

ELIZABETH MACHADO BAPTESTINI

**UM SISTEMA PRESA-PREDADOR COM EVASÃO
MEDIADA POR FEROMÔNIO DE ALARME**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Física Aplicada para obtenção do título de “Magister Scientiae”.

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2006**

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

B222s
2006

Baptestini, Elizabeth Machado, 1980-

Um sistema presa-predador com evasão mediada por
feromônio de alarme / Elizabeth Machado Baptestini.

– Viçosa : UFV, 2006.

xiii, 67f. : il. ; 29cm.

Orientador: Marcelo Lobato Martins.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de
Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 65-67.

1. Inseto - Comportamento - Modelos matemáticos.
2. Automato celular. 3. Inseto - Populações. 4. Inseto -
Atração sexual. 5. Feromonas. 6. Pragas - Controle
biológico. I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22.ed. 595.15

ELIZABETH MACHADO BAPTESTINI

**UM SISTEMA PRESA-PREDADOR COM EVASÃO MEDIADA POR FEROMÔNIO
DE ALARME**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Física Aplicada para obtenção do título de “Magister Scientiae”.

APROVADA: 20 de março de 2006.

**Prof. Ricardo Reis Cordeiro
(Conselheiro)**

Prof^a. Lucy Tiemi Takahashi

Prof. Evaldo Ferreira Vilela

Prof. Sílvio da Costa Ferreira Júnior

**Prof. Marcelo Lobato Martins
(Orientador)**

Aos meus pais,
João Baptistini
Luzia Machado Baptistini

Agradecimentos

- A Deus, por ter me dado força e saúde, e ter permitido que eu fosse capaz de desenvolver esse trabalho;
- Aos meus pais, João Baptistini e Luzia Machado Baptistini pelo amor, amizade e incentivo e por sempre terem trabalhado para que eu pudesse chegar até aqui, espero tenha correspondido a tanta dedicação;
- Ao meu irmão Júlio Cezar, minha irmã Fernanda e ao João Paulo por terem sempre me apoiado e convivido comigo durante todo o mestrado;
- Ao Maurício que sempre me ajudou a superar as dificuldades me dizendo pra não desanimar, mesmo estando longe seu apoio foi muito importante;
- Ao professor Dr. Marcelo Lobato Martins pela orientação e com sua incansável pergunta: “Cadê meus resultados?”.
- A Universidade Federal de Viçosa pela estrutura acadêmica e atividades culturais essenciais a nossa boa formação profissional e humanística.
- Aos professores e funcionários do Departamento de Física da UFV;
- A todos os amigos do curso de física: Jackson, Vitão, Gianex, Tati, PH, Léééoooo;
- Ao Tiago do Gisc e ao Júlio pela ajuda com a linguagem FORTRAN;
- Ao Pablito pelas longas noites de estudo;
- Ao Francis ao Ney por terem me salvado dos perigos oferecidos pelo computador;
- Aos amigos do mestrado: Paula, Jack, Sandro, Pablo, Dani, Kenedy, Senhor, Leandro, Jefferson, Júlio, Fábio, Luciano, Ney.
- A Jaqueline, uma grande amiga que está sempre me ajudando quando eu mais preciso;
- Ao Carlos que sempre esteve disposto a ouvir meus problemas e reclamações principalmente quando eu estava triste;
- Aos amigos de longe que mesmo longe foram peças fundamentais para que eu pudesse chegar até aqui.
- A CAPES pelo suporte financeiro.

Conteúdo

Resumo	vii
Abstract	ix
Lista de figuras	xi
Lista de Tabelas	xiii
1 Introdução	1
2 Populações	4
2.1 Dinâmica de Populações · · · · ·	4
2.2 Modelos para uma espécie · · · · ·	5
2.2.1 Modelo exponencial · · · · ·	5
2.2.2 Modelo logístico · · · · ·	7
2.3 Modelos para duas espécies · · · · ·	9
2.3.1 Modelo de Lotka-Volterra · · · · ·	10
2.3.2 Modelo de Nicholson e Bailey · · · · ·	15
3 Um Autômato Celular para um sistema Presa-Predador com Evasão mediada por Feromônio de Alarme	20
3.1 Motivação Biológica · · · · ·	20
3.1.1 O Controle Biológico de Pragas · · · · ·	20
3.1.2 As Presas · · · · ·	22
3.1.3 Os Predadores · · · · ·	24

3.2 Autômatos celulares · · · · ·	·25
3.3 Um Modelo de AC para o Sistema Presa-Predador-Feromônio · · · · ·	·27
3.3.1 Regras de Evolução · · · · ·	· 28
3.3.2 O Feromônio · · · · ·	·28
3.3.3 Regra para os Predadores · · · · ·	·29
3.3.4 Regra para as Presas · · · · ·	·30
3.3.5 Diagrama de blocos do Modelo · · · · ·	·32
4 Equações Diferenciais	33
4.1 Estudo Qualitativo de Equações Diferenciais · · · · ·	·33
4.1.1 Estabilidade Linear · · · · ·	·34
4.1.2 Classificação dos Pontos de Equilíbrio · · · · ·	· 35
4.2 EDP's com Reação-Difusão · · · · ·	·37
4.2.1 Soluções Espacialmente Homogêneas · · · · ·	·38
4.2.2 Estabilidade Linear das Soluções Espacialmente Homogêneas · · · · ·	· 39
4.2.3 Retrato de Fases do Sistema Espacialmente Uniforme · · · · ·	·41
4.3 Análise das EDP's · · · · ·	·43
5 Resultados e Discussões	45
5.1 Resultados do Modelo de AC · · · · ·	·45
5.1.1 Diagramas de Fases · · · · ·	· 45
5.1.2 Curvas de Populações · · · · ·	·48
5.2 Resultados da Integração das EDP's · · · · ·	·54
6 Perspectivas	57
6.1 Integração Numérica das EDP's · · · · ·	·57
6.2 Modelo de AC · · · · ·	·57
Anexo 1	59
Método de Relaxação · · · · ·	·59

Anexo 2	61
Mudança de Variáveis ······	61
Glossário	63
Referências Bibliográficas	65

Resumo

BAPTESTINI, Elizabeth Machado, M. S., Universidade Federal de Viçosa, Fevereiro, 2006. **Um sistema presa-predador com evasão mediada por feromônio de alarme.** Orientador: Marcelo Lobato Martins. Conselheiros: José Arnaldo Redinz e Ricardo Reis Cordeiro.

Padrões, estruturas, propriedades coletivas emergentes são ubíquas em sistemas com muitas unidades (vivas ou inanimadas) acopladas por meio de interações não-lineares. Dentro desse contexto, o estudo de fenômenos cooperativos em dinâmica de populações de interesse ecológico tem atraído a atenção de físicos e matemáticos desde os anos de 1920 com Lotka e Volterra. Portanto, além de equações diferenciais, a teoria ecológica tem continuamente incorporado poderosas e bem-estabelecidas técnicas dos processos de contatos, modelos de autômatos celulares e outros, desenvolvidos no campo de física da matéria condensada, física estatística e física computacional. No presente trabalho, um modelo presa-predador com perseguição e fuga mediada por um feromônio de alarme é proposto e estudado através de métodos analíticos e simulações computacionais. Tais modelos podem exibir comportamentos oscilatórios da densidade de população, transições de fases que pertencem a classes de universalidade distintas e um diagrama de fases rico. Duas abordagens distintas de descrição foram usadas. Numa primeira abordagem, propomos um modelo de Autômato Celular (AC) onde predadores e presas se movimentam, segundo regras específicas para cada espécie, num ambiente homogêneo e com condições de contorno periódicas. A outra parte do nosso estudo é baseado na análise de EDP's que também descrevem a dinâmica de um sistema presa-predador com as mesmas características citadas acima. É feito um estudo considerando as equações sem termos espaciais, isto é, tipo campo médio e depois considerando esses termos. Esses modelos podem representar ferramentas relevantes para o estudo das melhores estratégias

para o controle biológico de pragas por predadores. Em casos bem sucedidos, as pestes e seus predadores devem persistir em interações estáveis e com uma baixa densidade da população de pragas.

Abstract

BAPTESTINI, Elizabeth Machado, M. S., Universidade Federal de Viçosa, February, 2006.

A predator-prey model with pursuit and evasion triggered by alarm pheromones.

Adviser: Marcelo Lobato Martins. Committee members: José Arnaldo Redinz and Ricardo Reis Cordeiro.

Pattern, structure and emergent collective properties are ubiquitous in systems with many units (alive or inanimated) coupled through nonlinear interactions. Within this context, the study of cooperative phenomena in population dynamics of ecological interest has attracted the attention of the mathematicians and physicists since Lotka and Volterra in the 1920s. Thenceforth, in addition to differential equations, theoretical ecology has continuously incorporated powerful and well-established techniques of contacts processes, cellular automata models and others, developed in the fields of condensed matter physics, statistical physics and computational physics. In the present work, a predator-prey model with pursuit and escape triggered by alarm pheromones is proposed and studied through analytical methods and computer simulations. Such models can show oscillatory behavior of the population density, phase transitions that belong to distinct universality classes and rich stationary phase diagrams. Two distinct levels of description were used. In a first approach, we consider a model of cellular automata in which predators and preys walk on a square lattice, according specific rules for each species, in a homogeneous environment and with periodic boundary conditions. The second part of our study is based on the analysis of partial differential equations that also describes the dynamics of a prey-predator system with the same characteristics above. Both, spatially uniform or mean field like and explicit spatio-temporal partial differential equations were considered. These models can represent relevant tools to design better strategies of biological control of pests by predators. In

successful cases, the pests and its predators must persist in stable interactions at a low level of pest density.

Lista de figuras

2.1 Diagrama de Bifurcações do Mapa Logístico	9
2.2 Curvas de População do Modelo de Lotka-Volterra	11
2.3 Retrato de Fases do modelo de Lotka-Volterra	12
2.4 Evolução Temporal das Populações de Presas e Predadores para o modelo de Nicholson-Bailey	16
2.5 Resposta Funcional Tipo II do Modelo de Holling	18
2.6 Evolução Temporal das Populações de Presas e Predadores para o modelo de Hassell-Varley	19
3.1 Hortaliça infestada de afídeos	23
3.2 Joaninha devorando um afídeo	25
3.3 (a) Valor associado a cada sítio de acordo com a regra 90; (b) Evolução Temporal da regra 90.	26
3.4 Padrões espaço-temporais para a regra 90. (a) Triângulo de Sierpinski (estado inicial com apenas um sítio não nulo); (b) estado inicial aleatório.	27
3.5 Diagrama de blocos para o AC proposto	32
4.1 Retrato de Fases para o sistema espacialmente homogêneo	43
5.1 Diagrama de Fases para $R=0.1$	46
5.2 Diagrama de Fases para $R=0.5$	47
5.3 Diagrama de Fases para $R=0.9$, com caminhadas "quase" aleatórias para as presas	47
5.4 Curvas de populações; (a) $R = 0.1$, $\lambda_N = 80\%$ e $\lambda_P = 40\%$ e (b) $R = 0.1$, $\lambda_N = 90\%$ e $\lambda_P = 40\%$	49
5.5 Padrões mostrando a evolução do sistema para o gráfico 5.4b; (a) 5 passos de tempo; (b) 15 passos de tempo; (c) 20 passos de tempo	49
5.6 Curvas de populações com as mesmas taxas de natalidades, $\lambda_N = 55\%$ e $\lambda_P = 15\%$ mas com diferentes valores para a taxa de decaimento do feromônio.	50

5.7 Padrões espaço-temporais formados em diferentes tempos	51
5.8 Distribuição do Feromônio na rede para 10 passos de tempo e com os seguintes valores de parâmetros: $\lambda_N = 55\%$, $\lambda_P = 15\%$ e $R=0.5$	51
5.9 Curvas de população para presas e predadores no regime de coexistência com flutuações aleatórias em torno dos valores estacionários	52
5.10 Oscilações para presas e predadores	53
5.11 Decaimento exponencial das amplitudes para as populações de presas	54
5.12 População de Presas obtida a partir do método de integração numérica	55
5.13 População de Predadores obtida a partir do método de integração numérica	55
5.14 Densidade de Feromônio obtida a partir do método de integração numérica	56

Lista Tabelas

4.1 Resumo da Classificação dos Pontos de Equilíbrio em 2D · · · · · 36

Capítulo 1

1 Introdução

O estudo de sistemas complexos tem atraído a atenção de pesquisadores atuando em uma ampla variedade de campos, como por exemplo, matemática, biologia, física e química entre outros. Alguns exemplos de sistema são: spins atômicos em um modelo magnético [1], colônias de bactérias [2], presas e predadores competindo pela sobrevivência [3], etc. Um sistema complexo é caracterizado por um grande número de graus de liberdade e uma dinâmica que pode ser descrita por equações diferenciais não-lineares. Nesses sistemas o resultado das interações envolvendo esse grande número de constituintes é, via de regra, a geração de padrões espaço-temporais muito complexos.

Nos modelos padrões, os efeitos cooperativos, que impedem a decomposição do sistema em seus constituintes individuais ou em pequenas partes, representam uma enorme dificuldade no tratamento matemático de seus comportamentos dinâmicos. Apesar disso, a construção de equações diferenciais, mapas acoplados, análise de estabilidade dessas equações e, também, o uso de simulações computacionais são as principais técnicas usadas para a investigação dos sistemas complexos.

A análise de equações diferenciais, incluindo-se a integração numérica possibilita a obtenção de soluções e de retratos de fase que fornecem uma boa descrição do sistema, incluindo seus pontos de equilíbrio e seu tipo de estabilidade [4]. Outra alternativa é a construção de modelos computacionais chamados Autômatos Celulares (AC's) [5], [6]. Esses modelos são caracterizados principalmente por assumirem tempo, espaço e variáveis discretos, e por definirem a dinâmica do sistema por meio de regras que são processadas e atualizadas paralelamente.

A arquitetura clássica dos AC's é naturalmente adequada ao seu uso como modelos matemáticos de sistemas complexos formados por um grande número de componentes simples e idênticos que interagem entre si. Nos modelos de AC's, os componentes são distribuídos numa rede e cada sítio dessa rede só pode assumir um certo conjunto discreto de estados. Em um dado instante, o estado assumido por um certo componente depende, diretamente, dos estados anteriores de sua vizinhança e dele mesmo. O sistema é atualizado simultaneamente em passos discretos de tempo segundo as regras associadas a cada sítio. O fato de se usar tempo, espaço e estados discretos permite que o sistema possa ser tratado de maneira relativamente simples com o auxílio de computadores, e esse é um dos pontos responsáveis pelo grande interesse no uso desse tipo de modelo algorítmico.

Um ponto muito interessante é que o uso dos AC's permite verificar que sistemas que possuem estados iniciais completamente desorganizados, podem, de acordo com as regras aplicadas, exibir padrões espaço-temporais bastante complexos, após um certo número de iterações.

O estudo da dinâmica espaço-temporal de populações de organismos que podem ser prejudiciais ou benéficos a certos ambientes como, por exemplo, plantações agrícolas, têm atraído o interesse de pesquisadores. Certamente, algumas populações de insetos afetam vários fatores como a polinização de plantas, a propagação de doenças, destruição de plantações, controle biológico de pragas, etc. Entender e controlar a dinâmica desses indivíduos é de grande relevância econômica e social. A proposta deste trabalho é um modelo presa-predador com evasão mediada por feromônios de alarme que pode ser aplicado no controle biológico de pragas agrícolas.

No Capítulo 2 dessa dissertação, discutimos modelos para a dinâmica de uma e duas espécies. Nele é feita uma descrição mais detalhada de alguns modelos clássicos como o crescimento exponencial e logístico para uma única espécie e os modelos de Lotka-Volterra e de Nicholson e Bailey para dinâmica de duas espécies em interação. Esses modelos permitirão introduzir conceitos que serão usados posteriormente e ilustrar os princípios básicos envolvidos na modelagem matemática da dinâmica de populações biológicas.

O Capítulo 3 destina-se ao modelo de Autômato Celular que descreve uma dinâmica presa-predador-feromônio. Nesse capítulo o problema biológico que pretendemos investigar é exposto e os detalhes do modelo de AC proposto são discutidos. Esse modelo

computacional permite uma descrição individualizada de cada parte que constitui o sistema e, além disso, fornece também informações espaciais, o que permite, por exemplo, planejar uma estratégia para o uso de insetos predadores no controle de pragas agrícolas [7]. Neste capítulo também se faz um breve comentário sobre as espécies de presas e de predadores que possuem um comportamento similar ao implementado no modelo de AC e sobre o controle biológico de pragas.

Em seguida, o Capítulo 4 dessa dissertação aborda o estudo qualitativo de equações diferenciais. Nesse capítulo apresentamos o conjunto de EDP's usado no estudo do problema em questão, assim como as ferramentas empregadas para analisar a natureza de suas soluções. Apresentamos e discutimos, no Capítulo 5, os resultados obtidos para o modelo proposto usando-se essas duas abordagens: modelos computacionais (autômatos celulares e integração numérica das EDP's) e analíticos (EDO's), aqui são apresentados os diagramas de fases obtidos com o modelo de AC e as curvas de populações para diversos comportamentos observados, e também os resultados da integração numérica das EDP's. Finalmente, no Capítulo 6 é feito um sumário do trabalho e discutidas algumas perspectivas para a sua continuação. No final dessa dissertação seguem dois anexos e um glossário com objetivo de explicar sucintamente o significado de alguns termos biológicos.

Capítulo 2

Populações

2.1 Dinâmica de Populações

Uma população é definida como um agrupamento de indivíduos co-específicos que vivem temporariamente juntos em um mesmo habitat. A dinâmica de populações estuda os fenômenos inerentes à evolução temporal das populações. A variação no tamanho de uma população pode ser descrita como um balanço entre dois conjuntos dinâmicos de fatores: os ganhos (nascimentos e imigrações) e as perdas (mortes e emigrações) de indivíduos. Populações crescem quando os ganhos (nascimentos + imigrações) superam as perdas (mortes + emigrações), caso contrário elas permanecem estacionárias (ganhos = perdas) ou diminuem de tamanho (ganhos < perdas).

Vários trabalhos sobre dinâmica de populações foram publicados nos últimos três séculos. Entre eles se destacam: o de Leonhard Euler [8], cujo objetivo era estudar populações humanas notoriamente heterogêneas quanto às taxas de natalidade e mortalidade etárias, e os trabalhos do matemático Vito Volterra [9] e do químico Alfred Lotka [10] no princípio do século XX. O modelo de Lotka-Volterra foi o primeiro a descrever matematicamente a interação entre duas populações diferentes (presas e predadores). Entretanto, uma certa coerência de princípios e técnicas, que caracterizam uma área de conhecimento bem definida, somente ocorreu com nitidez na segunda metade do século XX, sendo, portanto, recente.

Inicialmente, a dinâmica de populações utiliza modelos matemáticos na forma de equações diferenciais ordinárias (EDO's) ou parciais (EDP's), para descrever a evolução

temporal e temporal-espacial, respectivamente de uma ou mais populações. Assim, o que se quer conhecer, a cada instante de tempo t , o número total de indivíduos $N(t)$ e/ou a densidade local da população $\rho(x,t)$ para modelos com informação espacial.

Construir e estudar modelos matemáticos para populações de plantas e animais está ligado à necessidade de entender os diferentes tipos de interações físicas e biológicas que afetam a dinâmica dessas espécies. A grande importância dessa tarefa é clara, pois é preciso entendê-las para controlar e intervir tais dinâmicas. Nas seções seguintes discutiremos alguns dos modelos mais simples para a dinâmica de populações que servem de base para o estudo de problemas ecológicos complexos tais como teias tróficas, metapopulações, formação de comunidades, etc.

2.2 Modelos para uma Espécie

Em algumas situações específicas, como populações isoladas em laboratório e mantidas cuidadosamente em ambiente controlado, uma população pode ser descrita por modelos de uma única espécie. No entanto, situações envolvendo uma única população dificilmente ocorrem no mundo natural. Populações tendem a interagir com espécies ou indivíduos que pertencem a níveis inferiores da cadeia alimentar, sendo seu alimento, com seres que pertencem ao mesmo nível trófico, que representam os competidores por recursos ambientais, e com seus predadores que estão em níveis tróficos mais elevados. De um modo geral, uma população é influenciada por seu ambiente físico. No entanto, é possível construir modelos para uma única espécie onde as interações físicas e biológicas são introduzidas de forma efetiva através de parâmetros de controle dependentes do tamanho da população N , como veremos a seguir.

2.2.1 Modelo Exponencial

Para espécies nas quais existe completa sobreposição entre as gerações, como os seres humanos, a evolução da população se dá de maneira contínua. O estudo da dinâmica

desses sistemas envolve equações diferenciais que mostram a população evoluindo no tempo.

O modelo exponencial introduzido por Thomas Malthus (1766-1834) considera que o crescimento é independente da densidade da população e possui uma taxa de crescimento constante. Esse modelo é representado pela seguinte equação diferencial:

$$\frac{dN(t)}{dt} = bN(t) - dN(t) \quad (2.1)$$

em que b é a taxa de crescimento, d é a taxa de morte, ambos os parâmetros são constantes e positivos, $N(t)$ é o número de indivíduos num tempo t . A solução da equação (2.1) é bastante familiar:

$$N(t) = N_0 \exp[(b - d)t] \quad (2.2)$$

em que $N_0 = N(0)$ é o tamanho inicial ($t=0$) da população. Existe um crescimento exponencial ilimitado se $b > d$ e um decaimento exponencial se $b < d$. Além disso, observa-se que esse crescimento populacional é marcado por um tempo característico τ dado por $1/(b - d)$ [11].

No entanto, existem populações onde não há sobreposição entre as gerações, como ocorre com algumas espécies de artrópodes. Para esse caso, o crescimento populacional se dá de forma discreta e os modelos mais apropriados são equações de diferenças que relacionam a população N_{t+1} de uma geração $t + 1$ com a população N_t da geração t [11]. Assim, a versão discreta do crescimento Malthusiano é descrita pela equação, ou mais precisamente, pelo mapeamento:

$$N_{t+1} = \lambda N_t \quad (2.3)$$

em que λ , o fator de crescimento por geração, está relacionado com a taxa de crescimento $(b - d)$ por $(b - d) = \ln \lambda$. Esse mapeamento também descreve um crescimento exponencial ilimitado para $\lambda > 1$ e um decaimento até a extinção para $\lambda < 1$ [11].

O crescimento exponencial descreve uma realidade onde os recursos naturais são ilimitados e as interações tróficas não são levadas em conta. No entanto, o modelo proposto por Malthus descreve situações que podem ocorrer em sistemas reais por um curto período de tempo. Como exemplo temos a própria população humana, bactérias em meios de cultura ricos em nutrientes ou em alguns insetos devido à ausência de predadores naturais [12].

2.2.2 Modelo Logístico

Outro modelo muito importante com sobreposição entre gerações é o modelo logístico que leva em consideração o caráter finito do ambiente. A equação que representa esse modelo foi proposta em 1838 pelo matemático belga P.F. Verhulst (1804-1849) [13], e é dada por:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \quad (2.4)$$

Essa é uma equação diferencial não linear em que r e K são constantes positivas e ela pode ser resolvida exatamente. A solução é:

$$N(t) = \frac{K}{1 + [(K - N_0) / N_0] \exp(-rt)} \quad (2.5)$$

A novidade importante introduzida na equação (2.4) é uma taxa de crescimento efetiva $r(1 - N/K)$ dependente da densidade. Se $N < K$, a taxa de crescimento é positiva e

se $N > K$, a taxa de crescimento é negativa, o que leva a um equilíbrio estável em $N^* = K$ [14]. A constante K representa a população limite estabelecida pela disponibilidade de recursos naturais como espaço, comida, efeito de predadores, etc. Ela é o que chamamos de capacidade de suporte do meio.

Na equação (2.4) o mecanismo regulador dependente da densidade, representado pelo fator $(1 - N/K)$, opera instantaneamente. Em muitas situações reais, esse efeito regulador opera com algum retardo, de magnitude T . Esse retardo pode ser derivado, por exemplo, do tempo de recuperação da vegetação, ou do tempo de maturação sexual dos indivíduos na população. Um modo aproximado para incorporar esse retardo temporal é reescrever a equação (2.4) como:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\left(1 - \frac{N(t-T)}{K}\right) \quad (2.6)$$

Essa equação foi introduzida pela primeira vez por Hutchinson (1948) e por Wangersky e Cunningham (1957) e agora é usada extensivamente na literatura.

Se o tempo de retardo T é grande comparado com o tempo característico do sistema $1/r$, existirá uma tendência da população exceder a capacidade de suporte do meio, mas logo depois retornará ao ponto de equilíbrio em $N^* = K$. Para pequenos valores do tempo de retardo o retorno produzirá oscilações em torno do ponto de equilíbrio. Quando o tempo de retardo T torna-se muito grande, isto é, $r.T$ excede a unidade acontece uma bifurcação de Hopf (figura 2.1) e aparece um ciclo limite estável em lugar do ponto fixo estável [13].

Esses ciclos estáveis são fenômenos explicitamente não-lineares onde a densidade de população, $N(t)$, oscila com amplitude e período determinados pelos parâmetros da equação. No caso do ponto de equilíbrio estável, se o sistema é perturbado ele tenderá a retornar à trajetória cíclica.

Para o caso onde não há sobreposição de gerações, o modelo logístico se transforma no mapeamento:

$$N_{t+1} = r_d N_t \left[1 - \frac{N_t}{k}\right] \quad (2.7)$$

O mapeamento logístico apresenta uma dinâmica bastante rica. O primeiro termo de (2.7) corresponde à lei de Malthus e o segundo termo, dominante para N grande, contribui para a diminuição da população uma vez que esse termo é negativo. A complexidade do mapa logístico é percebida quando se varia o parâmetro de controle r_d . A figura (2.1) mostra a solução estacionária N^* versus o parâmetro de controle r_d . Observa-se a existência de pontos fixos, ciclos limites e regiões caóticas com janelas de periodicidade entremeadas [4], [14].

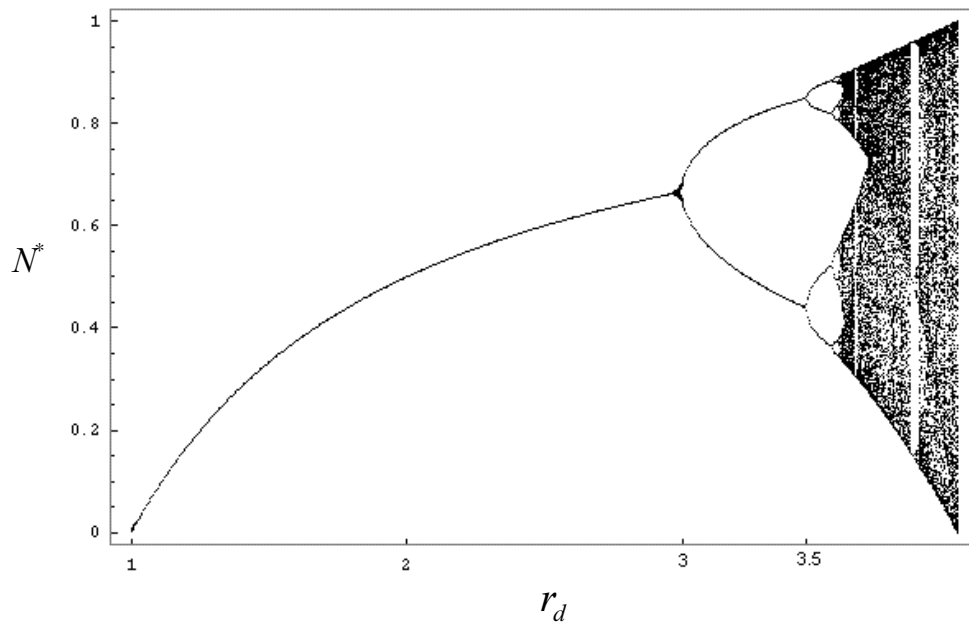


Figura 2.1: Diagrama de Bifurcações para o Mapa Logístico

2.3 Modelos para duas Espécies

Na natureza, a grande variedade de espécies biológicas forma redes de alta complexidade envolvendo diversos tipos de interações. Algumas dessas formas de interações são relações de mutualismo, comensalismo, parasitismo e predação entre outros. Essas interações estabelecem teias tróficas entre espécies de um dado hábitat.

A seguir serão apresentados alguns modelos clássicos de predação que descrevem uma das formas principais de interação entre duas espécies.

2.3.1 Modelo de Lotka e Volterra

O primeiro modelo presa-predador foi proposto paralelamente e independentemente por Lotka (1925) e Volterra (1926). Nesse modelo a presa N é a única fonte de alimento para os predadores P . Aqui, $N(t)$ e $P(t)$ são as densidades de presas e predadores num dado tempo t , respectivamente. A dinâmica desse sistema é descrita pelas seguintes EDO's:

$$\frac{dN}{dt} = N(a - bP) \quad (2.8)$$

$$\frac{dP}{dt} = P(cN - d) \quad (2.9)$$

em que a, b, c e d são constantes positivas. Aqui, a população de presas tende a crescer ilimitadamente com o termo aN mas esse crescimento é limitado pela predação que é mediada pela resposta funcional, bNP . A população de predadores tem uma taxa de

mortalidade intrínseca dP e uma taxa de nascimento que depende da disponibilidade de presas cNP .

O modelo de Lotka-Volterra não considera relações intraespecíficas, isto é, a competição entre indivíduos da mesma espécie por recursos naturais. Como resultado, a população de presas pode crescer indefinidamente sem nenhum limite de recursos, na ausência de predadores.

A análise das equações (2.8) e (2.9) mostra que o sistema oscila com período determinado pelos parâmetros das equações, para o ponto de coexistência e possui uma amplitude dependente apenas das condições iniciais [14].

A figura (2.2) mostra o comportamento das populações de presas e de predadores para o modelo de Lotka-Volterra e a figura (2.3) revela um ciclo limite encontrado para as condições mostradas na figura (2.2).

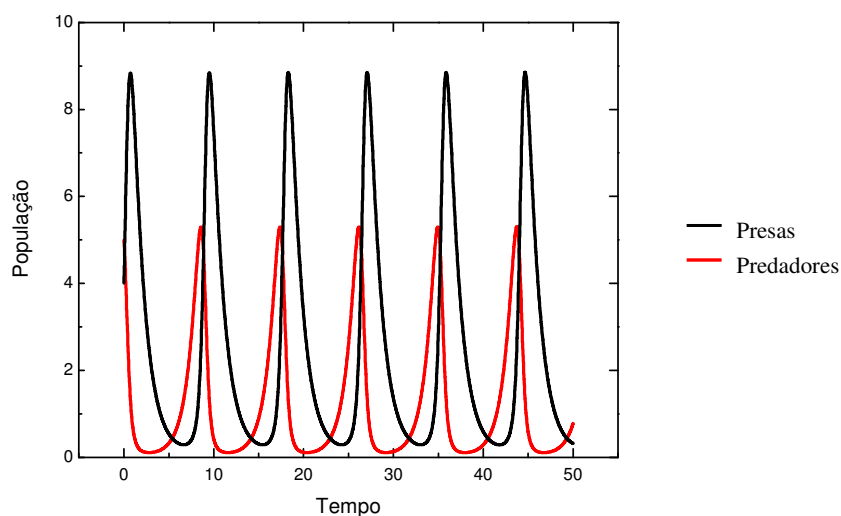


Figura 2.2: Curvas de População para Presas e Predadores de acordo com o Modelo de Lotka-Volterra com $a=1$, $d=0.4$, $b=0.8$, $c=0.6$.

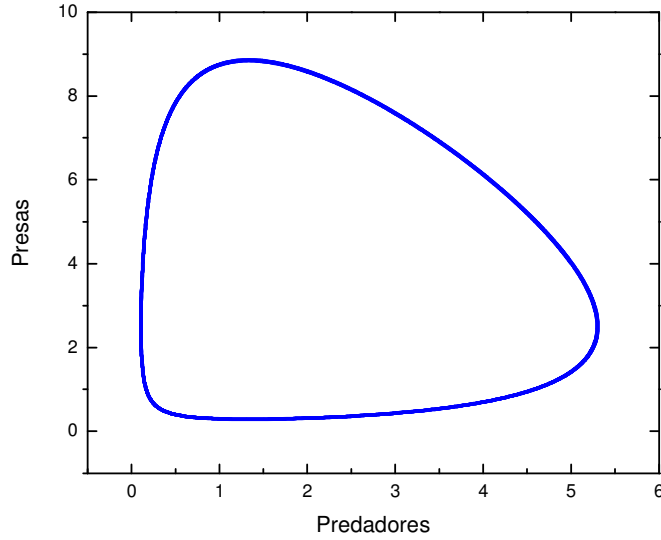


Figura 2.3: Retrato de Fases do Modelo de Lotka-Volterra associado à figura 2.2.

Modelos mais realísticos podem ser obtidos incluindo-se nas equações (2.8) e (2.9) um termo de crescimento dependente do tamanho da população. Assim, o modelo de Lotka-Volterra pode ser reescrito como:

$$\frac{dN}{dt} = \phi(N) - g(N, P) \quad (2.10)$$

$$\frac{dP}{dt} = \eta(N, P) - dP \quad (2.11)$$

Na equação (2.10) $\phi(N)$ representa a taxa de natalidade das presas na ausência de predadores e $g(H, P)$ é a taxa de morte das presas devido à predação ou resposta funcional. Na equação (2.11) d é a taxa de morte natural dos predadores e $\eta(N, P)$ é o que chamamos de resposta numérica que representa a eficiência do predador em transformar as presas capturadas em novos descendentes.

Mais especificamente, a taxa de crescimento das presas $\phi(N)$ pode ser representada pela forma logística, e leva o modelo de Lotka-Volterra a ter uma dinâmica controlada por pontos fixos e ciclos limites estáveis. Assim, $\phi(N)$ assume a seguinte forma:

$$\phi(N) = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (2.12)$$

As funções $\eta(N, P)$ e $g(N, P)$ podem possuir uma forma semelhante diferenciando-se apenas por uma constante multiplicativa. Assim temos:

$$\eta(N, P) = \lambda g(N, P) \quad (2.13)$$

A escolha padrão para $g(N, P)$ é de uma forma na qual a função satura em um valor constante quando N é grande, isto é, quando o número de presas aumenta muito. Uma forma bastante usada em dinâmica de populações para $g(N, P)$ foi proposta por Holling [15] que será melhor discutida na próxima subseção. Nela, o tempo T que o predador emprega para interagir com a presa está dividido entre a própria busca pela presa T_s e o tempo de manuseio T_h da presa, o qual representa o tempo que o predador gasta para se alimentar da presa, se limpar e fazer a digestão. Levando em conta que os encontros entre predadores e presas são aleatórios e assumindo T_h no lugar de T na definição de resposta funcional, a proposta de Holling para $g(N, P)$ é:

$$g(N) = \frac{aN}{1 + bN} \quad (2.14)$$

em que a e b são constantes positivas. Note que esse tipo de função não depende da abundância de predadores, e assume que um predador não interfere na dinâmica dos outros.

A proposta de Beddington [14] é de levar em consideração o tempo perdido quando dois predadores se encontram. Assim, a resposta funcional passa a depender do número de predadores:

$$g(N, P) = \frac{aN}{1 + bN + cP} \quad (2.15)$$

em que c também é uma constante positiva. Tanto a forma (2.14) quanto (2.15) são bastante aceitas devido ao fato de levarem em conta características importantes da interação, mas essa aceitação não é universal [17]. Na verdade a taxa de consumo de presas pelos predadores deve ser uma função da disponibilidade de presas, isto é, da abundância de presas:

$$g(N, P) = \phi\left(\frac{N}{P}\right) \quad (2.16)$$

Esta é a chamada resposta funcional dependente da razão. A forma de ϕ pode ser obtida de duas situações extremas. Quando existem presas em abundância os predadores se alimentam numa taxa máxima constante e ϕ é constante para $N \gg P$. Mas se os predadores são abundantes eles vão comer as presas numa taxa mínima constante, e assim $g(H, P) = aN$ no limite em que $N/P \rightarrow 0$. Para satisfazer essas condições basta substituir N na equação (2.14) por N/P , assim temos:

$$g(N, P) = \frac{aN}{P + bN} \quad (2.17)$$

2.3.2 O Modelo de Nicholson e Bailey

O modelo de Nicholson-Bailey foi desenvolvido nos anos de 1930 para descrever a dinâmica de um sistema presa-predador por meio de equações de diferença para o crescimento de ambas as populações [18], [19]. O modelo supõe que os predadores procuram pelas presas aleatoriamente, independentemente da densidade e distribuição das presas e dos outros predadores, e a área varrida na busca é constante e igual para ambos. O modelo de Nicholson e Bailey é dado pelo mapeamento:

$$N_{t+1} = \lambda N_t e^{-aP_t} \quad (2.18)$$

$$P_{t+1} = N_t [1 - e^{-aP_t}] \quad (2.19)$$

em que N_{t+1} , N_t e P_{t+1} , P_t são o número de presas e de predadores em sucessivas gerações, respectivamente, λ representa a taxa de crescimento das presas e a é a área varrida na busca.

O modelo exhibe apenas uma solução de equilíbrio para cada combinação de λ e a , mas essa solução é instável e pequenas perturbações como, por exemplo, a adição de presas e ou predadores levam à oscilações com amplitudes decrescentes e assim a extinção das populações [18]. A figura 2.4 mostra as curvas de populações para o Modelo de Nicholson-Bailey.

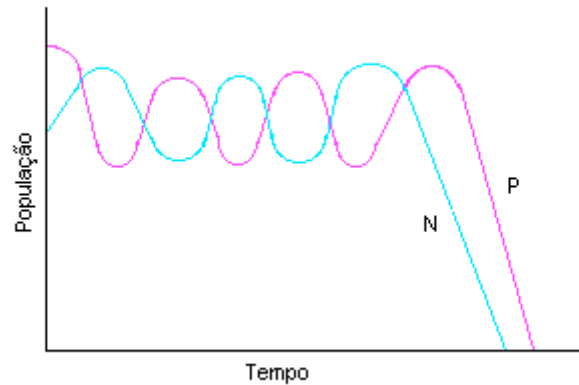


Figura 2.4: Comportamento das Populações de Presas, N , e de Predadores, P , de acordo com o Modelo de Nicholson-Bailey.

Posteriormente, algumas modificações foram propostas a fim de dotar o modelo de uma condição de estabilidade. Tais modificações deveriam levar em conta características biológicas de presa e de predadores. As propostas principais foram:

i. Alterar a Resposta funcional para levar em consideração uma nova relação entre a densidade de presas e o número de encontros entre presas e predadores. No modelo original de Nicholson-Bailey essa relação é linear. Porém, trabalhos posteriores mostraram que essa suposição não é verdadeira.

Na década de 1950, Holling [15] propôs um mecanismo e uma descrição matemática para relacionar a densidade de presas com o número de encontros. Holling definiu a taxa instantânea de busca como:

$$a' = \frac{N_E}{N_p T} \quad (2.20)$$

sendo T o tempo total disponível para encontrar a presa, N_E o número de presas capturadas e N_t o número total de presas. O tempo total (T) é dividido em tempo de busca (T_S) e tempo de manuseio (T_h) das presas capturadas. Assim temos:

$$T = T_S + T_h N_E \quad (2.21)$$

Com o aumento da densidade de presas, Holling concluiu que os predadores encontram e manuseiam mais presas, e conseqüentemente eles teriam menos tempo disponível para buscar novas presas para atacar. E, deste modo, o tempo efetivo para a resposta funcional seria o tempo de busca T_S , definido como:

$$T_S = T - T_h N_E \quad (2.22)$$

Reescrevendo a equação (2.20) assumindo-se que a cada encontro tem-se uma presa capturada ou um ataque ($N_E = N_a$) e fazendo $T \rightarrow T$ na equação (2.21) obteremos:

$$N_a = a' T N_t \quad (2.23)$$

A partir da equação (2.23) e substituindo T de acordo com a equação (2.22), podemos encontrar o número total de predações ou ataques às presas pelos predadores:

$$N_a = \frac{a' T N_t}{1 + a' T_h N_t} \quad (2.24)$$

Enquanto a densidade de presas aumenta, o número de predações também aumenta até um nível onde os ataques ficam constantes apesar do aumento da densidade de presas. A equação (2.14) está diretamente relacionada com a equação (2.24). A figura (3.5) mostra uma curva definida por Holling como Resposta Funcional do Tipo II.

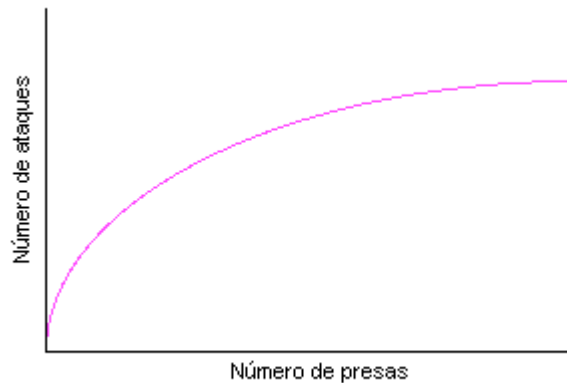


Figura 2.5: Resposta Funcional Tipo II.

A taxa com que a curva se aproxima do valor de saturação é definida pela área instantânea de busca a' . O nível desse valor de saturação é dado por uma relação entre o tempo de manuseio T e o tempo total T .

ii. Introduzir o efeito de Interferência Mútua que, essencialmente, está relacionado com a busca dos predadores. Como essa busca é aleatória, ao invés de presas, os predadores podem encontrar outros predadores, isso faz com eles abandonem a área. Os efeitos da interferência mútua seriam ampliados com o aumento da densidade de predadores e dessa forma, o efeito da dependência de densidade poderia estabilizar o modelo de Nicholson-Bailey.

Em 1969, Hassel e Varley [20] modificaram o modelo proposto por Nicholson e Bailey para incorporar efeitos de densidade de predadores. Eles propõem que se a densidade de predadores aumenta, a área varrida na busca diminui.

O novo modelo introduz uma constante de busca Q e uma outra constante relacionada com a interferência mútua m . A estabilidade do modelo é aumentada com o aumento de m . A forma do modelo de Hassell-Varley é a seguinte:

$$N_{t+1} = N_t e^{-QP_t} \quad (2.26)$$

$$P_{t+1} = N_t [1 - e^{-QP_t(1-m)}] \quad (2.27)$$

Esse modelo fornece uma dinâmica estável entre as populações de presas e de predadores. A figura (3.6) exhibe as curvas de população para do modelo mostrando sua estabilidade.

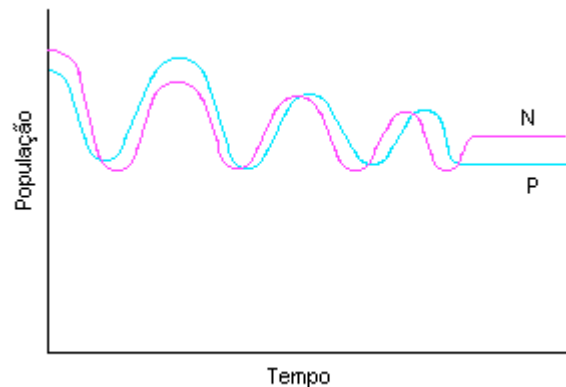


Figura 2.6: Comportamento das Populações de Presas, N , e de Predadores, P , de acordo com o Modelo de Hassell-Varley.

Mais tarde, alguns autores sugeriram que o efeito da interferência mútua não estava diretamente ligado ao encontro predador-predador, mas à sua distribuição no ambiente.

Capítulo 3

Um Autômato Celular para um sistema Presa-Predador com Evasão mediada por Feromônio de Alarme

Os modelos de Autômatos Celulares (AC's) vêm sendo utilizados na biologia desde 1970, porém depois do artigo de revisão de Huston et al. [21] em 1980, os AC's passaram a serem largamente usados como ferramentas básicas para modelar a ecologia [22]. Nesse capítulo vamos discutir os aspectos básicos dos AC's e como usamos essa ferramenta para estudar a dinâmica de um sistema presa-predador específico. Antes, porém, é oportuno mencionar a motivação biológica do nosso trabalho.

3.1 Motivação Biológica

3.1.1 O Controle Biológico de Pragas

Nas últimas décadas, o uso indiscriminado de defensivos agrícolas tem provocado danos ao meio ambiente e colocado em risco à saúde humana. Assim, resultados de pesquisas realizadas em vários países têm recomendado o uso do controle biológico como uma arma eficaz para minimizar o ataque das pragas. Além disso, é possível reduzir drasticamente os gastos com o uso de produtos químicos.

No Brasil, milhões de litros de inseticidas são gastos anualmente para o controle de pragas agrícolas, o que acarreta, obviamente, o aumento do custo do produto, além de provocar o aumento da resistência, a reincidência de pragas e a redução do número de inimigos naturais, o que afeta toda a cadeia alimentar. Desta forma, espera-se que o controle biológico possa reduzir os riscos de intoxicação do homem e de deterioração do meio ambiente.

Os insetos constituem o grupo de organismos mais abundante e diversificado da Terra. Parte deles se alimenta de plantas verdes e são conhecidas como fitófagos ou herbívoros e outra parte inclui predadores, parasitas ou saprófagos. A associação entre insetos herbívoros e seus predadores e parasitóides é de grande significância nos ecossistemas. A interação entre eles, suas plantas hospedeiras e outros animais são vitais para a manutenção do equilíbrio ecológico.

Situados no terceiro nível da cadeia alimentar, os predadores alimentam-se de insetos herbívoros, mantendo em equilíbrio suas populações. Quando expulsos de um ambiente, por não encontrarem condições mínimas de sobrevivência, esses inimigos naturais liberam as populações de insetos herbívoros. Como consequência, as espécies herbívoras predominantes reproduzem-se rapidamente e aumentam em número, exercendo a plenitude do seu potencial biológico na presença de alimento abundante, tornando-se pragas.

A solução é promover o restabelecimento do equilíbrio ecológico, ou seja, os inimigos naturais devem ser re-inseridos no ecossistema. É nesse princípio que se baseia o controle biológico de pragas cujo objetivo é manter a densidade de pragas abaixo de um certo limiar econômico [23].

A percepção humana do valor da predação como forma de combate a pragas já era um fato registrado no século III. Nesse período, os chineses faziam uso de uma espécie de formiga para o controle de pragas de folhas de laranjeiras.

Contudo, o interesse pelo uso de predadores recebeu grande impulso quando, em 1889, foi introduzida nos Estados Unidos uma joaninha para controle da cochonilha dos citros. O sucesso dessa introdução é considerado um marco na história do controle biológico de pragas. Além disso, os insetos predadores constituem um recurso natural e renovável presente em todas as culturas.

Neste trabalho, estamos interessados particularmente na dinâmica populacional de pulgões que quando atacados por predadores, liberam feromônios de alarme que induzem a dispersão dos demais afídeos na vizinhança [24]. Nas subseções seguintes são comentados alguns aspectos da biologia dos insetos envolvidos neste sistema presa-predador.

3.1.2 As Presas

Os afídeos, também conhecidos como pulgões, são insetos bastante pequenos que se alimentam da seiva das plantas (veja figura 3.1).

Conhecem-se cerca de 4000 espécies de afídeos, classificados em 10 famílias. Cerca de 250 espécies constituem sérias pragas para a agricultura, floresta e jardinagem, já que sugam a seiva das plantas, colonizando, em grande número, caules, folhas, gemas, frutos e raízes. Os afídeos possuem tamanho que varia de 1 a 10 mm de comprimento e são, geralmente, de cor uniforme, baça ou brilhante, existindo espécimes castanhos, cinzentos, amarelos, verdes, vermelhos ou pretos. Os órgãos que melhor caracterizam estes insetos são as peças bucais designadas como estiletos, usadas para furar a superfície dos vegetais e sugar a sua seiva.

Na maioria dos afídeos a postura de ovos ocorre no outono por parte das fêmeas fertilizadas. Esses ovos permanecem junto à planta durante o inverno e eclodem na primavera, dando origem a fêmeas. Em seguida, essas fêmeas reproduzem-se sem a intervenção de qualquer macho, desenvolvendo-se o embrião de novas fêmeas a partir de ovos não fertilizados. As novas gerações de fêmeas, assim nascidas, são geneticamente iguais as progenitoras, formando um clone, ainda que tenha menor porte. Este processo de multiplicação dos pulgões mantém-se durante todo o verão, com até cerca de 16 gerações sucessivas de fêmeas. No outono, começam a aparecer as chamadas formas "sexúparas", incluindo os machos. Dá-se então o acasalamento e são postos os ovos que preservarão a espécie durante os meses frios de inverno e que incubarão na primavera. Do desenvolvimento embrionário até à forma adulta decorrem cerca de oito dias. Contudo, este processo de reprodução sexuada é apenas a resposta aos estímulos climáticos, não respondendo a qualquer "relógio biológico".

Durante a primavera e o verão esses insetos reproduzem-se, na maior parte dos casos, por partenogênese, sendo vivíparos. No outono reproduzem-se sexualmente, ocorrendo o acasalamento entre machos e fêmeas, e tornam-se ovíparos, realizando a postura de alguns ovos. Devido a esta alternância de ciclos reprodutivos distintos, diz-se que estes insetos passam por partenogênese cíclica ou estacional, ou seja, são insetos com reprodução holocíclica.

Os afídeos são uma das pragas que mais preocupam agricultores e silvicultores, não só porque diminuem o rendimento das plantas, cuja seiva é sugada, como propiciam outros problemas. Os açúcares que secretam favorece o aparecimento de fungos. As plantas sofrem também com a transmissão de vírus de planta para planta, injetados pelos afídeos. Esses insetos podem causar prejuízos em diferentes tipos de culturas que vão desde frutas e hortaliças até culturas de algodão [25], [26].

Uma das formas de controlar o aparecimento de afídeos nas culturas é incentivando e protegendo as espécies de insetos que deles se alimentam. A joaninha é um dos seus principais predadores.

Uma outra característica bastante peculiar dos afídeos é o uso de feromônios de alarme para a comunicação uns com os outros. Eles usam esses sinais químicos em situações de perigo. Ao serem atacados por seus predadores esses insetos liberam um tipo de feromônio avisando aos outros indivíduos da mesma espécie a presença do inimigo. Dessa forma eles podem fugir para outras regiões onde não haja perigo.



Figura 3.1 Hortaliça (Brócolis) infestada de Afídeos

3.1.3 Os Predadores

Os insetos, que são os inimigos naturais, constituem um recurso natural, gratuito e renovável, presente em todas as culturas. Entre os insetos auxiliares mais conhecidos destacam-se os Coccinelídeos ou joaninhas. Inúmeras espécies de joaninhas, muitas delas de cores e desenhos vistosos, são predadoras muito ativas de afídeos, cochonilhas, ácaros e outras pragas. A mais comum é a joaninha de sete pintas (*Coccinella septempunctata*). Elas são predadores vorazes de afídeos, contribuindo para o controle natural de diversas culturas, como fruteiras, leguminosas, milho, trigo, etc, aparecem em quase todas as culturas e algumas espécies são, atualmente, reproduzidas em laboratórios especializados e usadas no controle biológico.

A joaninha de sete pintas tem corpo oval, com 7 a 8 mm de comprimento e duas manchas brancas uma de cada lado da cabeça. Os ovos são cor de laranja e medem aproximadamente 1 mm de comprimento. As larvas são negras e têm forma de lagarta. Possuem três pares de patas muito proeminentes que medem 7 a 8 mm.

Os adultos, alados, disseminam-se rapidamente na cultura, em busca de presas e realizando posturas. Elas passam o inverno em locais abrigados do frio e de predadores, próximo das culturas em que se alimentam e reproduzem. Na primavera, iniciam a sua atividade predadora de afídeos, mesmo antes de efetuarem posturas. As fêmeas podem pôr 20 a 50 ovos por dia. Os ovos são colocados próximo das presas, usualmente em pequenos grupos, em folhas e ramos. Dois a cinco dias depois, ocorre a eclosão das larvas, que iniciam rapidamente a sua atividade de predadores. As larvas crescem de 1 a 4,7 mm, num período de 10 a 30 dias, dependendo do consumo de afídeos. As larvas maiores podem deslocar-se até 12 m por dia em busca da presa. Ao atingirem o 4º estado larvar, a larva pára de comer e vai pupar durante 3 a 12 dias. A figura 3.2 ilustra uma joaninha devorando um afídeo.



Figura 3.2: Joaninha devorando um afídeo.

3.2 Autômatos Celulares (AC's)

Os autômatos celulares (AC's) são algoritmos (ou modelos matemáticos) usados para estudar sistemas complexos que possuem um grande número de componentes simples e idênticos [6]. Os componentes do sistema são representados por sítios ou células e interagem entre si via acoplamentos locais (estrutura de rede) ou de longo alcance. Cada sítio pode assumir um certo valor dentre todos os estados possíveis associados ao problema, o que individualiza cada indivíduo ou célula.

A cada passo de tempo os sítios são atualizados de acordo com as regras de evolução do sistema. O valor assumido por cada sítio vai depender do seu valor e dos valores dos sítios conectados a ele no passo de tempo anterior. A evolução se dá a passos discretos de tempo e é feita sincronicamente ou em paralelo, ou seja, as regras são aplicadas simultaneamente a todos os sítios. O que caracteriza os AC's é a discretização do tempo, das variáveis de estado e do espaço, facilitando assim o tratamento do sistema por meio de computadores.

Mesmo possuindo uma construção bastante simples e interagindo localmente por meio de regras simples, o sistema pode, dependendo das regras aplicadas e mesmo a partir de uma condição inicial sem escala característica, evoluir para padrões complexos que se propagam pelo sistema.

De acordo com Wolfram [27], os autômatos celulares podem ser considerados como idealizações discretas das equações diferenciais parciais freqüentemente utilizadas para

descrever sistemas naturais. Para ilustrar a natureza desses modelos algorítmicos, usaremos como exemplo os AC's unidimensionais estudados por Wolfram. Esses AC's consistem de uma cadeia linear e unidimensional de N sítios aos quais estão associadas variáveis dinâmicas σ_i , $i = 1, 2, \dots, N$, que podem assumir valores pertencentes ao intervalo $[0, k - 1]$. O estado do sítio i mudará no tempo segundo a aplicação do seguinte mapa:

$$\sigma_i(t) = F_i[\sigma_{i-r}(t-1), \dots, \sigma_i(t-1), \dots, \sigma_{i+r}(t-1)]$$

em que F_i é uma função arbitrária que determina a regra de atualização ou evolução do sítio i , normalmente a mesma regra para todos os sítios. O raio r define o alcance da regra. As regras de evolução associam a cada uma das k^{2r+1} vizinhanças possíveis de raio r , um único valor para o sítio central no próximo passo de tempo. Os exemplos mais simples de AC's usam variáveis Booleanas $\sigma_i = 0, 1$ e interações entre primeiros vizinhos $r = 1$ num espaço unidimensional.

Como exemplo, vamos considerar um autômato com vizinhança de 3 sítios ($r = 1$) e dois estados por célula ($k = 2$) conhecida como regra 90. O nome para essa regra se dá devido aos estados assumidos pelo sítio central no tempo $t + 1$ ser equivalente ao número 90 escrito na base binária (01011010). A figura 3.1 mostra a tabela de estados associados ao sítio central pela regra 90 e a sua evolução para alguns passos de tempo.

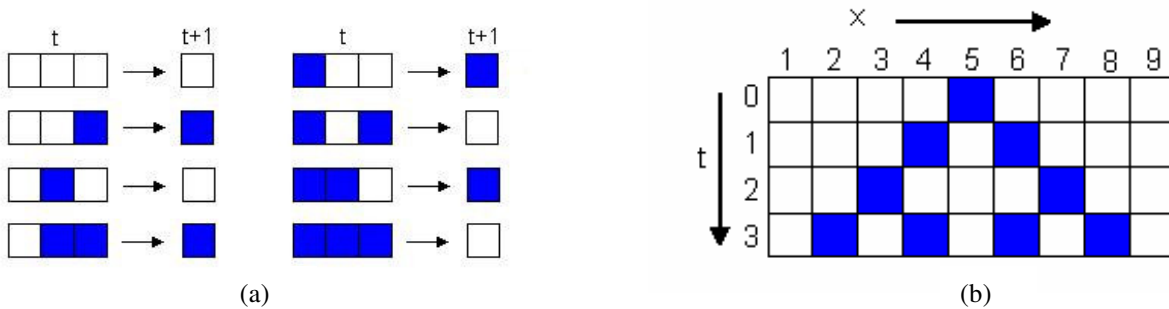


Figura 3.3: (a) Esquema que mostra o valor a ser associado ao sítio central, da respectiva vizinhança, no passo de tempo seguinte de acordo com a regra 90 ($k = 2$, $r = 1$), (b) esquema mostrando como se dá a evolução temporal da regra 90. Um quadrado branco corresponde ao estado $\sigma_i = 0$, enquanto um quadrado azul corresponde ao estado $\sigma_i = 1$.

A figura 3.4 mostra em maior detalhe os padrões gerados, depois de alguns passos de tempo, pela aplicação da regra 90. No primeiro caso, uma condição inicial bastante específica com apenas um sítio não nulo produz um padrão complexo (fractal) conhecido como triângulo de Sierpinski. No segundo caso a configuração inicial é completamente aleatória com cada sítio assumindo, com igual probabilidade, o estado 0 ou 1. Como é possível observar na figura 3.4a, a aplicação repetida de uma regra simples a uma configuração inicial simples acaba gerando um padrão espaço-temporal bastante complexo.

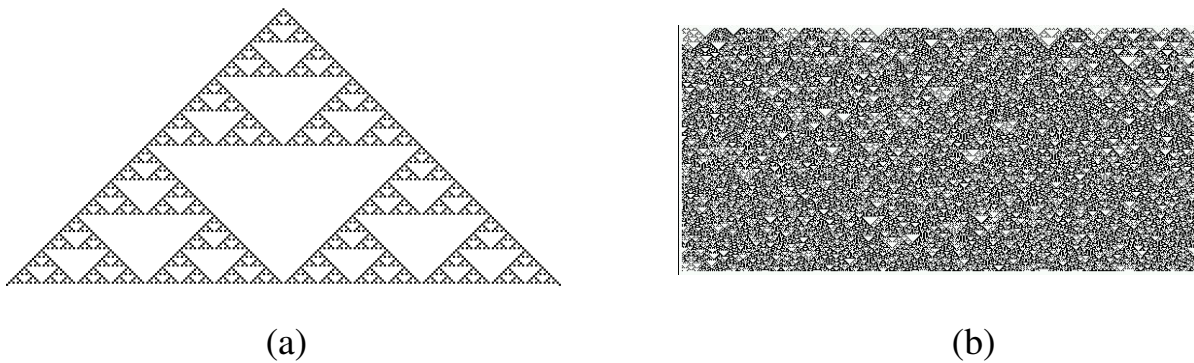


Figura 3.4: Padrões espaço-temporais gerados pela evolução temporal da regra 90 ($k = 2$, $r = 1$): (a) Triângulo de Sierpinski (estado inicial com apenas um sítio não nulo) e (b) estado inicial aleatório (estado 0 ou 1 equiprováveis).

3.3 Um Modelo de AC para o Sistema Presa-Predador-Feromônio de Alarme

No nosso modelo de AC o ambiente homogêneo é representado por uma rede quadrada de dimensão $L \times L$ onde cada sítio da rede pode estar vazio ou ocupado por apenas um indivíduo, uma presa ou um predador. São usadas condições de contorno periódicas, segundo as quais as bordas do ambiente são ligadas formando a superfície de um toro. Esse tipo de condição de contorno minimiza os efeitos de borda e o tamanho finito do ambiente fazendo com que todos os sítios tenham um mesmo número de vizinhos.

O estado inicial consiste em N presas e P predadores distribuídos aleatoriamente nos sítios da rede de forma auto-includente. Os predadores possuem também uma energia interna associada, escolhida aleatoriamente, de acordo com uma distribuição uniforme, no intervalo $[E_{\text{mim}}, E_{\text{máx}}]$.

3.3.1 Regras de Evolução

A cada passo de tempo L^2 sítios da rede são visitados aleatoriamente e o que se espera é que, em média, todos os sítios sejam visitados com mesma frequência.

Um sítio vazio é representado pelo estado 0, as presas pelo estado 1 e os predadores pelo estado 2. O primeiro passo após a escolha do sítio é determinar o tipo de indivíduo que o ocupa ou se ele está vazio. Se estiver vazio um novo sorteio é feito. Encontrando-se uma presa ou um predador as regras de evolução são aplicadas de acordo com o tipo de indivíduo presente. Essas regras serão discutidas nas próximas subseções.

3.3.2 O Feromônio

Os feromônios são substâncias químicas voláteis e de cadeia estrutural simples, utilizados em diminutas quantidades como os principais elementos da linguagem de comunicação entre os animais, particularmente entre os insetos. Existem diversos tipos de feromônio e com as mais diversas finalidades.

Feromônio Sexual: aumenta a probabilidade de sucesso no acasalamento. Dependendo da espécie tanto o macho quanto a fêmea podem produzi-lo.

Feromônio de Trilha: são comuns nos insetos sociais e utilizados para retornar à colônia, empregado para indicar a fonte de alimento ou o novo sítio de moradia onde a colônia deverá se estabelecer.

Feromônio de Território ou Marcação: delimita territórios, minimizando ou até evitando encontros indesejáveis e agressivos.

Feromônio de Alarme: transmite uma mensagem de perigo ou assinala a presença de um inimigo.

Feromônio de Agregação: tem como função principal atrair um elevado número de indivíduos da mesma espécie, geralmente com o objetivo de indicar a presença de alimento e parceiros sexuais.

Muitos insetos usam esses sinais químicos para fins reprodutivos. Normalmente, o feromônio secretado pelas fêmeas produz interesse sexual nos machos que, ao detectarem a pluma de feromônio, percorrem o terreno em busca do acasalamento [26]. Outros animais como as abelhas emitem feromônio quando se encontram em situação de perigo. Existem também alguns afídeos que ao serem atacados liberam um feromônio de alarme avisando aos outros indivíduos de sua espécie a presença do inimigo.

O nosso modelo de AC assume que sempre que um predador encontra uma presa e, conseqüentemente, acontece a predação, a presa libera uma certa quantidade de feromônio no sítio onde a predação acontece. Deste modo as outras presas podem ser auxiliadas na fuga das regiões onde existem predadores. A concentração de feromônio é descrita pela seguinte equação de reação-difusão:

$$\frac{\partial C(\vec{x}, t)}{\partial t} = D\nabla^2 C(\vec{x}, t) + \sum_{\text{predações}} \beta \delta(\vec{x} - \vec{x}_0) - \gamma C(\vec{x}, t) \quad (3.1)$$

Essa equação leva em consideração a degradação natural do feromônio e as presas capturadas como fonte de produção de feromônio. Os parâmetros que controlam o modelo são as taxas de liberação β e de degradação γ do feromônio e a sua constante de difusão D . Todos esses parâmetros são constantes positivas no modelo. A equação (3.1) é resolvida numa rede quadrada com condições de contorno periódicas via método de relaxação [29], (veja anexo 1).

3.3.3 Regras para os Predadores

Ao ser sorteado um sítio que contém um predador, as regras relativas a ele são aplicadas.

Como cada predador possui uma energia interna associada, ele morre se sua energia for menor que E_{\min} . Caso sua energia seja maior ou igual a E_{\min} ele irá se mover aleatoriamente na rede na esperança de encontrar uma presa. Se em algum sítio, entre os

primeiros vizinhos de sua posição, houver uma presa ela será capturada. Se houver mais de uma presa, a escolha entre elas é feita de forma aleatória e a presa é capturada pelo predador. Ao capturar a presa, o predador migra para o sítio da presa e, com probabilidade λ_p , deixa um descendente no sítio anteriormente ocupado por ele, o que lhe custa uma certa quantidade fixa de energia. O filho terá uma energia escolhida, aleatoriamente, entre os valores E_{\min} e E_{\max} . Caso não deixe descendente, o predador terá sua energia interna aumentada de um fator constante, sendo que o valor E_{\max} não pode ser ultrapassado.

O predador, que não encontrar nenhuma presa migrará para um sítio qualquer que esteja a uma distância escolhida aleatoriamente dentro de um certo intervalo. Porém, isso vai lhe custar um decréscimo na energia interna. Ao migrar para um sítio mais distante o predador pode encontrar uma presa e se alimentar, mas não pode gerar um descendente. O incremento na energia devido a predação é menor que o gasto para se fazer à migração. Finalmente, a cada passo de tempo sem comer, o predador tem sua energia interna decrementada de um fator constante.

3.3.4 Regras para as Presas

Quando um sítio que contém uma presa é escolhido, as regras relativas às presas são aplicadas. O tamanho da população de presas é limitado pelo fator de Verhulst:

$$V(t) = \frac{N(t)}{N_{\max}} \quad (3.2)$$

em que $N(t)$ é o tamanho da população de presas no tempo t e N_{\max} é o número máximo de indivíduos da população de presas e está associado à capacidade de suporte do ambiente. O fator de Verhulst representa a competição entre as próprias presas por recursos naturais como espaço e comida. Assim, se a população estiver próxima à capacidade de suporte N_{\max} a presa escolhida pode morrer com uma probabilidade bastante alta. Se a presa não morrer, ela irá migrar para um de seus sítios primeiro vizinhos vazios. A caminhada das presa não é feita ao acaso. Quando uma presa é capturada por um predador, ela libera no sítio onde houve a predação uma certa quantidade de feromônio que irá difundir na rede.

Assim, para se movimentar, a presa escolhe o sítio onde a concentração de feromônio é menor, o que corresponde a uma estratégia para fugir dos predadores. Quando se move, a presa tem uma probabilidade λ_N de deixar um descendente no sítio antes ocupado por ela. A divisão só acontece se a presa se mover.

3.3.5 Diagrama de Blocos do Modelo

A simulação do modelo de AC é resumida no diagrama de blocos apresentado na figura 3.5. Primeiramente o sistema parte de uma situação inicial com presas e predadores distribuídos aleatoriamente em uma rede. A cada passo de tempo, os sítios da rede são visitados e as regras de movimento, predação, nascimento e morte são aplicadas aos indivíduos. Juntamente com a aplicação dessas regras, é feita a difusão do feromônio e são acumulados o número de indivíduos de cada espécie. Esse processo se repete até que seja atingido um total de 800 iterações. O número de iterações é escolhido de tal forma que o sistema possa ter atingido a condição de equilíbrio.

Esse processo é repetido para diversas amostras com o mesmo estado inicial e mesmos valores de parâmetros. Depois do número de 10 amostras ter sido atingido, é feita uma média sob as amostras do número de indivíduos de cada espécie presentes na rede para cada passo de tempo.

No diagrama abaixo, t e T representam em qual iteração o sistema se encontra e o número total de iterações, respectivamente. NA e NTA são a amostra que está sendo iterada e o número total de amostras, respectivamente.

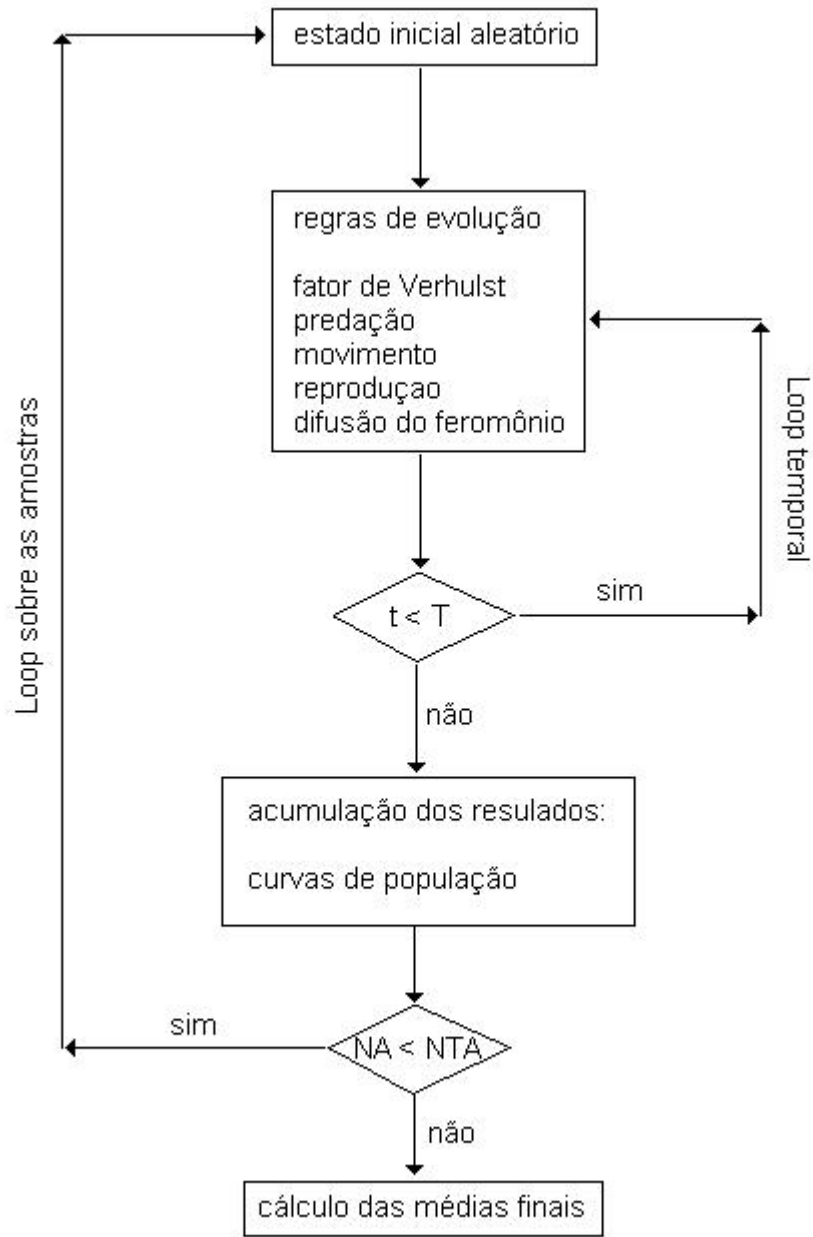


Figura 3.5: Diagrama de blocos para o AC proposto.

Capítulo 4

Equações Diferenciais

Tradicionalmente, os fenômenos físicos são descritos por equações diferenciais que podem ser ordinárias ou parciais. Para sistemas físicos de interesse essas soluções são raras ou aproximadas. As próximas seções se destinam a explicar como é feito o estudo qualitativo de equações diferenciais e sua aplicação à equações diferenciais parciais acopladas que representam a dinâmica de um sistema presa-predador com feromônio de alarme.

4.1 Estudo Qualitativo de Equações Diferenciais

O estudo qualitativo de equações diferenciais preocupa-se em identificar características importantes de suas soluções sem resolvê-las. Tais procedimentos se aplicam tanto a equações diferenciais lineares como não-lineares. Nos casos de sistemas não-lineares é que o estudo qualitativo revela sua potencialidade. Dado um conjunto de equações diferenciais é possível identificar as principais características de suas soluções e compreender de modo qualitativo o comportamento do sistema utilizando um diagrama de fluxo no espaço de fases, chamado de retrato de fases [4], [12].

O retrato de fases mostra como um estado evolui à medida que o tempo passa. As curvas que compõem o retrato de fases são chamadas linhas de fluxo ou trajetórias de fase e representam as possíveis soluções das equações estudadas. No retrato de fases encontram-

se também os pontos fixos das equações que representam suas soluções estacionárias. Esses pontos fixos podem ser estáveis ou instáveis.

Seja (x^*, y^*) um ponto fixo de uma EDO qualquer. Dizemos que esse ponto é assintoticamente estável se a resposta do sistema a uma pequena perturbação aproxima-se de (x^*, y^*) quando $t \rightarrow \infty$ [4] e nesse caso o ponto (x^*, y^*) é um atrator. Se a resposta do sistema a uma pequena perturbação permanece pequena quando $t \rightarrow \infty$, o ponto em questão também é estável e sua estabilidade é do tipo estabilidade neutra ou estabilidade de Lyapunov [4]. Agora, se uma pequena perturbação cresce quando $t \rightarrow \infty$ temos um ponto de equilíbrio instável e dizemos que o ponto (x^*, y^*) é um repulsor.

De acordo com as definições acima, nota-se que a estabilidade tem uma dependência contínua e uniforme das condições iniciais e são locais. Um ponto de equilíbrio é estável no sentido que atrai soluções iniciais próximas a ele, mas pode não atrair soluções com condições iniciais distantes. O conjunto de todas as possíveis condições iniciais que converge para o mesmo atrator é chamado bacia de atração.

Em resumo, o estudo da estabilidade das soluções estacionárias do sistema é feito através da perturbação das condições iniciais próximas a tais pontos fixos.

4.1.1 Estabilidade Linear

Como o nosso sistema envolve três espécies, presas, predadores e feromônio de alarme, consideramos o sistema genérico de EDO's: $\dot{N} = f_1(N, P, F)$, $\dot{P} = f_2(N, P, F)$ e $\dot{F} = f_3(N, P, F)$. As soluções estacionárias deste sistema são obtidas resolvendo-se as equações: $0 = f_1(N, P, F)$, $0 = f_2(N, P, F)$ e $0 = f_3(N, P, F)$.

Determinados os pontos de equilíbrio, para se descobrir o tipo de estabilidade linear de cada um deles basta calcular os autovalores da matriz Jacobiana referentes a cada um destes pontos de equilíbrio. Isso é feito solucionando a seguinte equação:

$$\det(J - \lambda I) = 0 \tag{4.1}$$

Onde I é a matriz identidade, λ representa os autovalores e J é a matriz Jacobiana avaliada nos pontos fixos.

$$J = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial N} & \frac{\partial f_1}{\partial P} & \frac{\partial f_1}{\partial F} \\ \frac{\partial f_2}{\partial N} & \frac{\partial f_2}{\partial P} & \frac{\partial f_2}{\partial F} \\ \frac{\partial f_3}{\partial N} & \frac{\partial f_3}{\partial P} & \frac{\partial f_3}{\partial F} \end{bmatrix} \quad (4.2)$$

No caso geral, a equação (4.1) possui λ_i ($i = 1, 2, 3, \dots, p$), onde $p < n$, onde n é a ordem da matriz, soluções que podem ser reais ou complexas. As várias possibilidades de combinações dos autovalores vão definir o tipo de estabilidade linear dos pontos de equilíbrio e também a forma das soluções em sua vizinhança [4], [12].

4.1.2 Classificação dos Pontos de Equilíbrio

O número de casos diferentes gerados pelas inúmeras combinações possíveis de autovalores cresce dramaticamente com a dimensão do sistema. Assim, consideraremos apenas o caso bidimensional (2 EDO's) com λ_1 e λ_2 sendo os dois autovalores. Então temos as seguintes possibilidades:

1. λ_1 e λ_2 , são reais e distintos com $\lambda_1 \cdot \lambda_2 > 0$.

Neste caso, o ponto fixo é denominado um *nó* ou *ponto nodal*.

Estabilidade: $\lambda_1, \lambda_2 > 0$, o ponto fixo é instável.

$\lambda_1, \lambda_2 < 0$, o ponto fixo é estável.

2. λ_1 e λ_2 , reais com $\lambda_1 = \lambda_2 \neq 0$

Neste caso, o ponto fixo é denominado *nó impróprio*.

3. λ_1 e λ_2 reais, $\lambda_1 \cdot \lambda_2 < 0$.

Quando λ_1 e λ_2 têm sinais distintos o ponto de equilíbrio é denominado ponto de *sela hiperbólico*. Tal ponto é sempre instável.

4. λ_1 e λ_2 , complexos conjugados com $Re \lambda_i \neq 0$.

Consideremos $\lambda_{1,2} = \alpha \pm \beta i$.

Se $\alpha \neq 0$ as trajetórias descrevem uma espiral com centro em um ponto fixo que se chama *foco*. Se $\alpha = 0$, o ponto fixo é chamado *centro*.

Estabilidade: $\alpha > 0$, *foco instável*.

$\alpha < 0$, *foco estável*.

Na tabela 4.1 estão resumidas as características dos pontos fixos em duas dimensões.

Resumo da classificação dos pontos fixos em 2 dimensões (estabilidade linear).

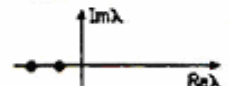

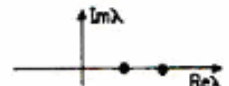
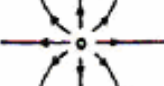


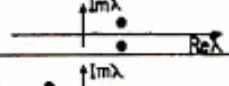
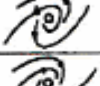
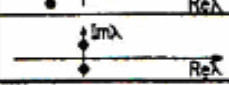

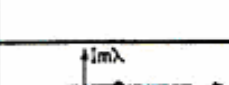
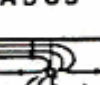
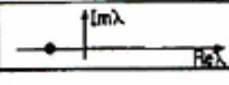

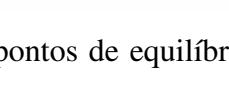
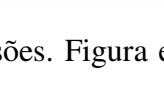
Autovalores	Sinal da parte real	Representação no plano complexo	Ponto fixo	Exemplo	Estabilidade
$\lambda_1 \neq \lambda_2, \lambda_1 \cdot \lambda_2 \neq 0$ $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{R}$	$\lambda_1, \lambda_2 > 0$ $\lambda_1, \lambda_2 < 0$		nó (hiperbólico)		assintoticamente estável
	$\lambda_1, \lambda_2 > 0$ $\lambda_1, \lambda_2 > 0$		nó (hiperbólico)		instável
	$\lambda_1, \lambda_2 < 0$		sela (hiperbólico)		instável
$\lambda_1 = \lambda_2^*$ (complexos conjugados)	positiva		foco (hiperbólico)		instável
	negativa		foco (hiperbólico)		assintoticamente estável
	nula		centro (elíptico) CASO DEGENERADO		estável (não assintoticamente)
$\lambda_1 \cdot \lambda_2 = 0$	nula	CASOS DEGENERADOS (elípticos)			
$\lambda_1 = \lambda_2 = 0 \in \mathbb{R}$	positiva		"inflected node" (hiperbólico)		instável
	negativa		"inflected node" (hiperbólico)		assintoticamente estável

Tabela 4.1: Classificação dos pontos de equilíbrio em duas dimensões. Figura extraída do livro: Caos uma Introdução. N. Fiedler-Ferrara, C.P.C. Prado. Editora Edgard Blucher.

4.2 EDP's com Reação-Difusão

O modelo contínuo estudado por nós é constituído por três equações diferenciais parciais acopladas que representam a dinâmica de um sistema presa-predador com evasão mediada por feromônio de alarme. Essas equações descrevem as interações tróficas entre presas e predadores com uma forma logística na equação (4.3) e com funções resposta nas equações (4.3) e (4.4) do tipo proposto por Holling (1959) [23], propomos os termos de difusão das equações (4.3), (4.4) e (4.5) e também os termos de fluxo nas equações (4.3) e (4.4).

Deste modo, as populações de presas e de predadores obedecem as seguintes equações:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aNP}{1+ahN} + \sigma_N \nabla^2 N - \vec{\nabla} \cdot (N\vec{V}_N) \quad (4.3)$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = e \frac{aNP}{1+ahN} - \mu P + \sigma_P \nabla^2 P + \vec{\nabla} \cdot (P\vec{V}_P) \quad (4.4)$$

$$\frac{\partial F}{\partial t} = \gamma NP - \nu F + \sigma_F \nabla^2 F \quad (4.5)$$

onde: $\vec{V}_P = \xi \vec{\nabla} N$ $\vec{V}_N = \eta \vec{\nabla} F$

Nelas, $N(\vec{x}, t)$ representa a densidade de presas no sistema, $P(\vec{x}, t)$ a densidade dos predadores e $F(\vec{x}, t)$ representa a quantidade de feromônio, todas na posição x e no instante t , no sistema .

A equação (4.3) representa a dinâmica das presas. O primeiro termo dessa equação é o termo logístico e representa a dinâmica intrínseca (nascimento e a morte natural) das presas sendo r a sua taxa de reprodução e K a capacidade de suporte do meio. O segundo termo é a morte por predação, proposta por Holling, em que a é a eficiência com que os

predadores capturam as presas e h é o tempo de manipulação. O terceiro termo representa a difusão ou movimento aleatório das presas e o último termo é o fluxo das presas na direção oposta ao gradiente de feromônio de alarme responsável pela fuga orientada das presas de regiões onde existem altos índices de predação.

A equação (4.4), por sua vez, está representando a dinâmica dos predadores. No primeiro termo, e é a eficiência com que os predadores transformam as presas capturadas em descendentes e as outras constantes já foram mencionados na equação (4.3). O segundo termo da equação (4.4) é a morte natural dos predadores segundo uma taxa μ . Os dois termos seguintes representam a difusão dos predadores na rede e o fluxo dos predadores na direção do gradiente de presas, respectivamente.

A concentração de feromônio é descrita pela equação (4.5). Seu primeiro termo representa a produção de feromônio que se dá quando há o encontro entre presas e predadores, segue um termo de decaimento e o último termo é a difusão do feromônio no meio. As constantes γ e ν são as taxas de produção e degradação do feromônio, respectivamente. Todos os parâmetros das equações acima são constantes e positivos.

Para reduzir o número de parâmetros do modelo vamos fazer com que as equações se tornem adimensionais. Para isso, são introduzidas algumas mudanças convenientes de variáveis (Anexo 2) que tornam as equações da seguinte forma:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = N(1-N) - \frac{aNP}{1+ahN} + \sigma_N \nabla^2 N - \vec{\nabla} \cdot (N\vec{V}_N) \quad (4.6)$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \frac{aNP}{1+ahN} - \mu P + \sigma_P \nabla^2 P + \vec{\nabla} \cdot (P\vec{V}_P) \quad (4.7)$$

$$\frac{\partial F}{\partial t} = \gamma NP - \nu F + \sigma_F \nabla^2 F \quad (4.8)$$

em que: $\vec{V}_P = \xi \vec{\nabla} N$ e $\vec{V}_N = \eta \vec{\nabla} F$. Por simplicidade, as novas variáveis foram escritas com a mesma notação anterior à transformação.

4.2.1 Soluções Espacialmente Homogêneas

Supondo as equações serem espacialmente homogêneas, isto é, as derivadas espaciais nulas, temos:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = N(1-N) - \frac{aNP}{1+ahN} \quad (4.9)$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \frac{aNP}{1+ahN} - \mu P \quad (4.10)$$

$$\frac{\partial F}{\partial t} = \gamma NP - \nu F \quad (4.11)$$

As soluções estacionárias (derivadas temporais nulas) das equações acima possuem três diferentes interpretações:

- $\vec{x}_1^* = (0,0,0)$ o ponto trivial que representa a extinção das espécies;
- $\vec{x}_2^* = (1,0,0)$ representa a existência somente de presas;
- $\vec{x}_3^* = \left(\frac{\mu}{a(1-h\mu)}, \frac{a(1-h\mu)-\mu}{a^2(1-h\mu)^2}, \frac{\gamma\mu}{\nu} \left[\frac{a(1-h\mu)-\mu}{a^3(1-h\mu)^3} \right] \right)$ representa a coexistência das

três espécies. Para essa condição é necessário que $a \geq \frac{\mu}{1-\mu h}$ e que $\mu h < 1$, pois

$$(N, P, F) \geq 0.$$

4.2.2 Estabilidade Linear das Soluções Espacialmente Homogêneas

A estabilidade dos pontos de equilíbrio é dada através da análise dos autovalores da matriz Jacobiana:

$$J = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial N} & \frac{\partial f_1}{\partial P} & \frac{\partial f_1}{\partial F} \\ \frac{\partial f_2}{\partial N} & \frac{\partial f_2}{\partial P} & \frac{\partial f_2}{\partial F} \\ \frac{\partial f_3}{\partial N} & \frac{\partial f_3}{\partial P} & \frac{\partial f_3}{\partial F} \end{bmatrix} \longrightarrow J = \begin{bmatrix} 1 - 2N - \frac{aP}{(1+ahN)^2} & -\frac{aN}{(1+ahN)} & 0 \\ \frac{aP}{(1+ahN)^2} & \frac{aN}{(1+ahN)} - \mu & 0 \\ \gamma P & \gamma N & -\nu \end{bmatrix}$$

Os autovalores correspondentes para cada ponto são:

- Ponto $\vec{x}_1^* = (0,0,0)$ $\lambda_1=1$ (instável)
 $\lambda_2 = -\mu$ (estável)
 $\lambda_3 = -\gamma$ (estável)

Esse ponto com duas direções estáveis e uma direção instável representa um ponto de sela.

- Ponto $\vec{x}_2^* = (1,0,0)$ $\lambda_1 = -1$ (estável)
 $\lambda_2 = -\gamma$ (estável)
 $\lambda_3 = \frac{a}{(1+ah)} - \mu$ (instável)

A instabilidade do ponto λ_3 está ligada à condição de existência do ponto de equilíbrio \vec{x}_3^* . Assim, como anteriormente, esse também é um ponto de sela, pois possui duas direções estáveis e uma direção instável.

- Ponto $\vec{x}_3^* = \left(\frac{\mu}{a(1-h\mu)}, \frac{a(1-h\mu)-\mu}{a^2(1-h\mu)^2}, \frac{\gamma\mu}{\nu} \left[\frac{a(1-h\mu)-\mu}{a^3(1-h\mu)^3} \right] \right)$ para esse ponto só é possível calcular, diretamente, apenas um autovalor $\lambda_1 = -\gamma$ (estável). Os outros autovalores são dados a partir das raízes da seguinte equação:

$$\lambda^2 - \left(\frac{\mu}{a} - \frac{2\mu}{a(1-h\mu)} + h\mu \right) \lambda + \left(\mu - h\mu^2 - \frac{\mu^2}{a} \right) = 0 \quad (4.12)$$

As raízes em questão são as seguintes:

$$\lambda_2 = \frac{1}{2} \left[k_1 + k_1 \sqrt{1 - 4 \frac{k_2}{k_1^2}} \right] \quad e$$

$$\lambda_3 = \frac{1}{2} \left[k_1 - k_1 \sqrt{1 - 4 \frac{k_2}{k_1^2}} \right]$$

onde:

$$k_1 = \frac{\mu}{a} - \frac{2\mu}{a(1-h\mu)} + h\mu \quad e$$

$$k_2 = \mu - h\mu^2 - \frac{\mu^2}{a}$$

Deste modo temos o seguinte:

Para k_1 positivo ($k_1 > 0$)

- $4 \frac{k_2}{k_1^2} < 1$ $\lambda_2 > 0$ (instável)
- $\lambda_3 > 0$ (instável)

Esse é um ponto de sela instável.

- $4 \frac{k_2}{k_1^2} > 1$ $\lambda_2 = \frac{k_1}{2} [1 + i\alpha]$
- $\lambda_3 = \frac{k_1}{2} [1 - i\alpha]$

com: $\alpha = \sqrt{1 - 4 \frac{k_2}{k_1^2}}$

Esse ponto caracteriza um foco instável.

Para k_1 negativo ($k_1 < 0$)

- $4 \frac{k_2}{k_1^2} < 1$ $\lambda_2 < 0$ (estável)
- $\lambda_3 < 0$ (estável)

Esse ponto é um nó estável.

- $4 \frac{k_2}{k_1^2} > 1$ $\lambda_2 = \frac{k_1}{2} [1 + i\alpha]$
- $\lambda_3 = \frac{k_1}{2} [1 - i\alpha]$

Esse ponto é um foco estável.

4.2.3 Retrato de Fases do Sistema Espacialmente Uniforme

Conhecendo os pontos de equilíbrio e seus respectivos tipos de estabilidade, o próximo passo é construir os retratos de fase para o sistema. Isso é feito usando um método de integração numérica que permite visualizar a evolução de cada ponto dentro do espaço de fase. O método usado por nós foi a integração numérica pelo algoritmo de Runge-Kutta de quarta ordem [29]. Algumas trajetórias no espaço de fase são mostradas a seguir. A figura 4.2 representa o retrato de fases para o sistema de equações espacialmente homogêneas para os seguintes valores dos parâmetros: $a=3$, $h=0.5$, $\mu=0.5$, $\nu=0.5$, $\gamma=1$. Para esses valores dos parâmetros, o ponto de coexistência é $(0.22, 0.34, 0.15)$ e ele é classificado como um foco estável. As curvas em vermelho e verde evoluem sempre para os mesmos pontos independentes dos valores assumidos pelos parâmetros, enquanto a trajetória azul, que representa o ponto de coexistência, é dependente dos parâmetros.

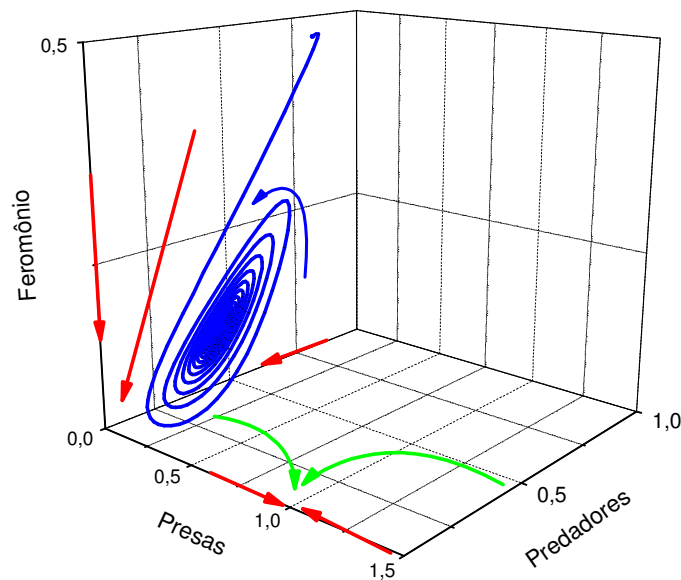


Figura 4.2: Retrato de Fases para o sistema espacialmente homogêneo com os seguintes valores de parâmetros: $a=3$, $h=0.5$, $\mu=0.5$, $\nu=0.5$, $\gamma=1$. O ponto de coexistência é um foco estável.

4.3 Análise das EDP's

Todo o estudo relatado nas subseções anteriores desconsiderou a dependência espacial. Portanto, o sistema foi tratado em termos de uma aproximação de campo médio [28], onde todos os indivíduos estão espalhados homogeneamente no espaço. Agora, para que o problema se torne mais realista, é preciso considerar também os termos de fluxo e de difusão das equações (4.6), (4.7) e (4.8). Para isso recorreremos à integração numérica das EDP's usando o método “upwind” explícito para a discretização do espaço [31]. Esse método possui três diferentes tipos de esquemas que podem diferir quanto a sua eficiência na convergência.

O termo $Lu = \partial / \partial x [u(x,t) \partial S(x,t) / \partial x]$ que representa um fluxo unidimensional pode ser aproximado por:

$$(Lu)(x_i, t_j) \approx \frac{[a(x_{i+1}, t_j)(S(x_{i+1}, t_j) - S(x_i, t_j)) - a(x_i, t_j)(S(x_i, t_j) - S(x_{i-1}, t_j))]}{(\delta x)^2} \quad (4.9)$$

Com o valor assumido por $a(x_i, t_j)$ sendo dependente do esquema escolhido. No nosso caso, escolhemos o esquema B, chamado de esquema “upwind” explícito, que consiste em utilizar as seguintes especificações para $a(x_i, t_j)$.

- Para taxas positivas (perseguição):

$$a(x_i, t_j) = u(x_{i-1}, t_j) \text{ se } S(x_i, t_j) > S(x_{i-1}, t_j)$$

$$a(x_i, t_j) = u(x_i, t_j) \text{ se } S(x_i, t_j) < S(x_{i-1}, t_j)$$

- Para taxas negativas (evasão):

$$a(x_i, t_j) = u(x_i, t_j) \text{ se } S(x_i, t_j) > S(x_{i-1}, t_j)$$

$$a(x_i, t_j) = u(x_{i-1}, t_j) \text{ se } S(x_i, t_j) < S(x_{i-1}, t_j)$$

Em resumo, o esquema “upwind”, ao invés de usar a média das variáveis dos dois sítios vizinhos, à esquerda e à direita, seleciona um ou outro dependendo da direção que se quer seguir, a favor ou contrária ao gradiente.

Capítulo 5

Resultados e Discussões

Nesse capítulo serão apresentados e discutidos os resultados do trabalho, particularmente os diagramas de fases e as curvas de populações obtidas por meio do modelo de autômato celular e alguns resultados prévios obtidos a partir da integração das EDP's.

5.1 Resultados do Modelo de AC

5.1.1 Diagramas de Fases

No modelo de AC proposto e desenvolvido por nós, variamos alguns parâmetros, a saber, as taxas de natalidade de presas (λ_N) e de predadores (λ_P) e a taxa de decaimento do feromônio. Os outros parâmetros, como a energia dos predadores, por exemplo, não foram variados. Para uma dada taxa de decaimento do feromônio, fixamos a taxa de natalidade dos predadores e iteramos o AC diversas vezes para vários valores da taxa de natalidade das presas. Isso é feito para diversas amostras e, como resultado, temos a média sob as amostras do número de indivíduos de cada espécie em cada passo de tempo que o modelo foi iterado. O esquema de muitas combinações entre taxas de natalidade de presas e predadores é repetido para três valores diferentes da taxa de decaimento do feromônio.

Com esses resultados é possível construir um diagrama de fases que mostra os diferentes estados estacionários alcançados pelo sistema, a saber: extinção de ambas as espécies, extinção dos predadores e a coexistência entre presas e predadores.

A seguir, figuras 5.1 a 5.3, são apresentados os diagramas de fases para as diferentes taxas de decaimento do feromônio. Foram escolhidas uma taxa de decaimento baixa ($R=0.1$), onde o ambiente permanece por mais tempo com a presença do feromônio, uma intermediária ($R=0.5$) e outra levando a um decaimento rápido ($R=0.9$) na qual o feromônio desaparece rapidamente e as presas têm mais dificuldade para fugir dos predadores:

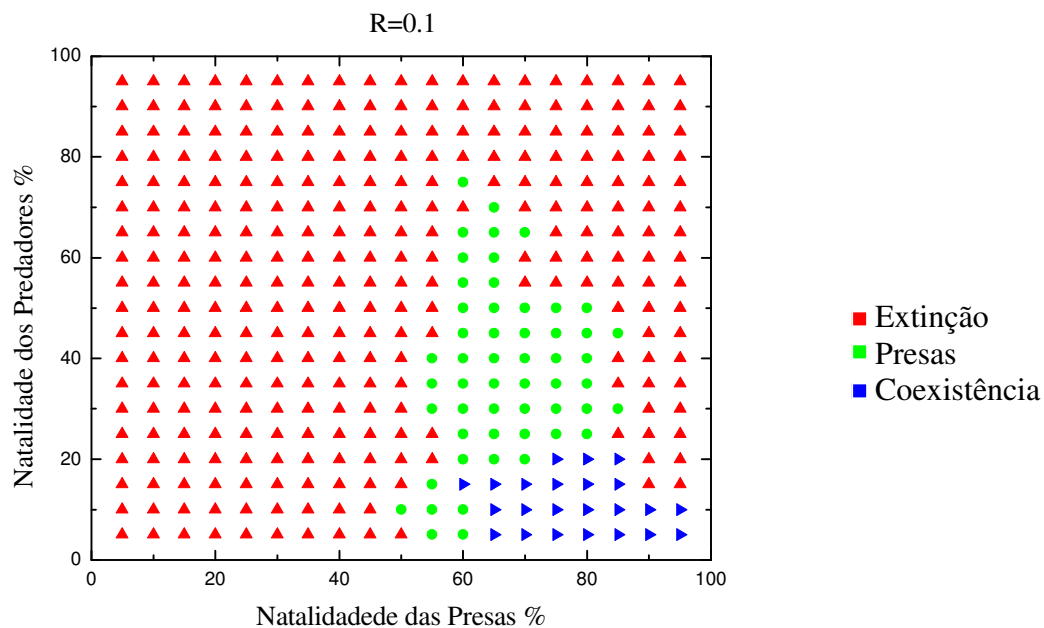


Figura 5.1: Diagrama de Fases para uma taxa de decaimento de feromônio baixa, $R=0.1$.

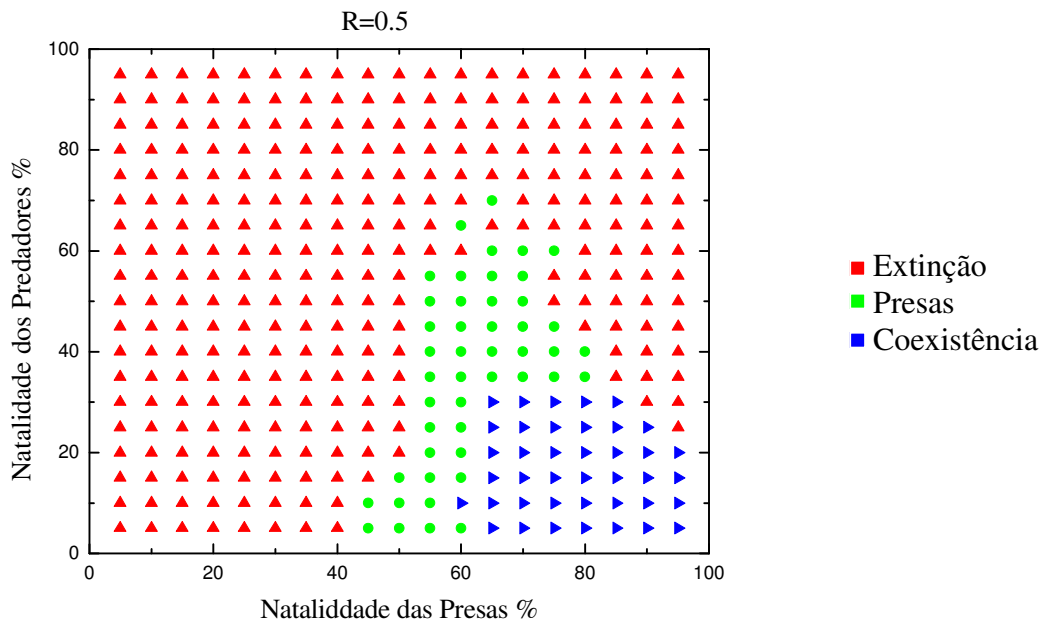


Figura 5.2: Diagrama de Fases para uma taxa de decaimento de feromônio intermediária, $R=0.5$.

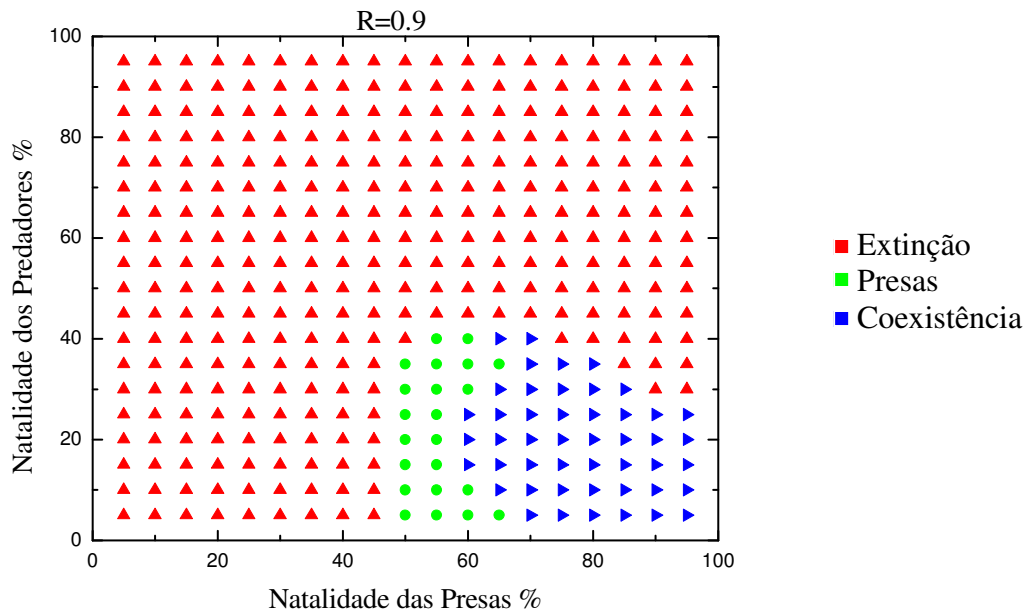


Figura 5.3: Diagrama de Fases para uma taxa de decaimento de feromônio rápida, $R=0.9$, levando a caminhadas "quase" aleatórias para as presas.

Da análise desses diagramas, nota-se que para a maioria dos valores das taxas de natalidade λ_N e λ_P tem-se a extinção das duas espécies. Estamos interessados em situações

onde a densidade de indivíduos seja diferente de zero e isso acontece para baixas taxas de natalidade de predadores e altas taxas de natalidade de presas. Nota-se também que a liberação do feromônio de alarme é um mecanismo eficiente de adaptação que possibilita a sobrevivência da população de presas. Para uma taxa de decaimento de feromônio baixa ($R=0.1$) a fuga das presas de regiões com maior concentração de feromônio foi mais eficiente e a área no gráfico onde há apenas presas é maior que a observada quando a taxa de decaimento é alta ($R=0.9$). Notamos que quando a caminhada das presas é feita “quase” de maneira aleatória, o estado de coexistência ocorre para mais valores da taxa de natalidade que quando o decaimento do feromônio é pequeno.

5.1.2 Curvas de Populações

Com os resultados obtidos nas simulações do modelo de AC foi possível construir curvas para as populações de presas e de predadores para diferentes conjuntos de parâmetros do sistema. Essas curvas podem exibir comportamentos oscilatórios que foram observados tanto para a população de presas quanto para a população de predadores. A seguir serão apresentadas algumas curvas para as populações de presas e de predadores.

Como pode ser observado na figura 5.1, para alguns valores de λ_P (40% por exemplo) o aumento de λ_N faz com que o estado assumido pelo sistema passe de uma fase de extinção das duas espécies para uma fase de sobrevivência apenas de presas e novamente é levada à extinção das espécies. Esse comportamento é fruto da presença do feromônio de alarme. Com λ_N alto, inicialmente a disponibilidade de alimentos para os predadores é grande acarretando assim o aumento dessa população. À medida que o feromônio vai sendo liberado, as presas se agregam e sua reprodução se torna mais difícil em razão da restrição de espaço. Como a população de predadores é grande esses agregados de presas vão sendo devorados a partir das bordas e ambas as espécies são levadas à extinção. Esse tipo de comportamento torna-se menos comum para taxas de decaimento de feromônio maiores (figuras 5.2 e 5.3). Na figura 5.4, temos as curvas de populações para essas duas fases e a figura 5.5 mostra os padrões espaço-temporais formados à medida que o tempo evolui.

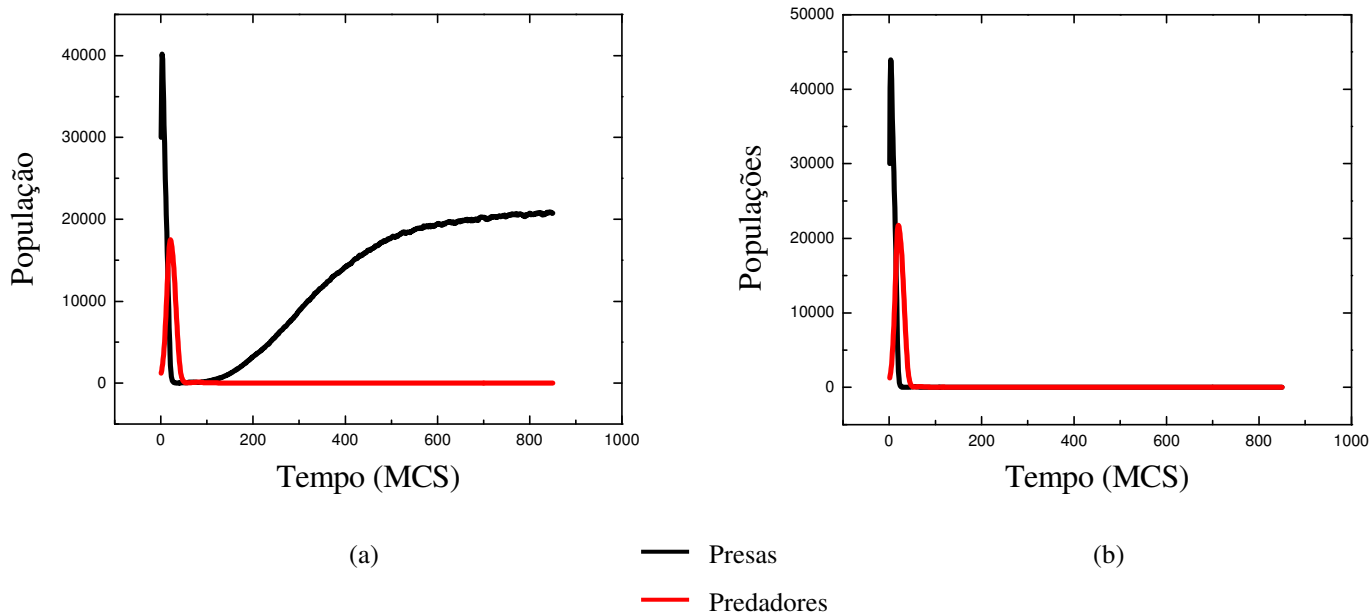


Figura 5.4: Curvas de populações com as mesmas taxas de decaimento de feromônio ($R=0.1$). Para (a) $\lambda_N = 80\%$ e $\lambda_P = 40\%$ e (b) $\lambda_N = 90\%$ e $\lambda_P = 40\%$.

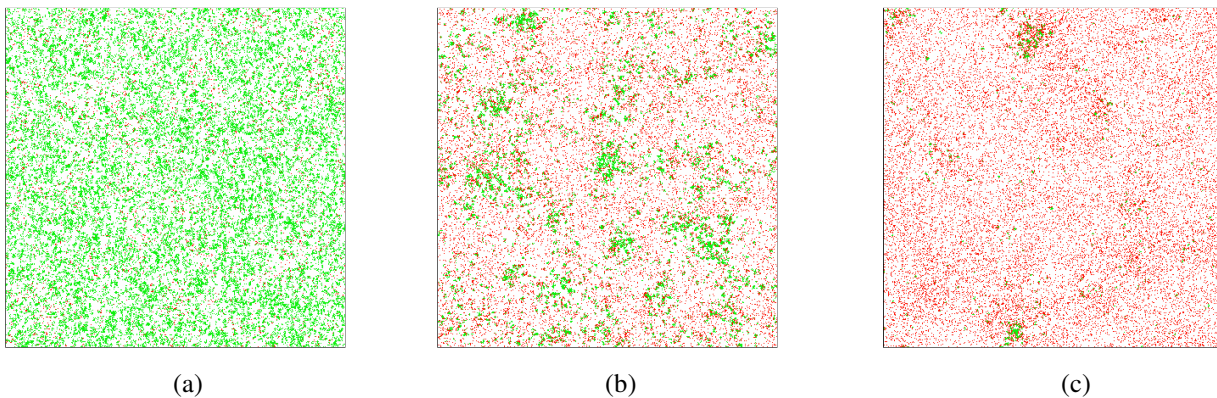


Figura 5.5: Padrões mostrando a evolução do sistema para o gráfico 5.4b; (a) 5 passos de tempo; (b) 15 passos de tempo; (c) 20 passos de tempo. As presas são representadas em verde e os predadores em vermelho.

Na figura 5.6 observa-se um outro comportamento bastante peculiar da população de presas. Mesmo depois de extinta a população de predadores, as presas mantêm uma densidade populacional baixa por um certo período e só depois de algum tempo começam

novamente a crescer até que a população atinja um certo valor da saturação. Da análise da figura 5.7 é possível perceber a formação de um regime com uma agregação espacial não trivial de presas desencadeada pelo feromônio de alarme. Nesse regime os predadores são levados à extinção e a população de presas cresce depois que os clusters formados se tornam progressivamente esparsos. Esse tipo de comportamento não foi observado para uma taxa muito baixa de decaimento do feromônio.

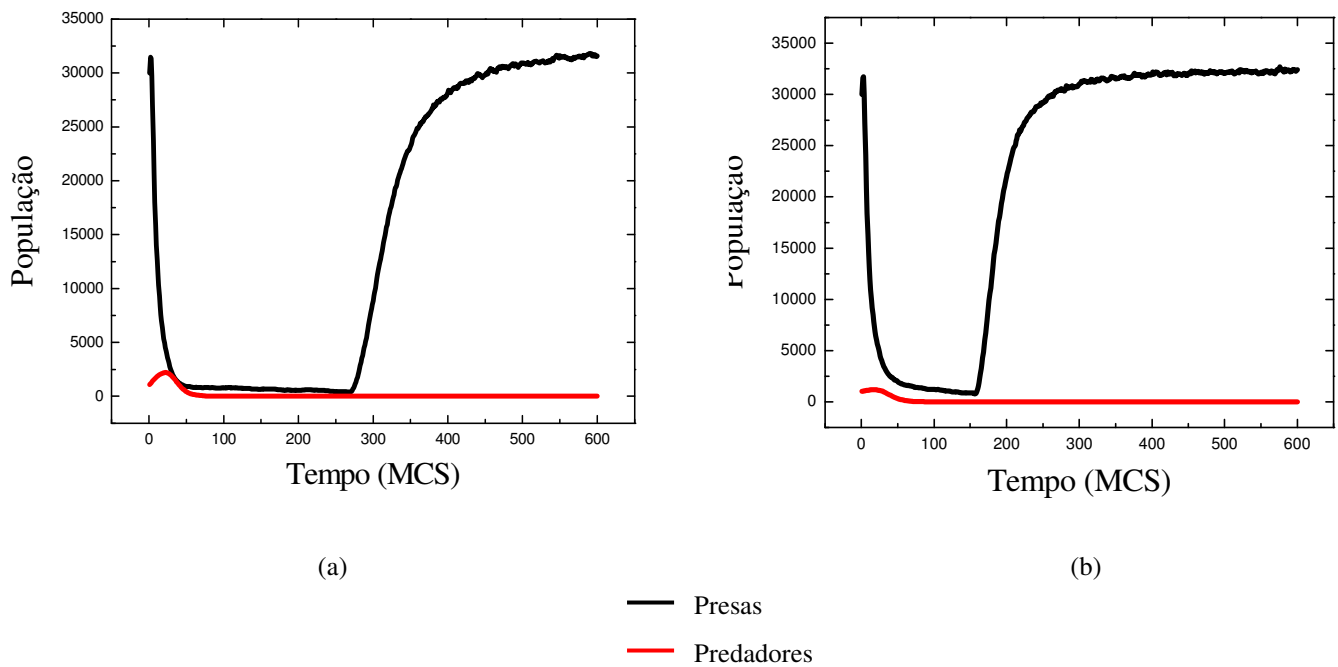


Figura 5.6: Curvas de populações com as mesmas taxas de natalidades, $\lambda_N = 55\%$ e $\lambda_P = 15\%$ mas com diferentes valores para a taxa de decaimento do feromônio. (a) $R=0.5$; (b) $R=0.9$.

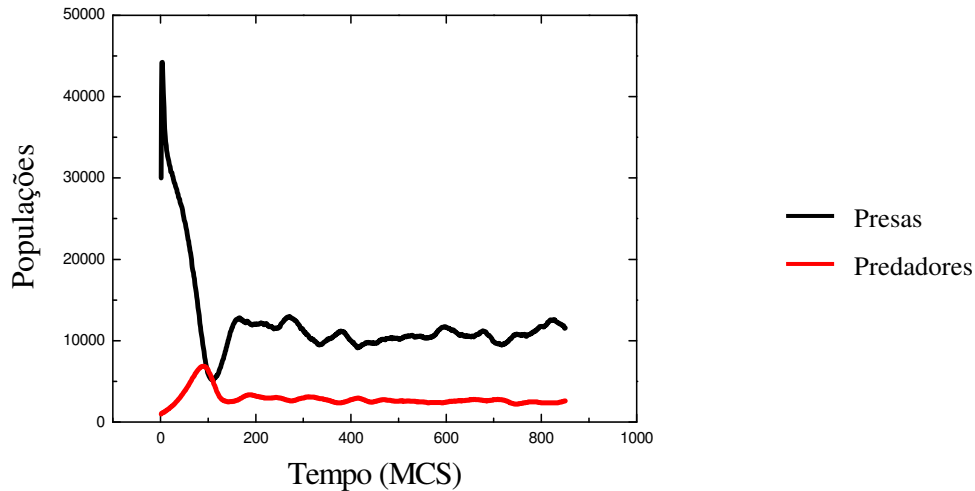


Figura 5.9: Curvas de população para presas e predadores no regime de coexistência com flutuações aleatórias em torno dos valores estacionários. Os parâmetros são: $R=0.1$, $\lambda_p=5\%$ e $\lambda_N=90\%$.

No regime oscilatório, observamos ainda dois tipos de oscilações para o sistema no estado de equilíbrio. Primeiro (figura 5.10a), as oscilações são mais estáveis e periódicas e as amplitudes parecem não variar muito para tempos grandes. Segundo, as amplitudes vão sendo amortecidas à medida que o sistema evolui (figura 5.10b).

Podemos mostrar que, quando o sistema se encontra no estado estacionário, o amortecimento observado para as amplitudes da figura 5.10b pode ser descrito por um decaimento exponencial. Para isso fitamos uma curva sobre os pontos que correspondem às amplitudes máximas e encontramos uma correlação de quase 97% entre a curva obtida e a curva fitada. A curva obtida pode ser observada na figura 5.11.

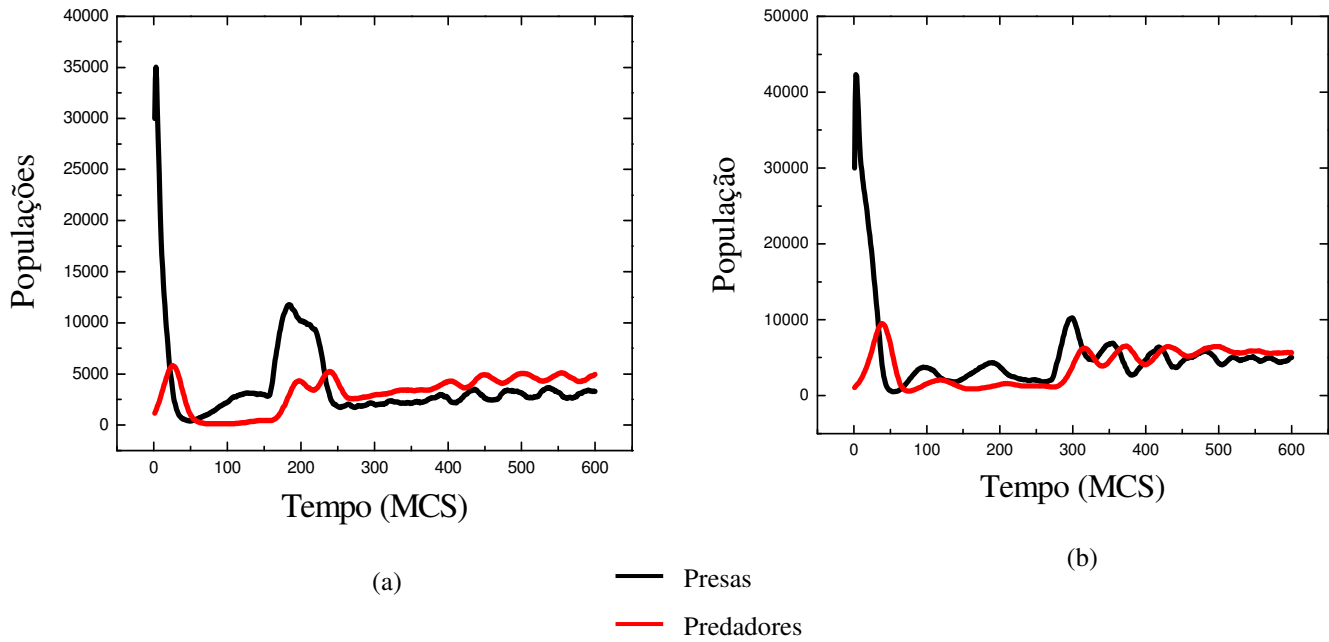


Figura 5.10: Oscilações para presas e predadores; (a) $R=0.9$, $\lambda_p=75\%$ e $\lambda_N=25\%$; (b) $R=0.5$, $\lambda_p=85\%$ e $\lambda_N=15\%$.

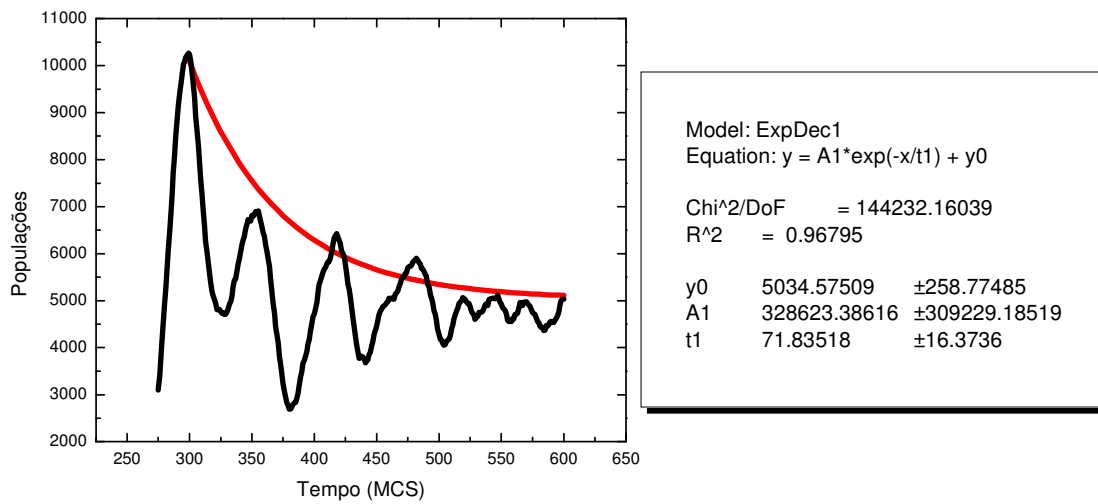


Figura 5.11: Ampliação feita da figura 5.10b para o estado de equilíbrio mostrando o decaimento exponencial das amplitudes para as populações de presas.

5.2 Resultados da Integração Numérica das EDP's

Vamos agora apresentar os resultados preliminares obtidos com a integração numérica das EDP's. O método usado para a integração, e as equações em questão, já foram apresentados no capítulo 4 dessa dissertação. Vale ressaltar que os resultados que aqui serão apresentados são apenas uma prévia do que ainda deve ser feito com relação a esse modelo.

As equações diferenciais parciais para o nosso modelo presa-predador foram integradas usando-se o método “upwind” explícito numa rede quadrada 100X100 com condições de contorno periódicas. A rede possui um grid espacial tanto na direção “x” quanto na direção “y” de mesmo tamanho e igual a 0,5. A integração foi feita usando-se um Δt igual a 10^{-3} . As figuras seguintes mostram a distribuição espacial das populações de presas e de predadores e também concentração de feromônio obtidas por meio da integração numérica das EDP's. Em todos os gráficos são mostradas as populações para uma situação inicial (1000 t) onde as populações estão distribuídas na rede de modo aleatório, e em seguida a situação final (100000 t) onde o sistema atinge o equilíbrio. Esses gráficos correspondem às mesmas condições iniciais com os mesmos valores de parâmetros. Aqui já é possível observar uma das fases que já foi verificada anteriormente no modelo de campo médio e no modelo de AC. Uma situação inicialmente aleatória evoluiu para uma situação onde apenas as presas sobrevivem. A partir das figuras abaixo, que mostram a densidade dos indivíduos espacialmente, nota-se que as presas tendem a se concentrar nas regiões onde a concentração de feromônio é menor, e a distribuição espacial do feromônio é semelhante à distribuição dos predadores. Por enquanto, para esse tipo de abordagem do modelo, foram observados os regimes de extinção e o de sobrevivência apenas das presas que são mostradas nas figuras a seguir.

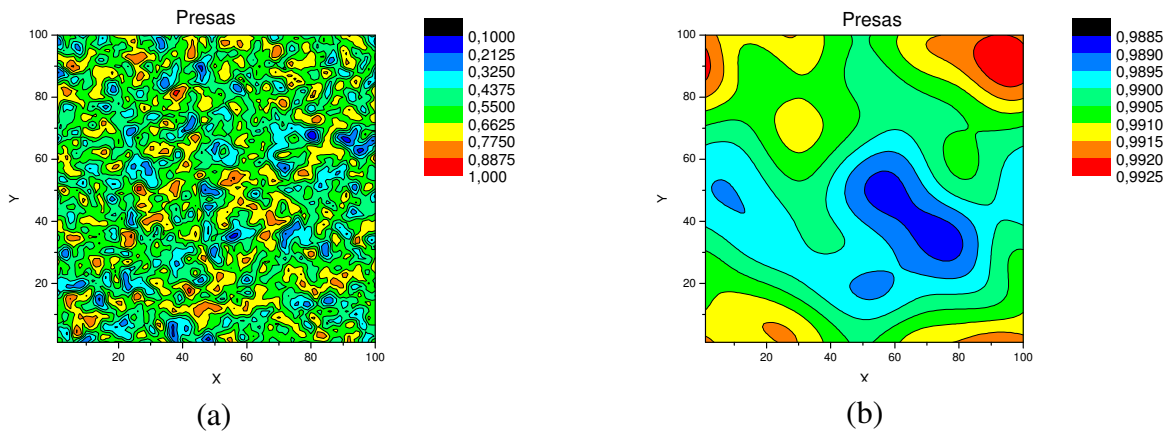


Figura 5.12: Densidade de presas obtida a partir do método de integração numérica para uma rede 100 X 100. (a) $1000 \Delta t$. (b) $100000 \Delta t$.

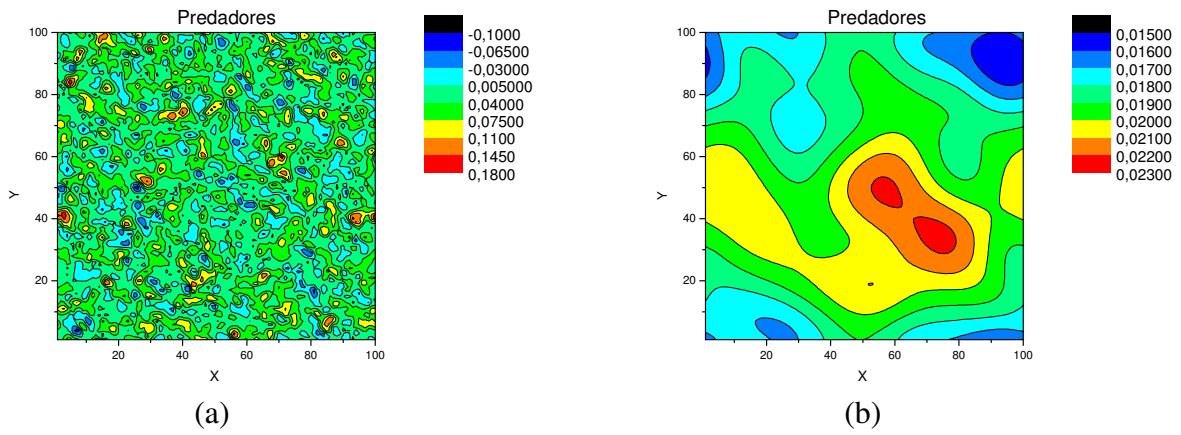


Figura 5.13: Densidade de predadores obtida a partir do método de integração numérica para uma rede 100 X 100. (a) $1000 \Delta t$. (b) $100000 \Delta t$.

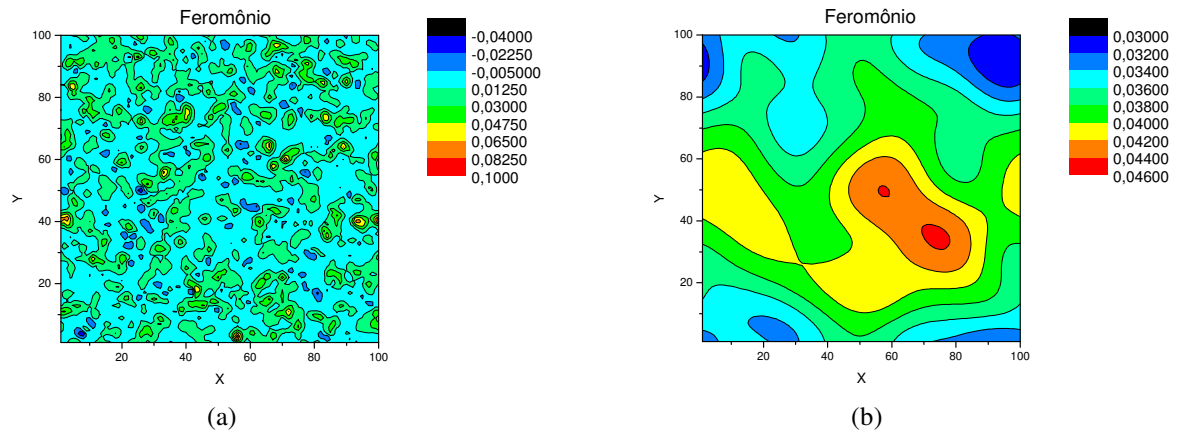


Figura 5.14: Densidade de feromônio obtida a partir do método de integração numérica para uma rede 100 X 100. (a) 1000 Δt . (b) 100000 Δt .

Nas figuras apresentadas acima, observamos o estado onde apenas as presas sobrevivem. Note que o sistema ainda não entrou em equilíbrio, isso pode ser observado porque ainda existem ilhas com diferentes densidades, mas com um pouco mais de tempo essas ilhas desaparecerão e a densidade se tornará homogênea no espaço. Outra coisa que percebemos é que a maior concentração de presas se dá onde a concentração de predadores é menor, neste caso a fuga foi mais eficiente que a predação e as presas sobrevivem. Do mesmo modo a concentração de feromônio é maior justamente onde existem mais predadores, isso pode ser visto observando que as ilhas de maior densidade para predadores e feromônio estão localizadas quase na mesma posição, isso também é esperado porque o feromônio surge onde houve uma predação.

Capítulo 6

Perspectivas

Finalmente apresentamos as perspectivas relativas a esse trabalho e alguns resultados que devem ser revisados e melhorados.

6.1 Integração Numérica das EDP's

A integração numérica das EDP's é um fator importante para a complementação desse trabalho. Através dela será possível fazer uma comparação entre os resultados obtidos pelo modelo de AC e pela integração numérica das equações.

Um algoritmo foi construído para a integração das EDP's, nele é usado o método de integração numérica conhecido como método “upwind” explícito. As equações em questão o método de integração foram apresentados no capítulo 4 desta dissertação. Os resultados que foram apresentados anteriormente mostram o estado onde apenas as presas sobrevivem e também obtemos o estado onde há a extinção das espécies (esse resultado não foi mostrado) note que os estados encontrados até agora com a integração das EDP's concordam com o modelo de AC e com o modelo de campo médio. Agora estamos interessados em obter o estado de coexistência, isso irá demandar um tempo maior devido ao grande número de parâmetros presentes no modelo.

6.2 Modelo de AC

Os resultados obtidos até agora para o modelo de AC, apresentados no capítulo 5, precisam ser complementados. Um de nossos objetivos é caracterizar melhor, as mudanças de fases mostradas nos diagramas das figuras 5.1, 5.2 e 5.3. Vamos simular o modelo para intervalos de taxas de natalidade menores e descrever melhor a região onde acontece a mudança de fase, e assim tentar encontrar algum expoente característico dessas mudanças e compreender o seu significado físico.

Outra perspectiva com relação ao modelo de AC é estudar melhor o comportamento oscilatório apresentado pelas curvas de populações para alguns valores dos parâmetros. Queremos saber qual é a relação entre as oscilações amortecidas e aquelas onde as oscilações permanecem estáveis. Para todos os resultados mostrados no capítulo 5 o tamanho de rede permaneceu fixo (400 X 400). Agora estamos interessados em saber qual a influência do tamanho da rede no sistema. Queremos observar, por exemplo, se as oscilações obtidas para esse tamanho de rede continuam aparecendo quando aumentamos o tamanho de sistema.

À medida que esses trabalhos forem sendo desenvolvidos, novas perspectivas poderão surgir.

Anexo 1

Método de Relaxação

A idéia central do método é a seguinte, seja a equação,

$$\Lambda(\eta) = \rho \quad (\text{i})$$

ρ é um termo de fonte, η é a função que estamos interessados em descobrir e Λ é um operador elíptico. Associada à equação (i) temos uma equação de difusão para $\phi(\vec{r}, t)$ dada por:

$$\frac{\partial \phi(\vec{r}, t)}{\partial t} = \Lambda(\phi(\vec{r}, t)) - \rho \quad (\text{ii})$$

Dada uma distribuição inicial não estacionária para $\phi(\vec{r}, t)$, espera-se que esta função relaxe para uma situação de equilíbrio para tempo grandes, isto é, para $t \rightarrow \infty$, onde todas as derivadas temporais são nulas. Nesse limite assintótico, a equação (ii) volta ao problema inicial, equação (i), e temos $\eta = \phi(\vec{r}, t \rightarrow \infty)$ como solução do problema inicial.

Geralmente, a equação (i) não possui solução analítica e por isso uma opção é usar métodos numéricos para solucionar o problema. Existem diversos modelos numéricos para a solução desses tipos de problemas [26] e a diferença entre eles está na rapidez da convergência. Em nosso caso, estamos interessados em encontrar soluções não

estacionárias e vamos exemplificar o método numérico que usamos. No estado estacionário, a equação (3.1) tem a forma da equação de Poisson:

$$\nabla^2 C(\vec{x}, t) = \rho \quad (\text{iii})$$

Ela pode ser reescrita como:

$$\frac{\partial C(\vec{x}, t)}{\partial t} = \nabla^2 C(\vec{x}, t) - \rho \quad (\text{iv})$$

A discretização dessas derivadas leva a uma forma mais apropriada para uma rede de $L \times L$ sítios, dada por,

$$\frac{\partial F_{i,j}}{\partial i} \approx \frac{F_{i+1,j} - F_{i-1,j}}{2\Delta} \quad \frac{\partial^2 F_{i,j}}{\partial i^2} \approx \frac{F_{i,j} - F_{i-1,j}}{\Delta^2} \quad (\text{v})$$

em que Δ é o passo discreto da variável i . Fazendo uma aproximação em primeira ordem da derivada temporal da equação (iv), e substituindo as derivadas por suas formas discretas teremos:

$$C_{i,j}^{t+1} = \frac{\Delta t}{\Delta^2} (C_{i+1,j}^t + C_{i-1,j}^t + C_{i,j+1}^t + C_{i,j-1}^t) - \rho_{i,j} \Delta t \quad (\text{vi})$$

Este é conhecido como método de diferenças finitas que admite a convergência do modelo apenas para $(\Delta t / \Delta^2) \leq 1/4$. Ela consiste em usar a média dos quatro primeiros vizinhos do sítio escolhido mais um termo de contribuição da fonte para que o sítio seja atualizado. A equação (vi) é iterada um certo número de vezes.

Anexo 2

Mudança de variáveis

As equações originais que descrevem a dinâmica do problema são as seguintes:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aNP}{1+ahN} + \sigma_N \nabla^2 N - \vec{\nabla} \cdot (N\vec{V}_N) \quad (\text{i})$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = e \frac{aNP}{1+ahN} - \mu P + \sigma_P \nabla^2 P + \vec{\nabla} \cdot (P\vec{V}_P) \quad (\text{ii})$$

$$\frac{\partial F}{\partial t} = \gamma NP - \nu F + \sigma_F \nabla^2 F \quad (\text{iii})$$

$$\text{onde: } \vec{V}_P = \xi \vec{\nabla} N \quad \vec{V}_N = \eta \vec{\nabla} F$$

Vamos reduzir o número de parâmetros do modelo fazendo com que as equações acima se tornem adimensionais, para isso basta fazer algumas mudanças de variáveis.

$$\begin{aligned} \tilde{t} = rt & \longrightarrow d\tilde{t} = rdt \\ \tilde{N} = \frac{N}{K} & \longrightarrow d\tilde{N} = \frac{dN}{K} \\ \tilde{P} = \frac{P}{eK} & \longrightarrow d\tilde{P} = \frac{dP}{eK} \\ \tilde{F} = \frac{\mu}{\gamma} F & \longrightarrow d\tilde{F} = \frac{\mu}{\gamma} dF \end{aligned}$$

Com essas mudanças, para que as equações se tornem ainda mais simplificadas, os parâmetros também sofrem certas mudanças e são elas:

$$\begin{aligned} \tilde{a} &= \frac{eaK}{r} & \tilde{h} &= \frac{rh}{e} & \tilde{\gamma} &= \frac{eK^2\mu}{r} & \tilde{\nu} &= \frac{\nu}{r} \\ \tilde{\mu} &= \frac{\mu}{r} & \tilde{\sigma}_i &= \frac{\sigma_i}{r} & \tilde{V}_P &= \frac{\xi}{r} K \vec{\nabla} \tilde{N} & \tilde{V}_N &= \frac{\eta}{r} \vec{\nabla} \tilde{F} \end{aligned}$$

Desde modo as equações originais tornam-se:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = N(N-1) - \frac{aNP}{1+ahN} + \sigma_N \nabla^2 N - \vec{\nabla} \cdot (N \vec{V}_N) \quad (\text{iv})$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \frac{aNP}{1+ahN} - \mu P + \sigma_P \nabla^2 P + \vec{\nabla} \cdot (P \vec{V}_P) \quad (\text{v})$$

$$\frac{\partial F}{\partial t} = \gamma NP - \nu F + \sigma_F \nabla^2 F \quad (\text{vi})$$

onde: $\vec{V}_P = \xi \vec{\nabla} N$ $\vec{V}_N = \eta \vec{\nabla} F$

Glossário

Comensalismo: Relação entre dois tipos de organismos, na qual um deles, o *comensal*, recebe benefício, sem que o outro seja prejudicado.

Comunidades: É o conjunto de todas as populações que vivem numa determinada área.

Controle biológico de pragas: É o ato de usar inimigos naturais para o controle de pragas em plantações.

Espécime: Indivíduo representativo de uma família, classe, etc.

Feromônio: Designação genérica de substâncias segregadas por animais, especialmente insetos, que servem de meio de comunicação entre indivíduos da mesma espécie, inclusive para o acasalamento.

Fitófagos: Seres que se alimentam de vegetais.

Habitat: É o “endereço” onde uma espécie vive, o lugar onde ela pode ser encontrada na natureza.

Indivíduos co-específicos: Indivíduos que pertencem à mesma espécie.

Mutualismo: Tipo de relação entre indivíduos de espécies diferentes, na qual as duas espécies são beneficiadas. Os benefícios podem ou não estabelecer uma condição de dependência entre as espécies.

Nível trófico: Representa um conjunto de seres vivos que pertencem ao mesmo nível da cadeia alimentar.

Ovíparos: Animais que põem ovos, cujo desenvolvimento se completa fora do organismo materno.

Parasitismo: Interação ecológica estabelecida entre espécies diferentes onde uma delas se aloja em outro indivíduo causando-lhe lesões, deformações, intoxicações e eventualmente a morte.

Partenogênese: Forma de reprodução sexual em que o gameta feminino (óvulo) se desenvolve sem ter havido fertilização; ocorre em algumas plantas e em invertebrados, especialmente em artrópodes.

População: É o conjunto de organismos da mesma espécie, que vive numa determinada área, num mesmo período de tempo.

Predação: Interação ecológica estabelecida entre espécies diferentes onde uma das espécies se alimenta da outra.

Pupar: Ato de entrar em pupa, que é o estado intermediário entre a larva e adulto, na metamorfose de certos insetos.

Reprodução holocíclica: Tipo de reprodução onde os indivíduos se reproduzem, em certo período, sexuadamente e em outro período a reprodução se dá de forma assexuada.

Saprófagos: São organismos que atuam na decomposição de outros organismos.

Sexúparas: Indivíduos provenientes de reprodução sexuada.

Silvicultores: Pessoa que estuda e explora as florestas.

Teias tróficas: Conjunto de cadeias alimentares que interagem num ecossistema.

Vivíparos: Animais cujos filhos se desenvolvem no útero materno e nascem com forma já definitiva.

Referências Bibliográficas

[1] K. Binder (Ed.), *The Monte Carlo Method in condensed Matter Physics*, Springer, Berlin, 1992.

[2] A. Czirók et al., Phys. Rev. E. 54 (1996) 1791

[3] A. F. Rozenfeld, E. V. Albano, *Study of a lattice model for a prey-predator system*. Physica A 266 (1999) 322-329.

[4] N.Fiedler-Ferrara, C.P.C. Prado, *Caos uma Introdução*. Editora Edgard Blücher (1994)

[5] M.L. Martins, G. Ceotto, S.G. Alves, C.C.B. Bufon, J.M. Silva, *Cellular automata model for citrus variegated chlorosis*. Physical Review E **62** (2002), 7024-7030

[6] M. Droz, A. Pekalski, *Different strategies of evolution in a predator-prey system*. Physica A 298 (2001) 545-552

[7] Beddington, J. R., C. A. Free and J. H. Lawton. 1978. *Characteristics of successful natural enemies in models of biological control of insect pests*. Nature 273: 513-519

[8] Leonhard Euler, *A General investigation into the mortality and multiplication of the human species*. Th.Pop.Biol **1**, (1970) 307-314

[9] V. Volterra, *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi* Mem. Accad. Nazionale Lincei 2 (6) (1931) 31

- [10] A.J. Lotka, Proc. Nat. Acad. Sci. USA 6 (1920) 410
- [11] R.M. May, *Theoretical Ecology; principles and applications*, Philadelphia: W.B. Saunders (1976).
- [12] R.C. Bossanezi, e W.C. Ferreira Jr., *Equações Diferenciais com Aplicações*, Editora Harba, 1988.
- [13] Verhulst, P.F., 1838. *Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement*. Corres. Math. Et Physique 10, 113-121.
- [14] J.D. Murray, *Mathematical Biology*, Springer 2nd Edition.
- [15] C. S. Holling, *The Functional response of Predators to Prey Density and its Role in Mimicry and Population regulation*. Mem. Ent. Soc. Can. **45** (1965), 1-6
- [16] J. Beddington, *Mutual Interference Between Parasites or Predator and its Effect on Searching Efficiency*. J. Anim. Ecol. **51** (1975), 597-624.
- [17] R. Arditi, L. R. Ginzburg, *Coupling in Predator-Prey Dynamics: Ratio-Dependence*. J. Theor. Biol. **139** (1989), 311-326.
- [18] A. J. Nicholson, V. A. Bailey, *The Balance of Animal Populations*. Part I. Proc. Zoo. Soc. London **1** (1935), 551-598.
- [19] A. J. Nicholson, *The Balance of Animal Populations*. J. Anim. Ecol. **2** (1933), 132-178
- [20] M.P. Hassell, C. G. Varley, *A new inductive population model for insect parasitism and its bearing on biological control*. Nature 223: 1133-1136, 1969.
- [21] M. Huston, d. DeAngelis, W. Post, *New Computer Models Unify Ecological Theory*. BioScience **38** (1988), 682-691

- [22] M. Droz, A. Pekalski, Population dynamics with or without evolution: a physicist's approach. *Physica A* 336 (2004) 84-92
- [23] N. Sapoukhina, Y. Tyutyunov, R. Arditi, *The Role of Prey Taxis in Biological Control: A Spatial Theoretical Model*, *The American Naturalist* 162, 61-76 (2003).
- [24] E. F. Vilela, T. M. C. D. Lúcia, *Feromônios de Insetos (Biologia, Química e emprego no Manejo de Pragas)*, Imprensa Universitária, Universidade Federal de Viçosa, 1987.
- [25] G. Calcagnolo, H. F.G. Sauer, *A influência do ataque dos pulgões na produção do algodão (Aphis gossypii, Glover 1876, Hom. Aphididae)*. *Arquivos do Instituto Biológico*, São Paulo, v.21, p.85-89, 1954.
- [26] L. D. Godfrey, J. A. Rosenheim, P. B. Goodell, *Cotton aphid emerges as major pest in SJV cotton*. *California Agriculture*, Oakland, v.54, n.6, p.26-29, 2000.
- [27] S. Wolfram, *Theory and Applications of Cellular Automata*. World Scientific, (1986).
- [28] L. A. Barbosa, M.L. Martins, E.R.Lima, *1/f oscillations in model of moth populations oriented by diffusive pheromones*. Elsevier Science, February 2004.
- [29] W.H. Press, S.A. Teukolsky, W.T. Vetterling, B.P. Flannery, *The Art of Scientific Computing*, 2nd, volume 1 of Fortran Numerical Recipes.
- [30] N. Boccara, O. Roblin, H. Roger, *Automata Network Predator-Prey Model with Pursuit and Evasion*; *Phys.*, Rev. E, December 1994.
- [31] M. A. Tsyganov et al., *Soliton-like phenomena in one-dimensional cross-diffusion systems: a prey-predator pursuit and evasion example*. *Physica D* 197 (2004) 18-33.