = 0,1$; os demais valores dos parâmetros são os mesmos utilizados na Figura 4.14.

a Figura 4.18(a). Os parasitóides por sua vez vão para a extinção de acordo com a Figura 4.18(b).

Isto se observa também nos diagramas das Figuras 4.19 e 4.20, que apresentam, para $t=10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50$, padrões espaciais da população de hospedeiros e parasitóides respectivamente. Observando as duas seqüências de diagramas das Figuras 4.19 e 4.20, nos instantes $t=15, 20, 25$ e 30 , e lembrando que a condição inicial ($t = 0$), tanto para hospedeiros quanto para parasitóides é de $N_{i,j} = P_{i,j} = 0,8$ para $i = j = 15$ e de $N_{i,j} = 0$ para todo $(i, j) \neq (15, 15)$, isto é, no instante inicial existe população não nula apenas no “patch” central. Observa-se que o anel formado pela população de parasitóides é sempre interior ao anel formado pela população de hospedeiros, o que está de acordo com o fato de que μ_N é bem maior que μ_P . Para $t = 35$, na Figura 4.18, enquanto a população de hospedeiros é quase nula, o mesmo não ocorre com a população de parasitóides, verifica-se também, em cada diagrama correspondente a este instante de tempo, nas Figuras 4.19 e 4.20. Nos instantes de tempo $t=45$ e 50 a população de parasitóides já foi à extinção enquanto que a população de hospedeiros cresce ilimitadamente; isto também se verifica na

densidade em cada diagrama correspondente às Figuras 4.19 e 4.20, como também na figura 4.18.

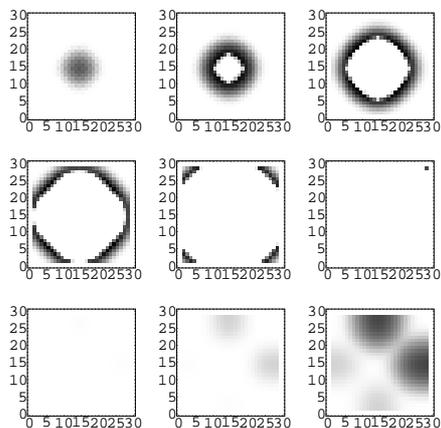


Figura 4.19: Com $n = 30$; padrão espacial da população de hospedeiros, correspondentes às iterações: 10, 15, 20 na primeira linha; 25, 30, 35 na segunda linha; e 40, 45, 50 na terceira linha.

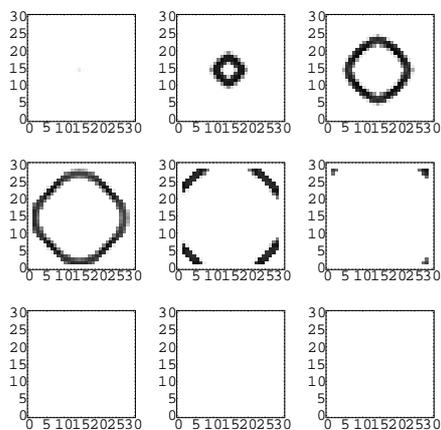


Figura 4.20: Com $n = 30$; padrão espacial da população de parasitóides, correspondentes às iterações: 10, 15, 20 na primeira linha; 25, 30, 35 na segunda linha; e 40, 45, 50 na terceira linha.

Ao terminar esta secção, salientamos que a observação mais relevante refere-se ao fato de que para uma rede $n \times n$, com n suficientemente grande, a **dispersão local com movimentação por difusão associada à dinâmica local de Nicholson-Bailey (termo de reação) pode garantir a persistência das espécies.**

4.2 Modelo planta-herbívoro com movimentação por taxia

Uma característica básica dos seres vivos é responder a estímulos emitidos pelo meio no qual residem. Neste caso, diz-se que o movimento ocorre por **taxia**. Ela pode ser caracterizada como positiva ou negativa dependendo se o movimento é na direção de ou na direção contrária ao estímulo externo. Tal resposta ao estímulo externo pode manifestar-se de forma distinta, dependendo do estímulo, bem como do grupo de indivíduos. Segundo Segel (1984), todo organismo móvel responde por taxia a pelo menos um estímulo. Muitos tipos de taxia são conhecidos, que diferem entre si pelo tipo de estímulo, tais como: aerotaxia, quimiotaxia, fototaxia, termotaxia, fitotaxia e outros.

Um exemplo de movimentação por taxia é o da dispersão de insetos herbívoros desenvolvido por Rodrigues (1998), no qual a taxia decorre do fato dos insetos conseguirem classificar plantas hospedeiras de acordo a qualidade da vegetação. Os insetos se orientam e se movimentam em resposta a estímulos que indicam aumento na qualidade de seus alimentos. A prospecção do ambiente, realizada pelos insetos, será representada por p , e esta poderá se dar por contato físico (prospecção local) com a planta ou não (prospecção não local). A detecção da existência ou do nível de qualidade das plantas pelo inseto nem sempre exige contato direto, mas pode ser realizado por meio de um campo de sinais (odores, visão) emitido pelo conjunto de plantas na vizinhança. Se, por exemplo, p for função de uma substância volátil liberada pela planta, esta interação terá caráter não local. Se, por outro lado, p for função da quantidade de nitrogênio na planta, esta interação terá caráter local. No que segue, consideraremos, por simplicidade, que o campo de qualidade das plantas seja estacionário (não varia com o tempo) e que o número total de insetos seja constante, durante as simulações.

4.2.1 Regra de Movimentação

O estado de cada célula (i, j) , na geração t , será descrito por dois valores simultâneos, um representando a densidade populacional de insetos $a_{i,j}^t$ e o outro a qualidade das plantas $p_{i,j}^t$. O estado do sistema dinâmico no instante t será descrito por duas matrizes que se atualizarão em paralelo a cada geração.

Os insetos podem se movimentar em cada iteração na direção de seus quatro vizinhos mais próximos ou permanecerem na sua posição original. A regra de atualização de cada célula requer os valores da densidade dos herbívoros na sua própria célula e nos seus quatro vizinhos mais próximos e da qualidade das plantas em uma vizinhança de doze células além do valor da própria célula, como mostra a Figura 4.21.

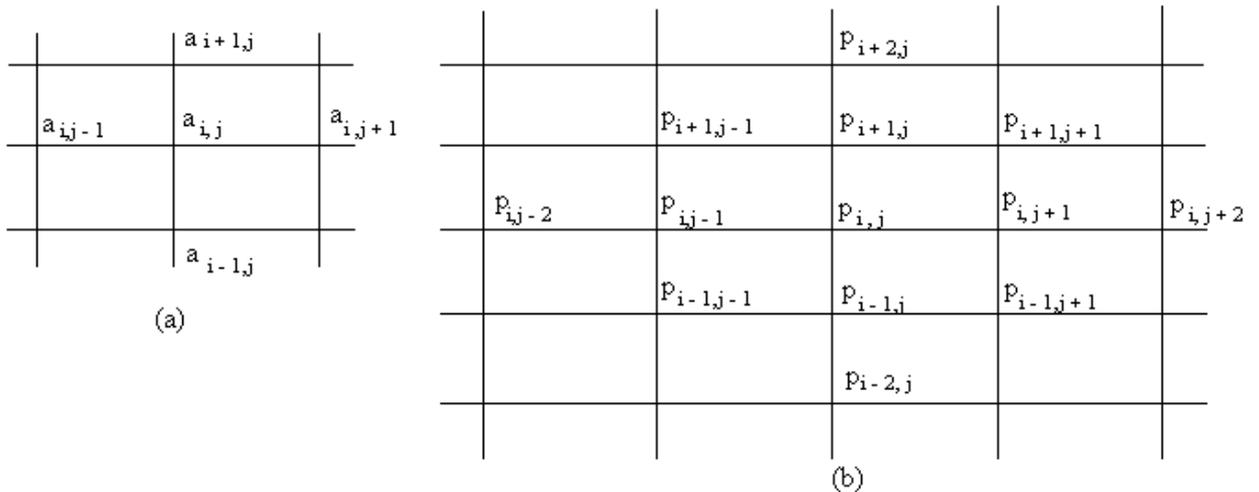


Figura 4.21: (a) Matriz dos herbívoros; (b) Matriz das plantas.

A partir da qualidade $p_{r,s}^t$ das plantas em cada célula de uma vizinhança $V_{i,j}$ da célula (i, j) , podemos definir a qualidade total da vizinhança (aí incluída a qualidade da planta na própria posição (i, j)), no instante t , como:

$$m_{i,j}^t = \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} p_{r,s}^t. \quad (4.7)$$

Se esta vizinhança for constituída apenas dos vizinhos mais próximos, além da própria célula, teremos:

$$m_{i,j}^t = p_{i,j}^t + p_{i-1,j}^t + p_{i+1,j}^t + p_{i,j-1}^t + p_{i,j+1}^t, \quad (4.8)$$

pois neste caso,

$$(r, s) \in \{(i, j), (i-1, j), (i+1, j), (i, j-1), (i, j+1)\}. \quad (4.9)$$

Podemos calcular o fator de atração $f_{r,s}$ de cada célula (r, s) relativo à vizinhança $V_{i,j}$ da célula (i, j) , através da razão entre a qualidade $p_{r,s}$ das plantas nesta célula e a qualidade total $m_{i,j}$ da vizinhança $V_{i,j}$. Definimos, assim, para o herbívoro em questão, o fator de atração da célula $(r, s) \in V_{i,j}$ como:

$$f_{r,s} \equiv \frac{p_{r,s}}{m_{i,j}}. \quad (4.10)$$

Assim, cada saída S_k de herbívoros da posição (i, j) para a posição $(r, s) \in V_{i,j}$ é proporcional ao fator de atração da célula (r, s) dentro desta vizinhança, ou seja:

$$S_k = a_{i,j} f_{r,s}, \quad (4.11)$$

onde k está relacionado com o par de índices (r, s) de cada vizinho, para onde vão herbívoros, de acordo com a Figura 4.1, previamente apresentada.

Usando a mesma notação da seção 4.1, a atualização, a cada etapa, fornece a população $a_{i,j}^{t+1}$ de herbívoros na posição (i, j) , após a movimentação na geração t , conforme a seguinte regra:

$$a_{i,j}^{t+1} = a_{i,j}^t - \sum_{k=1}^4 S_k + \sum_{m=1}^4 E_m, \quad (4.12)$$

onde, adotando a mesma notação usada na Figura 4.1, as **saídas** são dadas por:

$$S_1 = a_{i,j}^t \cdot \frac{p_{i+1,j}^t}{m_{i,j}^t}, \quad (4.13)$$

para o número de herbívoros que saem da posição (i, j) para a posição $(i+1, j)$;

$$S_2 = a_{i,j}^t \cdot \frac{p_{i,j-1}^t}{m_{i,j}^t}, \quad (4.14)$$

para o número de herbívoros que saem da posição (i, j) para a posição $(i, j - 1)$;

$$S_3 = a_{i,j}^t \cdot \frac{p_{i-1,j}^t}{m_{i,j}^t}, \quad (4.15)$$

para o número de herbívoros que saem da posição (i, j) para a posição $(i - 1, j)$;

$$S_4 = a_{i,j}^t \cdot \frac{p_{i,j+1}^t}{m_{i,j}^t}, \quad (4.16)$$

para o número de herbívoros que saem da posição (i, j) para a posição $(i, j + 1)$.

Por outro lado, em (4.12), cada entrada E_m de herbívoros da posição $(r, s) \in V_{i,j}$ para a posição (i, j) é dada por:

$$E_m = a_{r,s} \frac{p_{i,j}}{m_{r,s}}, \quad (4.17)$$

onde m está relacionado com o par de índice (r, s) de cada vizinho de onde vêm herbívoros, de acordo com a Figura 4.1, previamente apresentada. Portanto, as **entradas**, são dadas por:

$$E_1 = a_{i+1,j}^t \cdot \frac{p_{i,j}^t}{m_{i+1,j}^t}, \quad (4.18)$$

para o número de herbívoros que vem da posição $(i + 1, j)$ para a posição (i, j) ;

$$E_2 = a_{i,j-1}^t \cdot \frac{p_{i,j}^t}{m_{i,j-1}^t}, \quad (4.19)$$

para o número de herbívoros que vem da posição $(i, j - 1)$ para a posição (i, j) ;

$$E_3 = a_{i-1,j}^t \cdot \frac{p_{i,j}^t}{m_{i-1,j}^t}, \quad (4.20)$$

para o número de herbívoros que vem da posição $(i - 1, j)$ para a posição (i, j) ;

$$E_4 = a_{i,j+1}^t \cdot \frac{p_{i,j}^t}{m_{i,j+1}^t}, \quad (4.21)$$

para o número de herbívoros que vem da posição $(i, j + 1)$ para a posição (i, j) .

É devido aos diversos denominadores presentes nas equações (4.18 a 4.21) que necessitamos conhecer os valores da qualidade das plantas em cada uma das 13 células apresentadas na Figura 4.21(b).

Portanto, a regra de movimentação (4.12) pode ser escrita da seguinte forma:

$$\begin{aligned}
 a_{i,j}^{tt} &= a_{i,j}^t - \frac{a_{i,j}^t}{m_{i,j}^t} [p_{i+1,j}^t + p_{i,j-1}^t + p_{i-1,j}^t + p_{i,j+1}^t] \\
 &+ p_{i,j}^t \left[\frac{a_{i+1,j}^t}{m_{i+1,j}^t} + \frac{a_{i,j-1}^t}{m_{i,j-1}^t} + \frac{a_{i-1,j}^t}{m_{i-1,j}^t} + \frac{a_{i,j+1}^t}{m_{i,j+1}^t} \right]
 \end{aligned} \tag{4.22}$$

ou seja, usando a equação (4.8),

$$a_{i,j}^{tt} = a_{i,j}^t \frac{p_{i,j}^t}{m_{i,j}^t} + p_{i,j}^t \left[\frac{a_{i+1,j}^t}{m_{i+1,j}^t} + \frac{a_{i,j-1}^t}{m_{i,j-1}^t} + \frac{a_{i-1,j}^t}{m_{i-1,j}^t} + \frac{a_{i,j+1}^t}{m_{i,j+1}^t} \right]. \tag{4.23}$$

Referindo-nos à Figura 4.3, reconhecemos que a curva fechada desta figura representa o primeiro termo da equação (4.23); é o que resta ao efetuar a subtração: a população que estava na célula (i, j) , menos o que saiu da célula (i, j) .

Podemos, agora, reunir todos os termos da equação (4.23), reescrevendo-a sob a forma:

$$a_{i,j}^{tt} = p_{i,j}^t \left[\frac{a_{i,j}^t}{m_{i,j}^t} + \frac{a_{i+1,j}^t}{m_{i+1,j}^t} + \frac{a_{i,j-1}^t}{m_{i,j-1}^t} + \frac{a_{i-1,j}^t}{m_{i-1,j}^t} + \frac{a_{i,j+1}^t}{m_{i,j+1}^t} \right], \tag{4.24}$$

ou seja,

$$a_{i,j}^{tt} = p_{i,j}^t \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} \frac{a_{r,s}^t}{m_{r,s}^t}, \tag{4.25}$$

representada pela Figura 4.4, previamente apresentada, onde a vizinhança $V_{i,j}$ está definida em (4.9).

Se a qualidade das plantas for uniformemente distribuída (esta é, dependendo da escala de observação, uma situação atípica no mundo real) **e não nula** numa vizinhança, isto é, qualquer célula (α, β) da rede tem a mesma qualidade q :

$$p_{\alpha,\beta}^t = q,$$

então, para qualquer célula (γ, δ) da rede, a qualidade total de sua vizinhança será:

$$m_{\gamma,\delta}^t = 5q,$$

e a equação (4.24) recai em

$$\begin{aligned} a_{i,j}^t &= q \left[\frac{a_{i,j}^t}{5q} + \frac{a_{i+1,j}^t}{5q} + \frac{a_{i,j-1}^t}{5q} + \frac{a_{i-1,j}^t}{5q} + \frac{a_{i,j+1}^t}{5q} \right] \\ &= \frac{a_{i,j}^t}{5} + \frac{a_{i+1,j}^t}{5} + \frac{a_{i,j-1}^t}{5} + \frac{a_{i-1,j}^t}{5} + \frac{a_{i,j+1}^t}{5} \end{aligned} \quad (4.26)$$

que reconhecemos como um processo difusivo com igual possibilidade dos herbívoros permanecerem na célula (i, j) ou de saírem para qualquer um dos quatro vizinhos mais próximos (probabilidade $\frac{1}{5}$ para cada uma das possibilidades). Comparando com a equação (4.5), vemos que corresponde à fração de hospedeiros que se movem $\mu_N = \frac{4}{5}$, que leva exatamente a

$$a_{i,j}^{t+1} = \frac{1}{5} a_{i,j}^t + \frac{1}{5} [a_{i+1,j}^t + a_{i,j-1}^t + a_{i-1,j}^t + a_{i,j+1}^t], \quad (4.27)$$

onde recuperamos a equação (4.26). Podemos interpretar este fato como que, não havendo direção preferencial, em uma prospecção local, o inseto movimentar-se-á em um processo difusivo.

Por outro lado, em uma plantação não homogênea em qualidade (esta é a situação mais comum no mundo real), observar-se-á uma clara tendência em ocupar as células de maior qualidade, por conta da taxa.

Dependendo da natureza das plantas e dos herbívoros podemos, para cada uma destas populações, considerar um modelo que inclua, ou não, dinâmica vital.

Iniciaremos apresentando um modelo sem dinâmica vital, isto é, $a_{i,j}^{t+1} = a_{i,j}^t$ e $p_{i,j}^{t+1} = p_{i,j}^t$. Na seção seguinte, o modelo levará em consideração a dinâmica vital tanto dos herbívoros quanto das plantas, isto é, os herbívoros nascem e morrem e as plantas são degradadas pelos herbívoros.

Consideraremos para cada um dos modelos (sem dinâmica vital e com dinâmica vital), dois tipos de distribuição de qualidade das plantas: **uniforme** e **não uniforme**.

Sem dinâmica vital - Neste caso, o número de indivíduos permanece constante e não há reposição ou perdas na plantação. Por isso, consideraremos como mudança de geração, isto é, início de um novo intervalo de tempo (passagem do tempo t para o tempo $t + 1$), cada atualização coletiva, por movimentação, da distribuição de insetos na plantação:

$$p_{i,j}^{t+1} = p_{i,j}^t \quad (4.28)$$

e

$$a_{i,j}^{t+1} = a_{i,j}^t, \quad (4.29)$$

onde

$$p_{i,j}^t = p_{i,j}^t, \quad (4.30)$$

pois não há movimento espacial na distribuição da qualidade das plantas e $a_{i,j}^t$ foi dada na equação (4.25).

1. Plantas com distribuição de qualidade uniforme: $p_{\alpha,\beta}^t = q, \forall (\alpha, \beta)$ da rede e $\forall t = 0, 1, 2, \dots$. Como vimos acima, significa difusão com $\mu_N = \frac{4}{5}$, [ver Figuras 4.22 e 4.23].
2. Plantas com distribuição de qualidade não uniforme: escolhemos uma distribuição periódica de plantas cuja qualidade varia de coluna para coluna, mas com a mesma qualidade em todas as células da mesma coluna.

Com dinâmica vital - Quando o sistema leva em consideração a dinâmica vital, em vez das equações (4.28) e (4.29), teremos $a_{i,j}^{t+1}$ e $p_{i,j}^{t+1}$ ambas funções de $a_{i,j}^t$ e de $p_{i,j}^t$, isto é,

$$\begin{aligned} a_{i,j}^{t+1} &= f_1(a_{i,j}^t, p_{i,j}^t), \\ p_{i,j}^{t+1} &= f_2(a_{i,j}^t, p_{i,j}^t), \end{aligned} \quad (4.31)$$

pois para cada intervalo de tempo teremos duas fases, uma fase de movimentação e outra fase de dinâmica vital.

Para a dinâmica vital dos herbívoros consideraremos uma dinâmica vital do tipo logística cuja capacidade de suporte depende da quantidade de vegetação disponível, isto é,

$$a_{i,j}^{t+1} = r a_{i,j}^t \left(1 - \frac{a_{i,j}^t}{c p_{i,j}^t} \right), \quad (4.32)$$

para $a_{i,j}^t < c p_{i,j}^t$ e onde $a_{i,j}^t$ e $p_{i,j}^t$ são dados em função do $a_{i,j}^t$ e $p_{i,j}^t$ pelas equações (4.25) e (4.30) respectivamente.

Para a dinâmica vital das plantas adotaremos uma equação tal que, na ausência de herbívoros, a qualidade das plantas seja descrita por uma dinâmica de Ricker e além disso, colocaremos um termo que descreve um decréscimo de qualidade da planta (depredação) devido ao ataque dos herbívoros. A dinâmica vital para as plantas é dada por:

$$p_{i,j}^{t+1} = p_{i,j}^t \exp \left[m \left(1 - \frac{p_{i,j}^t}{K} \right) \right] - \alpha a_{i,j}^t. \quad (4.33)$$

onde $K = c p_{i,j}^t$ é a capacidade suporte e α é o fator de depredação das plantas.

Quanto à distribuição inicial da qualidade das plantas faremos uma distribuição uniforme e uma não uniforme. Tanto a plantação uniforme quanto a não uniforme periódica, que adotaremos em nossas simulações, podem dependendo da escala de observação, representar situações reais. Em nosso estudo, entretanto, a apresentação de ambos mostrou-se, como veremos a seguir, de grande interesse didático, pois permitiu que visualizássemos importantes aspectos da taxa.

4.2.2 Simulações

• Sem dinâmica vital

a) Em uma rede 53x53 com fronteira do tipo reflexiva, apresentamos uma distribuição inicial de **plantas uniforme** ($p_{i,j}^0$), como mostra a Figura 4.22, onde $p_{i,j}^0 = 1$, para todo $i = 1, \dots, 53$ e $j = 1, \dots, 53$.

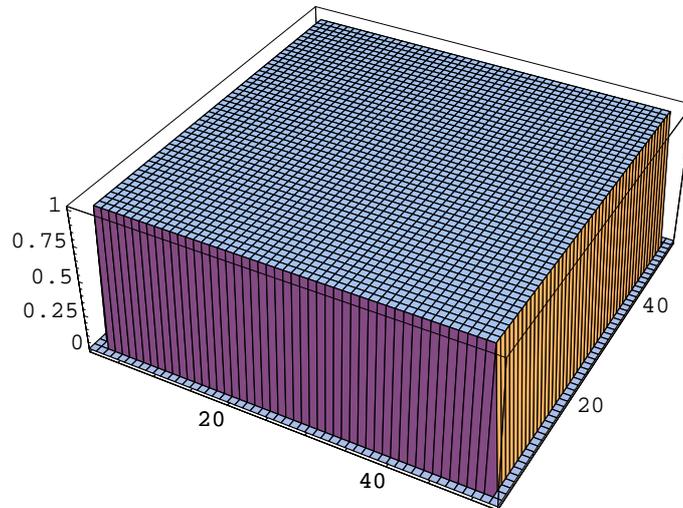


Figura 4.22: Plantação de qualidade uniforme.

A distribuição inicial dos herbívoros $(a_{i,j}^0)$ será de 100 herbívoros liberados na posição $(27,27)$, os quais se espalham por processo de difusão. Iterando a equação (4.23), com a ajuda do software Mathematica, até 200 iterações, obtemos a Figura 4.23, onde cada gráfico representa o padrão espacial da movimentação de herbívoros numa plantação uniforme em qualidade (por exemplo, gramínea), correspondentes às iterações 1, 10, 50, 100, 150 e 200. Neste caso, para um número de iterações maior que 200, corresponde uma configuração espacial constante.

Todos os gráficos da Figura 4.23 estão traçados na mesma escala nos eixos; assim, podemos observar aumentos e reduções nas populações envolvidas; por outro lado, há situações como aquelas que correspondem à 1ª e à 10ª iteração na Figura 4.23, que envolvem populações mais altas do que o máximo 1 apresentado no eixo vertical. No caso da iteração 1, como as demais, os herbívoros se movimentam por difusão, como foram liberados 100 herbívoros na posição $(27,27)$, sai para cada vizinho, (posições: $(27,26)$, $(28,27)$, $(26,27)$, $(27,28)$) $\frac{1}{5} a_{i,j}^t$ e permanece $\frac{1}{5} a_{i,j}^t$ na posição inicial. Portanto, o eixo vertical, neste caso, tem altura 20.

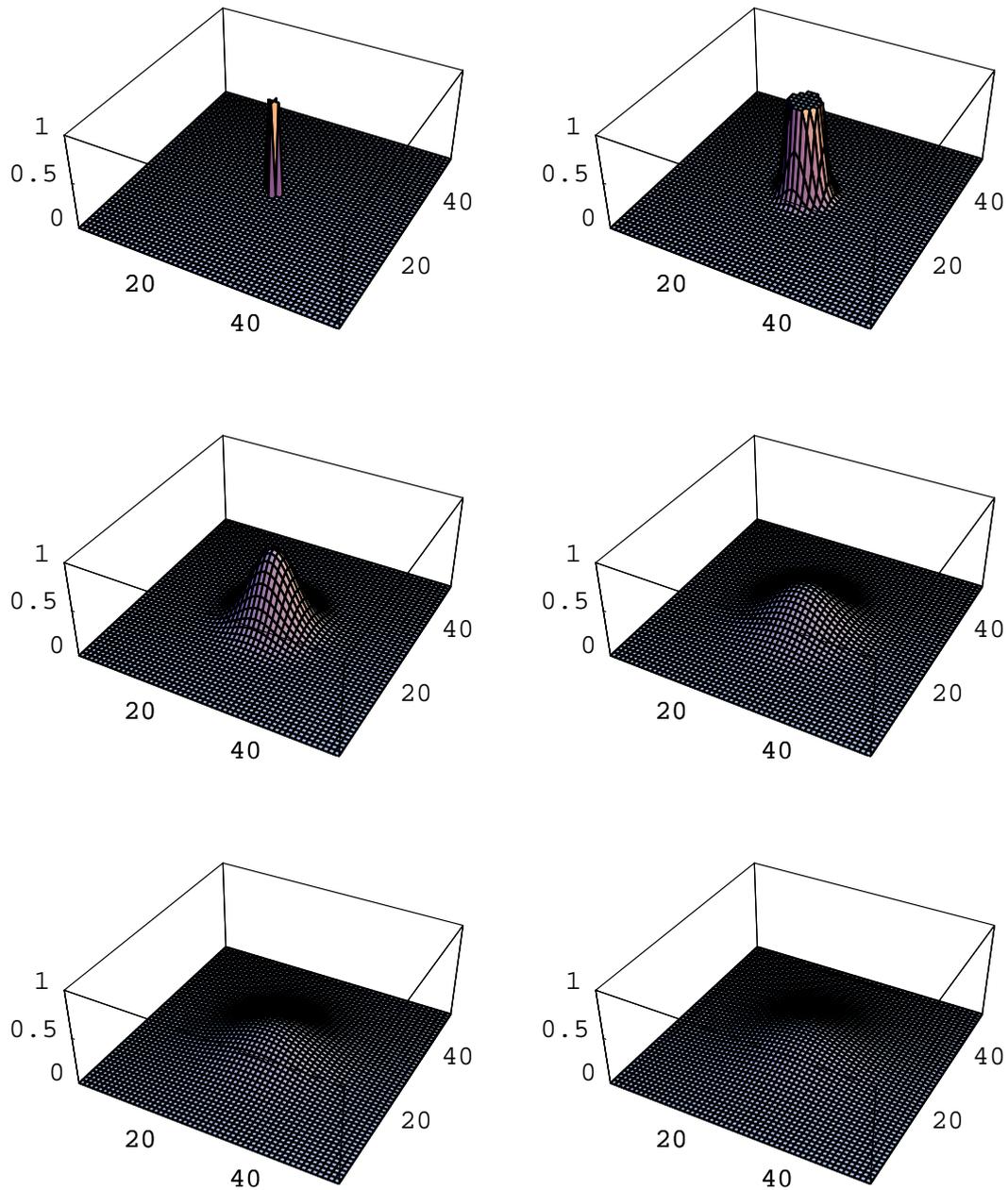


Figura 4.23: Padrão espacial da movimentação de herbívoros numa plantação uniforme em qualidade, correspondentes às iterações: 1, 10 na primeira linha; 50, 100 na segunda linha; e 150, 200 na terceira linha.

b) Em uma rede 53x53 com fronteira do tipo reflexiva, apresentamos uma distribuição inicial de **plantas não uniforme** ($p_{i,j}^0$), como mostra a Figura 4.24. A qualidade é constante ao longo de uma mesma coluna. A qualidade varia

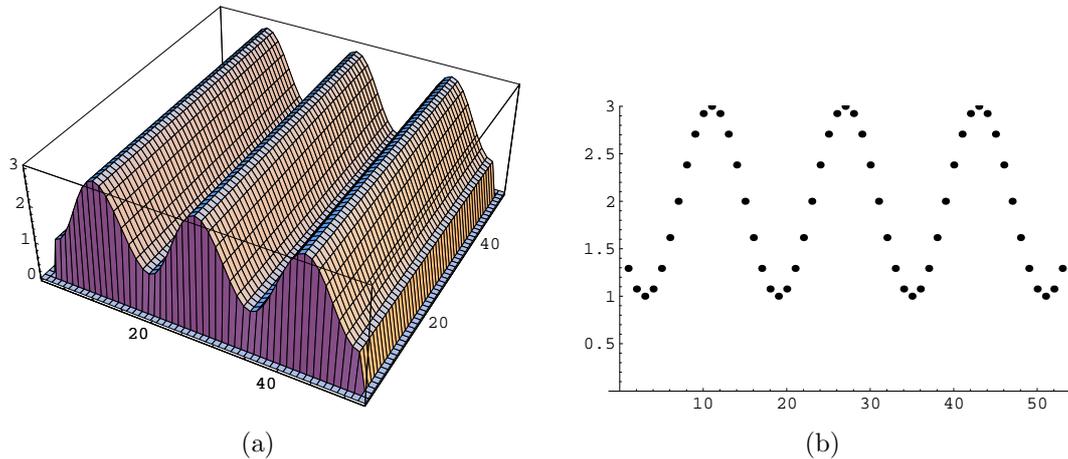


Figura 4.24: (a) Plantação de qualidade não uniforme dada por: $f(j) = 2 + \sin[\frac{(j-7)\pi}{8}]$, $j = 1, 2, \dots, 53$; (b) Distribuição de qualidade ao longo do eixo dos “j”, isto é, em qualquer corte vertical de (a).

de 1 a 3, assumindo apenas os valores discretos como apresentados na Figura 4.24 (b). Como podemos observar a qualidade média em toda a plantação é 2, sendo que podemos denominar baixa quando a qualidade é 1 e alta quando a qualidade for 3.

No que segue, apresentaremos a evolução do sistema para duas distribuições iniciais distintas de herbívoros, sendo que uma em um ponto de baixa qualidade e a outra em um ponto de alta qualidade.

Na posição de baixa qualidade a distribuição inicial dos herbívoros ($a_{i,j}^0$) será de 200 herbívoros, todos liberados apenas na posição (27,19). Neste caso, o número máximo de iterações foi escolhido 300, porque verificamos que, a partir daí, a configuração espacial permanece constante. A sequência de distribuições de herbívoros após 1, 10, 50, 100, 200 e 300 iterações das equações (4.28), (4.29) e (4.30) é apresentada na Figura 4.25 (vale para esta figura nas iterações 1, 10 e 50, a mesma observação feita na Figura 4.23, que envolve as populações mais altas que o máximo 1 apresentado no eixo vertical). Podemos notar que, numa plantação não uniforme quando os herbívoros são liberados numa posição de baixa qualidade a tendência é

procurarem as melhores plantas e a dispersão ocorre por taxia. Observamos que, como deveria se esperar, estando os herbívoros inicialmente distribuídos em um “patch” de qualidade mínima e igualmente afastados de plantações com qualidade superior, iguais entre si, os herbívoros terminam por se distribuir igualmente entre as duas fileiras de maior qualidade, como se vê claramente a partir da iteração 50 na Figura 4.25.

Nesta mesma rede, liberando os herbívoros na posição de alta qualidade (27,27), a sequência de distribuições de herbívoros nas iterações 1, 10, 50, 100, 200 e 300 das equações (4.28), (4.29) e (4.30) é apresentada na Figura 4.26 (vale para esta figura, nas iterações 1, 10, 50 e 100, a mesma observação feita na Figura 4.23, que envolve as populações mais altas que o máximo 1 apresentado no eixo vertical). Observamos que, quando liberados numa posição de alta qualidade a dispersão dos herbívoros é fortemente difusiva, mantendo-se na fileira de maior qualidade, acrescida de uma suave invasão nas fileiras vizinhas.

• Com dinâmica vital

No que segue, analisaremos o comportamento do sistema admitindo uma dinâmica vital tanto das plantas quanto dos herbívoros, apenas numa distribuição de plantas uniforme.

Em uma rede 53x53 com fronteira reflexiva, apresentamos uma distribuição inicial de plantas uniforme ($p_{i,j}^0$), como mostra a Figura 4.22, onde $p_{i,j}^0 = 1$, para todo $i = 1, \dots, 53$ e $j = 1, \dots, 53$. Fora da rede, as populações são nulas (condições de contorno de Dirichlet homogêneas).

Da equação (4.32) $a_{i,j}^t$ deve ser menor que $cp_{i,j}^t$ que, com $c = 1$, leva a $a_{i,j}^t < p_{i,j}^t$. Como, em $t = 0$, temos $p_{i,j}^0 = 1$ concluímos que $a_{i,j}^t$ deve ser menor que 1. Considerando uma distribuição inicial de herbívoros de 0,9 herbívoros liberados na posição (27,27), vamos supor que os herbívoros se movimentem, comam e se reproduzam de acordo com uma dinâmica de Verhulst (logística), onde o parâmetro $r = 3,3$ na equação (4.32).

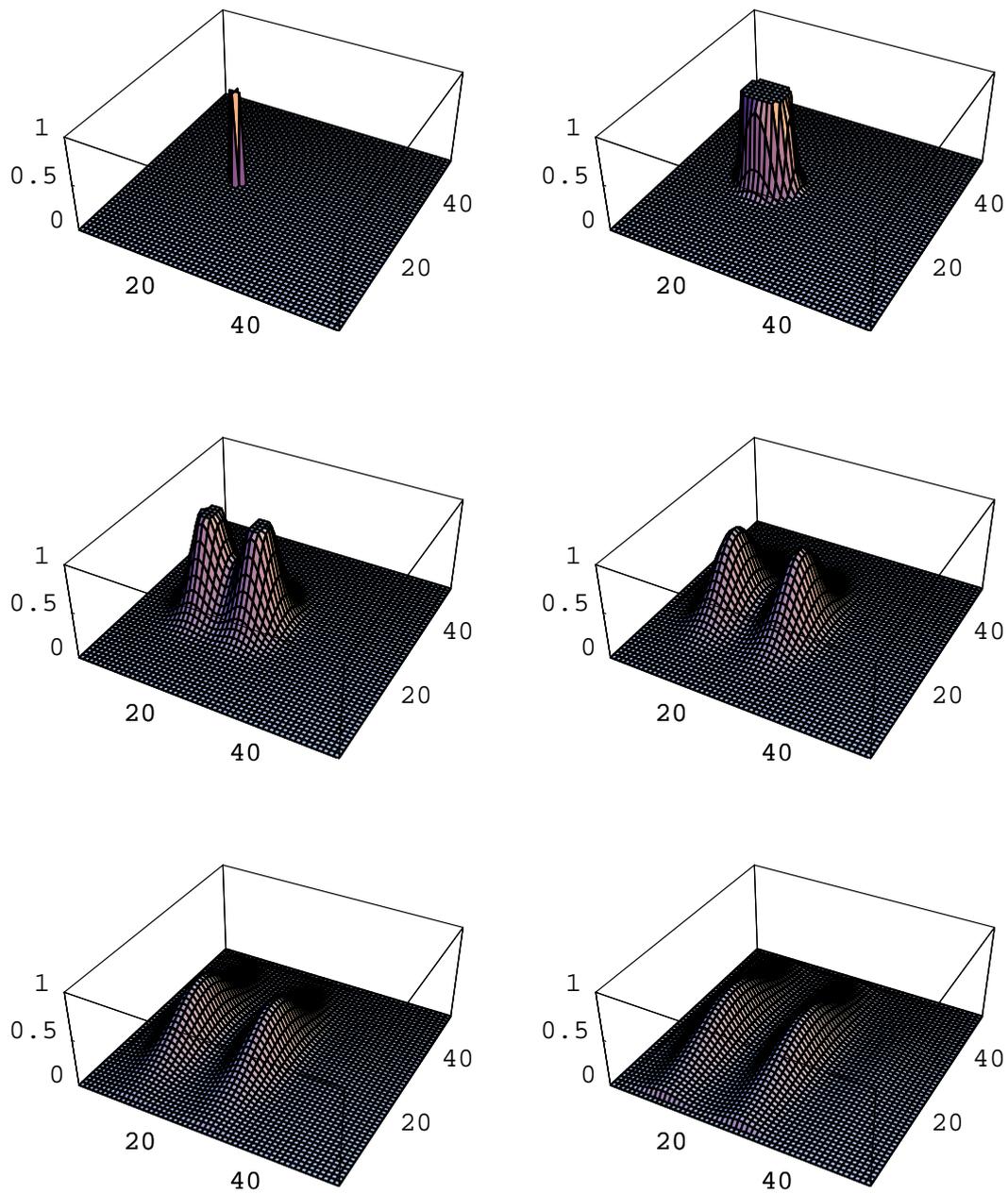


Figura 4.25: Padrão espacial da movimentação de herbívoros numa plantação não uniforme em qualidade, liberados em uma posição de baixa qualidade; correspondentes às iterações: 1, 10 na primeira linha; 50, 100 na segunda linha; e 200, 300 na terceira linha.

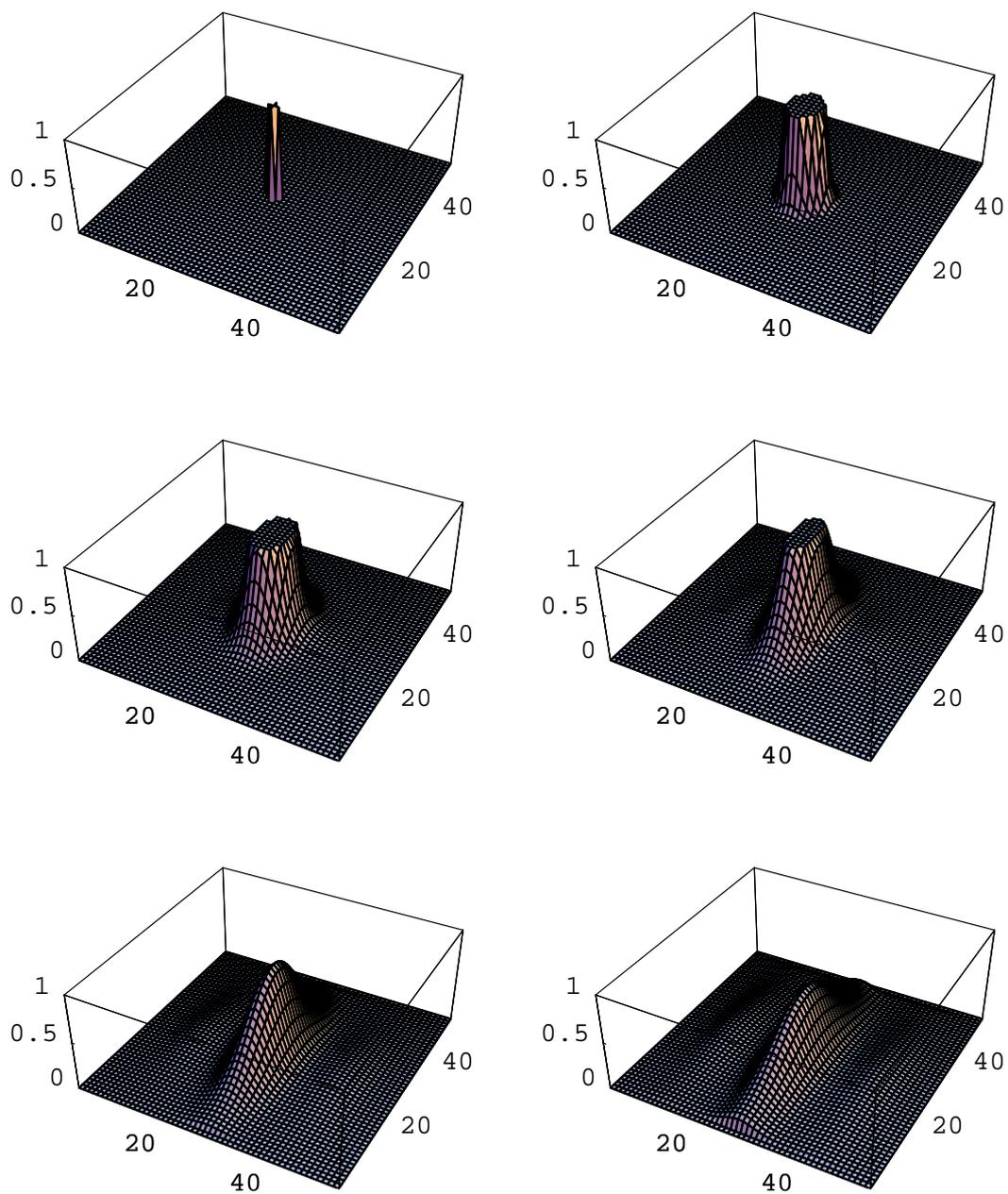


Figura 4.26: Padrão espacial da movimentação de herbívoros numa plantação não uniforme em qualidade, liberados numa posição de alta qualidade; correspondentes às iterações: 1, 10 na primeira linha; 50, 100 na segunda linha; e 200, 300 na terceira linha.

Para a dinâmica vital das plantas, vamos supor que ela ocorra, na ausência de herbívoros, de acordo com a equação de Ricker, equação (4.33), onde os parâmetros α , m , K assumem os valores 0,04; 0,1 e 2 respectivamente.

Após iterar o sistema formado por (4.32) e (4.33) obtemos a sequência de distribuição de herbívoros na Figura 4.27 para 1, 5, 20, 25, 30, 35, 50, 60 iterações e a sequência da dinâmica vital das plantas na Figura 4.29, para 1, 10, 20, 30, 40, 50, 60 e 100 iterações. Na Figura 4.28 apresentamos cortes verticais na linha 27 da população de herbívoros nas iterações 1, 5, 20, 25, 30, 35, 50 e 60. Nesta mesma figura, no tempo $t = 1$, podemos observar que houve uma redução na população em cada uma das posições ocupadas $j = 26, 27$ e 28 , como era de se esperar da população de herbívoros, nas demais iterações houve aumento em alguns instantes de tempo específico, como também redução em outros; e além disso, de uma iteração para outra observa-se dispersão ao longo da rede.

Nos gráficos da evolução temporal das plantas apresentados na Figura 4.29, observamos que, inicialmente (nas iterações 10, 20, 30 e 40) os herbívoros comem e dispersam-se (buraco expande-se na plantação), mas ainda há plantas que crescem e não são atacadas pelos insetos (os herbívoros ainda não chegaram lá). Este fato é também confirmado olhando para as configurações das populações de herbívoros apresentadas na Figura 4.27. À medida que o tempo passa, devido ao aumento do número de herbívoros e à dispersão dos mesmos, há um decréscimo na plantação, atingindo inclusive as bordas (iterações 40 e 50). Foi observado que as configurações correspondentes à iteração 60, tanto da Figura 4.27 para os herbívoros quanto da Figura 4.29 para as plantas, parecem ser estáveis (a mesma configuração é observada até a iteração 100).

Nos modelos que desenvolvemos neste capítulo, tivemos a oportunidade de apresentar como pode ser usada uma rede de mapas acoplados para descrever a movimentação por difusão e taxia, com ou sem dinâmica vital. No capítulo seguinte, ainda considerando redes de mapas acoplados, estudaremos um sistema que apresenta movimentação por antitaxia além de difusão e convecção.

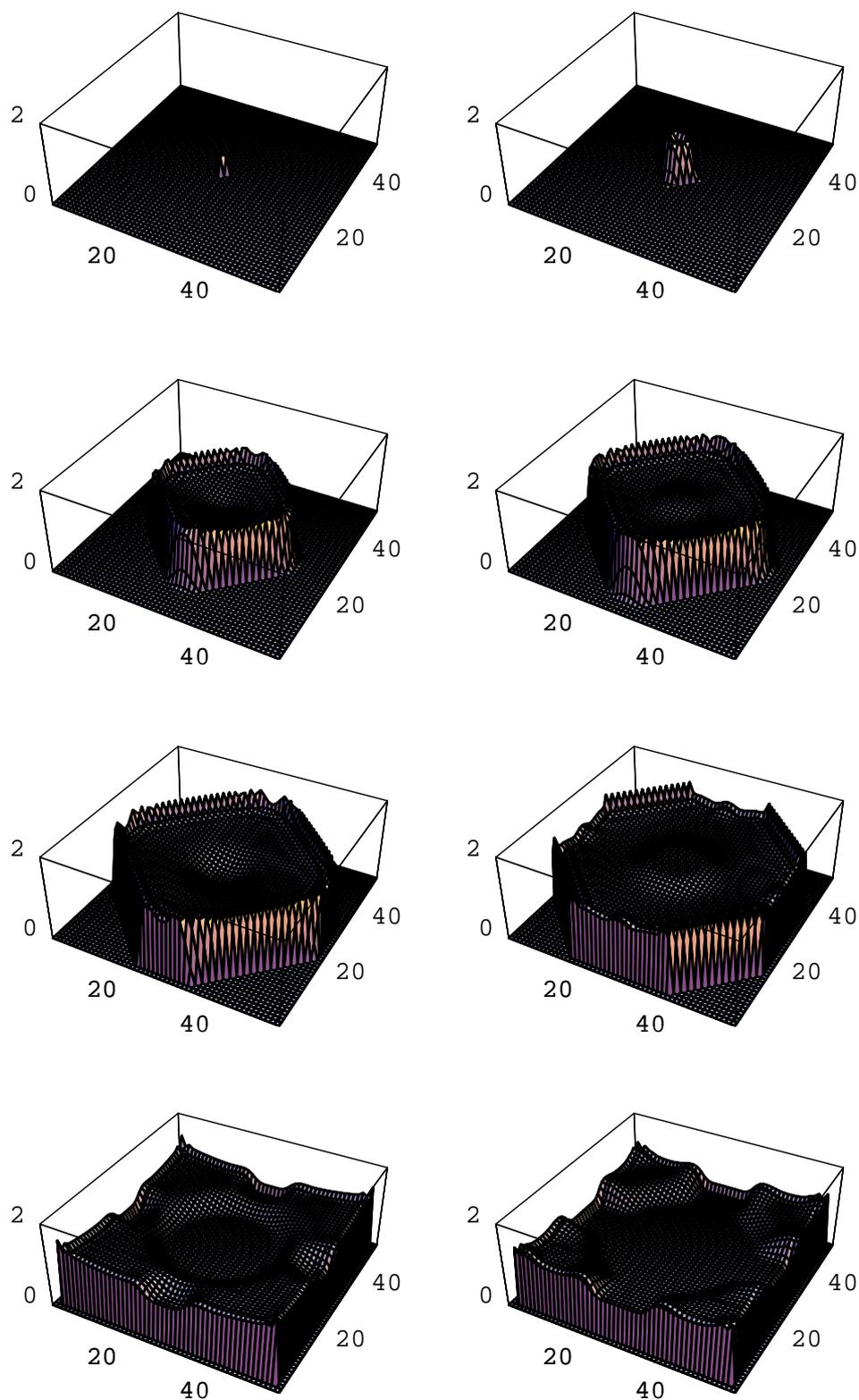


Figura 4.27: Distribuição espacial das qualidades das plantas inicialmente uniforme, considerando dinâmica vital, correspondentes às iterações: 1, 5 na primeira linha; 20, 25 na segunda linha; 30, 35 na terceira linha; e 50, 60 na quarta linha.

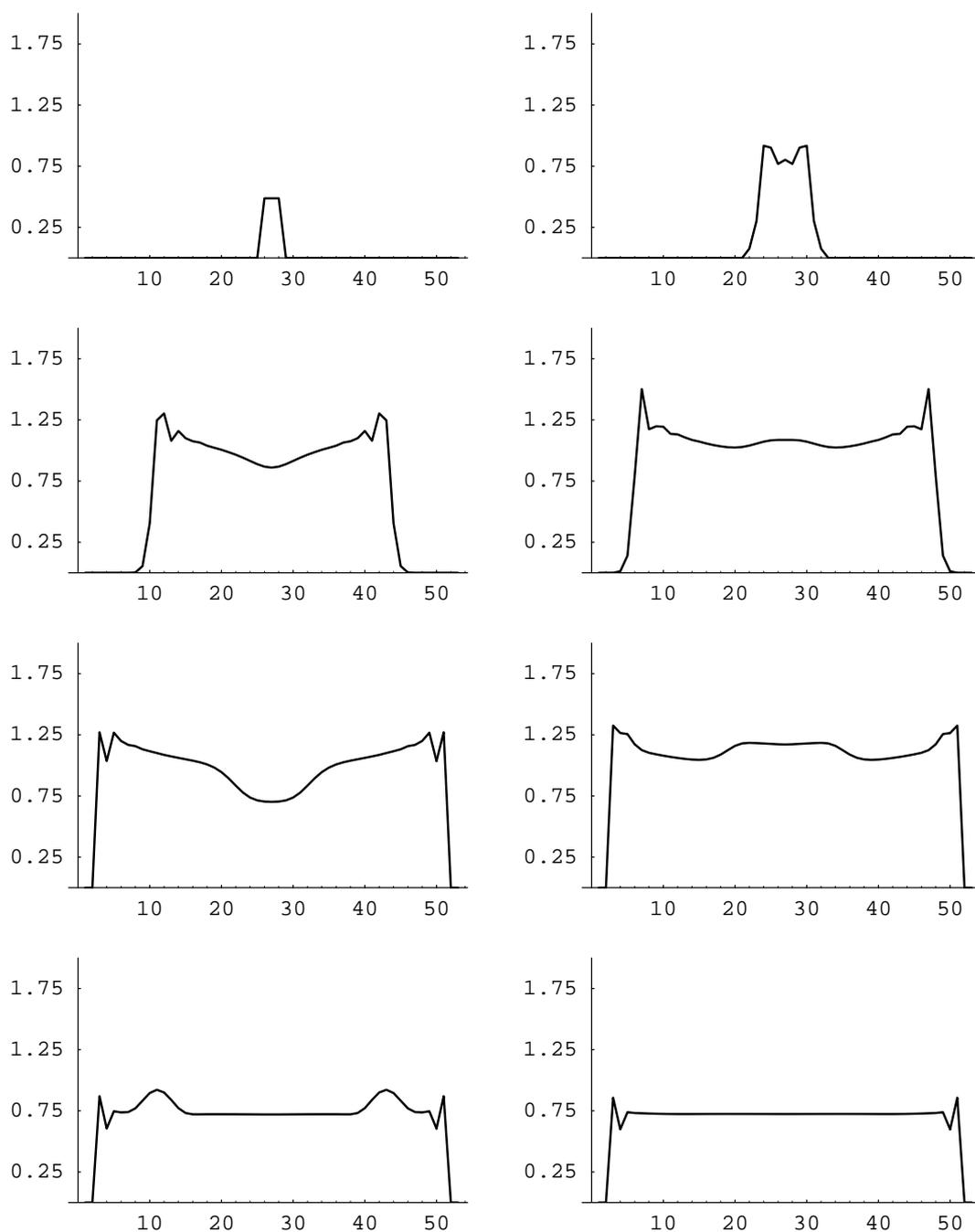


Figura 4.28: Gráfico de um corte vertical na linha 27 da população de herbívoros nos tempos 1, 5 na primeira linha; 20, 25 na segunda linha; 30, 35 na terceira linha; e 50, 60 na quarta linha.

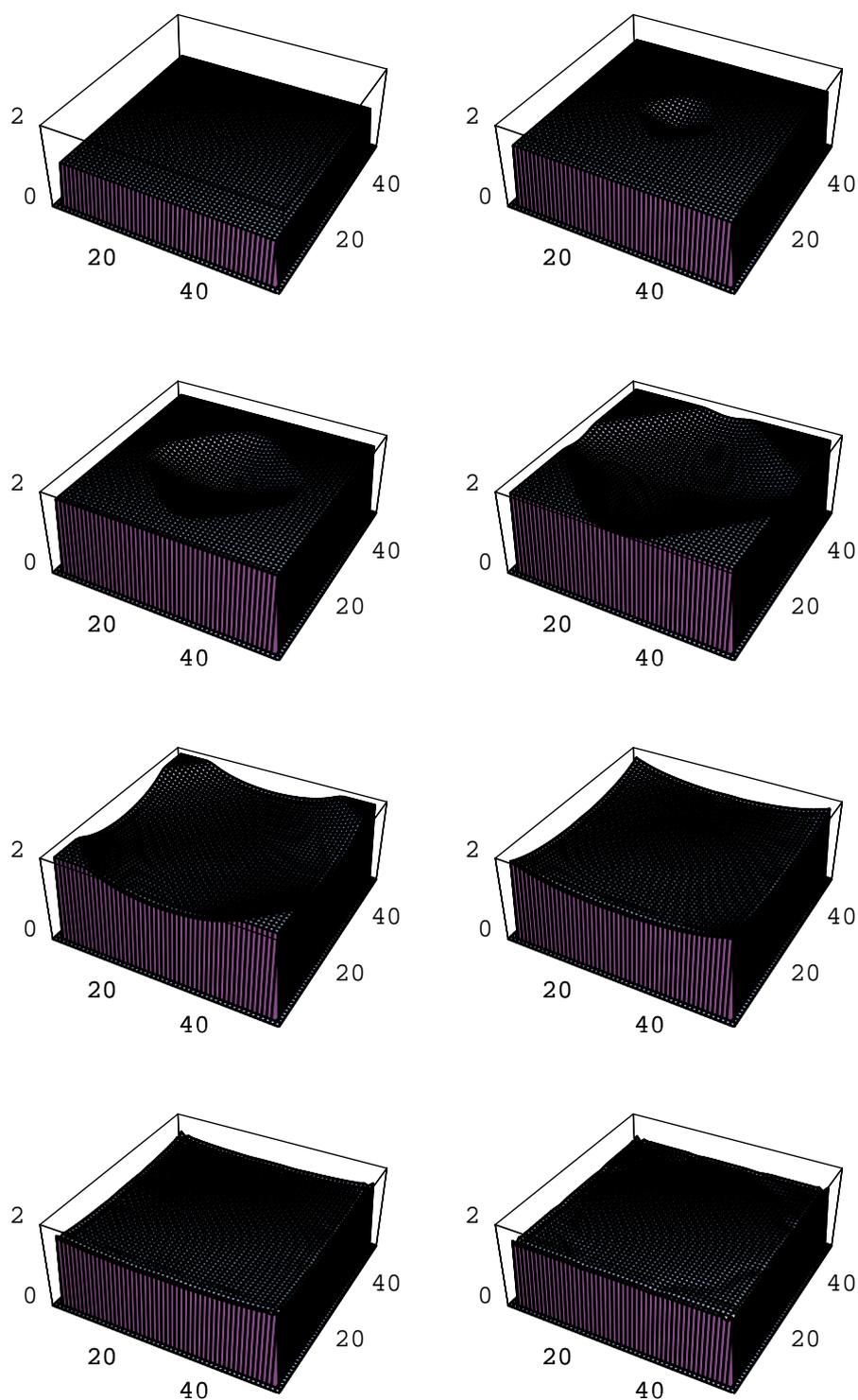


Figura 4.29: Distribuição espacial das qualidades das plantas inicialmente uniforme, considerando dinâmica vital, correspondentes às iterações: 1, 10 na primeira linha; 20, 30 na segunda linha; 40, 50 na terceira linha; e 60, 100 na quarta linha.

5 MOVIMENTO DE UMA POPULAÇÃO DE INSETOS ATINGIDA POR UMA SUBSTÂNCIA QUÍMICA

No capítulo anterior, vimos exemplos de redes de mapas acoplados, para interações parasitóide-hospedeiro e para um sistema planta-herbívoro. Após apresentar o modelo de Hassel et al. (Nicholson-Bailey com movimentação por difusão), estudamos a movimentação de insetos herbívoros na busca de plantas hospedeiras com maior qualidade (movimentação por *taxia*).

Neste capítulo, estudaremos um modelo de rede de mapas acoplados, onde uma população de insetos é atingida por uma substância química.

Consideramos uma população de insetos $a_{i,j}$ distribuída em uma região, e uma nuvem de uma substância química com concentração $c_{i,j}$ liberada sobre esta região. Quando os insetos são atingidos por esta substância (veneno ou poluente), se dispersam (*fogem*) e morrem com o tempo. A substância, por sua vez, se dispersa por difusão e por *convecção* e degrada-se tornando menos concentrada com o tempo. Neste modelo, não iremos considerar reprodução dos insetos, nem mortes que não sejam devidas à própria substância química, porque o intervalo de tempo considerado (da passagem da nuvem de veneno pela região), é de duração insuficiente para que os insetos possam se reproduzir.

O modelo consiste de duas fases: uma fase de movimentação e uma fase de reação.

5.1 Movimentação dos insetos quando atingidos por uma concentração de substância química

Para descrever a movimentação representaremos por $a_{i,j}^t$ a densidade de insetos após a movimentação e por $c_{i,j}^t$ a concentração da substância química

após a movimentação. A tendência dos insetos, quando atingido pela substância, é movimentar-se para as áreas de menor concentração (antitaxia); assim, a população de insetos $a_{i,j}^t$ é repelida de acordo com a concentração local da substância química $c_{i,j}^t$.

A movimentação dos insetos segue o mesmo esquema previamente apresentado na Figura 4.1, e se dá da seguinte maneira: de qualquer “patch” (i, j) , no instante t , sai $\frac{1}{4} a_{i,j}^t c_{i,j}^t$ para cada um dos quatro vizinhos mais próximos, onde a vizinhança $V_{i,j}$, definida em (4.1), é constituída pelas populações localizadas em:

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

Por outro lado, entram no “patch” (i, j) , no instante t , destes mesmos quatro vizinhos mais próximos, o que segue:

$$\frac{1}{4} a_{i+1,j} c_{i+1,j}, \frac{1}{4} a_{i,j-1} c_{i,j-1}, \frac{1}{4} a_{i-1,j} c_{i-1,j}, \frac{1}{4} a_{i,j+1} c_{i,j+1}.$$

Detalharemos abaixo cada um dos movimentos previamente apresentados na Figura 4.1, referente à situação aqui apresentada.

As **saídas**, a partir da posição (i, j) , por antitaxia (repulsão), são dadas por:

$$S_k = \frac{1}{4} a_{i,j}^t c_{i,j}^t \quad (5.1)$$

com $k = 1, \dots, 4$, isto é,

$$S_1 = S_2 = S_3 = S_4 = \frac{1}{4} a_{i,j}^t c_{i,j}^t,$$

onde

S_1 são os insetos que saem da posição (i, j) para a posição $(i+1, j)$;

S_2 são os insetos que saem da posição (i, j) para a posição $(i, j-1)$;

S_3 são os insetos que saem da posição (i, j) para a posição $(i-1, j)$;

S_4 são os insetos que saem da posição (i, j) para a posição $(i, j+1)$.

As **entradas**, que chegam na posição (i, j) , por antitaxia (repulsão), são dadas por:

para o número de insetos que vem da posição $(i + 1, j)$ para a posição (i, j) ,

$$E_1 = \frac{1}{4} a_{i+1,j}^t c_{i+1,j}^t ; \quad (5.2)$$

para o número de insetos que vem da posição $(i, j - 1)$ para a posição (i, j) ,

$$E_2 = \frac{1}{4} a_{i,j-1}^t c_{i,j-1}^t ; \quad (5.3)$$

para o número de insetos que vem da posição $(i - 1, j)$ para a posição (i, j) ,

$$E_3 = \frac{1}{4} a_{i-1,j}^t c_{i-1,j}^t ; \quad (5.4)$$

para o número de insetos que vem da posição $(i, j + 1)$ para a posição (i, j) ,

$$E_4 = \frac{1}{4} a_{i,j+1}^t c_{i,j+1}^t . \quad (5.5)$$

Como já vimos no capítulo 4, podemos representar o mesmo processo através da Figura 4.3, onde a curva fechada, no primeiro diagrama, representa o que resta na posição (i, j) já descontadas as saídas, isto é,

$$a_{i,j}^t - 4 \frac{1}{4} a_{i,j}^t c_{i,j}^t = (1 - c_{i,j}^t) a_{i,j}^t$$

e o segundo diagrama representa as entradas na posição (i, j) , a partir dos vizinhos mais próximos.

Assim, a equação para a movimentação dos insetos quando atingidos por uma substância química é dada por:

$$a_{i,j}^{t+1} = (1 - c_{i,j}^t) a_{i,j}^t + \frac{1}{4} \sum_{(\alpha,\beta) \in V_{i,j}} c_{\alpha,\beta}^t a_{\alpha,\beta}^t, \quad (5.6)$$

onde (α, β) indica uma posição na vizinhança $V_{i,j}$ dos quatro vizinhos mais próximos de (i, j) , isto é,

$$(\alpha, \beta) \in \{(i + 1, j), (i, j - 1), (i - 1, j), (i, j + 1)\}. \quad (5.7)$$

5.2 Movimentação da substância química

A substância química se dispersa por difusão simples e por convecção (pela ação do vento), como mostra a Figura 5.1, da seguinte maneira:

- por **difusão**: de qualquer “patch” (i, j) , no instante t , sai $\frac{1}{4}\lambda c_{i,j}^t$ para cada um dos quatro vizinhos mais próximos, onde a vizinhança $V_{i,j}$ é a mesma anteriormente definida em (4.1), como mostra o segundo diagrama da Figura 5.1; e entram no “patch” (i, j) , no instante t , destes mesmos quatro vizinhos mais próximos

$$\frac{\lambda}{4} c_{i+1,j}, \quad \frac{\lambda}{4} c_{i,j-1}, \quad \frac{\lambda}{4} c_{i-1,j}, \quad \frac{\lambda}{4} c_{i,j+1},$$

como mostra o terceiro diagrama da Figura 5.1.

- por **convecção**: de qualquer “patch” (i, j) sai para a direita S_c e entra (da sua esquerda) E_c (queremos considerar um vento soprando da esquerda para a direita), como mostram o quarto e o quinto diagramas da Figura 5.1.

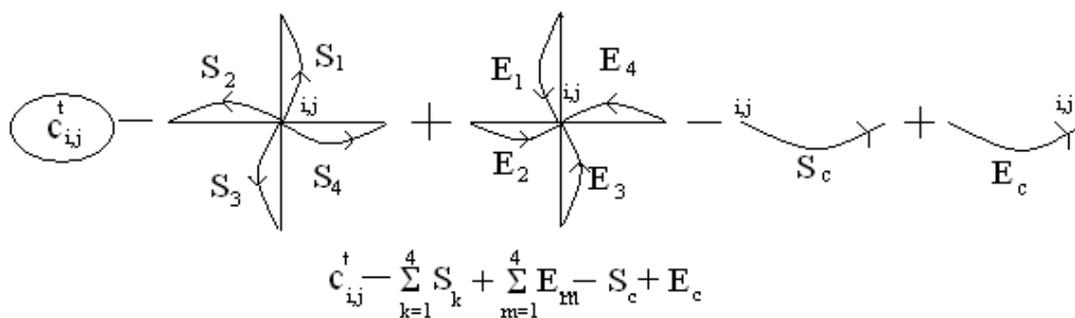


Figura 5.1: Esquema gráfico para a movimentação da substância química do qual se deduz a equação (5.15).

No que segue, escreveremos separadamente todas as saídas da posição (i, j) , considerando os dois processos (de difusão e de convecção), e faremos o mesmo para as entradas na posição (i, j) . para tanto, representaremos por:

- λ , a fração total de substância química que sai (por difusão), de um “patch” e se move para os quatro vizinhos mais próximos;
- ϵ , fração de substância química que se move para a direita (vento horizontal - convecção).
- $c_{i,j}^t$, a concentração de substância química na posição (i, j) na geração t .

As **saídas por difusão** são dadas por:

$$S_1 = S_2 = S_3 = S_4 = \frac{\lambda}{4} c_{i,j}^t, \quad (5.8)$$

e a **saída por convecção** é dada por:

$$S_c = \epsilon c_{i,j}^t, \quad (5.9)$$

onde

S_1 é a saída da substância por difusão da posição (i, j) para a posição $(i + 1, j)$;

S_2 é a saída da substância por difusão da posição (i, j) para a posição $(i, j - 1)$;

S_3 é a saída da substância por difusão da posição (i, j) para a posição $(i - 1, j)$;

S_4 é a saída da substância por difusão da posição (i, j) para a posição $(i, j + 1)$;

S_c é a saída da substância por convecção da posição (i, j) para a posição $(i, j + 1)$.

As **entradas por difusão** são dadas por:

para a substância química que vem da posição $(i + 1, j)$ para a posição (i, j) ,

$$E_1 = \frac{\lambda}{4} c_{i+1,j}^t; \quad (5.10)$$

para a substância química que vem da posição $(i, j - 1)$ para a posição (i, j) ,

$$E_2 = \frac{\lambda}{4} c_{i,j-1}^t; \quad (5.11)$$

para a substância química que vem da posição $(i - 1, j)$ para a posição (i, j) ,

$$E_3 = \frac{\lambda}{4} c_{i-1,j}^t; \quad (5.12)$$

para a substância química que vem da posição $(i, j + 1)$ para a posição (i, j) ,

$$E_4 = \frac{\lambda}{4} c_{i,j+1}^t ; \quad (5.13)$$

e a **entrada por convecção** é dada por:

para a substância química que vem da posição $(i, j - 1)$ para a posição (i, j) ,

$$E_c = \epsilon c_{i,j-1}^t. \quad (5.14)$$

Podemos representar o mesmo processo através da Figura 5.2 onde juntamos em um mesmo diagrama as entradas (saídas) na (da) posição (i, j) ou ainda, podemos juntar de outra forma, como mostra a Figura 5.3, onde a curva fechada, no primeiro diagrama, representa o que resta na posição (i, j) já descontadas as saídas, por difusão e por convecção, isto é,

$$c_{i,j}^t - 4 \frac{\lambda}{4} c_{i,j}^t - \epsilon c_{i,j}^t = (1 - \lambda - \epsilon) c_{i,j}^t;$$

e o segundo diagrama representa as entradas na posição (i, j) , a partir dos vizinhos mais próximos (difusão) e a entrada por convecção a partir do vizinho $(i, j - 1)$, que está a sua esquerda.

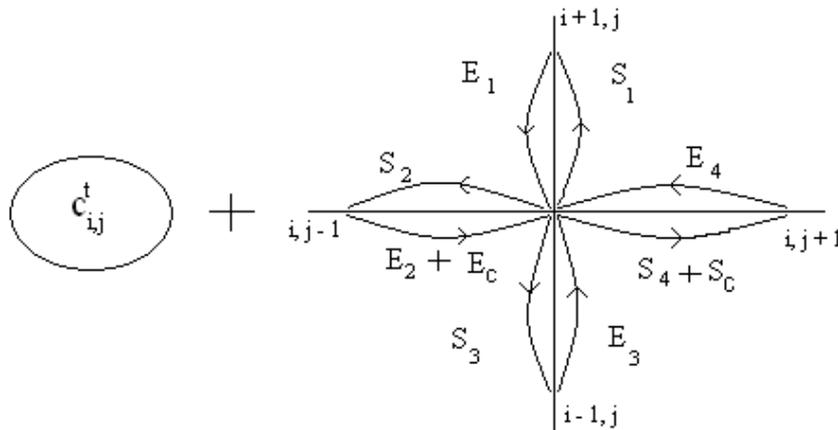


Figura 5.2: Esquema gráfico da equação (5.15) para a movimentação da substância

$$\text{química } c_{i,j}^t - \left(\sum_{k=1}^4 S_k + S_c \right) + \left(\sum_{l=1}^4 E_l + E_c \right).$$

Assim, a equação para a movimentação da substância é dada por:

$$c_{i,j}^t = (1 - \lambda - \epsilon)c_{i,j}^t + \epsilon c_{i,j-1}^t + \frac{1}{4} \sum_{(\alpha,\beta) \in V_{i,j}} \lambda c_{\alpha,\beta}^t \quad (5.15)$$

onde (α, β) e $V_{i,j}$ estão definidos em (5.7).

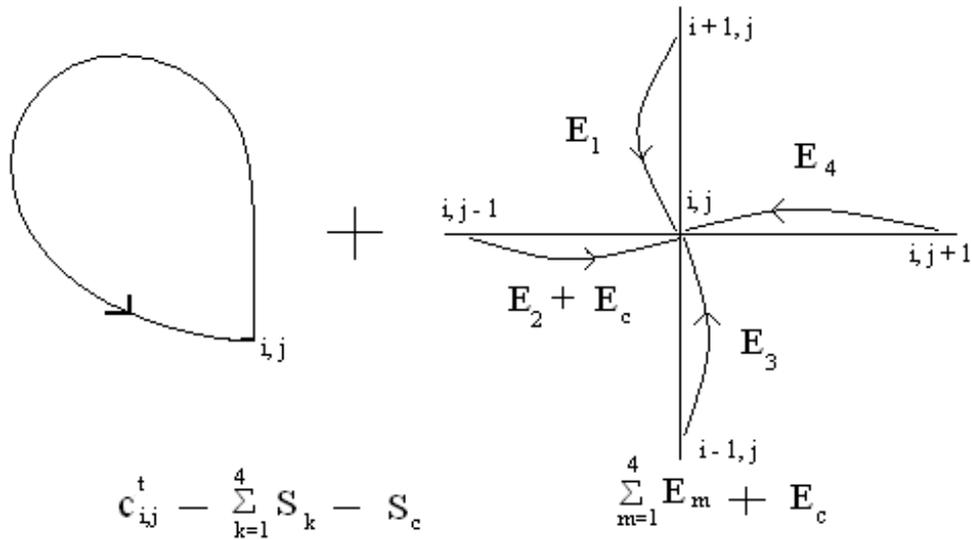


Figura 5.3: Esquema gráfico para a movimentação da substância química do qual se deduz a equação (5.15).

Portanto, para o estágio (fase) de dispersão, durante a geração t , em cada “patch”, a população de insetos $a_{i,j}^t$ e a concentração de substância química $c_{i,j}^t$, após a dispersão, no instante t , são dadas pelas equações:

$$a_{i,j}^t = (1 - c_{i,j}^t) a_{i,j}^t + \frac{1}{4} \sum_{(\alpha,\beta) \in V_{i,j}} c_{\alpha,\beta}^t a_{\alpha,\beta}^t, \quad (5.16)$$

$$c_{i,j}^t = (1 - \lambda - \epsilon)c_{i,j}^t + \epsilon c_{i,j-1}^t + \frac{1}{4} \sum_{(\alpha,\beta) \in V_{i,j}} \lambda c_{\alpha,\beta}^t, \quad (5.17)$$

onde os parâmetros e as densidades foram todos previamente definidos.

Em uma primeira etapa vamos analisar o modelo sem dinâmica vital, isto é $a_{i,j}^{t+1} = a_{i,j}^t$ e $c_{i,j}^{t+1} = c_{i,j}^t$; posteriormente consideraremos o modelo com dinâmica vital tanto dos insetos quanto da substância química.

5.2.1 Sem dinâmica vital

Neste caso, a densidade dos insetos permanece constante e não há degradação da substância química. Consideramos, então, como mudança de geração, isto é, a passagem do tempo t para o tempo $t + 1$, a movimentação dos insetos e da substância química, ou seja

$$a_{i,j}^{t+1} = a_{i,j}^t, \quad (5.18)$$

$$c_{i,j}^{t+1} = c_{i,j}^t. \quad (5.19)$$

5.2.2 Com dinâmica vital

Quando consideramos a dinâmica vital, que, neste caso, é tanto dos insetos quanto da substância química, teremos, em vez das equações (5.18) e (5.19), as equações $a_{i,j}^{t+1}$ e $c_{i,j}^{t+1}$ ambas funções de $a_{i,j}^t$ e de $c_{i,j}^t$, isto é,

$$a_{i,j}^{t+1} = g_1(a_{i,j}^t, c_{i,j}^t), \quad (5.20)$$

$$c_{i,j}^{t+1} = g_2(a_{i,j}^t, c_{i,j}^t), \quad (5.21)$$

pois para cada geração teremos duas fases, uma de movimentação e outra de dinâmica vital.

O termo de dinâmica vital (reação) para a equação da população de insetos é dado por:

$$a_{i,j}^{t+1} = a_{i,j}^t \exp[-\alpha c_{i,j}^t] \quad (5.22)$$

onde α representa a eficiência da substância química ($\frac{1}{\alpha}$ é a concentração da substância química que reduz significativamente a densidade populacional dos insetos), pois a concentração de substância química $c_{i,j}^t$ afeta negativamente a população de insetos $a_{i,j}^t$.

Podemos notar que, não havendo substância química, isto é, $c_{i,j}^t = 0$, a densidade populacional na geração $t + 1$ é igual à densidade populacional na geração t , ou seja, há conservação da população de insetos.

O termo de dinâmica vital (reação) para a equação da concentração de substância química é dado por:

$$c_{i,j}^{t+1} = \beta c_{i,j}^t, \quad (5.23)$$

onde $0 < \beta < 1$ é a taxa de degradação da substância química, isto é, a concentração de substância degrada-se de uma geração para outra.

Assim, as equações na geração $t + 1$, após a fase de movimentação, incluindo a morte de insetos quando atingidos pela substância química e a degradação desta substância, são dadas por:

$$a_{i,j}^{t+1} = a_{i,j}^t \exp[-\alpha c_{i,j}^t], \quad (5.24)$$

$$c_{i,j}^{t+1} = \beta c_{i,j}^t. \quad (5.25)$$

5.3 Simulações

5.3.1 Sem dinâmica vital

Em uma rede 53x53 com fronteira do tipo absorvente (vide secção 4.1), apresentamos inicialmente uma distribuição uniforme de insetos $a_{i,j}^t$, em contato com uma substância química (poluente), distribuída de acordo com uma gaussiana, centrada na posição (27,10), isto é,

$$c_{i,j}^t = \frac{\exp -[(i - 27)^2 + (j - 10)^2]}{2}. \quad (5.26)$$

A Figura 5.4 mostra um corte (linha 27 e coluna 10) na distribuição inicial da substância química.

Os insetos movimentam-se (fogem da substância química), como mostra a Figura 5.5. Para os valores dos parâmetros envolvidos na equação (5.15), adotamos: $\lambda = 0,4$ e $\epsilon = 0,5$. Os insetos vão formando “buracos” (regiões sem insetos), ao fugir da substância química. Os diversos gráficos da Figura 5.5 apresentam a distribuição dos insetos nas iterações 1, 10, 30, 50, 70 e 100.

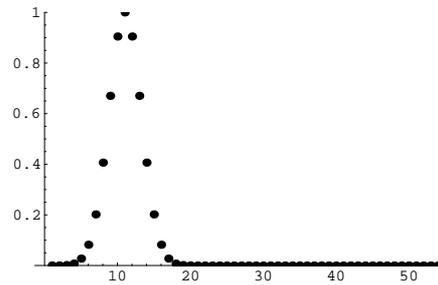


Figura 5.4: Gráfico de um corte vertical na linha 27, coluna 10.

A substância por sua vez, vai se espalhando por difusão e por convecção (vento da esquerda para a direita), como mostra a Figura 5.6, correspondente às mesmas iterações apresentadas na Figura 5.5. A distribuição espacial da substância química é também mostrada na Figura 5.7, onde observa-se que, à medida que o tempo passa, a região ocupada por esta substância passa de circular para elíptica, isto se deve à sobreposição dos mecanismos de difusão e convecção. Se houvesse apenas difusão, as regiões ocupadas pela substância seriam sempre circulares; a convecção causa uma deformação no sentido do vento.

5.3.2 Com dinâmica vital

Neste caso, além da movimentação dos insetos e da substância química teremos nas simulações a dinâmica vital, isto é, os insetos irão morrer ao serem atingidos pela substância e esta por sua vez vai degradando-se à medida que o tempo passa. Para valores dos parâmetros envolvidos nas equações (5.22) e (5.23), adotaremos $\alpha = 1$ e $\beta = 0,99$, respectivamente. O nascimento de insetos e a morte devido a outras causas não são considerados na escala de tempo (rápida) de passagem da nuvem de veneno pela região. Lembremos que, sem dinâmica vital, Figura 5.5, os insetos aglomeram-se para os lados e fogem da esquerda para a direita.

Na Figura 5.8, apresentamos a distribuição espacial de insetos cuja evolução temporal é descrita pela equação (5.22), juntamente com (5.16) e (5.17), correspondente às iterações: 1, 10, 30, 50, 70 e 100. Nesta figura, os “buracos”, maiores que na ausência de dinâmica vital, indicam a ausência de insetos devida a

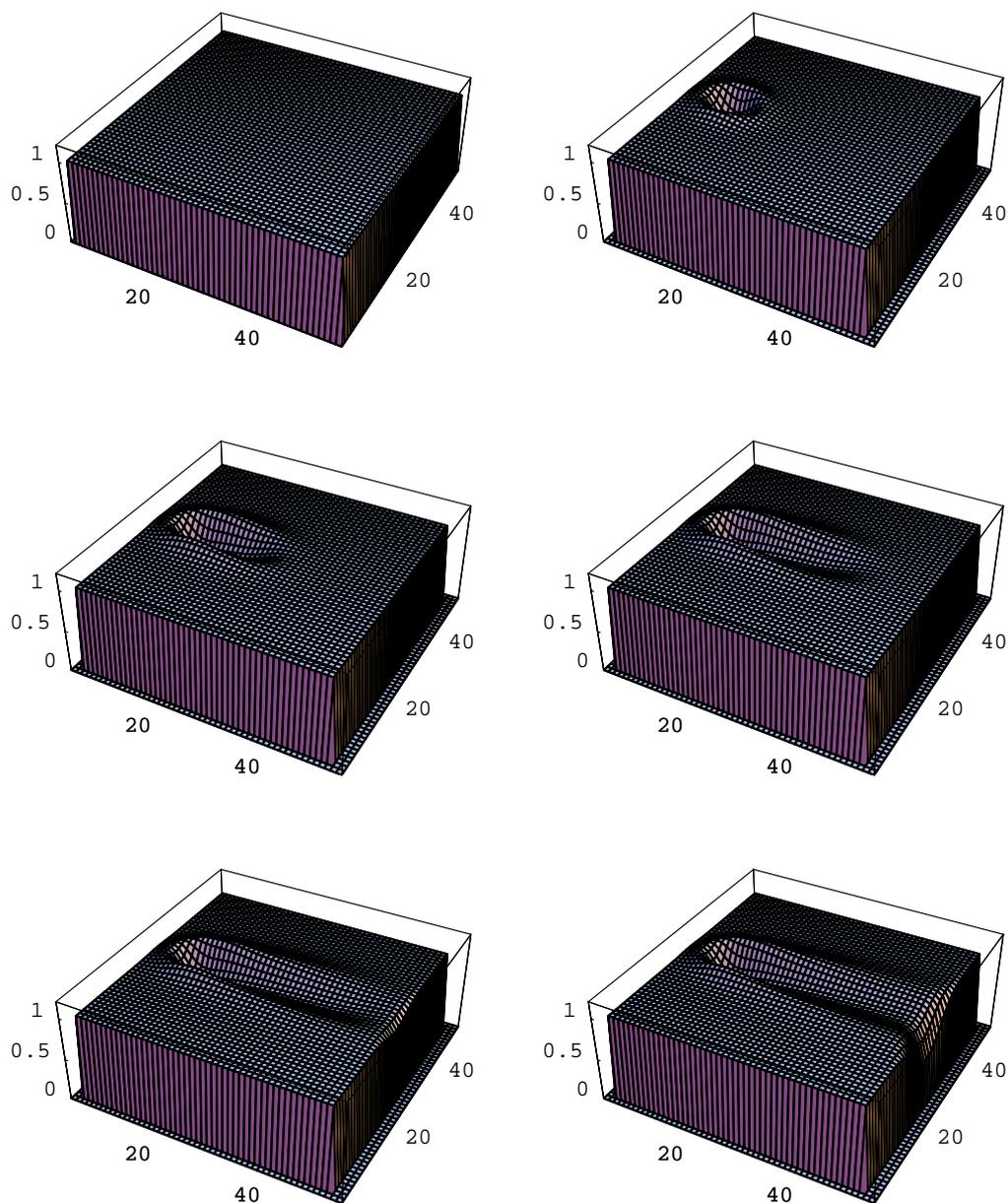


Figura 5.5: Distribuição espacial de insetos cuja evolução temporal é descrita pela equação (5.18), juntamente com (5.16), fugindo de uma substância química, cuja movimentação é descrita pela equação (5.17), correspondentes às iterações: 1, 10, na primeira linha; 30, 50, na segunda linha; e 70, 100, na terceira linha.

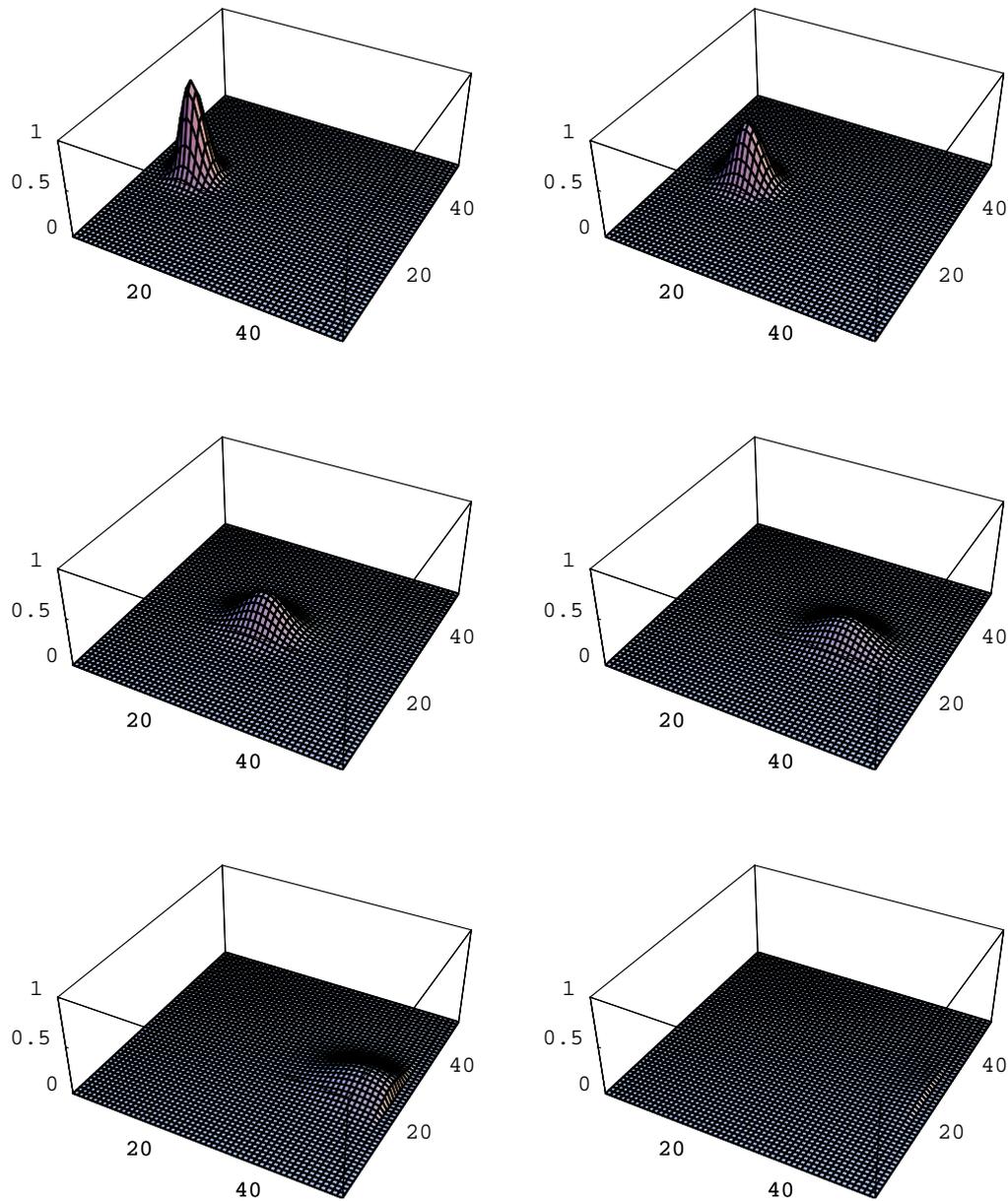


Figura 5.6: Distribuição espacial da dispersão de uma substância química (sem dinâmica vital) por difusão e convecção, correspondentes às iterações: 1, 10, na primeira linha; 30, 50, na segunda linha; e 70, 100, na terceira linha.

dois fatores: a antitaxia já considerada anteriormente (subsecção 5.3.1) e a morte (dinâmica de reação), causada quando estes são atingidos pela substância química. A distribuição espacial da substância química, descrita pela equação (5.23) é mostrada nas Figuras 5.9 e 5.10, onde além da mudança de forma que já aparecia quando não era considerada a dinâmica vital, observa-se agora a degradação da substância com o passar do tempo.

Nos modelos que apresentamos nos capítulos 4 e 5 foram utilizadas redes de mapas acoplados para descrever fenômenos de reação, difusão, taxia e convecção. Estes modelos discretos nos possibilitaram observar a utilidade desta abordagem discreta computacional, para descrever o comportamento qualitativo das situações ecológicas de dinâmica populacional lá apresentadas. Por outro lado, no início do nosso trabalho (capítulo 2) deduzimos as equações diferenciais que descrevem diversos fenômenos de reação-difusão em dinâmica de populações; trata-se de equações diferenciais parciais não lineares cuja resolução evidentemente demandaria uma maior dificuldade.

Dedicaremos o capítulo 6 para obter as equações diferenciais parciais correspondentes às redes de mapas acoplados com os quais trabalhamos nos capítulos 4 e 5.

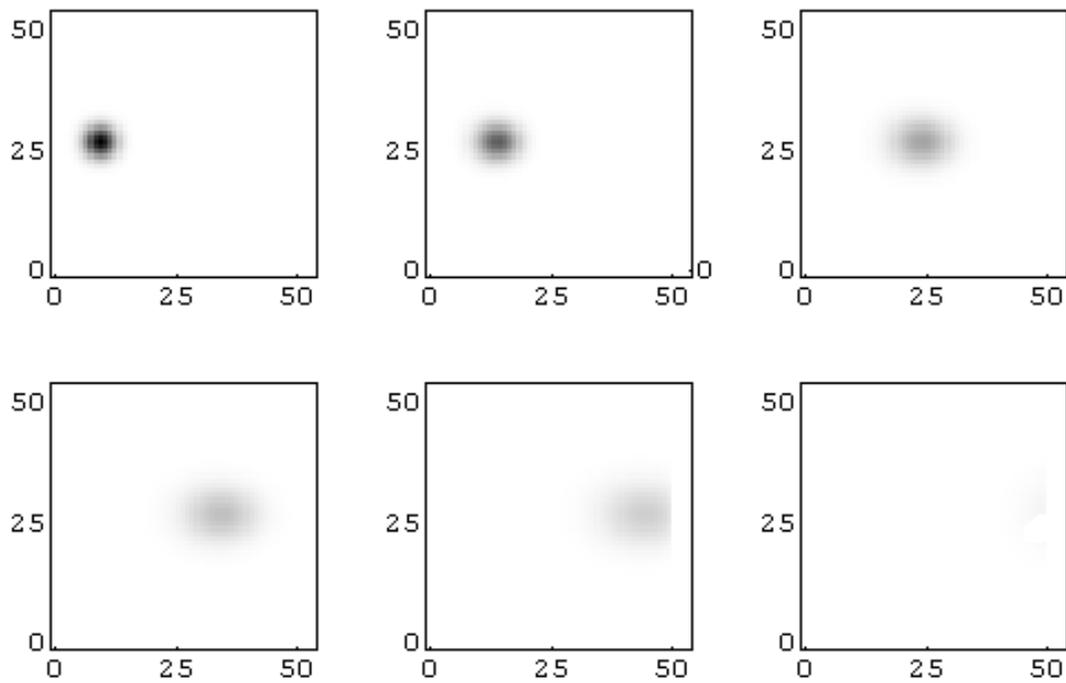


Figura 5.7: Distribuição espacial da substância química, correspondente às iterações: 1, 10, 30, na primeira linha; 50, 70, 100, na segunda linha.

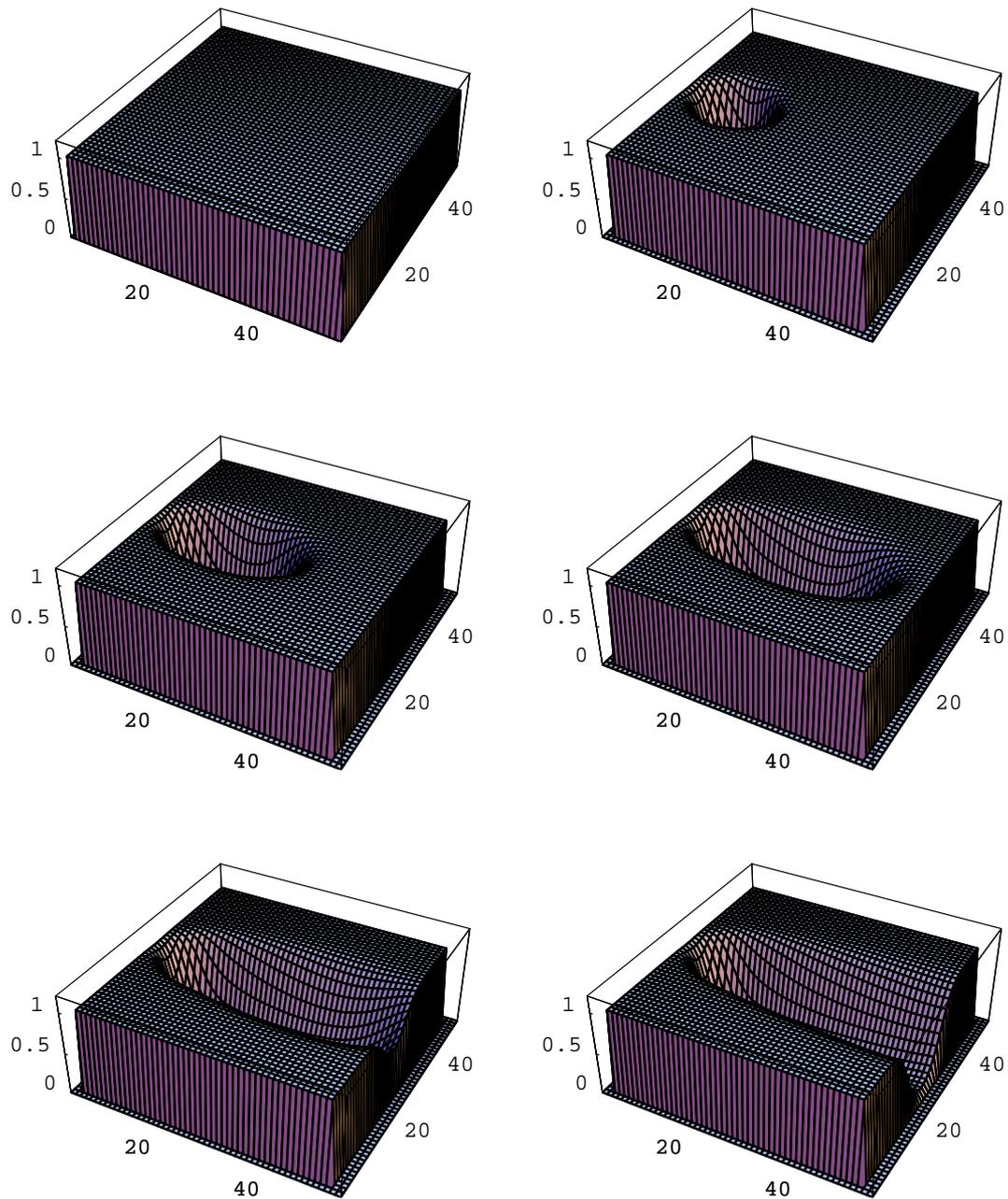


Figura 5.8: Distribuição espacial de insetos cuja evolução temporal é descrita pela equação (5.22), juntamente com (5.16) e (5.17) (insetos morrem quando atingidos pela substância química), correspondente às iterações: 1, 10, na primeira linha; 30, 50, na segunda linha; 70, 100, na terceira linha.

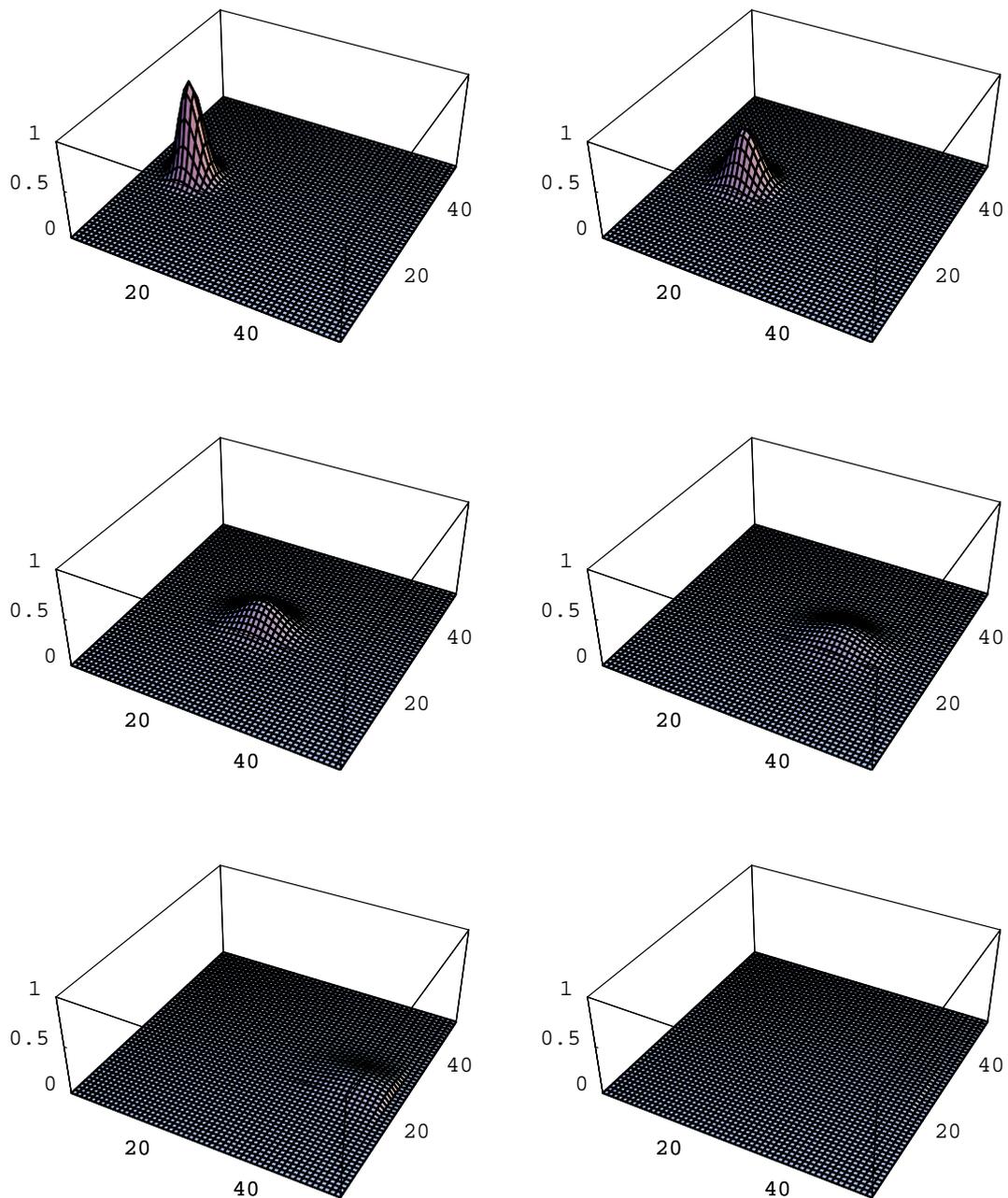


Figura 5.9: Distribuição espacial da movimentação e degradação de uma substância química por difusão e convecção, correspondentes às iterações: 1, 10, na primeira linha; 30, 50, na segunda linha; 70, 100, na terceira linha.

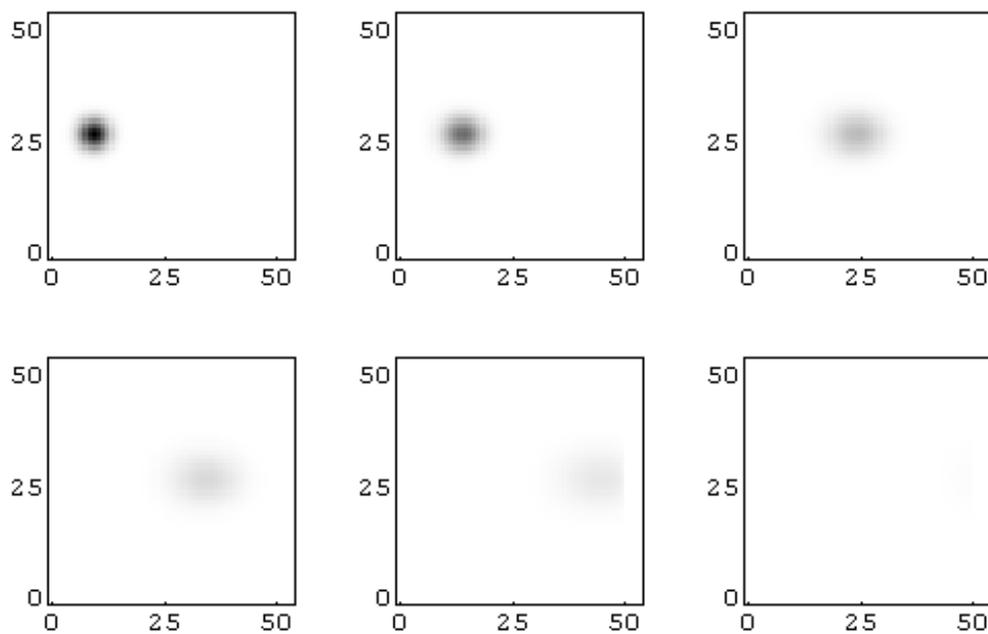


Figura 5.10: Distribuição espacial de uma substância química, com dinâmica vital, correspondentes às iterações: 1, 10, 30, na primeira linha; 50, 70, 100, na segunda linha.

6 DOS MODELOS DISCRETOS PARA OS MODELOS CONTÍNUOS

Neste capítulo mostraremos como podemos obter os modelos contínuos (equações diferenciais parciais) correspondentes aos modelos discretos (redes de mapas acoplados) que desenvolvemos nos capítulos 4 e 5. Nos deteremos apenas às etapas de movimentação, isto é, a etapa de reprodução, que gera um termo de reação na equação diferencial, não será considerada.

6.1 Modelos de Difusão e de Difusão - Convecção Unidimensionais

Suponhamos uma coleção de partículas que se movimentam aleatoriamente sobre o eixo dos x , com um passo médio de comprimento Δx durante um intervalo de tempo Δt . Representando por $c(x, t)$ a densidade linear de partículas, temos que o número de partículas que no instante t estão no segmento $[x, x + \Delta x]$ é dado por $c(x, t)\Delta x$.

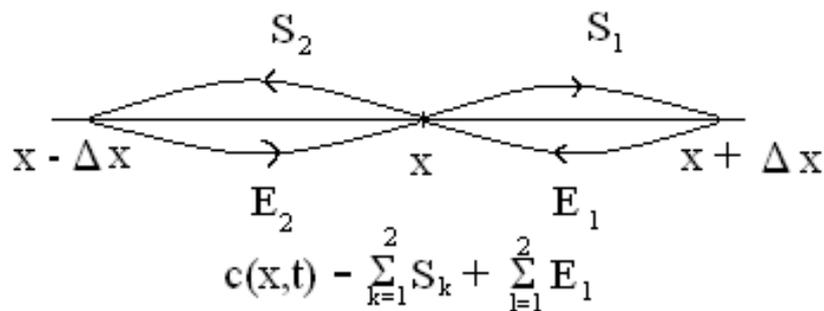


Figura 6.1: Esquema gráfico para a equação (6.5).

Sejam λ_d e λ_e a probabilidade de se mover para à direita e para à esquerda, respectivamente. Se não houver permanência de partículas na posição x , a soma das probabilidades de sair para à esquerda e para à direita é um, ou seja,

$\lambda_d + \lambda_e = 1$. Se houver permanência temos, $\lambda_d + \lambda_e = \mu$, com $\mu < 1$, isto é, $(1 - \mu)$ é a probabilidade de permanência.

Considerando que na posição x da Figura 6.1 uma concentração de partículas, num instante t , dado por $c(x, t)$, podemos discriminar as saídas S_1 e S_2 a partir desta posição e as entradas E_1 e E_2 para esta posição, como segue:
a fração de partículas que sai da posição x para à direita é dada por:

$$S_1 = \lambda_d c(x, t); \quad (6.1)$$

a fração de partículas que sai da posição x para à esquerda é dada por:

$$S_2 = \lambda_e c(x, t); \quad (6.2)$$

a fração de partículas que entra da direita na posição x é dada por:

$$E_1 = \lambda_e c(x + \Delta x, t); \quad (6.3)$$

a fração de partículas que entra da esquerda na posição x é dada por:

$$E_2 = \lambda_d c(x - \Delta x, t). \quad (6.4)$$

No instante $t + \Delta t$, teremos:

$$c(x, t + \Delta t) = c(x, t) - S_1 - S_2 + E_1 + E_2,$$

que substituindo pelos valores de S_1 , S_2 , E_1 e E_2 , levam para:

$$c(x, t + \Delta t) = c(x, t) - \lambda_d c(x, t) - \lambda_e c(x, t) + \lambda_d c(x - \Delta x, t) + \lambda_e c(x + \Delta x, t). \quad (6.5)$$

Esta é a equação discreta que descreve a variação da densidade de partículas localizadas em x , durante o intervalo de tempo do instante t para o instante $t + \Delta t$.

Para obter o modelo contínuo correspondente a (6.5), iremos substituir $c(x, t + \Delta t)$, $c(x + \Delta x, t)$ e $c(x - \Delta x, t)$ por suas expansões em séries de potências (Taylor) de Δx e de Δt , supostamente pequenos:

$$c(x, t + \Delta t) = c(x, t) + \frac{\partial c}{\partial t} \Delta t + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial t^2} (\Delta t)^2 + \dots, \quad (6.6)$$

$$c(x \pm \Delta x, \Delta t) = c(x, t) \pm \frac{\partial c}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} (\Delta x)^2 \pm \dots \quad (6.7)$$

Substituindo na equação (6.5), obtemos:

$$\begin{aligned} c(x, t) + \frac{\partial c}{\partial t} \Delta t + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial t^2} (\Delta t)^2 + \dots &= c(x, t) - \lambda_d c(x, t) - \lambda_e c(x, t) + \\ &+ \lambda_d \left[c(x, t) - \frac{\partial c}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} (\Delta x)^2 + \dots \right] + \\ &+ \lambda_e \left[c(x, t) + \frac{\partial c}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} (\Delta x)^2 + \dots \right], \end{aligned}$$

donde segue que

$$\frac{\partial c}{\partial t} \Delta t + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial t^2} (\Delta t)^2 + \dots = -(\lambda_d - \lambda_e) \frac{\partial c}{\partial x} \Delta x + \frac{(\lambda_d + \lambda_e)}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} (\Delta x)^2 + \dots$$

Dividindo ambos os lados por Δt e mantendo termos quadráticos em Δx , obtemos:

$$\frac{\partial c}{\partial t} \simeq -\frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial t^2} (\Delta t) + O[(\Delta t)^2] - \frac{(\lambda_d - \lambda_e)}{\Delta t} \frac{\partial c}{\partial x} \Delta x + \frac{(\lambda_d + \lambda_e)}{2\Delta t} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} (\Delta x)^2. \quad (6.8)$$

Supondo que $\Delta t \rightarrow 0$, $\Delta x \rightarrow 0$ e $\epsilon = (\lambda_d - \lambda_e) \rightarrow 0$, com Δx e ϵ tendendo a zero na mesma ordem de grandeza de $(\Delta t)^{\frac{1}{2}}$, podemos definir v e D finitos, tais que :

$$\lim_{\Delta t, \Delta x, \epsilon \rightarrow 0} \frac{\epsilon \Delta x}{\Delta t} = v, \quad (6.9)$$

e

$$\lim_{\Delta t, \Delta x \rightarrow 0} \frac{(\Delta x)^2}{2\Delta t} = D. \quad (6.10)$$

Desde que os demais termos da direita da equação (6.8) convergem para zero, a seguinte equação é obtida [Okubo-Levin, 2001]:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -v \frac{\partial c}{\partial x} + (\lambda_d + \lambda_e) D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}. \quad (6.11)$$

Comparando cada um dos termos do lado direito da equação (6.11) com as equações (2.24) e (2.32) respectivamente, reconhecemos o primeiro termo do lado direito da equação (6.11) como o termo de convecção e o segundo como o de difusão; portanto, esta é a **equação de difusão-convecção unidimensional**.

No caso particular em que $\lambda_e = \lambda_d = \lambda$, a equação (6.8) é da forma:

$$\frac{\partial c}{\partial t} \simeq -\frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial t^2} (\Delta t) + O[(\Delta t)^2] + \frac{\lambda}{\Delta t} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} (\Delta x)^2. \quad (6.12)$$

Supondo que no limite $\Delta t \rightarrow 0$, $\Delta x \rightarrow 0$, tenha-se (como anteriormente, $\Delta x \rightarrow 0$ na mesma ordem de grandeza de $(\Delta t)^{\frac{1}{2}}$), de modo a poder definir D tal que:

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

a equação acima fica da forma:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = 2\lambda D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}, \quad (6.13)$$

que caso $\lambda = \frac{1}{2}$ (tal que $\lambda_e + \lambda_d = 1$), recai em

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}, \quad (6.14)$$

Esta é a equação de difusão unidimensional.

6.2 Modelos de Difusão e de Difusão - Convecção Bidimensionais

Para um modelo bidimensional consideremos uma densidade superficial de partículas $c(x, y, t)$, num instante t , que se movimentam aleatoriamente com um passo médio de comprimento Δx ou Δy durante um intervalo de tempo Δt .

Sejam λ_d , λ_e , λ_c e λ_b a probabilidade de se mover para à direita, para à esquerda, para cima e para baixo, respectivamente. Se não houver permanência de partículas na posição (x, y) , a soma das probabilidades de sair para à esquerda, para à direita, para cima e para baixo é igual a um, ou seja, $\lambda_d + \lambda_e + \lambda_c + \lambda_b = 1$. Se houver permanência temos, $\lambda_d + \lambda_e + \lambda_c + \lambda_b = \xi$, com $\xi < 1$, isto é, $(1 - \xi)$ é a probabilidade de permanência.

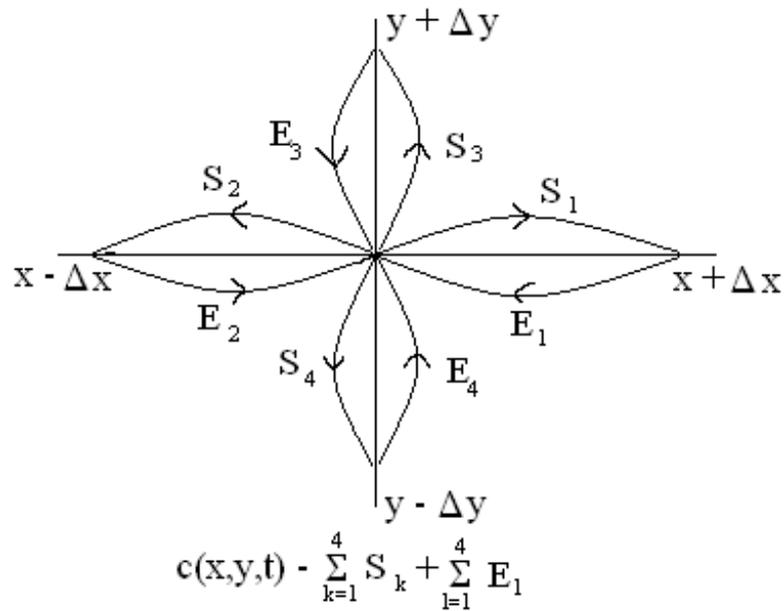


Figura 6.2: Esquema gráfico para a equação (6.23).

Considerando que na posição (x, y) da Figura 6.2 uma concentração de partículas, num instante t , dado por $c(x, y, t)$, podemos discriminar as saídas S_1 , S_2 , S_3 e S_4 a partir desta posição e as entradas E_1 , E_2 , E_3 e E_4 para esta posição, como segue:

a fração de partículas que se move para à direita da posição (x, y) , no instante t , é dada por:

$$S_1 = \lambda_d c(x, y, t); \quad (6.15)$$

a fração de partículas que se move para à esquerda da posição (x, y) , no instante t , é dada por:

$$S_2 = \lambda_e c(x, y, t); \quad (6.16)$$

a fração de partículas que se move para cima da posição (x, y) , no instante t , é dada por:

$$S_3 = \lambda_c c(x, y, t); \quad (6.17)$$

a fração de partículas que se move para baixo da posição (x, y) , no instante t , é dada por:

$$S_4 = \lambda_b c(x, y, t); \quad (6.18)$$

a fração de partículas que entra da direita na posição (x, y) , no instante t , é dada por:

$$E_1 = \lambda_e c(x + \Delta x, y, t); \quad (6.19)$$

a fração de partículas que entra da esquerda na posição (x, y) , no instante t , é dada por:

$$E_2 = \lambda_d c(x - \Delta x, y, t); \quad (6.20)$$

a fração de partículas que entra de cima na posição (x, y) , no instante t , é dada por:

$$E_3 = \lambda_b c(x, y + \Delta y, t); \quad (6.21)$$

a fração de partículas que entra de baixo na posição (x, y) , no instante t , é dada por:

$$E_4 = \lambda_c c(x, y - \Delta y, t). \quad (6.22)$$

A equação discreta que descreve a variação da densidade de partículas localizadas em (x, y) , durante o intervalo de tempo do instante t para o instante $t + \Delta t$ é dada por:

$$\begin{aligned} c(x, y, t + \Delta t) &= c(x, y, t) - \lambda_d c(x, y, t) - \lambda_e c(x, y, t) - \lambda_c c(x, y, t) - \lambda_b c(x, y, t) + \\ &+ \lambda_d c(x - \Delta x, y, t) + \lambda_e c(x + \Delta x, y, t) + \lambda_c c(x, y - \Delta y, t) + \\ &+ \lambda_b c(x, y + \Delta y, t). \end{aligned} \quad (6.23)$$

Para obter o modelo contínuo correspondente a equação (6.23), iremos substituir $c(x, y, t + \Delta t)$, $c(x - \Delta x, y, t)$, $c(x + \Delta x, y, t)$, $c(x, y - \Delta y, t)$ e $c(x, y + \Delta y, t)$ por suas expansões em séries de potências (Taylor) de Δx , Δy e Δt , supostamente pequenos:

$$c(x, y, t + \Delta t) = c(x, y, t) + \frac{\partial c}{\partial t} \Delta t + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial t^2} (\Delta t)^2 + \dots \quad (6.24)$$

$$c(x \pm \Delta x, y, t) = c(x, y, t) \pm \frac{\partial c}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} (\Delta x)^2 \pm \dots \quad (6.25)$$

$$c(x, y \pm \Delta y, t) = c(x, y, t) \pm \frac{\partial c}{\partial y} \Delta y + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial y^2} (\Delta y)^2 \pm \dots \quad (6.26)$$

Substituindo (6.24), (6.25) e (6.26) na equação (6.23), e mantendo apenas termos quadráticos em Δx , Δy e em Δt , podemos escrever:

$$\begin{aligned} \frac{\partial c}{\partial t} \Delta t + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial t^2} (\Delta t)^2 &\simeq -(\lambda_d - \lambda_e) \frac{\partial c}{\partial x} (\Delta x) + \frac{(\lambda_d + \lambda_e)}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} (\Delta x)^2 + \\ &+ -(\lambda_c - \lambda_b) \frac{\partial c}{\partial y} (\Delta y) + \frac{(\lambda_c + \lambda_b)}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial y^2} (\Delta y)^2. \end{aligned} \quad (6.27)$$

Dividindo ambos os lados por Δt e explicitando $\frac{\partial c}{\partial t}$, obtemos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial c}{\partial t} &\simeq -\frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial t^2} \Delta t - \frac{(\lambda_d - \lambda_e)}{\Delta t} \frac{\partial c}{\partial x} (\Delta x) + \frac{(\lambda_d + \lambda_e)}{2\Delta t} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} (\Delta x)^2 + \\ &- \frac{(\lambda_c - \lambda_b)}{\Delta t} \frac{\partial c}{\partial y} (\Delta y) + \frac{(\lambda_c + \lambda_b)}{2\Delta t} \frac{\partial^2 c}{\partial y^2} (\Delta y)^2. \end{aligned} \quad (6.28)$$

Supondo que, para $\Delta t \rightarrow 0$, $\Delta x \rightarrow 0$, $\Delta y \rightarrow 0$, $\epsilon_1 = (\lambda_d - \lambda_e) \rightarrow 0$, $\epsilon_2 = (\lambda_c - \lambda_b) \rightarrow 0$ com Δx , Δy , $(\lambda_d - \lambda_e)$ e $(\lambda_c - \lambda_b)$ tendendo a zero na mesma ordem de grandeza de $(\Delta t)^{\frac{1}{2}}$, podemos escrever:

$$\lim_{\Delta t, \Delta x, \epsilon_1 \rightarrow 0} \frac{\epsilon_1 \Delta x}{\Delta t} = v_x \qquad \lim_{\Delta t, \Delta x, \epsilon_2 \rightarrow 0} \frac{\epsilon_2 \Delta y}{\Delta t} = v_y$$

e

$$\lim_{\Delta t, \Delta x \rightarrow 0} \frac{(\Delta x)^2}{2\Delta t} = D_x \qquad \lim_{\Delta t, \Delta x \rightarrow 0} \frac{(\Delta y)^2}{2\Delta t} = D_y.$$

Assim, como os demais termos da equação (6.28) tendem a zero, a equação resultante fica da forma:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -v_x \frac{\partial c}{\partial x} + (\lambda_e + \lambda_d) D_x \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} - v_y \frac{\partial c}{\partial y} + (\lambda_b + \lambda_c) D_y \frac{\partial^2 c}{\partial y^2}. \quad (6.29)$$

Definindo:

$$\vec{v} \equiv v_x \vec{i} + v_y \vec{j} \qquad \vec{\nabla} c \equiv \frac{\partial c}{\partial x} \vec{i} + \frac{\partial c}{\partial y} \vec{j}, \quad (6.30)$$

e no caso particular em que $\lambda_d = \lambda_e = \lambda_c = \lambda_b = \lambda$ e $D_x = D_y = D$, segue que $(\lambda_e + \lambda_d) D_x = (\lambda_b + \lambda_c) D_y = 2\lambda D$, a equação (6.29) pode ser escrita na forma:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -\vec{v} \cdot \vec{\nabla} c + 2\lambda D \nabla^2 c, \quad (6.31)$$

onde $\nabla^2 c = \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 c}{\partial y^2}$.

Comparando cada um dos termos do lado direito da equação (6.31) com as equações (2.26) e (2.33) respectivamente, reconhecemos o primeiro termo do lado

direito da equação (6.31) como o termo de convecção e o segundo como o de difusão; portanto, esta é a **equação da difusão-convecção bidimensional**.

No capítulo 4, para o modelo de Nicholson-Bailey, as equações (4.5) de movimentação tanto para hospedeiros quanto para parasitóides, têm dispersão difusiva com permanência, isto é,

$$\lambda_d = \lambda_e = \lambda_c = \lambda_b = \frac{\mu}{4},$$

tal que $\lambda_d + \lambda_e + \lambda_c + \lambda_b = \mu < 1$ (se não houvesse permanência, teríamos $\mu = 1$).

Assim, o modelo contínuo equivalente às equações (4.5), é dado por:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = \frac{\mu}{2} D[\nabla^2 c]. \quad (6.32)$$

6.3 Modelo de Difusão e de Difusão - Taxia

Vimos no capítulo 4, secção 4.2 a movimentação por taxia. A taxia decorre do fato dos insetos conseguirem classificar plantas hospedeiras de acordo com a textura e a qualidade da vegetação. Para um modelo bidimensional consideremos $a(x, y, t)$ a densidade populacional de insetos e $p(x, y, t)$ a qualidade das plantas na posição (x, y) , num instante de tempo t . Assim, a equação para a movimentação dos insetos num passo médio de comprimento Δx ou Δy , durante um intervalo de tempo Δt , é dado por:

$$\begin{aligned} a(x, y, t + \Delta t) &= a(x, y, t) - \frac{a(x, y, t)}{m(x, y, t)} \left[p(x + \Delta x, y, t) + p(x - \Delta x, y, t) + \right. \\ &\quad \left. + p(x, y + \Delta y, t) + p(x, y - \Delta y, t) \right] + \\ &\quad + p(x, y, t) \left[\frac{a(x + \Delta x, y, t)}{m(x + \Delta x, y, t)} + \frac{a(x - \Delta x, y, t)}{m(x - \Delta x, y, t)} + \right. \\ &\quad \left. + \frac{a(x, y + \Delta y, t)}{m(x, y + \Delta y, t)} + \frac{a(x, y - \Delta y, t)}{m(x, y - \Delta y, t)} \right]. \end{aligned} \quad (6.33)$$

Para obter o modelo contínuo correspondente a equação (6.33), iremos substituir, na equação (6.33), $a(x, y, t + \Delta t)$, $a(x + \Delta x, y, t)$, $a(x - \Delta x, y, t)$,

$a(x, y + \Delta y, t)$, $a(x, y - \Delta y, t)$, $p(x + \Delta x, y, t)$, $p(x - \Delta x, y, t)$, $p(x, y + \Delta y, t)$, $p(x, y - \Delta y, t)$, $m(x + \Delta x, y, t)$, $m(x - \Delta x, y, t)$, $m(x, y + \Delta y, t)$ e $m(x, y - \Delta y, t)$ por suas expansões em séries de potências de Δx , Δy e Δt , supostamente pequenos. Mantendo em ambos os lados, apenas termos quadráticos em Δt , Δx e Δy , obtemos:

$$\begin{aligned}
\frac{\partial a}{\partial t} \Delta t + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial t^2} (\Delta t)^2 &\simeq -\frac{a(x, y, t)}{m(x, y, t)} \left[4p(x, y, t) + \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} (\Delta x)^2 + \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} (\Delta y)^2 \right] + \\
&+ p(x, y, t) \left[\frac{a(x, y, t) + \frac{\partial a}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} (\Delta x)^2}{m(x, y, t) + \frac{\partial m}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 m}{\partial x^2} (\Delta x)^2} \right] + \\
&+ p(x, y, t) \left[\frac{a(x, y, t) - \frac{\partial a}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} (\Delta x)^2}{m(x, y, t) - \frac{\partial m}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 m}{\partial x^2} (\Delta x)^2} \right] + \\
&+ p(x, y, t) \left[\frac{a(x, y, t) + \frac{\partial a}{\partial y} \Delta y + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial y^2} (\Delta y)^2}{m(x, y, t) + \frac{\partial m}{\partial y} \Delta y + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 m}{\partial y^2} (\Delta y)^2} \right] + \\
&+ p(x, y, t) \left[\frac{a(x, y, t) - \frac{\partial a}{\partial y} \Delta y + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial y^2} (\Delta y)^2}{m(x, y, t) - \frac{\partial m}{\partial y} \Delta y + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 m}{\partial y^2} (\Delta y)^2} \right]. \quad (6.34)
\end{aligned}$$

Para obter a versão contínua da equação (6.34) reescrevemos cada um dos termos do lado direito da equação em potências de Δx e de Δy . Mostraremos com detalhes os cálculos relativos ao segundo termo do lado direito de (6.34), que pode ser escrito sob a forma de um produto de dois fatores como segue:

$$\frac{p(x, y, t)}{m(x, y, t) + \frac{\partial m}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 m}{\partial x^2} (\Delta x)^2} \cdot \left[a(x, y, t) + \frac{\partial a}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} (\Delta x)^2 \right]. \quad (6.35)$$

O primeiro fator em (6.35) pode, por sua vez, ser escrito como o seguinte produto:

$$\frac{p(x, y, t)}{m(x, y, t)} \cdot \frac{1}{\left[1 + \frac{1}{m(x, y, t)} \frac{\partial m(x, y, t)}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2m(x, y, t)} \frac{\partial^2 m(x, y, t)}{\partial x^2} (\Delta x)^2 \right]}. \quad (6.36)$$

Observamos que o segundo fator em (6.36) tem a forma:

$$\frac{1}{\left[1 + \frac{1}{m} \frac{\partial m}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2m} \frac{\partial^2 m}{\partial x^2} (\Delta x)^2 \right]} = \frac{1}{1+z} \simeq 1 - z + z^2, \quad (6.37)$$

onde definimos

$$z \equiv \frac{1}{m} \frac{\partial m}{\partial x} (\Delta x) + \frac{1}{2m} \frac{\partial^2 m}{\partial x^2} (\Delta x)^2.$$

Assim, mantendo termos até $O[(\Delta x)^2]$, a expressão (6.36) assume a forma:

$$\frac{p(x, y, t)}{m(x, y, t)} \left[1 - \frac{1}{m} \frac{\partial m}{\partial x} \Delta x - \frac{1}{2m} \frac{\partial^2 m}{\partial x^2} (\Delta x)^2 + \frac{1}{m^2} \left(\frac{\partial m}{\partial x} \right)^2 (\Delta x)^2 \right], \quad (6.38)$$

donde obtemos, até $O[(\Delta x)^2]$ para o termo explicitado em (6.35), a seguinte expressão:

$$\begin{aligned} & \frac{p(x, y, t)}{m(x, y, t)} \left[a(x, y, t) - \frac{a(x, y, t)}{2m(x, y, t)} \frac{\partial^2 m}{\partial x^2} (\Delta x)^2 + \frac{a(x, y, t)}{m^2(x, y, t)} \left(\frac{\partial m}{\partial x} \right)^2 (\Delta x)^2 - \right. \\ & \left. - \frac{1}{m(x, y, t)} \frac{\partial a}{\partial x} \frac{\partial m}{\partial x} (\Delta x)^2 + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} (\Delta x)^2 \right]. \end{aligned} \quad (6.39)$$

A expressão acima resultou do produto da expressão (6.38) pelo segundo fator de (6.35).

Aplicando o mesmo processo, analogamente, para os demais termos da equação (6.34), e dividindo ambos os lados da equação resultante, por Δt e supondo que, para $\Delta t \rightarrow 0$, $\Delta x \rightarrow 0$ e $\Delta y \rightarrow 0$, tenhamos Δx e Δy tendendo a zero na mesma ordem de grandeza de $(\Delta t)^{\frac{1}{2}}$ e ainda, definindo D_x e D_y finitos, tais que:

$$\lim_{\Delta t, \Delta x \rightarrow 0} \frac{(\Delta x)^2}{\Delta t} = D_x \qquad \lim_{\Delta t, \Delta y \rightarrow 0} \frac{(\Delta y)^2}{\Delta t} = D_y,$$

obtemos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial a}{\partial t} &= -\frac{a(x, y, t)}{m(x, y, t)} \left[D_x \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + D_y \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} \right] + \\ &+ \frac{p(x, y, t)}{m(x, y, t)} \left\{ -\frac{a(x, y, t)}{m(x, y, t)} \left[D_x \frac{\partial^2 m}{\partial x^2} + D_y \frac{\partial^2 m}{\partial y^2} \right] + \right. \\ &+ \frac{2a(x, y, t)}{[m(x, y, t)]^2} \left[D_x \left(\frac{\partial m}{\partial x} \right)^2 + D_y \left(\frac{\partial m}{\partial y} \right)^2 \right] - \\ &\left. - \frac{2}{m(x, y, t)} \left[D_x \frac{\partial a}{\partial x} \frac{\partial m}{\partial x} + D_y \frac{\partial a}{\partial y} \frac{\partial m}{\partial y} \right] + D_x \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} + D_y \frac{\partial^2 a}{\partial y^2} \right\}. \end{aligned} \quad (6.40)$$

No caso particular em que $D_x = D_y = D$, segue que:

$$\begin{aligned} \frac{\partial a}{\partial t} &= -\frac{a(x, y, t)}{m(x, y, t)} D \nabla^2 p + \frac{p(x, y, t)}{m(x, y, t)} \left\{ -\frac{a(x, y, t)}{m(x, y, t)} D \nabla^2 m + \right. \\ &+ \left. \frac{2a(x, y, t)}{[m(x, y, t)]^2} D [\vec{\nabla} m \cdot \vec{\nabla} m] - \frac{2}{m(x, y, t)} D [\vec{\nabla} a \cdot \vec{\nabla} m] + D \nabla^2 a \right\}. \end{aligned} \quad (6.41)$$

Comparando cada um dos termos do lado direito da equação (6.41) com as equações (2.29) e (2.33) respectivamente, e considerando os parâmetros do capítulo 2 em relação a equação (6.41), como segue:

$$\phi = \frac{p}{m}; \quad \alpha = D; \quad c = a(x, y, t)$$

temos que,

$$\nabla^2 \phi = \frac{1}{m} \nabla^2 p - \frac{2}{m^2} [\vec{\nabla} m \cdot \vec{\nabla} p] - \frac{p}{m^2} \nabla^2 m + \frac{2p}{m^3} [\vec{\nabla} m \cdot \vec{\nabla} m], \quad (6.42)$$

e

$$\vec{\nabla} \phi \cdot \vec{\nabla} c = \frac{1}{m} [\vec{\nabla} c \cdot \vec{\nabla} p] - \frac{p}{m^2} [\vec{\nabla} c \cdot \vec{\nabla} m]. \quad (6.43)$$

Assim, a equação (6.41) apresenta os quatro primeiros termos como os termos de atração (taxia) e o último termo como de difusão, portanto esta é a **equação da difusão-taxia bidimensional**.

Se a qualidade das plantas for uniformemente distribuída e não nula numa vizinhança, isto é,

$$p(x, y, t) = q,$$

então, a qualidade total de sua vizinhança será:

$$m(x, y, t) = 5q,$$

e a equação (6.41) recai em:

$$\frac{\partial a}{\partial t} = D \nabla^2 a, \quad (6.44)$$

que comparada com a equação (2.33), é a **equação de difusão bidimensional**.

6.4 Movimentação de insetos quando atingidos por uma substância química

Sejam $a(x, y, t)$ a densidade de insetos e $c(x, y, t)$ a concentração de substância química, na posição (x, y) no instante t . Como vimos no capítulo anterior, os insetos quando atingidos por uma substância química se movimentam de acordo

com a concentração desta substância em cada posição. A equação da movimentação dos insetos num passo médio de comprimento Δx ou Δy durante um intervalo de tempo Δt é dada por [Segel, 1978]:

$$\begin{aligned}
a(x, y, t + \Delta t) &= a(x, y, t) - \frac{1}{4} c(x, y, t)a(x, y, t) - \frac{1}{4} c(x, y, t)a(x, y, t) - \\
&- \frac{1}{4} c(x, y, t)a(x, y, t) - \frac{1}{4} c(x, y, t)a(x, y, t) + \\
&+ \frac{1}{4} c(x, y - \Delta y, t)a(x, y - \Delta y, t) + \frac{1}{4} c(x, y + \Delta y, t)a(x, y + \Delta y, t) + \\
&+ \frac{1}{4} c(x - \Delta x, y, t)a(x - \Delta x, y, t) + \frac{1}{4} c(x + \Delta x, y, t)a(x + \Delta x, y, t).
\end{aligned} \tag{6.45}$$

Para obter o modelo contínuo correspondente à equação (6.45), iremos substituir $c(x, y - \Delta y, t)$, $c(x, y + \Delta y, t)$, $c(x - \Delta x, y, t)$, $c(x + \Delta x, y, t)$, $a(x, y - \Delta y, t)$, $a(x, y + \Delta y, t)$, $a(x - \Delta x, y, t)$ e $a(x + \Delta x, y, t)$ por suas expansões em séries de potências de Δx , Δy e Δt , supostamente pequenos. Mantendo em ambos os lados, apenas termos quadráticos em Δt , Δx , Δy , obtemos:

$$\begin{aligned}
\frac{\partial a}{\partial t} \Delta t + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial t^2} (\Delta t)^2 &\simeq \frac{(\Delta y)^2}{4} \left[c \frac{\partial^2 a}{\partial y^2} + a \frac{\partial^2 c}{\partial y^2} \right] + \\
&+ \frac{(\Delta x)^2}{4} \left[c \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} + a \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} \right] + \\
&+ \frac{(\Delta y)^2}{2} \frac{\partial c}{\partial y} \frac{\partial a}{\partial y} + \frac{(\Delta x)^2}{2} \frac{\partial c}{\partial x} \frac{\partial a}{\partial x}.
\end{aligned} \tag{6.46}$$

Dividindo ambos os lados por Δt e explicitando $\frac{\partial a}{\partial t}$, temos:

$$\begin{aligned}
\frac{\partial a}{\partial t} &\simeq -\frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial t^2} (\Delta t) + \frac{(\Delta y)^2}{4\Delta t} \left[c \frac{\partial^2 a}{\partial y^2} + a \frac{\partial^2 c}{\partial y^2} \right] + \\
&+ \frac{(\Delta x)^2}{4\Delta t} \left[c \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} + a \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} \right] + \\
&+ \frac{(\Delta y)^2}{2\Delta t} \frac{\partial c}{\partial y} \frac{\partial a}{\partial y} + \frac{(\Delta x)^2}{2\Delta t} \frac{\partial c}{\partial x} \frac{\partial a}{\partial x}.
\end{aligned} \tag{6.47}$$

Supondo que, para $\Delta t \rightarrow 0$, $\Delta x \rightarrow 0$ e $\Delta y \rightarrow 0$ tenhamos Δx e Δy tendendo a zero na mesma ordem de grandeza de $(\Delta t)^{\frac{1}{2}}$, podemos definir D_x e D_y finitos, tais que:

$$\lim_{\Delta t, \Delta x \rightarrow 0} \frac{(\Delta x)^2}{2\Delta t} = D_x \qquad \lim_{\Delta t, \Delta y \rightarrow 0} \frac{(\Delta y)^2}{2\Delta t} = D_y.$$

Substituindo em (6.47), e deixando de usar o sinal \simeq , obtemos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial a}{\partial t} &= \frac{D_y}{2} \left[c \frac{\partial^2 a}{\partial y^2} + a \frac{\partial^2 c}{\partial y^2} + 2 \frac{\partial c}{\partial y} \frac{\partial a}{\partial y} \right] \\ &+ \frac{D_x}{2} \left[c \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} + a \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} + 2 \frac{\partial c}{\partial x} \frac{\partial a}{\partial x} \right], \end{aligned} \quad (6.48)$$

isto é,

$$\frac{\partial a}{\partial t} = \frac{D_y}{2} \frac{\partial}{\partial y} \left[c \frac{\partial a}{\partial y} + a \frac{\partial c}{\partial y} \right] + \frac{D_x}{2} \frac{\partial}{\partial x} \left[c \frac{\partial a}{\partial x} + a \frac{\partial c}{\partial x} \right]. \quad (6.49)$$

No caso particular em que $D_x = D_y = D$, a equação (6.48) fica da forma:

$$\frac{\partial a}{\partial t} = \frac{D}{2} c(x, y, t) \left[\frac{\partial^2 a}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 a}{\partial y^2} \right] + \frac{D}{2} a(x, y, t) \left[\frac{\partial^2 c}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 c}{\partial y^2} \right] + D \left[\frac{\partial a}{\partial x} \frac{\partial c}{\partial x} + \frac{\partial a}{\partial y} \frac{\partial c}{\partial y} \right]. \quad (6.50)$$

Segue que

$$\frac{\partial a}{\partial t} = \frac{D}{2} a(x, y, t) \nabla^2 c + D [\vec{\nabla} c \cdot \vec{\nabla} a] + \frac{D}{2} c(x, y, t) \nabla^2 a, \quad (6.51)$$

isto é,

$$\frac{\partial a}{\partial t} = D a(x, y, t) \nabla^2 c + D [\vec{\nabla} c \cdot \vec{\nabla} a] + \frac{D}{2} [c(x, y, t) \nabla^2 a - a(x, y, t) \nabla^2 c]. \quad (6.52)$$

Comparando cada um dos termos do lado direito da equação (6.52) com as equações (2.29) e (2.33) respectivamente, reconhecemos após definir as equivalências:

equação (2.29)	equação (6.52)
$\phi =$ fonte de atração	$c =$ concentração de substância
$c =$ concentração de partículas	$a =$ densidade de insetos

o primeiro e o segundo termos do lado direito de (6.52) como o termo de taxia negativa (antitaxia) e o terceiro termo como o de difusão equivalente à equação (5.6).

6.5 Movimentação de uma substância química

Vimos no capítulo anterior, a movimentação de uma substância química, que se dispersa por difusão e convecção, num intervalo de comprimento $(\Delta x, \Delta y)$, durante um intervalo de tempo Δt dada por:

$$\begin{aligned} c(x, y, t + \Delta t) &= c(x, y, t) - \lambda_d c(x, y, t) - \lambda_e c(x, y, t) - \lambda_c c(x, y, t) - \lambda_b c(x, y, t) - \\ &- \epsilon c(x, y, t) + \lambda_d c(x - \Delta x, y, t) + \lambda_e c(x + \Delta x, y, t) + \\ &+ \lambda_c c(x, y - \Delta y, t) + \lambda_b c(x, y + \Delta y, t) + \epsilon c(x - \Delta x, y, t) \end{aligned} \quad (6.53)$$

Para obter o modelo contínuo correspondente a (6.53), iremos substituir, na equação (6.53), $c(x, y, t + \Delta t)$, $c(x - \Delta x, y, t)$, $c(x + \Delta x, y, t)$, $c(x, y - \Delta y, t)$ e $c(x, y + \Delta y, t)$ por suas expansões em séries de potências de Δx , Δy e Δt , supostamente pequenos. Mantendo em ambos os lados, apenas termos quadráticos em Δt , Δx e Δy , obtemos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial c}{\partial t}(\Delta t) + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial t^2}(\Delta t)^2 &\simeq (\lambda_e - \lambda_d) \frac{\partial c}{\partial x}(\Delta x) + \frac{(\lambda_e + \lambda_d)}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}(\Delta x)^2 + \\ &+ (\lambda_b - \lambda_c) \frac{\partial c}{\partial y}(\Delta y) + \frac{(\lambda_b + \lambda_c)}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial y^2}(\Delta y)^2 + \\ &+ \epsilon \left[-\frac{\partial c}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}(\Delta x)^2 \right]. \end{aligned} \quad (6.54)$$

Dividindo ambos os lados por Δt e explicitando $\frac{\partial c}{\partial t}$, obtemos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial c}{\partial t} &\simeq -\frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial t^2}(\Delta t) + \frac{(\lambda_e - \lambda_d)(\Delta x)}{\Delta t} \frac{\partial c}{\partial x} + \frac{(\lambda_e + \lambda_d)(\Delta x)^2}{2\Delta t} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} + \\ &+ \frac{(\lambda_b - \lambda_c)(\Delta y)}{\Delta t} \frac{\partial c}{\partial y} + \frac{(\lambda_b + \lambda_c)(\Delta y)^2}{2\Delta t} \frac{\partial^2 c}{\partial y^2} - \\ &- \frac{\epsilon \Delta x}{\Delta t} \frac{\partial c}{\partial x} + \frac{\epsilon (\Delta x)^2}{2\Delta t} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}. \end{aligned} \quad (6.55)$$

Supondo que, para $\Delta t \rightarrow 0$, $\Delta x \rightarrow 0$, $\Delta y \rightarrow 0$, $\epsilon_1 = (\lambda_d - \lambda_e) \rightarrow 0$, $\epsilon_2 = (\lambda_c - \lambda_b) \rightarrow 0$ e $\epsilon \rightarrow 0$ com Δx , Δy , ϵ_1 , ϵ_2 e ϵ tendendo a zero na mesma ordem de grandeza de $(\Delta t)^{\frac{1}{2}}$, podemos escrever:

$$\lim_{\Delta t, \Delta x, \epsilon_1 \rightarrow 0} \frac{\epsilon_1 \Delta x}{\Delta t} = v_x, \quad \lim_{\Delta t, \Delta y, \epsilon_2 \rightarrow 0} \frac{\epsilon_2 \Delta y}{\Delta t} = v_y,$$

e

$$\lim_{\Delta t, \Delta x \rightarrow 0} \frac{(\Delta x)^2}{2\Delta t} = D_x, \quad \lim_{\Delta t, \Delta y \rightarrow 0} \frac{(\Delta y)^2}{2\Delta t} = D_y, \quad \lim_{\Delta t, \Delta x, \epsilon \rightarrow 0} \frac{\epsilon \Delta x}{\Delta t} = v_c.$$

Assim, como os demais termos da equação (6.55) tendem a zero, a equação resultante fica da forma:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -v_x \frac{\partial c}{\partial x} - v_y \frac{\partial c}{\partial y} - v_c \frac{\partial c}{\partial x} + (\lambda_e + \lambda_d) D_x \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} + (\lambda_b + \lambda_c) D_y \frac{\partial^2 c}{\partial y^2}. \quad (6.56)$$

No caso particular em que $\lambda_d = \lambda_e = \lambda_c = \lambda_b = \lambda$ e $D_x = D_y = D$, a equação (6.56) é da forma:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -v_x \frac{\partial c}{\partial x} - v_y \frac{\partial c}{\partial y} - v_c \frac{\partial c}{\partial x} + 2\lambda D \left[\frac{\partial^2 c}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 c}{\partial y^2} \right], \quad (6.57)$$

que também pode ser escrita como:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -\vec{v} \cdot \vec{\nabla} c - \vec{v}_c \cdot \vec{\nabla} c + 2\lambda D \nabla^2 c, \quad (6.58)$$

isto é,

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -(\vec{v} + \vec{v}_c) \cdot \vec{\nabla} c + 2\lambda D \nabla^2 c, \quad (6.59)$$

donde definimos $\vec{v} \equiv v_x \vec{i} + v_y \vec{j}$, $\vec{\nabla} c \equiv \frac{\partial c}{\partial x} \vec{i} + \frac{\partial c}{\partial y} \vec{j}$ e $\vec{v}_c \equiv v_c \vec{i}$.

Comparando cada um dos termos do lado direito da equação (6.59) com as equações (2.26) e (2.33) respectivamente, reconhecemos o primeiro termo como termo de convecção e o segundo termo como o de difusão. Portanto, esta é a **equação da difusão-convecção bidimensional**, equivalente à equação (5.15).

Obtivemos, assim, as equações diferenciais parciais (modelos contínuos) equivalentes às equações a diferenças (modelos discretos, redes de mapas acoplados) dos capítulos 4 e 5. Mostramos que, ao desenvolver modelos com reticulados de mapas acoplados, obtemos uma aproximação dos modelos contínuos correspondentes, que através de recursos computacionais levam a resultados qualitativamente satisfatórios, uma vez que modelos contínuos nem sempre são facilmente resolvidos.

7 CONCLUSÃO

Nosso objetivo principal neste trabalho foi o de verificar o quanto pode ser útil trabalhar com os modelos discretos do tipo redes de mapas acoplados, no estudo do comportamento de sistemas biológicos, mais especificamente, de dinâmica populacional, como uma aproximação de modelos contínuos que envolvem equações diferenciais parciais do tipo reação-difusão. Trata-se de modelos recursivos, adequados para simulação computacional, especialmente projetados para experimentação interativa, o que permite testar uma grande variedade de modelos e parâmetros.

Para tanto, começamos por mostrar, no capítulo 2, como são obtidas, a partir do princípio de conservação da matéria, as equações diferenciais parciais que descrevem a evolução de sistemas onde ocorre dinâmica vital (reação) além de movimentação (difusão, taxia, convecção), usualmente denominados genericamente de sistemas do tipo reação-difusão.

Depois de dedicarmos os capítulos 3, 4 e 5, aos nossos estudos envolvendo sistemas discretos, procedemos, no capítulo 6, à comparação com os modelos contínuos correspondentes.

Os primeiros modelos discretos que apresentamos (capítulo 3) envolviam tempo discreto, sendo que as populações supostamente não eram espacialmente distribuídas. Depois de estudar, através de equações a diferenças, o comportamento de uma população com uma única espécie (Ricker, Verhulst), enfocamos um modelo, através de um sistema de duas equações a diferenças, para descrever o comportamento de uma população com duas espécies interagentes do tipo parasitóide-hospedeiro (Nicholson-Bailey). Através de cálculos analíticos e de simulações computacionais, concluímos que no modelo de Nicholson-Bailey não há persistência das espécies.

Evidentemente, os modelos discretos comparáveis às equações diferenciais parciais devem envolver não apenas o tempo, mas também o espaço como variável independente; em outras palavras, as populações são espacialmente distribuídas. Consideramos, então, que as populações estivessem distribuídas sobre manchas (“patches”) em uma rede bidimensional retangular, identificados por dois índices inteiros positivos. Estes são os modelos discretos do tipo **redes de mapas acoplados**, assunto principal deste trabalho, que foram usados, nos capítulos 4 e 5, para modelar populações que, além de dinâmica vital, apresentavam movimentação sobre uma rede discreta finita.

Adotando a suposição de que, mesmo em meios homogêneos, uma população com distribuição heterogênea se movimenta de regiões de mais alta para mais baixa concentração, e considerando uma dinâmica vital do tipo Nicholson-Bailey, apresentamos, no capítulo 4, o conhecido modelo de Hassell [Hassell et al., 1991], e, através de simulações computacionais, confirmamos o comportamento descrito no artigo original. Observamos também a formação de padrões espaciais do tipo rede cristalina estática, ou padrões caóticos, ou ondas espirais. Ainda no capítulo 4, retomamos um modelo introduzido por Rodrigues [Rodrigues, 1998], que inclui movimentação por *taxia*, no qual uma população de insetos vai à procura de plantas que possuem maior qualidade. Foi muito interessante observar como a seqüência temporal das diversas distribuições das populações envolvidas, obtidas através das simulações computacionais, apresenta configurações que exibem o comportamento que de fato se esperaria, em decorrência das hipóteses previamente estabelecidas a respeito das populações em questão.

Outro modelo com reticulado de mapas acoplados foi construído no capítulo 5, o qual envolvia movimentação por difusão, convecção e *antitaxia*, e novamente os resultados apresentados na evolução temporal do sistema, obtida através de simulações computacionais, estão de acordo com o que se esperaria quando da construção do modelo em questão.

Todos os modelos discretos do tipo reticulado de mapas acoplados, cujas simulações computacionais foram apresentadas nos capítulos 4 e 5, tiveram as equações diferenciais parciais equivalentes (variáveis independentes tempo e espaço contínuas) obtidas no capítulo 6, no limite contínuo, isto é, considerando a dimensão de cada mancha tendendo a zero. Uma vez mostrado que estes modelos discretos são, portanto, no limite, representáveis por modelos contínuos, além de previamente termos verificado que os resultados das simulações computacionais estão de acordo com o comportamento qualitativo esperado, consideramos que alcançamos os objetivos deste trabalho. Visto que modelos nos quais as variáveis são consideradas contínuas (equações diferenciais parciais) na maior parte dos casos, por serem não lineares, dificilmente admitem resolução analítica, mostramos que, ao desenvolver modelos com redes de mapas acoplados, obtemos uma aproximação dos modelos contínuos correspondentes, que através de recursos computacionais levam a resultados qualitativamente satisfatórios.

APÊNDICE A DETERMINAÇÃO E ESTABILIDADE DOS EQUILÍBRIOS DE UMA EQUAÇÃO A DIFERENÇAS DE PRIMEIRA ORDEM AUTÔNOMA

Dada uma equação a diferenças de 1ª ordem autônoma:

$$x_{t+1} = f(x_t), \quad (\text{A.1})$$

uma solução de equilíbrio \bar{x} é definida como sendo o valor que satisfaz a relação

$$x_{t+1} = x_t = \bar{x} \quad (\text{A.2})$$

de modo que nenhuma mudança ocorra da geração t para a geração $t + 1$.

Substituindo esta condição na equação (A.1), segue que

$$\bar{x} = f(\bar{x}) \quad (\text{A.3})$$

donde observamos que \bar{x} é um ponto fixo da função f .

Estudar a estabilidade de um equilíbrio \bar{x} , implica em responder a seguinte pergunta:

Dada uma solução x_t próxima de \bar{x} , ela se aproximará ou se afastará da solução de equilíbrio \bar{x} ? Um modo de examinar esta questão é verificar o que ocorre com os afastamentos $x_t - \bar{x}$, quando x_t está próximo de \bar{x} .

Para x_t próximo de um equilíbrio \bar{x} , podemos escrever

$$x_t = \bar{x} + \varepsilon_t, \quad (\text{A.4})$$

onde ε_t é uma pequena perturbação do estado de equilíbrio \bar{x} . Queremos determinar se, conhecida uma perturbação inicial ε_0 , a evolução temporal de ε_t é no sentido de aumentar ou diminuir com o passar do tempo.

Para isso, determinaremos uma equação a diferenças para ε_t . Substituindo (A.4) em (A.1), obtemos:

$$\bar{x} + \varepsilon_{t+1} = f(\bar{x} + \varepsilon_t) \quad (\text{A.5})$$

Explorando o fato que ε_t é uma quantidade pequena, podemos expandir a função f em uma série de Taylor, em potências de ε_t , como segue:

$$f(\bar{x} + \varepsilon_t) = f(\bar{x}) + f'(\bar{x})\varepsilon_t + O(\varepsilon_t^2). \quad (\text{A.6})$$

Desprezando os termos $O(\varepsilon_t^2)$, podemos escrever a aproximação:

$$f(\bar{x} + \varepsilon_t) \cong f(\bar{x}) + f'(\bar{x})\varepsilon_t, \quad (\text{A.7})$$

que substituindo em (A.5), fornece:

$$\bar{x} + \varepsilon_{t+1} \cong f(\bar{x}) + f'(\bar{x})\varepsilon_t \quad (\text{A.8})$$

Como $f(\bar{x}) = \bar{x}$ a equação (A.8) assume uma aproximação linear:

$$\varepsilon_{t+1} \cong \lambda\varepsilon_t, \quad (\text{A.9})$$

onde definimos

$$\lambda \equiv f'(\bar{x}), \quad (\text{A.10})$$

que é o valor da derivada de f calculada no ponto \bar{x} . A solução da equação a diferenças linear (A.9) é, de acordo com a solução (3.6) da equação (3.5),

$$\varepsilon_t = \lambda^t \varepsilon_0. \quad (\text{A.11})$$

Se $|\lambda| < 1$, então, $\varepsilon_t \rightarrow 0$ quando $t \rightarrow \infty$, isto significa que $x_t \rightarrow \bar{x}$. Caso contrário, ε_t se afasta de zero, isto é, x_t se afasta de \bar{x} .

Assim, a condição de estabilidade é dada por: \bar{x} é ponto de equilíbrio linearmente estável do modelo não linear (A.1) $\Leftrightarrow |\lambda| < 1$, onde λ é dada em (A.10)

a) Se $\lambda > 1$ teremos um **afastamento** monotônico de x_t a partir de um valor na vizinhança de \bar{x} , isto é, $|\varepsilon_t|$ **augmenta** e ε_t tem sempre o mesmo sinal que ε_0 . (Ver figura A.1)

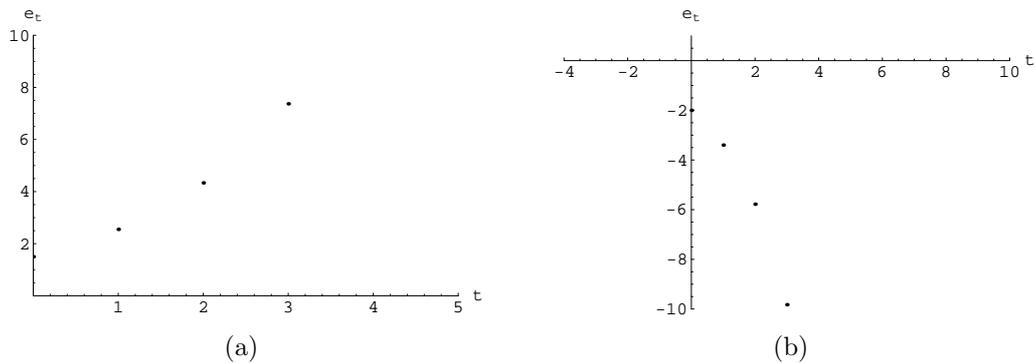


Figura A.1: Evolução temporal para $\epsilon_t = \lambda^t \epsilon_0$, com $\lambda > 1$; (a) $\epsilon_0 > 0$; (b) $\epsilon_0 < 0$

b) Se $0 < \lambda < 1$ teremos uma **aproximação** monotônica de x_t na vizinhança de \bar{x} , isto é, $|\epsilon_t|$ **diminui** e ϵ_t tem sempre o mesmo sinal de ϵ_0 .(Ver figura A.2)

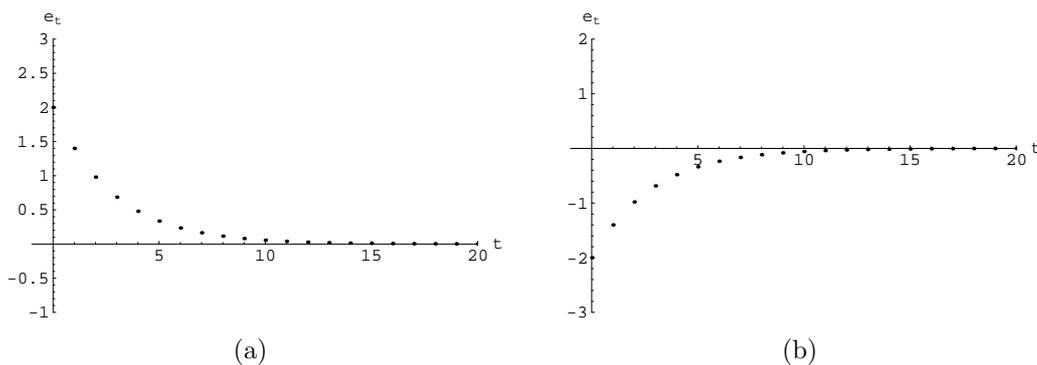


Figura A.2: Evolução temporal para $\epsilon_t = \lambda^t \epsilon_0$, com $0 < \lambda < 1$; (a) $\epsilon_0 > 0$; (b) $\epsilon_0 < 0$

c) Se $-1 < \lambda < 0$ teremos uma **aproximação** oscilatória de x_t na vizinhança de \bar{x} , isto é, $|\epsilon_t|$ **diminui** e a cada passo (geração) o afastamento em relação ao equilíbrio troca de sinal.(Ver figura A.3)

d) Se $\lambda < -1$ teremos um **afastamento** oscilatório de x_t a partir de um valor na vizinhança de \bar{x} , isto é, $|\epsilon_t|$ **aumenta** com o tempo e a cada passo (geração) o afastamento em relação ao equilíbrio troca de sinal. (Ver figura A.4)

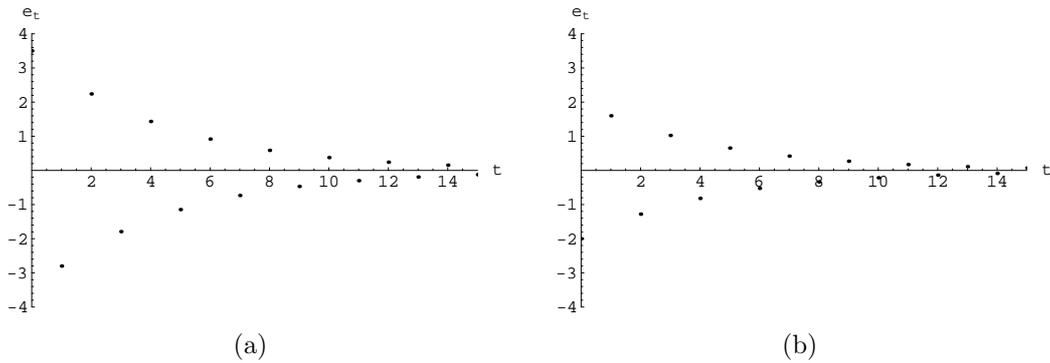


Figura A.3: Evolução temporal para $\epsilon_t = \lambda^t \epsilon_0$, com $-1 < \lambda < 0$; (a) $\epsilon_0 > 0$; (b) $\epsilon_0 < 0$

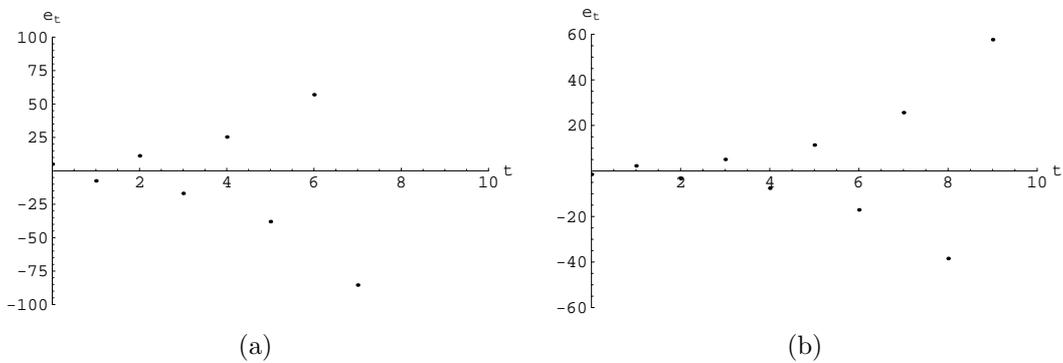


Figura A.4: Evolução temporal para $\epsilon_t = \lambda^t \epsilon_0$, com $\lambda < -1$; (a) $\epsilon_0 > 0$; (b) $\epsilon_0 < 0$

Assim, lembrando da definição (A.10), concluímos que, para um equilíbrio \bar{x} da equação a diferenças não linear (A.1),

- \bar{x} é linearmente estável, se $|f'(\bar{x})| < 1$, (casos **b**) e **c**) acima);
- \bar{x} é instável, se $|f'(\bar{x})| > 1$, (casos **a**) e **d**) acima).

Gráficamente, os equilíbrios \bar{x} da equação a diferenças (A.1) podem ser determinados através da intersecção entre as curvas

$$x_{t+1} = f(x_t) \quad e \quad x_{t+1} = x_t$$

A condição de estabilidade para os pontos de equilíbrio $|f'(\bar{x})| < 1$, estabelecida acima significa que a reta tangente ao gráfico de $f(x)$ no ponto \bar{x} tem inclinação, em módulo, menor do que 1.

Na seção 3.1.2.1, traçamos os gráficos correspondentes ao modelo de Ricker para diversos valores do parâmetro r , onde podemos observar que para valores $0 < r < 2$, $\bar{x} = 1$ é o ponto de equilíbrio linearmente estável deste modelo, enquanto que $\bar{x} = 0$ é equilíbrio instável do mesmo; por outro lado, para $r > 2$, ambos os equilíbrios são instáveis. No que segue, veremos o que ocorre com o modelo de Ricker, para $r > 2$.

Determinação e estabilidade de ciclos de uma equação a diferenças de 1ª ordem autônoma

Em geral, a equação a diferenças que modela uma certa dinâmica populacional, envolve um ou mais parâmetros e as condições de estabilidade poderão estar vinculadas a regiões no espaço de parâmetros. Por exemplo, a estabilidade do equilíbrio $\bar{x}_1 = 1$ no modelo de Ricker $x_{t+1} = x_t \exp[r(1 - x_t)]$ é verificada (ver seção 3.1.2.1) apenas para $0 < r < 2$. Quando para um certo valor de parâmetro, existir apenas um equilíbrio \bar{x} linearmente estável, teremos $\lim_{t \rightarrow \infty} x_t = \bar{x}$. E se, para o valor de parâmetro em questão, não existir nenhum equilíbrio estável, qual será o comportamento assintótico de x_t ?

Voltando à equação a diferenças de 1ª ordem autônoma

$$x_{t+1} = f(x_t, r), \quad (\text{A.12})$$

onde r é um parâmetro, em um intervalo para r onde os equilíbrios são todos instáveis, investigamos a possibilidade de existirem ciclos (soluções periódicas) estáveis. Se a equação a diferenças envolver mais de um parâmetro, então em vez de falar em intervalo para r , teremos uma região no espaço de parâmetros.

Começemos por considerar, um ciclo de período 2. Neste caso, ao fazer a iteração de $x_{t+1} = f(x_t, r)$, passados os transientes, observa-se que gerações sucessivas se alternam entre dois valores fixos de x , que representaremos por \bar{x}'_1 e \bar{x}'_2 , como por exemplo,

$$x_{25} = x_{27} = x_{29} = \dots = \bar{x}'_1$$

e

$$x_{24} = x_{26} = x_{28} = \dots = \bar{x}'_2$$

Portanto, \bar{x}'_1 e \bar{x}'_2 são soluções da equação a diferenças:

$$x_{t+2} = x_t \tag{A.13}$$

Lembrando que $x_{t+1} = f(x_t)$, então,

$$x_{t+2} = f(x_{t+1}) = f(f(x_t)) = f^2(x_t).$$

Definindo $g(x_t) \equiv f(f(x_t))$, podemos escrever que um ciclo de período 2 existe se e somente se existirem dois pontos \bar{x}'_1 e \bar{x}'_2 tais que

$$g(\bar{x}'_1) \equiv f(f(\bar{x}'_1)) = \bar{x}'_1 \quad e \quad g(\bar{x}'_2) \equiv f(f(\bar{x}'_2)) = \bar{x}'_2. \tag{A.14}$$

Portanto, \bar{x}'_1 e \bar{x}'_2 são pontos fixos da função $g(x) \equiv f^2(x) \equiv f(f(x))$. Os pontos de equilíbrio \bar{x}'_1 e \bar{x}'_2 satisfazem $f(\bar{x}) = \bar{x}$, e portanto também satisfazem $f^2(\bar{x}) = \bar{x}$, estes são pontos fixos instáveis de f^2 .

A verificação gráfica desta situação, aplicada ao modelo de Ricker, é apresentada na seção 3.1.2.1 (ver figura 3.6).

Estabilidade do ciclo de período 2

O ciclo de período 2 é estável se \bar{x}'_1 e \bar{x}'_2 são pontos de equilíbrios estáveis de $g \equiv f^2$.

Para determinar se \bar{x}'_1 é um ponto fixo estável de f^2 , calculamos:

$$\begin{aligned} \lambda &= \frac{d}{dx}(g(x))|_{\bar{x}'_1} \\ &= \frac{d}{dx}(f(f(x)))|_{\bar{x}'_1} \\ &= f'(f(x)) \cdot f'(x)|_{\bar{x}'_1} \\ &= f'(f(\bar{x}'_1)) \cdot f'(\bar{x}'_1) = f'(\bar{x}'_2) \cdot f'(\bar{x}'_1) \end{aligned} \tag{A.15}$$

que será estável, quando $|\lambda| < 1$. A mesma expressão é obtida para $\overline{x'_2}$.

Na seção 3.1.2.1, ao estudar os ciclos de período 2 do modelo de Ricker, a análise de sua estabilidade foi efetuada diretamente a partir de

$$\lambda = \frac{d}{dx}(g(x))|_{\overline{x'_1}} ,$$

mas também poderíamos ter usado o resultado obtido em (A.15), ou seja, o produto de $f'(\overline{x'_2})$ por $f'(\overline{x'_1})$.

É freqüente, à medida que se varia o parâmetro de uma equação a diferenças, observar-se a existência de uma sequência de ciclos de período 2^n , $n=1,2,\dots$, denominada “Casata de duplicação de período”, levando a comportamentos caóticos.

APÊNDICE B COMPORTAMENTO DAS SOLUÇÕES DE UM SISTEMA DE EQUAÇÕES A DIFERENÇAS LINEARES DE PRIMEIRA ORDEM

Dado o sistema linear (duas equações a diferenças lineares) da forma:

$$\begin{aligned}x_{t+1} &= a_{11}x_t + a_{12}y_t \\y_{t+1} &= a_{21}x_t + a_{22}y_t\end{aligned}\tag{B.1}$$

que pode ser escrito em notação matricial, como:

$$\begin{bmatrix} x_{t+1} \\ y_{t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_t \\ y_t \end{bmatrix}\tag{B.2}$$

Definindo

$$\mathbf{v}_{t+1} \equiv \begin{bmatrix} x_{t+1} \\ y_{t+1} \end{bmatrix}\tag{B.3}$$

$$\mathbf{A} \equiv \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix}\tag{B.4}$$

$$\mathbf{v}_t \equiv \begin{bmatrix} x_t \\ y_t \end{bmatrix},\tag{B.5}$$

o sistema (B.1) pode ser reescrito sob a forma de uma única equação a diferenças linear:

$$\mathbf{v}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{v}_t\tag{B.6}$$

que tem soluções na forma [Edelstein-Keshet,1988]:

$$\mathbf{v}_t = \lambda^t \mathbf{v}_0$$

onde

$$\mathbf{v}_0 = \begin{bmatrix} x_0 \\ y_0 \end{bmatrix}$$

isto é,

$$\begin{aligned}x_t &= \lambda^t x_0 \\y_t &= \lambda^t y_0\end{aligned}\tag{B.7}$$

Substituindo em (B.2), temos

$$\begin{bmatrix} \lambda^{t+1} x_0 \\ \lambda^{t+1} y_0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \lambda^t x_0 \\ \lambda^t y_0 \end{bmatrix}\tag{B.8}$$

$$\begin{aligned}\lambda^{t+1} x_0 &= a_{11} \lambda^t x_0 + a_{12} \lambda^t y_0 \\ \lambda^{t+1} y_0 &= a_{21} \lambda^t x_0 + a_{22} \lambda^t y_0.\end{aligned}\tag{B.9}$$

Usando o fato de que, para obter soluções diferentes da trivial $(0, 0)$, devemos ter $\lambda^t \neq 0$, podemos dividir as equações (B.9) por λ^t , obtendo

$$\begin{aligned}\lambda x_0 &= a_{11} x_0 + a_{12} y_0 \\ \lambda y_0 &= a_{21} x_0 + a_{22} y_0,\end{aligned}\tag{B.10}$$

que pode ser escrita da forma

$$\begin{aligned}(a_{11} - \lambda)x_0 + a_{12}y_0 &= 0 \\ a_{21}x_0 + (a_{22} - \lambda)y_0 &= 0\end{aligned}\tag{B.11}$$

ou, ainda, em notação matricial

$$\begin{bmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_0 \\ y_0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}.\tag{B.12}$$

Para que exista solução não-trivial (e neste caso serão em número infinito), é necessário que $\det(A - \lambda I) = 0$; então segue que:

$$(a_{11} - \lambda)(a_{22} - \lambda) - a_{12}a_{21} = 0$$

que é exatamente a equação algébrica para determinar os autovalores λ da matriz A:

$$\lambda^2 - (a_{11} + a_{22})\lambda + (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) = 0\tag{B.13}$$

Definindo

$$\beta \equiv a_{11} + a_{22} = \text{tr}A \quad (\text{B.14})$$

$$\gamma \equiv a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = \det A, \quad (\text{B.15})$$

a equação característica (B.13) passa a ser escrita como:

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \gamma = 0, \quad (\text{B.16})$$

que fornece como raízes os autovalores λ_i dados por:

$$\lambda_i = \frac{\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} \quad (\text{B.17})$$

com $i = 1, 2$

Supondo $\lambda_1 \neq \lambda_2$, o princípio da superposição de soluções nos permite escrever a solução geral de (B.6) sob a forma:

$$\mathbf{v}_t = C_1 \lambda_1^t \mathbf{v}_1 + C_2 \lambda_2^t \mathbf{v}_2, \quad (\text{B.18})$$

onde \mathbf{v}_i ($i = 1, 2$), é o autovetor associado a λ_i , isto é:

$$\mathbf{A}\mathbf{v}_t = \lambda_i \mathbf{v}_t \quad (\text{B.19})$$

$$\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_t \\ y_t \end{bmatrix} = \lambda_i \begin{bmatrix} x_t \\ y_t \end{bmatrix}$$

ou seja,

$$(a_{11} - \lambda_i)x_t + a_{12}y_t = 0 \quad (\text{B.20})$$

$$a_{21}x_t + (a_{22} - \lambda_i)y_t = 0, \quad (\text{B.21})$$

que tem um número infinito de soluções (x_t, y_t) onde

$$y_t = \frac{(\lambda_i - a_{11})x_t}{a_{12}}; \quad i = 1, 2. \quad (\text{B.22})$$

Desta forma, a solução do sistema linear (B.1) se escreve:

$$\begin{bmatrix} x_t \\ y_t \end{bmatrix} = C_1 \lambda_1^t \begin{bmatrix} 1 \\ \frac{\lambda_1 - a_{11}}{a_{12}} \end{bmatrix} + C_2 \lambda_2^t \begin{bmatrix} 1 \\ \frac{\lambda_2 - a_{11}}{a_{12}} \end{bmatrix}, \quad (\text{B.23})$$

onde C_1 e C_2 são constantes arbitrárias que deverão ser determinadas de modo a satisfazer as condições iniciais, isto é,

$$\begin{aligned} x_0 &= C_1 + C_2 \\ y_0 &= C_1 \frac{\lambda_1 - a_{11}}{a_{12}} + C_2 \frac{\lambda_2 - a_{11}}{a_{12}}, \end{aligned}$$

donde segue que

$$\begin{aligned} C_1 &= \frac{x_0(\lambda_2 - a_{11}) - y_0 a_{12}}{\lambda_2 - \lambda_1} \\ C_2 &= \frac{y_0 a_{12} + x_0(a_{11} - \lambda_1)}{\lambda_2 - \lambda_1} \end{aligned} \quad (\text{B.24})$$

Substituindo C_1 e C_2 em (B.23), escrevemos a solução do sistema (B.18), que satisfaz a condição inicial (x_0, y_0) , sob a forma:

$$\begin{bmatrix} x_t \\ y_t \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \varphi_{11} & \varphi_{12} \\ \varphi_{21} & \varphi_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \lambda_1^t \\ \lambda_2^t \end{bmatrix} \quad (\text{B.25})$$

onde

$$\varphi_{11} \equiv \frac{x_0(\lambda_2 - a_{11}) - y_0 a_{12}}{\lambda_2 - \lambda_1} \quad (\text{B.26})$$

$$\varphi_{12} \equiv \frac{y_0 a_{12} + x_0(a_{11} - \lambda_1)}{\lambda_2 - \lambda_1} \quad (\text{B.27})$$

$$\varphi_{21} \equiv \frac{x_0(\lambda_2 - a_{11}) - y_0 a_{12}}{\lambda_2 - \lambda_1} \cdot \frac{\lambda_1 - a_{11}}{a_{12}} \quad (\text{B.28})$$

$$\varphi_{22} \equiv \frac{y_0 a_{12} + x_0(a_{11} - \lambda_1)}{\lambda_2 - \lambda_1} \cdot \frac{\lambda_2 - a_{11}}{a_{12}} \quad (\text{B.29})$$

Para que esta solução vá para $(0, 0)$, o módulo de ambos os autovalores devem ser menor que 1, isto é, tem-se

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (x_t, y_t) = (0, 0) \quad (\text{B.30})$$

quando $|\lambda_i| < 1$, $i = 1, 2$. Caso algum λ_i não tenha módulo menor do que um, a solução vai para o infinito.

Critérios de estabilidade para sistema de duas equações a diferenças linear de 1ª ordem

No que segue, estabeleceremos condições para que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (x_t, y_t) = (0, 0);$$

para isso, $|\lambda_i| < 1$, para $i = 1, 2$.

Para que as raízes λ_1 e λ_2 , de uma equação algébrica do tipo (B.16), sejam reais e tenham $|\lambda_1|$ e $|\lambda_2| < 1$, mostraremos que deverá ser satisfeito:

$$|\beta| < \gamma + 1 < 2, \quad (\text{B.31})$$

onde β e γ foram definidos em (B.14) e (B.15) respectivamente.

Para mostrar este fato, temos, de (B.17), que

$$|\lambda_{1,2}| < 1 \Rightarrow -1 < \frac{\beta}{2} \pm \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < 1 \quad (\text{B.32})$$

Na figura B.1, apresentamos duas possibilidades para β : $\beta < 0$ ou $\beta > 0$, e estabelecemos, sem perda de generalidade, que $\lambda_1 > \lambda_2$.

Observamos que $\frac{\beta}{2}$ é o ponto médio entre as raízes λ_1 e λ_2 , e portanto $\frac{\beta}{2} < 1$, ou seja

$$|\beta| < 2. \quad (\text{B.33})$$

Além disso, para que as raízes sejam reais e distintas devemos ter:

$$\beta^2 - 4\gamma > 0 \Rightarrow \beta^2 > 4\gamma, \quad (\text{B.34})$$

que com (B.33) fornece:

$$\gamma < 1. \quad (\text{B.35})$$

Analisando separadamente cada um dos autovalores λ_i , ($i = 1, 2$), temos:

a) Se $\beta > 0$, $\lambda_1 < 1$ implica em $\lambda_2 < -1$; e para satisfazer $\lambda_1 < 1$, devemos ter:

$$\frac{\beta}{2} + \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < 1 \Rightarrow \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < 1 - \frac{\beta}{2}, \quad (\text{B.36})$$

para valores de $\beta > 0$

b) Se $\beta < 0$, $\lambda_2 > -1$ implica em $\lambda_1 < 1$; e para satisfazer $\lambda_2 > -1$, devemos ter:

$$-1 < \frac{\beta}{2} - \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} \Rightarrow \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < 1 + \frac{\beta}{2}, \quad (\text{B.37})$$

para valores de $\beta < 0$.

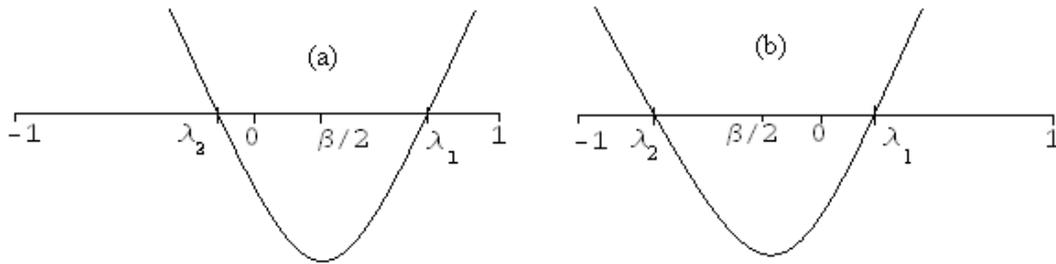


Figura B.1: Localização das raízes λ_1 e λ_2 da equação (B.16), para (a) $\beta > 0$ e (b) $\beta < 0$.

Podemos escrever (B.36) e (B.37), para $\beta > 0$ e $\beta < 0$ respectivamente, em uma única condição, a saber:

$$\frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < 1 - \frac{|\beta|}{2} \quad (\text{B.38})$$

donde imediatamente, obtém-se:

$$|\beta| < \gamma + 1 \quad (\text{B.39})$$

que com (B.35), leva à:

$$|\beta| < \gamma + 1 < 2,$$

que é a condição (B.31) que queríamos mostrar, para que todas as soluções (x_t, y_t) do sistema (B.1) tendam a $(0, 0)$ quando $t \rightarrow \infty$. Em outras palavras, é a condição de estabilidade do único equilíbrio $(\bar{x}, \bar{y}) = (0, 0)$ do sistema linear (B.1).

APÊNDICE C DETERMINAÇÃO E ESTABILIDADE DOS EQUILÍBRIOS DE UM SISTEMA DE EQUAÇÕES A DIFERENÇAS NÃO LINEARES DE PRIMEIRA ORDEM

Dado o sistema de equações:

$$\begin{aligned}x_{t+1} &= f(x_t, y_t) \\ y_{t+1} &= g(x_t, y_t)\end{aligned}\tag{C.1}$$

onde f e g são funções não lineares de x_t e y_t .

Soluções de equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) devem satisfazer as relações:

$$\begin{aligned}\bar{x} &= f(\bar{x}, \bar{y}) \\ \bar{y} &= g(\bar{x}, \bar{y})\end{aligned}\tag{C.2}$$

Para analisar a estabilidade linear desses estados de equilíbrios, introduziremos pequenas perturbações tais que

$$\begin{aligned}x_t &= \bar{x} + \varepsilon_t \\ y_t &= \bar{y} + \eta_t\end{aligned}\tag{C.3}$$

onde, ε_t e η_t são pequenas perturbações dos estados de equilíbrios \bar{x} e \bar{y} . A pergunta é: Conhecida uma perturbação inicial ε_0 e η_0 , ε_t e η_t aumentam ou diminuem com o passar do tempo? Para isso, determinaremos uma equação a diferenças para os afastamentos ε_t e η_t , de x_t e y_t com relação a \bar{x} e \bar{y} , respectivamente.

Substituindo as equações (C.3) em (C.1) obtemos:

$$\begin{aligned}\bar{x} + \varepsilon_{t+1} &= f(\bar{x} + \varepsilon_t, \bar{y} + \eta_t) \\ \bar{y} + \eta_{t+1} &= g(\bar{x} + \varepsilon_t, \bar{y} + \eta_t).\end{aligned}\tag{C.4}$$

Explorando o fato que ε_t e η_t são quantidades pequenas, podemos expandir as funções f e g em série de Taylor, em torno do ponto (\bar{x}, \bar{y}) em potências de ε_t e η_t , como segue:

$$\begin{aligned} f(\bar{x} + \varepsilon_t, \bar{y} + \eta_t) &= f(\bar{x}, \bar{y}) + f'_x(\bar{x}, \bar{y})\varepsilon_t + f'_y(\bar{x}, \bar{y})\eta_t + O(\varepsilon^2, \eta^2) \\ g(\bar{x} + \varepsilon_t, \bar{y} + \eta_t) &= g(\bar{x}, \bar{y}) + g'_x(\bar{x}, \bar{y})\varepsilon_t + g'_y(\bar{x}, \bar{y})\eta_t + O(\varepsilon^2, \eta^2) \end{aligned} \quad (\text{C.5})$$

Desprezando termos de $O(\varepsilon^2, \eta^2)$, podemos escrever uma aproximação, linear para (C.5), como segue:

$$\begin{aligned} \bar{x} + \varepsilon_{t+1} &\simeq f(\bar{x}, \bar{y}) + f'_x(\bar{x}, \bar{y})\varepsilon_t + f'_y(\bar{x}, \bar{y})\eta_t \\ \bar{y} + \eta_{t+1} &\simeq g(\bar{x}, \bar{y}) + g'_x(\bar{x}, \bar{y})\varepsilon_t + g'_y(\bar{x}, \bar{y})\eta_t, \end{aligned} \quad (\text{C.6})$$

que, usando (C.2), se escreve como:

$$\begin{aligned} \varepsilon_{t+1} &\simeq f'_x(\bar{x}, \bar{y})\varepsilon_t + f'_y(\bar{x}, \bar{y})\eta_t \\ \eta_{t+1} &\simeq g'_x(\bar{x}, \bar{y})\varepsilon_t + g'_y(\bar{x}, \bar{y})\eta_t, \end{aligned} \quad (\text{C.7})$$

ou ainda, sob notação matricial:

$$\begin{bmatrix} \varepsilon_{t+1} \\ \eta_{t+1} \end{bmatrix} \simeq \begin{bmatrix} f'_x(\bar{x}, \bar{y}) & f'_y(\bar{x}, \bar{y}) \\ g'_x(\bar{x}, \bar{y}) & g'_y(\bar{x}, \bar{y}) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \varepsilon_t \\ \eta_t \end{bmatrix}. \quad (\text{C.8})$$

Concluimos que, para pontos (x_t, y_t) próximos a (\bar{x}, \bar{y}) , os afastamentos (ε_t, η_t) com relação ao equilíbrio satisfazem o sistema de equações a diferenças linear (C.8).

Definindo a matriz jacobiana \mathbf{J} através de:

$$\mathbf{J} \equiv \begin{bmatrix} f'_x(\bar{x}, \bar{y}) & f'_y(\bar{x}, \bar{y}) \\ g'_x(\bar{x}, \bar{y}) & g'_y(\bar{x}, \bar{y}) \end{bmatrix}, \quad (\text{C.9})$$

a equação (C.8) se escreve sob a forma:

$$\begin{bmatrix} \varepsilon_{t+1} \\ \eta_{t+1} \end{bmatrix} \simeq \mathbf{J} \begin{bmatrix} \varepsilon_t \\ \eta_t \end{bmatrix}, \quad (\text{C.10})$$

que ainda pode ser escrito como:

$$\mathbf{v}_{t+1} \simeq \mathbf{J}\mathbf{v}_t \quad (\text{C.11})$$

sendo definido

$$\mathbf{v}_t \equiv \begin{bmatrix} \varepsilon_t \\ \eta_t \end{bmatrix}.$$

Se $(\varepsilon_t, \eta_t) \rightarrow (0, 0)$ quando $t \rightarrow \infty$, então $(x_t, y_t) \rightarrow (\bar{x}, \bar{y})$ quando $t \rightarrow \infty$ e o equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) é linearmente estável; caso contrário, (\bar{x}, \bar{y}) é instável, isto é, $(\varepsilon_t, \eta_t) \rightarrow \infty$ quando $t \rightarrow \infty$.

Portanto, [ver Apêndice B] diz-se que um equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) do sistema não linear (C.1) é linearmente estável se

$$|\beta| < 1 + \gamma < 2, \quad (\text{C.12})$$

onde $\beta \equiv \text{tr}\mathbf{J}$ e $\gamma \equiv \text{det}\mathbf{J}$, para a matriz jacobiana \mathbf{J} definida em (C.9). Se a condição (C.12) não estiver satisfeita, o ponto de equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) é dito instável.

A condição (C.12) é a mesma (B.31), que deve ser satisfeita para que as raízes λ_1 e λ_2 da equação algébrica (B.16)

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \gamma = 0,$$

sejam reais e tais que $|\lambda_1|$ e $|\lambda_2| < 1$.

BIBLIOGRAFIA

- [Britton (1986)] BRITTON, N. F., *Reaction-Diffusion Equations and their Applications to Biology*. Academic Press, (1986).
- [Britton (2003)] BRITTON, N. F., *Essential Mathematical Biology*. London, Springer, 2nd Ed, (2003).
- [Durrett (1991)] DURRETT, R., *Some New Games for your computer*, *Nonlinear Science Today*, 1-4, p. 1-7, (1991).
- [Edelstein-Keshet (1988)] EDELSTEIN-KESHET, L., *Mathematical Models in Biology*. New York, Random House, (1988).
- [Ermentrout (1993)] ERMENTROUT, G. B., EDELSTEIN-KESHET, L., *Cellular Automata Approaches to Biological Modeling*. *J. Theor. Biol.*, 160, 97 - 133, (1993).
- [Hassell (2000)] HASSELL, M. P., *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions*. Oxford University Press, (2000).
- [Hassell et al. (1991)] HASSELL, M.P., COMINS, H. N., AND MAY, R. M., *Spatial structure and chaos in insect population dynamics*. *Nature* 353, 255-248, (1991).
- [Kot (2001)] KOT, M. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge, Cambridge University Press, (2001).
- [Logan (1988)] LOGAN, J. D., *Applied Partial Differential Equations*. New York, Springer, (1988).
- [Murray(1993)] MURRAY, J., *Mathematical Biology*. New York, Springer, (1993).
- [Okubo(2001)] OKUBO A., LEVIN S. A., *Diffusion and Ecological Problems Modern Perspectives*. Springer, 2nd Ed, (2001).

- [Rodrigues (1998)] RODRIGUES, L. A. D., *O Acaso e a Decisão: Modelos Matemáticos para Dispersão Populacional*. IMECC-UNICAMP, (1998).
- [Segel(1976)] SEGEL, L. A. AND LEVIN, S. A., *Application of nonlinear stability theory to the study of effects of diffusion on predator prey interactions*. In: R. A. Piccirelli (ed.) *Amer. Inst. Phys. Conf. Proc. 27: Topics in Statistical Mechanics and Biophysics*. 123-152(1976).
- [Segel (1978)] SEGEL, L. A. AND LEVIN S.A., *Mathematical Models for Cellular Behavior*. In: S.A. Levin (ed) *Studies in Mathematical Biology*, 15, 156-190, (1978).
- [Segel (1984)] SEGEL, L. A., *Taxis in Cellular Ecology. Lecture Notes Biomathematics*, 54, 407-424, (1984).