

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

**Modelos predador-presa discretos em  
sistemas ecoepidemiológicos espacialmente  
distribuídos**

por

Vinicius Weide Rodrigues

Tese submetida como requisito parcial  
para a obtenção do grau de  
Doutor em Matemática Aplicada

Profa. Dra. Maria Cristina Varriale  
Orientadora

Prof. Dr. Luiz Alberto Diaz Rodrigues  
Coorientador

Porto Alegre, Novembro de 2018.

## CIP - CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

Rodrigues, Vinicius Weide

Modelos predador-presa discretos em sistemas ecoepidemiológicos espacialmente distribuídos / Vinicius Weide Rodrigues.—Porto Alegre: PPGMAp da UFRGS, 2018.

102 p.: il.

Tese (Doutorado) —Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Porto Alegre, 2018.

Orientadora: Varriale, Maria Cristina; Coorientador: Rodrigues, Luiz Alberto Diaz

Tese: Matemática Aplicada, Biomatemática  
predador-presa; sistema dinâmico discreto; rede de mapas acoplados; ecoepidemiologia.

# Modelos predador-presa discretos em sistemas ecoepidemiológicos espacialmente distribuídos

por

Vinicius Weide Rodrigues

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

## **Doutor em Matemática Aplicada**

Linha de Pesquisa: Biomatemática

Orientadora: Profa. Dra. Maria Cristina Varriale

Coorientador: Prof. Dr. Luiz Alberto Diaz Rodrigues

Banca examinadora:

Prof. Dr. Max de Oliveira Souza  
UFF

Prof. Dr. Roberto André Kraenkel  
UNESP

Prof. Dr. Jeferson Jacob Arenzon  
IF-UFRGS

Tese defendida em  
Novembro de 2018.

Prof. Dr. Carlos Hoppen  
Coordenador

## AGRADECIMENTOS

À minha família, pelo apoio incondicional, carinho, compreensão e ensinamentos que me guiaram durante esta jornada.

À professora Maria Cristina Varriale, não só pelos ensinamentos e inspiração, mas também pelo carinho, dedicação e confiança depositados em mim.

Aos professores Luiz Alberto e Diomar, pela colaboração, ensinamentos e, principalmente, pela inspiração e confiança.

Ao professor Frank Hilker, pelos ensinamentos, dedicação e amizade e por oportunizar minha ida à Alemanha.

Aos meus colegas e amigos do PPGMAP, pela amizade, carinho e colaboração durante o curso.

Aos meus colegas e amigos da Universidade de Osnabruque, por terem me recebido com tamanho carinho e amizade durante minha estadia na Alemanha.

Aos meus colegas e amigos do IFRS, pelo carinho, amizade e colaboração durante o curso.

À CAPES pelo apoio financeiro durante boa parte do curso.

Ao IFRS pelo apoio financeiro e incentivo para a realização deste trabalho.

# Conteúdo

<b>LISTA DE FIGURAS</b> . . . . .	<b>viii</b>
<b>LISTA DE TABELAS</b> . . . . .	<b>xiii</b>
<b>RESUMO</b> . . . . .	<b>xiv</b>
<b>ABSTRACT</b> . . . . .	<b>xv</b>
<b>1 INTRODUÇÃO</b> . . . . .	<b>1</b>
<b>2 MODELOS POPULACIONAIS DE TEMPO DISCRETO</b> . . . . .	<b>7</b>
<b>2.1 Modelos discretos para uma única espécie</b> . . . . .	<b>7</b>
2.1.1 Crescimento exponencial . . . . .	8
2.1.2 Equação logística discreta . . . . .	10
2.1.3 Modelo de Ricker . . . . .	12
2.1.4 Modelo de Beverton-Holt . . . . .	14
<b>2.2 Modelos discretos para duas espécies interagentes</b> . . . . .	<b>16</b>
2.2.1 Modelo parasitoide-hospedeiro de Nicholson-Bailey . . . . .	17
2.2.2 Inclusão da capacidade de suporte no modelo de Nicholson-Bailey . . . . .	19
2.2.3 Respostas funcionais . . . . .	20
<b>2.3 Distribuição espacial</b> . . . . .	<b>23</b>
<b>2.4 Discussão do capítulo</b> . . . . .	<b>26</b>
<b>3 MODELO PREDADOR-PRESA DE TEMPO DISCRETO</b> . . . . .	<b>29</b>
<b>3.1 Formulação do Modelo</b> . . . . .	<b>29</b>
<b>3.2 Pontos de equilíbrio e estabilidade</b> . . . . .	<b>33</b>
<b>3.3 Simulações da dinâmica vital</b> . . . . .	<b>38</b>
3.3.1 Plano de fase e bifurcação . . . . .	39

<b>3.4</b>	<b>Alteração na ordem dos eventos</b>	42
3.4.1	Modelos	43
3.4.2	Simulações e comparações	45
<b>3.5</b>	<b>Distribuição espacial</b>	47
<b>3.6</b>	<b>Simulações incluindo a distribuição espacial</b>	48
3.6.1	Inserção de ambas as espécies em um habitat previamente desocupado	49
3.6.2	Inserção de um predador em um habitat inicialmente ocupado apenas por presas.	51
<b>3.7</b>	<b>Discussão do capítulo</b>	54
<b>4</b>	<b>MODELO PREDADOR-PRESA DE TEMPO DISCRETO COM DOENÇA NA POPULAÇÃO DE PREDADORES</b>	<b>57</b>
<b>4.1</b>	<b>Formulação do modelo</b>	57
4.1.1	Caso 1: Incidência através da lei da ação das massas	61
4.1.1.1	Pontos de equilíbrio e estabilidade	61
4.1.1.2	Simulações da dinâmica vital	64
4.1.1.3	Diagramas de bifurcação	66
4.1.2	Caso 2: Lei de incidência padrão	69
4.1.2.1	Pontos de equilíbrio e estabilidade	70
4.1.2.2	Simulações da dinâmica vital	71
4.1.3	Diagramas de bifurcação	74
<b>4.2</b>	<b>Distribuição espacial</b>	77
<b>4.3</b>	<b>Simulações com distribuição espacial</b>	79
4.3.1	Invasão de ambas as espécies	79
4.3.2	Invasões em diferentes instantes	81
<b>4.4</b>	<b>Formação de padrões espaciais</b>	84
<b>4.5</b>	<b>Discussão do capítulo</b>	87

<b>5 CONCLUSÕES</b> . . . . .	<b>91</b>
<b>Bibliografia</b> . . . . .	<b>94</b>
<b>Apêndice A</b> . . . . .	<b>100</b>

## Lista de Figuras

Figura 2.1	Solução do modelo de crescimento exponencial (2.9) (pontos) sobre a solução do modelo de Malthus correspondente (linha contínua). . . .	9
Figura 2.2	Diagrama de bifurcação para o mapa logístico (2.13) correspondente a $k = 1$ e $\rho \in (1, 4)$ . . . . .	11
Figura 2.3	Soluções do mapa logístico (2.13): (a) para $\rho = 2,9$ , $x^* \simeq 0,5$ , estável; (b) para $\rho = 3,3$ , $p$ -ciclo de período 2; (c) para $\rho = 3,9$ , caos. . . . .	12
Figura 2.4	Diagrama de bifurcação para a equação de Ricker (2.14) com $K = 1$ . . . . .	13
Figura 2.5	Solução do modelo de Ricker (2.14) com $K = 1$ e (a) $r = 1,8 < 2$ , $x^* = 1$ , estável (b) $r = 2,2$ , $p$ -ciclo de período 2, (c) $r = 2,54$ , $p$ -ciclo de período 4 e (b) $r = 2,9$ , caos. . . . .	14
Figura 2.6	Soluções do modelo de Beverton-Holt (2.16) (pontos) e da equação logística contínua (2.11) (linha contínua) para $r = 2$ , $\lambda = \exp(r)$ e $K = 3$ . e diferentes condições iniciais. . . . .	16
Figura 2.7	(a) Sequência de pontos e (b) ciclo limite no plano de fase gerados pelas soluções do modelo (2.25) para um conjunto de parâmetros no qual o equilíbrio $(X_2^*, Y_2^*)$ (cruz) é instável. . . . .	21
Figura 2.8	Gráfico (a) da fração $1 - \exp(-aY_t)$ e (b) do número de presas $X_t(1 - \exp(-aY_t))$ capturadas em função do número de presas $X_t$ (para um valor fixo da população de predadores $Y_t$ ) da resposta funcional de Holling tipo I. . . . .	22
Figura 2.9	Gráfico (a) da fração $1 - \exp\left(-\frac{A}{1+HX_t}Y_t\right)$ e (b) do número de presas $X_t\left(1 - \exp\left(-\frac{A}{1+HX_t}Y_t\right)\right)$ capturadas em função do número de presas $X_t$ (para um valor fixo da população de predadores $Y_t$ ) da resposta funcional de Holling tipo II. . . . .	23
Figura 2.10	Malha reticulada com a vizinhança $V_{ij}$ de Von Neumann do sítio $(i, j)$ . . . . .	25
Figura 3.1	Sequência de eventos para o modelo $R \rightarrow P$ entre $t$ e $t + 1$ . Linhas tracejadas indicam de qual(is) população(ões) anterior(es) depende o evento em questão. Linha pontilhada representa conversão. . . . .	30
Figura 3.2	Gráfico das funções $h_1(x)$ (linha vermelha) e $h_2(x)$ (linha azul). . . . .	34
Figura 3.3	Região de estabilidade do ponto de equilíbrio $E_1$ no espaço de parâmetros $\lambda kb$ . . . . .	36

Figura 3.4	Diagrama de estabilidade dos equilíbrios ( $E_1$ na região (I), $E_2$ na região (II), ciclos limite na região (III)) do sistema predador-presa (3.12) nos planos (a) $\lambda = 2$ e (b) $k = 2$ no espaço de parâmetros $\lambda kb$ . . . . .	37
Figura 3.5	Projeções das superfícies que limitam as regiões de estabilidade (I), (II) e (III), de acordo com a Tabela 3.1, no espaço de parâmetros $\lambda kb$ , (a) no plano $kb$ , e (b) no plano $\lambda b$ . . . . .	38
Figura 3.6	Soluções do modelo (3.12) no plano de fase para $\lambda$ e $k$ fixos e diferentes valores do parâmetro $b$ : (a) equilíbrio $E_1$ estável; (b) equilíbrio $E_2$ estável (nó); (c) equilíbrio $E_2$ estável (espiral); (d) ciclo limite em torno do equilíbrio instável $E_2$ . Os pontos de equilíbrio estão representados por círculos de acordo com a sua estabilidade, círculos abertos indicam equilíbrios instáveis, enquanto que círculos fechados indicam equilíbrios estáveis. . . . .	40
Figura 3.7	Diagrama de bifurcação do sistema (3.12) e valor médio da população (linha preta) para cada valor de $b \in [1; 3,5]$ , $\lambda = 2$ , $k = 2$ e condições iniciais aleatórias, apresentando os últimos 50 pontos após 1500 iterações para (a) presas (pontos azuis), (b) predadores (pontos vermelhos). A população média foi calculada sobre as últimas 500 iterações. . . . .	42
Figura 3.8	Soluções do modelo (3.12) com $\lambda = 2$ , $b = 2,5$ (como na Figura 3.6(c)) e $k = 3,7$ , maior que $k = 2$ daquela figura. (a) em função de $t$ , (b) no plano de fase. . . . .	43
Figura 3.9	Sequência de eventos para os modelos : (a) $P \rightarrow R$ , (b) $R \rightarrow P_D$ entre $t$ e $t+1$ . Linhas tracejadas representam dependências entre os eventos. Linhas pontilhadas representam conversão. . . . .	44
Figura 3.10	Diagrama de bifurcação dos modelos $R \rightarrow P$ (cruzes azuis), $P \rightarrow R$ (círculos vermelhos) e $R \rightarrow P_D$ (estrelas pretas) em função do parâmetro $b$ . O diagrama apresenta os valores máximo e mínimo atingidos pelas soluções, os quais coincidem quando o equilíbrio é estável e, após a bifurcação de Neimark-Sacker, correspondem ao valor máximo e mínimo atingido pelo ciclo limite. O valor médio de cada população está representado por uma linha pontilhada (modelo $P \rightarrow R$ ) e tracejada (modelo $R \rightarrow P_D$ ). . . . .	46
Figura 3.11	Distribuição espacial da população de presas ((a), (b) e (c)) e predadores ((d), (e) e (f)) em três instantes de tempo distintos, para $(\mu_N, \mu_P) = (0,1; 0,1)$ e parâmetros de acordo com (3.30). para (a) $t = 50$ , (b) $t = 1100$ e (c) $t = 1600$ . . . . .	50

Figura 3.12	Populações totais para o modelo predador-presa (3.12) com movimentação espacial para diferentes coeficientes de difusão e condições iniciais: (a) $(\mu_N, \mu_P) = (0,1; 0,1)$ , invasão de ambas as espécies; (b) $(\mu_N, \mu_P) = (0,5; 0,5)$ , invasão de predadores em um habitat inicialmente composto apenas por presas. Parâmetros dados em (3.30). . .	51
Figura 3.13	Evolução da densidade populacional na coluna $j = 21$ do domínio para (a) presas e (b) predadores. A evolução temporal é caracterizada pela escala cinza, em $t = 5$ , cinza claro, em $t = 10$ , cinza, e, em $t = 15$ , cinza escuro. As curvas azul e vermelha correspondem à densidade populacional em $t = 500$ , para presas e predadores, respectivamente. Parâmetros do sistema: $\lambda = 1,2$ , $k = 2,2$ , $b = 2,2$ , $\mu_N = \mu_P = 0,5$ . .	52
Figura 3.14	Gráfico das populações totais de presas e predadores após a invasão de predadores no sítio central do domínio, (a) em função do tempo e (b) no plano de fase. Parâmetros dados em (3.32). $(\mu_N, \mu_P) = (0,5; 0,5)$ . . . . .	53
Figura 3.15	Gráfico das populações totais de presas e predadores no plano a inserção de predadores no sítio central do domínio para diferentes coeficientes de difusão da população de predadores: (a) $(\mu_n, \mu_P) = (0,1; 0,1)$ , (b) $(\mu_N, \mu_P) = (0,1; 0,9)$ . Parâmetros do sistema: $\lambda = 1,4$ , $k = 2,2$ e $b = 2,5$ . . . . .	54
Figura 4.1	Sequência de eventos para o modelo ecoepidemiológico predador-presa entre os instantes $t$ e $t + 1$ . Linha tracejada representa a dependência de um evento sobre outro. Linha pontilhada representa conversão. .	58
Figura 4.2	Solução do modelo ecoepidemiológico (4.12) em função do tempo atingindo o equilíbrio para diferentes valores do parâmetro $b$ : (a) $E_1$ , para $b = 1,4 < \frac{1+k}{k}$ e (b) $E_2$ , para $b = 2 > \frac{1+k}{k}$ . Os demais parâmetros são idênticos nas duas simulações, a saber: $\lambda = 1,4$ , $k = 2$ , $\gamma = 2$ e $\delta = 0,8$ . . . . .	65
Figura 4.3	Comportamento da solução do modelo ecoepidemiológico (4.12) em função do tempo para diferentes valores de $\gamma$ : (a) $\gamma = 2$ , (b) $\gamma = 4$ . Demais parâmetros $\lambda = 1,4$ , $k = 2$ , $b = 2,7$ , e $\delta = 0,8$ . . . . .	65
Figura 4.4	Diagramas de bifurcação do modelo (4.12) em função do parâmetro $b$ da população de presas (azul), predadores suscetíveis (rosa) e predadores infectados (verde), na figura (a), linhas tracejadas separam as regiões de estabilidade de cada um dos pontos de equilíbrio, $E_1$ , $E_2$ e $E_3$ , em (b), no detalhe, o diagrama de bifurcação da população de infectados. Parâmetros considerados: $\lambda = 1,4$ , $k = 2,2$ , $\gamma = 4$ e $\delta = 0,8$ . . . . .	67

Figura 4.5	Diagramas de bifurcação para o modelo (4.12) em função do parâmetro $\gamma$ apresentando os últimos 150 pontos, de um total de 1500, da população de presas (azul), predadores suscetíveis (rosa) e predadores infectados (verde) para o conjunto de parâmetros: (a) $\lambda = 1,4$ , $b = 2,2$ , $k = 2$ e $\delta = 0,7$ e (b) $\lambda = 1,4$ , $b = 2,4$ , $k = 2,6$ e $\delta = 0,7$ . . .	68
Figura 4.6	Solução do modelo ecoepidemiológico (4.21)-(4.23) em função do tempo atingindo o equilíbrio para diferentes valores do parâmetro $b$ : (a) $E_1$ , para $b = 1,4$ e (b) $E_2$ , para $b = 2$ . Os demais parâmetros são idênticos nas duas simulações, $\lambda = 1,4$ , $k = 2$ , $\beta = 1$ e $\delta = 0,7$ . . . . .	72
Figura 4.7	Solução do modelo ecoepidemiológico (4.21)-(4.23) em função do tempo atingindo o equilíbrio endêmico para diferentes valores do parâmetro $\beta$ : (a) $\beta = 2,5$ e (b) $\beta = 3,7$ . Os demais parâmetros são idênticos nas duas simulações, $\lambda = 1,4$ , $b = 2$ , $k = 2$ e $\delta = 0,7$ . . . . .	73
Figura 4.8	Solução do modelo ecoepidemiológico (4.21)-(4.23): (a) em função do tempo e (b) no plano de fase, apresentado a oscilação do sistema sobre um ciclo limite estável. Parâmetros $\lambda = 1,4$ , $k = 2,2$ , $b = 3$ , $\beta = 1,7$ e $\delta = 0,7$ . . . . .	74
Figura 4.9	Diagramas de bifurcação para o modelo (4.21)-(4.23) em função do parâmetro $\beta$ eliminando os transientes, da população de presas (azul), predadores suscetíveis (rosa) e predadores infectados (verde) com: (a) $b = 2$ , (b) $b = 3$ e $\beta \in (1,4)$ . Demais parâmetros: $\lambda = 1,4$ , $k = 2$ e $\delta = 0,7$ . . . . .	75
Figura 4.10	Diagramas de bifurcação para o modelo (4.21)-(4.23) em função do parâmetro $b$ , eliminando os transientes, da população de presas (azul), predadores suscetíveis (rosa) e predadores infectados (verde) para: (a) $\beta = 2,6$ , (b) $\beta = 3,5$ e $b \in (1,4)$ . Demais parâmetros: $\lambda = 1,4$ , $k = 2,2$ e $\delta = 0,7$ . . . . .	77
Figura 4.11	Populações totais para o modelo predador-presa ecoepidemiológico (4.21)-(4.23) com movimentação espacial para diferentes coeficientes de difusão: (a) $(\mu_N, \mu_S, \mu_I) = (0,1;0,1;0,1)$ ; (b) $(\mu_N, \mu_S, \mu_I) = (0,5; 0,5; 0,1)$ ; considerando a invasão de ambas espécies em um habitat inicialmente vazio. Parâmetros $\lambda = 1,4$ , $k = 2,2$ , $b = 2,7$ , $\beta = 3$ , $\delta = 0,7$ . . . . .	81

Figura 4.12	Populações totais de presas (azul), predadores suscetíveis (rosa) e predadores infectados (verde) num habitat de dimensão $21 \times 21$ com invasão de predadores suscetíveis em $\tau = 150$ e predadores infectados em $\tau = 600$ : (a) em função do tempo, (b) no espaço de fase. Parâmetros $\lambda = 1,4$ , $k = 2,2$ , $b = 2,7$ , $\beta = 2$ , $\delta = 0,7$ e coeficientes de difusão $(\mu_N, \mu_S, \mu_I) = (0,4; 0,6; 0,1)$ . . . . .	83
Figura 4.13	Distribuições espaciais do modelo (4.21)-(4.23) para (a) presas, (b) predadores suscetíveis e (c) predadores infectados em $t = 1500$ . Parâmetros $\lambda = 2$ , $k = 2,2$ , $b = 2,9$ , $\beta = 2,7$ , $\delta = 0,7$ , $\mu_N = 0,01$ , $\mu_S = 0,99$ e $\mu_I = 0,8$ . . . . .	85
Figura 4.14	Populações totais de presas, predadores suscetíveis e predadores infectados do modelo (4.21)-(4.23) com distribuição espacial. Parâmetros $\lambda = 2$ , $k = 2,2$ , $b = 2,9$ , $\beta = 2,7$ , $\delta = 0,7$ , $\mu_N = 0,01$ , $\mu_S = 0,99$ e $\mu_I = 0,8$ . . . . .	86
Figura 4.15	Distribuições espaciais do modelo (4.21)-(4.23) para (a) presas, (b) predadores suscetíveis e (c) predadores infectados em $t = 1450$ . Parâmetros $\lambda = 2$ , $k = 2,2$ , $b = 3,3$ , $\beta = 2,5$ , $\delta = 0,7$ , $\mu_N = 0,1$ , $\mu_S = 0,5$ e $\mu_I = 0,5$ . . . . .	86
Figura 4.16	Populações totais de (a) presas e (b) predadores suscetíveis e predadores infectados do modelo (4.21)-(4.23) com distribuição espacial. Parâmetros $\lambda = 2$ , $k = 2,2$ , $b = 3,3$ , $\beta = 2,7$ , $\delta = 0,7$ , $\mu_N = 0,01$ , $\mu_S = 0,5$ e $\mu_I = 0,5$ . . . . .	87

## Lista de Tabelas

Tabela 3.1	Estabilidade dos equilíbrios do modelo (3.12) com $\lambda$ fixo. As curvas $b = \frac{k+1}{k}$ e $b = \varphi(\lambda, k)$ separam as regiões (I)-(II) e (II)-(III), respectivamente, na Figura 3.4. . . . .	38
------------	---	----

## RESUMO

Nesse trabalho, desenvolvemos modelos predador-presa de tempo discreto a partir das equações do modelo parasitoide-hospedeiro de Nicholson-Bailey e consideramos o modelo de Beverton-Holt para representar o crescimento da população de presas, o qual é equivalente ao modelo logístico contínuo. Para descrever os efeitos da predação, usamos uma resposta funcional do tipo II. Na construção dos modelos, consideramos a ordem específica com que os eventos acontecem em ambas as populações. Nossas simulações para este modelo ecológico mostram resultados similares ao modelo de tempo contínuo de Rosenzweig-MacArthur, incluindo os mesmos equilíbrios e sequência de bifurcações. Além disso, discutimos também, a ocorrência dos efeitos hydra e paradoxo do enriquecimento. Consideramos também uma distribuição espacial através de redes de mapas acoplados e apresentamos simulações para casos de invasão de uma ou das duas espécies e o efeito dos coeficientes de difusão na dinâmica das populações. Em particular, a alteração nas amplitudes de oscilação das populações totais de presas e predadores. Na sequência, incluímos o efeito de uma doença na população de predadores e consideramos duas funções diferentes para descrever a fração de predadores suscetíveis que não é contaminada em cada instante  $t$ , a primeira, através da lei da ação das massas, e a segunda, através da lei de incidência padrão. Nossas simulações mostram resultados muito semelhantes a modelos ecoepidemiológicos de tempo-contínuo desenvolvidos a partir do modelo de Rosenzweig-MacArthur. Em particular, observamos a estabilização das oscilações quando a doença se torna endêmica. Com a inclusão do espaço, consideramos, novamente, casos de invasão das espécies e comparamos com os resultados obtidos nos modelos sem doença. Além disso, apresentamos casos de formação de padrões espaciais heterogêneos, gerados a partir de perturbações nos equilíbrios do sistema e da instabilidade difusiva.

# ABSTRACT

In this work, we develop discrete-time predator-prey models from the Nicholson-Bailey host-parasitoid framework and assume the Beverton-Holt model to represent a growth of the prey population, equivalent to the continuous-time logistic model. In order to describe the effects of predation, we used a type II functional response. In the derivation of the models, we consider the specific order in which events take place in both populations. Our simulations show many similarities with the continuous-time Rosenzweig-MacArthur model, including the same equilibria and sequence of bifurcations. In addition, we also discuss the occurrence of the hydra effect and paradox of enrichment. We also consider a spatial distribution through coupled map lattice and perform simulations for cases of invasion of one or both species and investigate the effect of diffusion coefficients on population dynamics. In particular, we observe changes in the amplitudes of oscillation of the total populations of prey and predators. We then include the effect of a disease on the predator population and assume two different functions to describe the fraction of susceptible predators that is not contaminated at each instant  $t$ , namely, the law of mass action and the standard incidence law. Our simulations show results very similar to continuous-time eco-epidemiological models developed from the Rosenzweig-MacArthur model. In particular, we observe the stabilization of oscillations when the disease becomes endemic. When we consider a spatial distribution, we examine cases of invasion and compare with the results obtained in the models without disease. In addition, we present cases of heterogeneous spatial pattern formation, which are generated from perturbations in system equilibria and diffusive instability.

# 1 INTRODUÇÃO

Modelos matemáticos são ferramentas essenciais para o entendimento dos mecanismos responsáveis pela persistência ou extinção de espécies em sistemas naturais (Murray, 1993a; Kot, 2001). Em particular, a interação entre predadores e presas é um assunto de grande importância em ecologia e que já foi investigado através de diversos modelos matemáticos (p.ex. Kendall et al., 1999; Murdoch et al., 2003; Turchin, 2003; Barraquand et al., 2017). Modelos matemáticos podem ser formulados considerando o tempo como uma variável contínua, de onde se obtém os modelos de tempo contínuo, ou como uma variável discreta, de onde se obtém os modelos de tempo discreto. Modelos de tempo contínuo, ou simplesmente modelos contínuos, têm sido amplamente utilizados para modelar a dinâmica de interação entre duas espécies (Hastings, 1997; Brauer and Castillo-Chavez, 2012). No entanto, existem diversos sistemas com dinâmicas melhor retratadas considerando-se tempo discreto, como por exemplo, em espécies com reprodução sazonal ou com ciclo anual de vida (Begon et al., 2006). Além disso, em estudos experimentais, os dados são frequentemente coletados em intervalos de tempo igualmente espaçados, mesmo em casos em que o objeto de estudo evolua, na verdade, continuamente. Por exemplo, um pesquisador faz observações a respeito de uma reação química a cada hora, da altura de uma planta a cada dia, da população de determinada espécie a cada ano, etc. (De Vries et al., 2006). Esses exemplos mostram que estudar e desenvolver modelos de tempo discreto pode contribuir para um melhor entendimento de diferentes tipos de sistemas presentes na natureza.

O comportamento qualitativo das soluções de modelos discretos é, em geral, muito mais complexo do que aqueles obtidos através de modelos contínuos, mesmo em modelos para uma única população (May, 1976). Embora o interesse por modelos de tempo discreto tenha aumentado durante as últimas décadas, modelos

para sistemas com interação entre espécies como predador-presa, por exemplo, ainda permanecem longe de serem completamente entendidos.

Hadeler and Gerstmann (1990) construíram um modelo predador-presa de tempo discreto usando aproximação de Euler para as derivadas do modelo contínuo de Rosenzweig and MacArthur (1963), o qual denominaram “o modelo discreto de Rosenzweig”. Embora, à semelhança do modelo contínuo, identificaram equilíbrios do mesmo tipo (extinção das espécies, sobrevivência apenas das presas, coexistência das espécies), o sistema também apresentou comportamentos complexos, tais como soluções periódicas e caos, os quais não são observados no caso contínuo.

Além disso, modelos de tempo contínuo, em sua maioria, consideram processos, tais como nascimentos e mortes, contínuos e simultâneos ao longo do tempo, o que não se constata em sistemas realísticos. Já em modelos de tempo discreto, levar em consideração a ordem dos eventos constitui uma tarefa mais fácil. Diferentes ordens de eventos podem levar a diferentes comportamentos qualitativos e quantitativos, até mesmo em modelos discretos para uma única espécie (Åström et al., 1996; Jonzén and Lundberg, 1999; Hilker and Liz, 2013). Dessa forma, é plausível esperar também diferenças significativas em sistemas discretos com mais de uma espécie, tais como predador-presa e parasitoide-hospedeiro (Wang and Gutierrez, 1980; May et al., 1981).

Um modelo bastante conhecido para um sistema parasitoide-hospedeiro foi desenvolvido por Nicholson and Bailey (1935), assumindo que, na ausência de parasitoides, a população de hospedeiros crescesse de acordo com uma progressão geométrica e a fração de hospedeiros que não é parasitada dependesse apenas da população de parasitoides. Esse modelo, no entanto, apresenta equilíbrio de coexistência instável para qualquer conjunto de parâmetros. Com o objetivo de tornar o modelo de Nicholson-Bailey mais realístico, algumas modificações passaram a ser realizadas. Uma das primeiras adaptações propostas consiste na inclusão da dependência da densidade nas equações do modelo (Hassell and Pacala, 1990; Jang,

2006). Beddington et al. (1975), por exemplo, desenvolveram um modelo predador-presa discreto a partir das equações de Nicholson-Bailey, onde usou o modelo de Ricker (1954) para descrever o crescimento da população de presas. Essa modificação possibilitou não só a ocorrência de um estado assintótico estável de coexistência, como também o comportamento oscilatório das populações com um ciclo limite estável. Outra modificação no modelo parasitoide-hospedeiro consistiu em introduzir respostas funcionais (Holling, 1959) ao descrever a interação entre as duas espécies envolvidas (Mills and Getz, 1996; Lane et al., 1999; Tang and Chen, 2002), permitindo considerar a saturação na predação e o tempo de manejo.

Nas últimas décadas, houve ainda um crescente interesse no estudo dos efeitos de uma doença sobre a dinâmica de duas populações interagentes, através de modelos denominados ecoepidemiológicos. Estes estudos possibilitaram a compreensão de que as doenças infecciosas podem ter efeitos reguladores não apenas na população diretamente atingida pela doença, mas também sobre outras espécies com as quais estas interagem (Xiao and Chen, 2001; Venturino, 2002; pada Das et al., 2009; Stiefs et al., 2009). Hilker and Schmitz (2008), por exemplo, usaram o modelo contínuo de Rosenzweig-MacArthur como base para a construção de um modelo predador-presa ecoepidemiológico também contínuo com doença na população de predadores e mostraram que a doença, ao se tornar endêmica, pode estabilizar as oscilações das populações envolvidas.

A quantidade de modelos ecoepidemiológicos discretos disponíveis na literatura, no entanto, ainda é pequena. Allen (1994), por exemplo, desenvolveu modelos epidemiológicos SI, SIR e SIS de tempo discreto a partir da discretização de modelos contínuos. A análise dos limiares para a prevalência e extinção da doença foi desenvolvida por Yicang and Fergola (2004) em um modelo SIS discreto para epidemias com estrutura etária. Estes modelos, entretanto contemplam população com única espécie.

Tendo em vista que ambientes naturais consistem, em geral, de regiões espaciais heterogêneas, as quais podem influenciar diretamente o comportamento de um sistema ecológico e epidemiológico, não se pode restringir a hipóteses de distribuições homogêneas no espaço. Na natureza, as espécies estão sujeitas às condições do habitat em que vivem, o qual pode apresentar regiões favoráveis ou não ao crescimento e à sobrevivência das populações. Além disso, uma mesma população pode ser constituída de indivíduos com propriedades de movimentação distintas, mesmo que o meio seja homogêneo, o que também exigiria uma especificação de coordenadas espaciais. Por exemplo, raposas infectadas com o vírus da raiva perdem o senso de território, dispersando-se de forma diferente de raposas saudáveis (Murray, 1993b, p.676).

Quando se trabalha com espaço e tempo contínuos, os modelos são construídos por equações diferenciais parciais. Nesta abordagem, acrescenta-se ao termo de reação (dinâmica vital), termos de movimentação, como por exemplo, difusão, que indica movimentos aleatórios sem direção preferencial, nem estímulos externos. Estes modelos são denominados modelos de reação-difusão. Bate (2013), por exemplo, analisou a dinâmica espacial em modelos predador-presa ecoepidemiológicos considerando tempo e espaço contínuos.

Dentre as alternativas para modelos espaciais, Ferreri and Venturino (2013) utilizaram autômatos celulares (tempo, espaço e variáveis de estado discretos) para estudar um sistema predador-presa primeiro sem e depois com a inclusão de uma doença em uma das populações. Ainda nesse sentido, quando se trabalha com espaço e tempo discretos, mas com variáveis de estado contínuas (Chazottes and Fernandez, 2005), dizemos que se trata de um modelo de Redes de Mapas Acoplados (RMA). Esta abordagem foi introduzida em Ecologia no início dos anos 1990 e constitui uma poderosa ferramenta para analisar padrões espaciais e temporais, resultantes de interações biológicas tais como parasitoide-hospedeiro (Hassell et al., 1991), instabilidade difusiva (Rodrigues et al., 2011, 2012), invasões biológicas

(de Camino-Beck and Lewis, 2009; Mistro et al., 2012) e refúgios espaciais (Mistro et al., 2009). Comparados com os modelos com equações diferenciais parciais, os modelos com RMA facilitam muito a incorporação de diferentes escalas de tempo ou de espaço, bem como a modelagem de fluxos populacionais que levam em conta diversos tipos de comportamentos individuais de movimentação tais como taxia, ou outras respostas a estímulos externos.

Neste trabalho, propomos e analisamos modelos matemáticos de tempo discreto, incluindo distribuição espacial, para o estudo de interações predador-presa com e sem a influência de uma doença. Nosso objetivo é apresentar uma formulação alternativa aos modelos de tempo contínuo, desenvolvendo modelos que não são obtidos a partir de discretizações destes últimos para sistemas ecoepidemiológicos. A abordagem matemática que adotaremos será a de Rede de Mapas Acoplados.

As soluções dos nossos modelos possuem diversas similaridades quando comparados aos modelos de tempo contínuo – mesmos tipos de equilíbrios, mesma sequência de bifurcações, além de não apresentarem comportamentos complexos como duplicações de período e caos. Acreditamos que somos pioneiros em considerar um modelo ecoepidemiológico com distribuição espacial totalmente formulado em tempo e espaço discretos.

O trabalho está assim dividido: no capítulo 2, apresentamos alguns modelos de tempo discreto para a dinâmica populacional de uma única espécie e também de duas espécies interagentes, previamente estudados. A nossa contribuição inicia no capítulo 3, no qual desenvolvemos e analisamos um modelo predador-presa de tempo discreto, apresentando equilíbrios, bifurcações, ao qual posteriormente incluímos uma estrutura espacial na qual as populações movimentam-se por difusão. No capítulo 4, incluímos o efeito de uma doença na população de predadores do modelo desenvolvido no capítulo 3, analisamos equilíbrios, estabilidade e posteriormente incluímos uma estrutura espacial.

Cada capítulo possui uma breve introdução e uma seção de discussão, onde sintetizamos os principais resultados e as suas relações com outros trabalhos presentes na literatura. No capítulo 5, apresentamos as conclusões gerais da tese e as perspectivas futuras.

O capítulo 3 constitui o teor do artigo (Weide et al., 2018) disponível *online* através do link: <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2018.12.010>.

As simulações e os gráficos apresentados nesta tese foram realizados usando os *softwares* Maple 15 e Geogebra 5.0.

## 2 MODELOS POPULACIONAIS DE TEMPO DISCRETO

Neste capítulo, discutiremos alguns modelos de tempo discreto para a dinâmica populacional de uma única espécie, e também de duas espécies que interagem entre si. Para os modelos de uma única espécie (Seção 2.1) apresentaremos o modelo de crescimento exponencial, o mapa logístico, o modelo de Ricker e o de Beverton-Holt. Dentre os modelos de duas espécies (Seção 2.2), discutiremos primeiro o modelo parasitoide-hospedeiro de Nicholson-Bailey e, na sequência, a inclusão da dependência da densidade na população de parasitoides. Os modelos de Beverton-Holt e de Nicholson-Bailey servirão como ponto de partida para os modelos predador-presa de tempo discreto que desenvolveremos a partir do capítulo 3 deste trabalho.

### 2.1 Modelos discretos para uma única espécie

Diferentemente dos modelos contínuos, cujas hipóteses relacionam-se com taxas de variação  $\frac{dx}{dt}$  de uma população  $x(t)$ , modelos de tempo discreto consideram populações para as quais decorre um mesmo intervalo de tempo entre duas medidas (observações) consecutivas, e as hipóteses relacionam valores das populações  $x_t$  no instante  $t$  com valores  $x_{t+n}$ , onde  $n \in \mathbb{Z}^*$ . Em outras palavras, modelos de tempo contínuo são construídos com equações diferenciais, e os modelos de tempo discreto com equações a diferenças.

Uma equação a diferenças de primeira ordem relaciona o número de indivíduos de uma população em um instante  $t + 1$ , denotada por  $x_{t+1}$ , com o número de indivíduos  $x_t$  da população no tempo  $t$ , e é da forma (Murray, 1993a)

$$x_{t+1} = f(x_t). \tag{2.1}$$

Um equilíbrio de um modelo discreto é um valor  $x^*$  que satisfaz a equação

$$x_{t+1} = x_t = x^*; \quad (2.2)$$

diz-se que  $x^*$  é linearmente estável se uma pequena perturbação  $\epsilon_t$ , definida por

$$\epsilon_t = x_t - x^*, \quad (2.3)$$

se aproximar de zero à medida que  $t$  cresce. Para o modelo (2.1), isso implica em

$$|f'(x^*)| < 1. \quad (2.4)$$

A seguir, apresentamos alguns modelos de tempo discreto de primeira ordem usados para descrever a dinâmica populacional de uma única espécie.

### 2.1.1 Crescimento exponencial

Esse modelo pode ser obtido a partir do modelo de Malthus (Murray, 1993a),

$$\frac{dx}{dt} = ax, \quad a > 0, \quad (2.5)$$

cuja solução é

$$x(t) = x(0) \exp(at), \quad t > 0. \quad (2.6)$$

Através da substituição da derivada  $\frac{dx}{dt}$  do lado esquerdo da equação (2.5), pela seguinte aproximação

$$\frac{dx}{dt} \simeq \frac{x_{t+\Delta t} - x_t}{\Delta t}, \quad (2.7)$$

podemos escrever

$$x_{t+\Delta t} = (1 + R)x_t, \quad (2.8)$$

onde  $R \equiv a\Delta t > 0$ .

Representando por  $[\bullet]$ , a dimensão de  $\bullet$ , temos que  $[a] = [t]^{-1}$ , donde  $R$  é adimensional.

Definindo o parâmetro  $\rho$  através de  $\rho \equiv 1 + R > 1$ , e fazendo  $\Delta t = 1$ , obtemos o modelo discreto de crescimento exponencial dado por

$$x_{t+1} = \rho x_t, \quad \rho > 1, \quad (2.9)$$

cuja solução é

$$x_t = x_0 \cdot \rho^t, \quad t = 1, 2, 3, \dots \quad (2.10)$$

Da equação (2.9), temos que a razão  $\frac{x_{t+1}}{x_t} = \rho$ , não depende de  $x_t$ ; por isso, este modelo é dito independente da densidade.

Comparando as soluções (2.6) com (2.10) vemos que os pontos da solução do modelo de crescimento exponencial estão situados sobre a curva solução do modelo de Malthus, sendo  $\rho = \exp(a)$ , como pode ser visto na Figura 2.1.

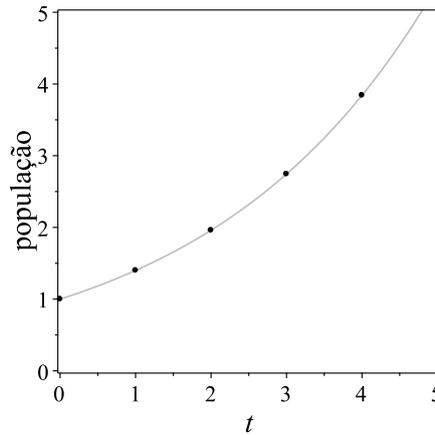


Figura 2.1: Solução do modelo de crescimento exponencial (2.9) (pontos) sobre a solução do modelo de Malthus correspondente (linha contínua).

O modelo de crescimento exponencial discreto possui um ponto de equilíbrio  $x^* = 0$ , que satisfaz  $x_{t+1} = x_t = x^*$  em (2.9). Visto que  $f(x_t) = \rho x_t$  (de (2.1)), tem-se  $f'(x^*) = \rho > 1$ , o que por (2.4) implica na instabilidade desse equilíbrio.

Quanto à interpretação do modelo da equação (2.9), depende do significado atribuído ao parâmetro  $\rho$ :

- se  $\rho$  for o número médio de descendentes por indivíduo, então, o produto  $\rho x_t$  é o número de novos indivíduos na geração seguinte. Neste caso,  $x_{t+1}$  será constituído apenas dos novos indivíduos, e o modelo considera implicitamente a não sobreposição das gerações. Neste caso, o intervalo entre duas medidas, que define a unidade de tempo, representa uma geração;
- se  $\rho$  for apenas a razão entre o número de indivíduos  $x_{t+1}$  no instante  $t + 1$  pelo número de indivíduos  $x_t$  no instante  $t$ , nada impede que haja sobreposição de gerações consecutivas. Neste caso, o significado do intervalo entre duas medidas, que define a unidade de tempo, deverá ser especificado para cada modelo.

### 2.1.2 Equação logística discreta

Este modelo pode ser obtido (Murray, 1993a) a partir da equação logística de tempo contínuo

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right), \quad r, K > 0, \quad (2.11)$$

através da aproximação (2.7) e depois fazendo  $\Delta t = 1$ , obtendo

$$x_{t+1} = (1 + R)x_t \left[1 - \frac{Rx_t}{(1 + R)K}\right], \quad (2.12)$$

onde  $R \equiv r\Delta t > 0$ .

Definindo os parâmetro  $\rho$  e  $k$  através de  $\rho \equiv 1 + R > 1$  e  $k \equiv \frac{\rho K}{\rho - 1}$ , obtemos a seguinte equação a diferenças

$$x_{t+1} = \rho x_t \left(1 - \frac{x_t}{k}\right), \quad (2.13)$$

cujos formato é similar ao do modelo logístico de tempo contínuo, o que justifica sua denominação como equação logística discreta ou mapa logístico. Entretanto, como

veremos na sequência, o comportamento das soluções do mapa logístico apresenta diferenças significativas quando comparado com o caso contínuo.

O modelo (2.13) descreve um crescimento dependente da densidade, pois a razão  $x_{t+1}/x_t = \rho \left(1 - \frac{x_t}{k}\right)$  é uma função de  $x_t$ . Esta razão decresce linearmente com  $x_t$ , além disso o modelo é biologicamente viável apenas se  $0 < x_t < k$ , pois  $x_t > k$  implicaria em  $x_{t+1} < 0$ .

O mapa logístico possui dois pontos de equilíbrio:  $x_1^* = 0$  e  $x_2^* = k \left(1 - \frac{1}{\rho}\right)$ . Para  $f(x_t) = \rho x_t \left(1 - \frac{x_t}{k}\right)$ , tem-se  $f'(x_1^*) = \rho > 1$ , donde concluímos que  $x_1^*$  é sempre instável; por outro lado,  $f'(x_2^*) = 2 - \rho$ , de modo que a condição de estabilidade linear de  $x_2^*$ ,  $|f'(x_2^*)| < 1$ , é satisfeita sempre que  $1 < \rho < 3$ .

Para construir um diagrama de bifurcação, itera-se o sistema variando lentamente o parâmetro que se quer investigar, e para cada valor do parâmetro, registra-se o estado assintótico do sistema, eliminados os transientes.

O diagrama de bifurcação do mapa logístico (2.13), apresentado na Figura 2.2, além de confirmar os equilíbrios e sua estabilidade para  $\rho < 3$ , indica a existência de ciclos e caos para  $\rho \geq 3$ . Em  $\rho = 3$ , ocorre uma bifurcação do tipo *flip* (Kot, 2001; De Vries et al., 2006; Strogatz, 1994).

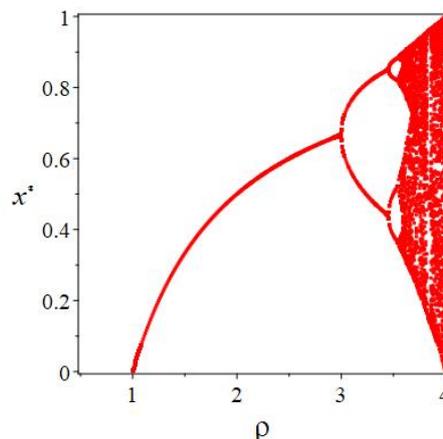


Figura 2.2: Diagrama de bifurcação para o mapa logístico (2.13) correspondente a  $k = 1$  e  $\rho \in (1, 4)$ .

A Figura 2.3 apresenta algumas soluções do mapa logístico (2.13), com  $k = 1$ , para diferentes valores do parâmetro  $\rho$ , nos instantes  $t = 0, 1, \dots, 50$ . Os pontos, em  $t \in \mathbb{Z}_+$ , são as soluções; as retas que os unem apenas ilustram a sequência entre eles. A Figura 2.3(a) apresenta o caso em que o modelo atinge o ponto de equilíbrio estável  $x^* = k(1-1/\rho)$ , para  $\rho = 2,9$ . A Figura 2.3(b) apresenta a oscilação da solução entre dois pontos, para  $\rho = 3,3$ , denominada  $p$ -ciclo de período 2. Por fim, observamos o comportamento caótico<sup>1</sup> da solução na Figura 2.3(c), quando  $\rho = 3,9$ .

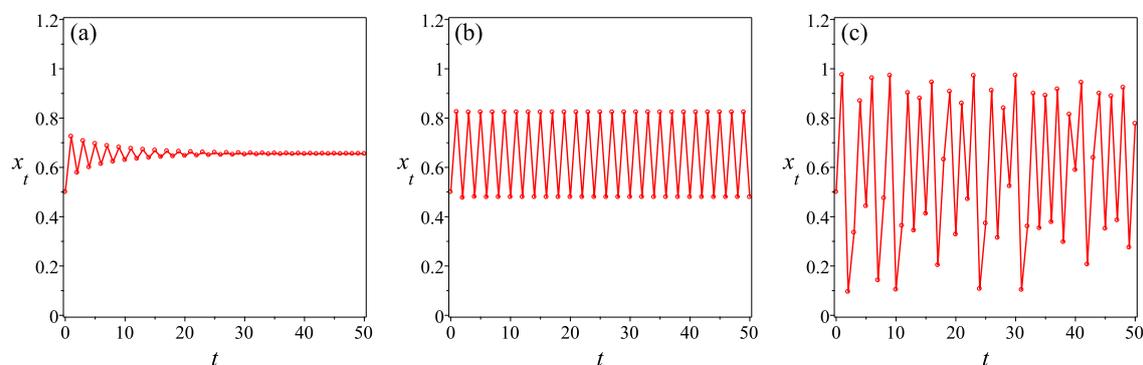


Figura 2.3: Soluções do mapa logístico (2.13): (a) para  $\rho = 2,9$ ,  $x^* \simeq 0,5$ , estável; (b) para  $\rho = 3,3$ ,  $p$ -ciclo de período 2; (c) para  $\rho = 3,9$ , caos.

### 2.1.3 Modelo de Ricker

O modelo de Ricker tem origem em problemas relacionados à pesca e descreve a evolução de uma população  $x_t$  no tempo de acordo com a seguinte equação a diferenças (Murray, 1993a)

$$x_{t+1} = x_t \exp \left[ r \left( 1 - \frac{x_t}{K} \right) \right], \quad r, K > 0. \quad (2.14)$$

A dedução desse modelo pode ser realizada (Eskola and Geritz, 2007) a partir de um sistema de equações diferenciais para o caso de uma determinada

---

<sup>1</sup>Em um sistema determinístico, refere-se a um comportamento assintótico não-periódico que possui dependência sobre as condições iniciais (Strogatz, 1994).

espécie onde indivíduos da população de adultos atacam indivíduos da população de jovens.

Assim como o mapa logístico, o modelo de Ricker também é dependente da densidade. A razão  $x_{t+1}/x_t$  é o produto de um fator de crescimento intrínseco,  $\exp(r)$ , pela função  $\exp\left(-\frac{rx_t}{K}\right)$ , fator de mortalidade, que decai exponencialmente com o aumento de  $x_t$ . Quando  $x_t = x^* = K$  (equilíbrio),  $x_{t+1}/x_t = 1$ , isto é, esse valor separa o comportamento de crescimento da população, quando  $x_t < K$ , do comportamento de decrescimento, quando  $x_t > K$ .

Este modelo possui dois equilíbrios, a saber:  $x_1^* = 0$  e  $x_2^* = K$ . Visto que  $f(x_t) = x_t \exp\left[r\left(1 - \frac{x_t}{K}\right)\right]$ , tem-se  $f'(x_1^*) = \exp(r) > 1$ , donde concluímos que  $x_1^*$  é sempre instável; por outro lado,  $f'(x_2^*) = 1 - r$ , de modo que a condição de estabilidade linear de  $x_2^*$ ,  $|f'(x_2^*)| < 1$ , é satisfeita sempre que  $0 < r < 2$ .

O diagrama de bifurcação, para o modelo de Ricker com  $K = 1$ , apresentado na Figura 2.4 em função do parâmetro  $r$ , além de ratificar a estabilidade do equilíbrio  $x^* = K = 1$ , para  $0 < r < 2$ , indica uma bifurcação do tipo flip em  $r = 2$ , e comportamentos cíclicos e até mesmo caos, para  $r > 2$ .

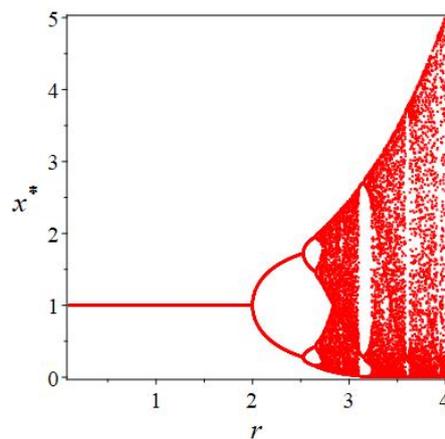


Figura 2.4: Diagrama de bifurcação para a equação de Ricker (2.14) com  $K = 1$ .

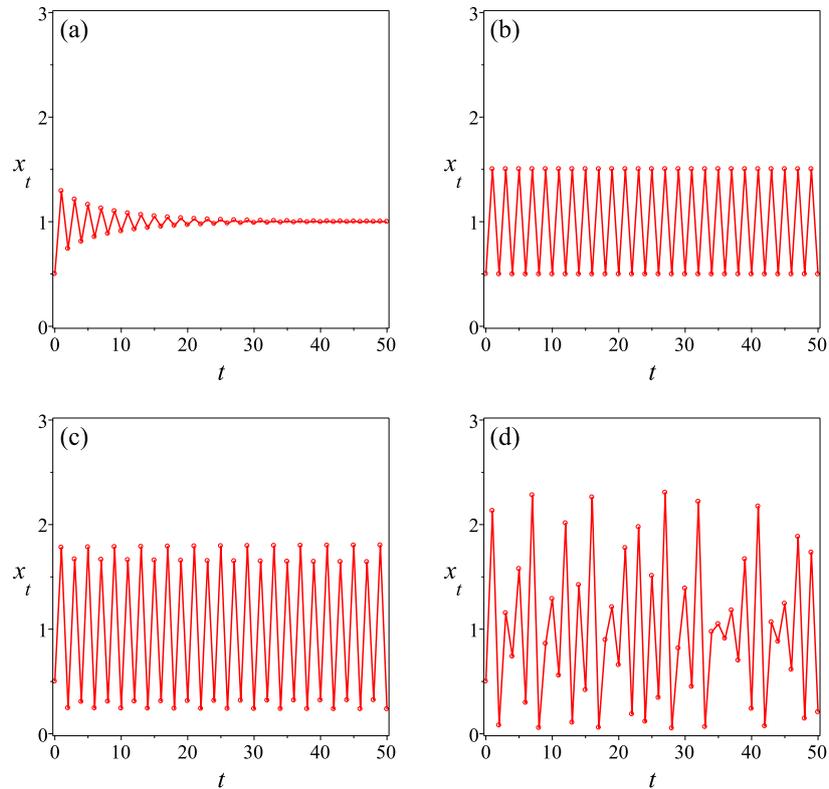


Figura 2.5: Solução do modelo de Ricker (2.14) com  $K = 1$  e (a)  $r = 1,8 < 2$ ,  $x^* = 1$ , estável (b)  $r = 2,2$ ,  $p$ -ciclo de período 2, (c)  $r = 2,54$ ,  $p$ -ciclo de período 4 e (d)  $r = 2,9$ , caos.

Soluções nos instantes  $t = 0, 1, \dots, 50$ , para 4 valores de  $r$  distintos são visualizadas nos gráficos  $x(t) \times t$  da Figura 2.5, os quais confirmam o que apresenta o diagrama de bifurcação acima.

#### 2.1.4 Modelo de Beverton-Holt

O modelo de Beverton-Holt, assim como o modelo de Ricker, também tem origem em problemas relacionados à pesca, na qual ocorre a competição entre juvenis em uma população (Eskola and Geritz, 2007). Este modelo também pode ser obtido a partir da solução da equação diferencial ( $t$  contínuo) logística (2.11) em

um instante de tempo  $t = t_0 + \Delta t$ , que pode ser escrita como

$$x(t_0 + \Delta t) = \frac{x(t_0)K}{x(t_0) + (K - x(t_0)) \exp -r\Delta t}. \quad (2.15)$$

Após substituir  $t_0 + \Delta t$  por um índice  $t + 1$ , e definir o parâmetro adimensional  $\lambda \equiv \exp(r\Delta t) > 1$ , a equação (2.15) assume a forma

$$x_{t+1} = \frac{\lambda x_t}{1 + (\lambda - 1)x_t/K}. \quad (2.16)$$

Esta equação a diferenças (2.16) é conhecida como modelo de Beverton-Holt. Em um gráfico  $x(t) \times t$  suas soluções serão pontos que se situarão exatamente sobre as curvas-solução da equação logística de tempo contínuo.

Trata-se de um modelo dependente da densidade, cuja razão  $x_{t+1}/x_t$  é igual a  $\frac{\lambda}{1 + (\lambda - 1)x_t/K}$ , que decresce com  $x_t$  e tende a zero quando  $x_t \rightarrow \infty$ .

Este modelo possui dois equilíbrios, a saber,  $x_1^* = 0$  e  $x_2^* = K$ . Visto que  $f(x_t) = \frac{\lambda x_t}{1 + (\lambda - 1)x_t/K}$ , tem-se  $f'(x_1^*) = \lambda > 1$ , donde concluímos que  $x_1^*$  é sempre instável; por outro lado,  $f'(x_2^*) = 1/\lambda$ , de modo que a condição de estabilidade linear de  $x_2^*$ ,  $|f'(x_2^*)| < 1$ , é satisfeita sempre que  $\lambda > 1$ .

Além de apresentar os mesmos equilíbrios da equação logística de tempo contínuo (2.11), o modelo de Beverton-Holt também possui o mesmo comportamento qualitativo daquele modelo contínuo.

Na Figura 2.6 apresentamos, simultaneamente, três soluções da equação diferencial logística (2.11) (curvas contínuas), e do modelo discreto de Beverton-Holt (2.16) (pontos) para três diferentes condições iniciais. Os parâmetros considerados nos dois modelos são dados por  $r = 2$ , conseqüentemente,  $\lambda \equiv \exp(r) = \exp(2)$  e  $K = 3$ . Observamos que as soluções do modelo de Beverton-Holt localizam-se exatamente sobre as curvas-solução do modelo logístico de tempo contínuo.

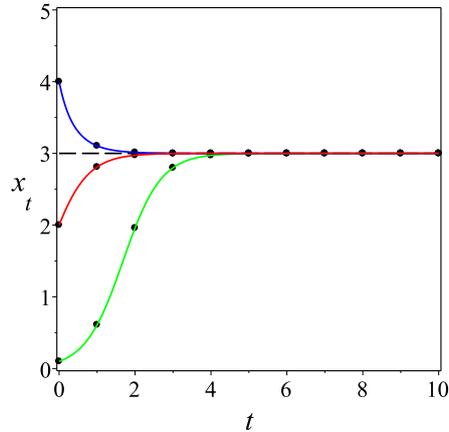


Figura 2.6: Soluções do modelo de Beverton-Holt (2.16) (pontos) e da equação logística contínua (2.11) (linha contínua) para  $r = 2$ ,  $\lambda = \exp(r)$  e  $K = 3$ , e diferentes condições iniciais.

Após termos examinado três modelos de tempo discreto (equações a diferenças) para a dinâmica de uma população, passamos agora para o caso em que duas espécies interagem, o qual é descrito por um sistema de equações a diferenças.

## 2.2 Modelos discretos para duas espécies interagentes

Nessa seção, discutimos modelos de tempo discreto para sistemas ecológicos em que duas espécies interagem. Tais modelos são descritos através de sistemas de equações a diferenças, cuja forma geral pode ser escrita como

$$\begin{aligned} x_{t+1} &= f(x_t, y_t), \\ y_{t+1} &= g(x_t, y_t), \end{aligned} \tag{2.17}$$

onde  $x_t$  e  $y_t$  são as populações de cada uma das duas espécies no tempo  $t$ . Se as funções  $f$  e  $g$  forem lineares em relação a  $x_t$  e  $y_t$ , então o sistema (2.17) é dito linear, caso contrário, trata-se de um sistema não-linear de equações a diferenças.

De modo análogo ao caso com apenas uma equação, os pontos de equilíbrio do sistema (2.17) são definidos como os valores  $x^*$  e  $y^*$  que satisfazem o sistema

$$\begin{aligned}x^* &= f(x^*, y^*), \\y^* &= g(x^*, y^*),\end{aligned}\tag{2.18}$$

os quais serão estáveis se as perturbações  $\varepsilon_t$  e  $\theta_t$ , definidas como

$$\varepsilon_t = x_t - x^* \quad \text{e} \quad \theta_t = y_t - y^*,\tag{2.19}$$

onde  $|\varepsilon_t/x^*|, |\theta_t/y^*| \ll 1$ , se aproximarem simultaneamente de zero à medida que  $t$  cresce. Para pequenas perturbações, isto se verifica se todos os autovalores da matriz jacobiana  $J$  do sistema (2.17) aplicada no ponto de equilíbrio  $(x^*, y^*)$  tiverem módulo menor ou igual a um, o que equivale a satisfazer a condição (Edelstein-Keshet, 1988)

$$\left| \text{Tr}(J(x^*, y^*)) \right| < 1 + \det(J(x^*, y^*)) < 2.\tag{2.20}$$

Neste caso, diz-se que o equilíbrio é linearmente estável.

Existem diversos modelos discretos para interação entre duas espécies. O modelo parasitoide-hospedeiro desenvolvido por Nicholson and Bailey (1935), além de ser um dos pioneiros, é também muito utilizado como base na modelagem de diversos sistemas ecológicos. Na sequência, examinaremos esse modelo mais detalhadamente.

### 2.2.1 Modelo parasitoide-hospedeiro de Nicholson-Bailey

Consideremos agora, a descrição de um sistema composto por uma população de parasitoides e outra de hospedeiros, desenvolvido em 1935 e aplicada ao parasitoide *Encarsia formosa* e ao hospedeiro *Trialeurodes vaporariorum* (Edelstein-Keshet, 1988). A dinâmica do sistema ocorre da seguinte forma: as fêmeas adultas do parasitoide procuram por seus hospedeiros (em estágio de larva ou pupa) para depositar seus ovos, de modo que as larvas do parasitoide crescem alimentando-se deste hospedeiro.

O modelo é dado pelas equações a diferenças

$$\begin{aligned} H_{t+1} &= rH_t \exp(-aP_t), \\ P_{t+1} &= eH_t (1 - \exp(-aP_t)), \end{aligned} \tag{2.21}$$

onde  $H_t$  e  $P_t$  representam as populações de hospedeiros e parasitoides, respectivamente, no tempo  $t$ .

Na ausência de parasitoides ( $P_t = 0$ ), a população de hospedeiros crescerá ilimitadamente se  $r > 1$  e irá à extinção se  $0 < r < 1$ . O parâmetro  $r$  representa a taxa de crescimento intrínseca da população de hospedeiros.

O fator  $\exp(-aP_t)$  representa a influência da população de parasitoides sobre o crescimento da população de hospedeiros. Mais precisamente, representa a fração de hospedeiros que não é parasitada no instante  $t$ , em função da população de parasitoides, que diminui à medida que  $P_t$  aumenta. Essa fração supõe que o número de encontros  $n_e$  entre hospedeiros e parasitoides, no instante  $t$ , seja proporcional ao produto de suas densidades, isto é,  $n_e = aH_tP_t$  (lei da ação das massas), onde  $a$  representa a eficiência da busca de hospedeiros por parasitoides. Sendo assim, o número médio de encontros por hospedeiro, entre hospedeiros e parasitoides pode ser escrito como  $aH_tP_t/H_t = aP_t$ . Visto que nem todos os encontros levam, de fato, a uma parasitação, e supondo que o número de encontros que leva a parasitação obedeça uma distribuição de Poisson com média  $aP_t$ , dada por

$$P(y) = \frac{(aP_t)^y \exp(-aP_t)}{y!}, \tag{2.22}$$

concluimos que a probabilidade de que o hospedeiro não seja parasitado, no instante  $t$ , correspondente a  $P(0)$  na distribuição acima. Esta é dada por

$$P(0) = \exp(-aP_t). \tag{2.23}$$

Portanto, o complementar  $1 - \exp(-aP_t)$ , no lado direito da segunda equação em (2.21), indica a fração de hospedeiros que é parasitada em cada instante  $t$ . Nessa mesma equação,  $e > 0$  representa o número médio de ovos viáveis depositados pelo parasitoide no hospedeiro.

O sistema (2.21) possui dois pontos de equilíbrio  $(H_i^*, P_i^*)$ ,  $i = 0, 1$ . O primeiro equilíbrio é o de extinção das duas espécies  $(H_0^*, P_0^*) = (0, 0)$ , e o segundo, o equilíbrio de coexistência  $(H_1^*, P_1^*)$ , onde

$$H_1^* = \frac{r \ln r}{ae(r-1)} \text{ e } P_1^* = \frac{\ln r}{a}, \quad r > 1. \quad (2.24)$$

A partir da análise de estabilidade linear dos pontos de equilíbrio do modelo de Nicholson-Bailey, concluímos que o sistema (2.21) não possui nenhum estado assintótico estável. Qualquer pequena perturbação no valor do equilíbrio leva o sistema a oscilações divergentes (Edelstein-Keshet, 2005).

### 2.2.2 Inclusão da capacidade de suporte no modelo de Nicholson-Bailey

O fato de o modelo de Nicholson-Bailey em seu formato original não possuir nenhum ponto de equilíbrio estável, seja qual for a escolha dos parâmetros envolvidos no sistema, contraria o que se espera e o que se observa na natureza: a coexistência e estabilidade das populações envolvidas. Em face disso, algumas modificações no modelo parasitoide-hospedeiro (2.21) têm sido propostas.

Representando por  $X_t$  e  $Y_t$  as populações de presas e de predadores, respectivamente, Beddington et al. (1975) estudou o comportamento do seguinte sistema:

$$\begin{aligned} X_{t+1} &= X_t \exp \left[ r \left( 1 - \frac{X_t}{K} \right) - aY_t \right], \\ Y_{t+1} &= eX_t [1 - \exp(-aY_t)], \end{aligned} \quad (2.25)$$

obtido a partir do modelo Nicholson-Bailey, mediante a inclusão da capacidade de suporte  $K$  na equação da população de presas.

Observemos que na ausência de predadores o modelo reduz-se à equação de Ricker (2.14), sendo  $r, K > 0$  já interpretados anteriormente. Além disso, diferentemente do modelo parasitoide-hospedeiro, o parâmetro  $e > 0$  na segunda equação indica agora o fator de conversão de presas em novos predadores por presa.

Este modelo possui três pontos de equilíbrio  $(X_i^*, Y_i^*)$ , para  $i = 0, 1, 2$ . O primeiro equilíbrio refere-se a extinção das duas espécies  $(X_0^*, Y_0^*) = (0, 0)$ , o segundo, a sobrevivência apenas da população de presas, a qual atinge a capacidade de suporte,  $(X_1^*, Y_1^*) = (K, 0)$ , e o terceiro, a coexistência entre as duas espécies  $(X_2^*, Y_2^*)$ , obtido numericamente.

A análise de estabilidade linear mostra que o ponto de equilíbrio de extinção é sempre instável e o equilíbrio de sobrevivência apenas de presa é estável para  $0 < r < 2$  (como no modelo de Ricker). Além disso, para  $r > 2$ , existe uma região no espaço de parâmetros em que o equilíbrio de coexistência é estável, fora dela, observa-se comportamentos mais complexos, tais como  $p$ -ciclos, ciclos limite e caos (Beddington et al., 1975). No caso dos ciclos limite, é importante ressaltar que, à medida que  $t$  aumenta, dois pontos em instantes de tempo consecutivos (tempo  $t$  e tempo  $t + 1$ ) não se localizam necessariamente “lado a lado” no ciclo. O preenchimento dessa linha acontece após um número suficientemente grande de iterações, que faz com que mais pontos apareçam e localizem-se próximos dos demais, dando a ideia de uma linha contínua, comportamento que denominaremos *oscilar sobre um ciclo limite*. A Figura 2.7(a) apresenta uma parte da sequência de iterações consecutivas que levam à formação do ciclo limite apresentado na Figura 2.7(b), em torno do ponto de equilíbrio instável de coexistência (cruz).

### 2.2.3 Respostas funcionais

Em um modelo predador-presa, o termo de predação é a resposta funcional do predador a qual descreve de que modo a densidade de presas e/ou de predadores afeta o número de presas atacadas por predador por unidade de tempo. Holling (1959) propôs uma classificação baseada nos tipos de respostas funcionais.

Quando supomos que o número de encontros entre presas e predadores obedeça a lei da ação das massas, a fração de presas que é atacada por instante de

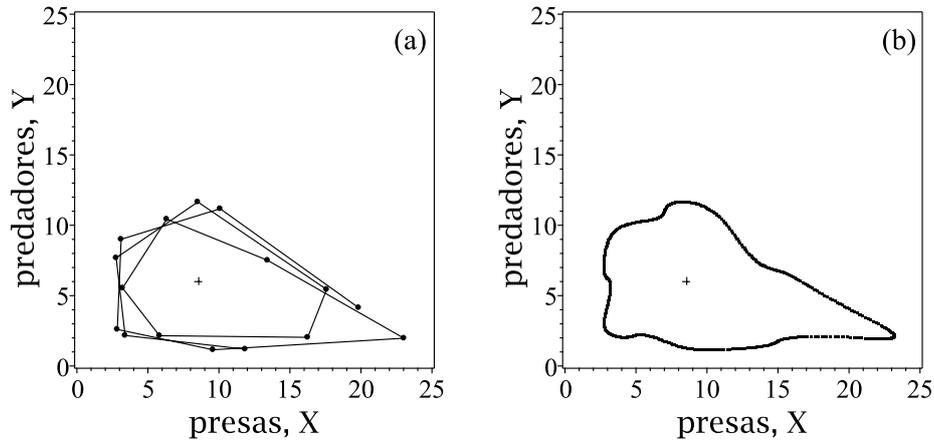


Figura 2.7: (a) Sequência de pontos e (b) ciclo limite no plano de fase gerados pelas soluções do modelo (2.25) para um conjunto de parâmetros no qual o equilíbrio  $(X_2^*, Y_2^*)$  (cruz) é instável.

tempo é descrita como

$$1 - \exp(-aY_t), \quad (2.26)$$

onde  $a > 0$  é a eficiência da busca de presas por predador, como descrito no modelo de Nicholson-Bailey (veja Eq. (2.21)). Dessa forma, o número de presas consumidas por unidade de tempo é dada por

$$X_t(1 - \exp(-aY_t)). \quad (2.27)$$

Na classificação de Holling, essa é a resposta funcional do tipo I, na qual o número de presas atacadas por predador cresce ilimitadamente com a densidade de presas. A Figura 2.8(a) ilustra a fração de presas capturadas em função do número de presas, para um número constante de predadores. Na Figura 2.8(b) observamos o crescimento linear do número de presas capturadas em função do número de presas disponíveis.

Entretanto, na natureza observa-se que a eficiência de busca do predador pode depender da abundância de presas. Supondo uma eficiência da busca de presas por predador dependente da densidade populacional de presas, através de

$$a(X_t) = \frac{A}{1 + HX_t}, \quad (2.28)$$

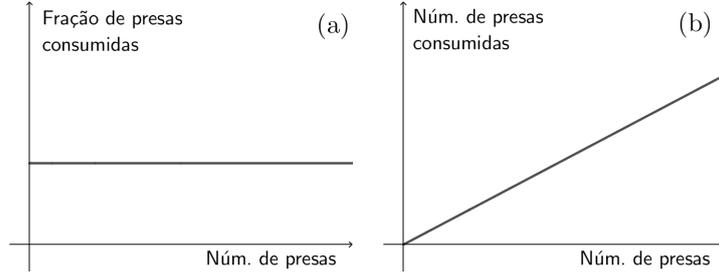


Figura 2.8: Gráfico (a) da fração  $1 - \exp(-aY_t)$  e (b) do número de presas  $X_t(1 - \exp(-aY_t))$  capturadas em função do número de presas  $X_t$  (para um valor fixo da população de predadores  $Y_t$ ) da resposta funcional de Holling tipo I.

onde  $A > 0$  é o número médio de encontros entre presas e predadores que resultam, de fato, em predação; e  $H = AT_h > 0$ , onde  $T_h$  é denominado tempo de manipulação de uma presa, definido como o intervalo de tempo entre detectar e capturar uma presa até a retomada da busca por outra presa (Hassell, 2000). Os parâmetros envolvidos na equação (2.28) são tais que  $[A] = [Y]^{-1}$  e  $[H] = [X]^{-1}$ .

Nesse caso, a fração de presas consumidas é dada por

$$1 - \exp\left(-\frac{A}{1 + HX_t}Y_t\right). \quad (2.29)$$

Dessa forma, o número de presas capturadas por unidade de tempo é, então descrita como

$$X_t \left(1 - \exp\left(-\frac{A}{1 + HX_t}Y_t\right)\right), \quad (2.30)$$

cujos gráficos, para  $Y_t$  fixo, é crescente com concavidade para baixo, aproximando-se cada vez mais de  $\frac{A}{H}$ , à medida que  $X_t$  cresce. A Figura 2.9(a) ilustra a fração de presas capturadas em função do número de presas, para um número constante de predadores. Na Figura 2.9(b) observamos o crescimento limitado do número de presas capturadas em função do número de presas disponíveis.

Na classificação de Holling, essa é a resposta funcional do tipo II, na qual o número de presas consumidas por predador é limitada. Nesse caso, essa limitação (nível de saturação) ocorre devido à inclusão do tempo de manipulação.

No entanto, sabe-se que esse não é o único mecanismo responsável por respostas funcionais do tipo II. O mesmo comportamento pode ser produzido por diversos outros motivos, como por exemplo, a saciedade e a voracidade dos predadores.

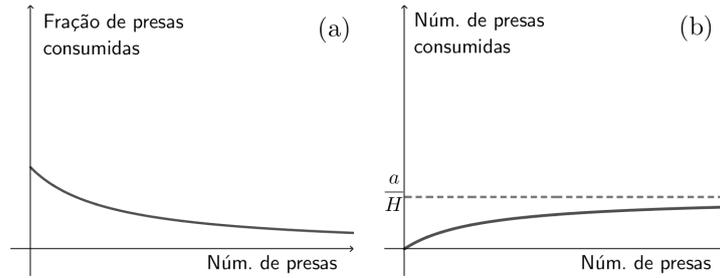


Figura 2.9: Gráfico (a) da fração  $1 - \exp\left(-\frac{A}{1+HX_t}Y_t\right)$  e (b) do número de presas  $X_t\left(1 - \exp\left(-\frac{A}{1+HX_t}Y_t\right)\right)$  capturadas em função do número de presas  $X_t$  (para um valor fixo da população de predadores  $Y_t$ ) da resposta funcional de Holling tipo II.

Esta é a resposta funcional que adotaremos no nosso modelo, apresentado no capítulo seguinte.

## 2.3 Distribuição espacial

Nos modelos discutidos até agora, consideramos a evolução de populações no tempo sem, no entanto, considerar uma estrutura espacial para o sistema. A inclusão dessa estrutura espacial pode ser feita de várias formas, dependendo das hipóteses do modelo. Nos modelos de tempo discreto, a formulação através de Rede de Mapas Acoplados (RMA) é uma das metodologias que pode ser empregada quando se quer estudar a dinâmica espacial de um sistema. Outras abordagens foram referenciadas no Capítulo 1 deste trabalho.

Uma RMA é um sistema dinâmico descrito por um conjunto de equações que considera as variáveis tempo e espaço como sendo discretas, enquanto que o tamanho das populações (variável de estado) é considerada contínua.

Nessa metodologia, o espaço é constituído por um domínio bidimensional dividido em sítios, os quais são identificados por um par ordenado  $(i, j)$  representando sua posição, ao qual está associada a densidade de cada população. Portanto, o estado do sistema dinâmico no instante  $t$  é descrito por uma ou mais matrizes sobrepostas que se atualizam em paralelo a cada etapa de tempo.

As condições de fronteira do domínio podem ser de três tipos: *reflexivas*, quando os indivíduos não atravessam a fronteira, permanecendo no interior do domínio; *absorventes*, quando os indivíduos movimentam-se para fora do domínio saindo da contagem ou morrendo; e *cíclicas*, quando a última linha e a última coluna do reticulado são consideradas adjacentes à primeira linha e a primeira coluna do reticulado, respectivamente (movimento sobre um toro).

A dinâmica do modelo considerado é composta de duas fases distintas, uma fase de dispersão, na qual os indivíduos se deslocam de um sítio para outro na vizinhança  $V_{ij}$  de cada sítio, e uma fase de reação, em cada um dos sítios do domínio, na qual realiza-se a dinâmica vital das espécies. Veremos mais adiante que a ordem na qual ocorrem essas duas fases não interfere no comportamento qualitativo do modelo (a ordem temporal relativa é a mesma).

Dentre os diversos tipos de dispersão que podem ser analisados, a difusão é o movimento onde, a cada iteração, uma fração  $\mu \in [0, 1]$  de cada população deixa o sítio de origem e se distribui igualmente em qualquer direção. Denominaremos *movimentação maior* àquela que corresponder ao maior valor de  $\mu$ , no sentido de que maior é a fração da população que deixa o sítio de origem. O parâmetro  $\mu$  é denominado *coeficiente de difusão*, embora não tenha a mesma interpretação de velocidade de área como nas equações de difusão de tempo contínuo.

Para vizinhanças de Von Neumann (Ferreri and Venturino, 2013) a vizinhança considerada é composta pelos quatro sítios vizinhos:  $V_{ij} = \{(i-1, j), (i, j+1), (i, j-1), (i+1, j)\}$ .

$1), (i + 1, j), (i, j - 1)\}$ , para  $i, j > 1$ . A Figura 2.10 ilustra o sítio  $(i, j)$  do domínio e sua vizinhança  $V_{ij}$  de Von Neumann.

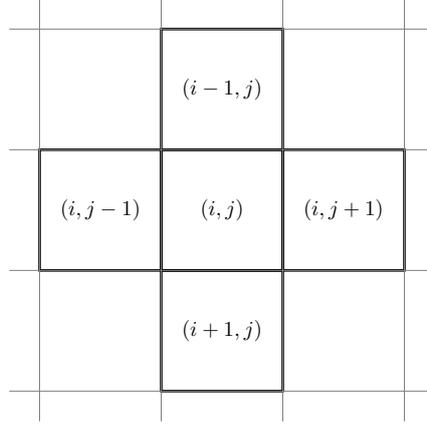


Figura 2.10: Malha reticulada com a vizinhança  $V_{ij}$  de Von Neumann do sítio  $(i, j)$ .

Para o modelo parasitoide-hospedeiro (2.21), representando por  $H_t^{(i,j)}$  e  $P_t^{(i,j)}$  as populações de hospedeiros e parasitoides, respectivamente, no sítio  $(i, j)$  no instante  $t$ , obtemos as equações para as populações após a fase de movimentação como segue:

$$H_d^{(i,j)} = (1 - \mu_H)H_t^{(i,j)} + \sum_{(x,y) \in V_{ij}} \frac{\mu_H}{4} H_t^{(x,y)}, \quad (2.31)$$

$$P_d^{(i,j)} = (1 - \mu_P)P_t^{(i,j)} + \sum_{(x,y) \in V_{ij}} \frac{\mu_P}{4} P_t^{(x,y)}. \quad (2.32)$$

onde  $H_d^{(i,j)}$  e  $P_d^{(i,j)}$  representam as populações de hospedeiros e parasitoides, respectivamente, após a fase de dispersão no sítio  $(i, j)$  e no instante  $t$ ; e  $\mu_H$  e  $\mu_P$  representam os respectivos coeficientes de difusão da população de hospedeiros e parasitoides.

Na equação (2.31), o termo  $(1 - \mu_H)H_t^{(i,j)}$  representa o número de hospedeiros que permanece no sítio  $(i, j)$ , enquanto que o somatório  $\sum_{(x,y) \in V_{ij}} \frac{\mu_H}{4} H_t^{(x,y)}$  representa o número de indivíduos que ingressa no sítio  $(i, j)$  proveniente dos quatro sítios de  $V_{ij}$ . O mesmo ocorre na equação (2.32) para a população de parasitoides.

Os valores de  $H_{t+1}^{(i,j)}$  e  $P_{t+1}^{(i,j)}$  das populações, após a fase de reação em cada sítio, são obtidos partir das equações (2.21) como segue:

$$\begin{aligned} H_{t+1}^{(i,j)} &= rH_d^{(i,j)} \exp -aP_d^{(i,j)}, \\ P_{t+1}^{(i,j)} &= eH_d^{(i,j)} [1 - \exp -aP_d^{(i,j)}]. \end{aligned} \tag{2.33}$$

Esse sistema com dispersão espacial para o modelo parasitoide-hospedeiro de Nicholson-Bailey foi estudado em detalhes por Hassell et al. (1991) e Comins et al. (1992). Dentre os resultados observados, os autores destacaram a possibilidade de coexistência estável das espécies, o que localmente sabe-se não ocorrer (veja Seção 2.2.1). Isso evidencia a influência que a heterogeneidade espacial pode ter sobre um sistema, nesse caso, por exemplo, um papel estabilizante sobre o comportamento das populações totais.

## 2.4 Discussão do capítulo

Nesse capítulo, apresentamos conceitos e modelos previamente estudados que servirão como ponto de partida para os modelos ecoepidemiológicos que iremos desenvolver nos próximos capítulos. Para isso, estudamos quatro modelos de tempo discreto para a dinâmica vital de uma única população; na sequência o modelo de Nicholson-Bailey para interação entre duas espécies, ao qual posteriormente incluímos capacidade de suporte para as presas e resposta funcional dos predadores.

O modelo de crescimento exponencial prevê o crescimento ilimitado da população. Do ponto de vista prático, isso só é válido para pequenos intervalos de tempo, visto que, em qualquer habitat há limitação tanto de recursos como de espaço. Em face disso, discutimos, então, três modelos onde é incluída uma dependência da densidade.

O primeiro deles, o modelo logístico discreto ou mapa logístico, possui formato semelhante à equação logística contínua, visto que é construído a partir de

uma aproximação discreta para a derivada. No entanto, como consequência dessa aproximação, suas soluções podem apresentar comportamentos mais complexos que não são observados no caso contínuo. Além disso, diferentemente da equação logística contínua, o mapa logístico não está definido para populações acima da capacidade de suporte. Esse modelo apresenta dois equilíbrios: o trivial de extinção da espécie, e outro equilíbrio que depende do parâmetro de crescimento intrínseco da população, que é diferente da capacidade de suporte.

Com relação ao modelo de Ricker, ao contrário do mapa logístico, este modelo também está definido para populações maiores que a capacidade de suporte. Ainda assim, o comportamento do modelo de Ricker também pode apresentar diferenças qualitativas em comparação com a equação logística contínua para determinados valores do parâmetro. Este modelo apresenta os mesmos equilíbrios da equação logística contínua, a saber: o equilíbrio trivial e o equilíbrio na capacidade de suporte.

Diferentemente das equações de tempo contínuo, onde um comportamento caótico só pode ser observado quando se trabalha com sistemas de três ou mais equações (Strogatz, 1994; Hirsch et al., 2004), como observamos no modelo de Ricker e no mapa logístico, uma única equação a diferenças pode apresentar comportamentos qualitativos complexos como soluções periódicas e até mesmo caóticas (May, 1976). Nesse sentido, no modelo de Beverton-Holt, tais comportamentos mais complexos, como  $p$ -ciclos e caos, por exemplo, não são observados. Exatamente como na equação logística de tempo contínuo, este modelo possui dois equilíbrios, um trivial de extinção da espécie e outro na capacidade de suporte do ambiente para aquela espécie. Qualquer solução desse modelo com condição inicial diferente de zero tende à capacidade de suporte para qualquer conjunto de parâmetros. Por isso, optamos por utilizar o modelo de Beverton-Holt na construção dos modelos que serão apresentados na sequência desse trabalho.

Com relação aos modelos para duas espécies, discutimos o de Nicholson-Bailey para um sistema parasitoide-hospedeiro, o qual não apresenta nenhum estado assintótico estável. Com o objetivo de obter um comportamento do sistema mais próximo da realidade, podem ser feitas diversas modificações nas equações de Nicholson-Bailey. O modelo apresentado por Beddington et al. (1975), por exemplo, apresenta comportamento qualitativo diferente desse modelo parasitoide-hospedeiro devido à inclusão da auto-regulação na população de presas a partir do modelo de Ricker. No entanto, a predação é considerada independente da população de presas e não leva em conta fatores como saciedade dos predadores nem tempo de manipulação das presas. Essas hipóteses podem ser incorporadas aos modelos através das respostas funcionais, as quais são classificadas de acordo com o tipo de populações envolvidas.

Encerramos aqui, os fundamentos e conceitos necessários para a construção do modelo predador-presa que apresentaremos no próximo capítulo. A partir de modificações nas equações de Nicholson-Bailey, consideraremos o modelo de Beverton-Holt para descrever o crescimento da população de presas, adotaremos uma resposta funcional do tipo II para a população de predadores, e evidenciaremos a ordem na qual ocorrem estes eventos. Na sequência incluiremos uma estrutura espacial, através de uma rede de mapas acoplados.

Deixaremos para o capítulo 4 a apresentação da abordagem de doenças, para a construção dos modelos ecoepidemiológicos de tempo discreto que também serão discutidos nesta tese.

### 3 MODELO PREDADOR-PRESA DE TEMPO DISCRETO

No final do capítulo anterior, introduzimos o modelo (2.25), uma extensão do modelo de Nicholson-Bailey incluindo dependência da densidade no crescimento das populações de presas e predadores, de modo que, na ausência de predadores, a população de presas cresça de acordo com o modelo de Ricker (2.14).

Construiremos agora outra extensão do modelo de Nicholson-Bailey, também com dependência da densidade, mas tal que, na ausência de predadores, o crescimento da população de presas seja descrito pelo modelo de Beverton-Holt (2.16), e ainda incluiremos uma predação com resposta funcional do tipo II (2.30). Além disso, nesse novo modelo predador-presa discreto mostraremos de que modo a ordem dos eventos de reprodução e predação influi na modelagem do sistema. Após a determinação dos pontos de equilíbrio do modelo e de sua estabilidade, apresentaremos resultados numéricos, os quais serão comparados com o modelo predador-presa de tempo contínuo de Rosenzweig and MacArthur (1963). Terminaremos esse capítulo introduzindo uma distribuição espacial discreta para as nossas populações, e assim, o problema será abordado através da formulação de redes de mapas acoplados.

#### 3.1 Formulação do Modelo

Sejam  $X_t$  e  $Y_t$  as populações de presas e predadores, respectivamente, no instante  $t$ . Para considerar a ordem na qual os eventos ocorrem no sistema, dividiremos o intervalo entre  $\tau = t$  e  $\tau = t + 1$ , como ilustrado na Figura 3.1. Neste modelo, supomos que a *reprodução e a competição intra-específica* ( $R$ ) precedam a *predação* ( $P$ ) na população de presas e que esta, por sua vez, anteceda a conversão  $C$  para predadores.

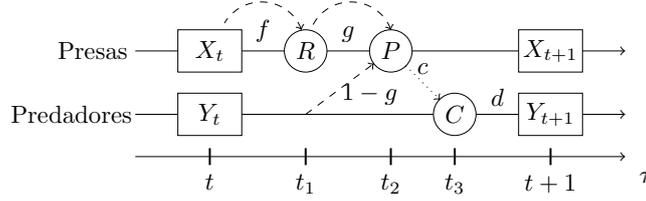


Figura 3.1: Sequência de eventos para o modelo  $R \rightarrow P$  entre  $t$  e  $t+1$ . Linhas tracejadas indicam de qual(is) população(ões) anterior(es) depende o evento em questão. Linha pontilhada representa conversão.

No instante  $\tau = t_1$ , ocorre o evento  $R$ , que leva a uma variação da população de presas, enquanto que a população de predadores permanece a mesma. Representando por  $f(X_t)$  o fator de crescimento per-capita da população de presas, temos

$$\begin{aligned} X_{t_1} &= X_t f(X_t), \\ Y_{t_1} &= Y_t. \end{aligned} \tag{3.1}$$

Em  $\tau = t_2$  ocorre o evento  $P$ . Uma fração  $g(X_{t_1}, Y_{t_1})$  da população de presas  $X_{t_1}$  escapa da predação. Consequentemente, a fração  $1 - g(X_{t_1}, Y_{t_1})$  de  $X_{t_1}$  é predada, a qual será, posteriormente, convertida em novos predadores. A população de predadores ainda permanece inalterada nesse evento,

$$\begin{aligned} X_{t_2} &= X_{t_1} g(X_{t_1}, Y_{t_1}), \\ Y_{t_2} &= Y_{t_1}. \end{aligned} \tag{3.2}$$

A toda predação  $P$ , apenas uma fração das presas predadas é convertida em novos predadores. Na Figura 3.1, temos em  $\tau = t_3$ , esta conversão  $C$ . A população de presas permanece inalterada. Representando por  $c \in [0, 1]$  o fator que representa o número médio de novos predadores gerados por presa capturada, com  $[c] = [Y][X]^{-1}$ , onde  $[\bullet]$  indica a dimensão de  $\bullet$ , escrevemos:

$$\begin{aligned} X_{t_3} &= X_{t_2}, \\ Y_{t_3} &= cX_{t_1} [1 - g(X_{t_1}, Y_{t_1})]. \end{aligned} \tag{3.3}$$

Em  $\tau = t + 1$ , a população de presas é igual à do evento anterior, enquanto que a população de predadores é composta por predadores que sobreviveram à morte por causas naturais, assim:

$$\begin{aligned} X_{t+1} &= X_{t_3}, \\ Y_{t+1} &= dY_{t_3}, \end{aligned} \tag{3.4}$$

onde  $d$  é o fator de sobrevivência dos predadores,  $d \in [0, 1]$ . O modelo geral, considerando a ordem dos eventos onde  $R$  é seguido por  $P$ , por sua vez seguido por  $C$  (de agora em diante, também referido como modelo  $R \rightarrow P$ ), pode ser escrito usando as equações (3.1)-(3.4), como segue:

$$\begin{aligned} X_{t+1} &= X_t f(X_t) g(X_t f(X_t), Y_t), \\ Y_{t+1} &= cd X_t f(X_t) [1 - g(X_t f(X_t), Y_t)]. \end{aligned} \tag{3.5}$$

Neste modelo, caso  $Y_t = 0$ , isto é, sem predadores, teremos  $g(X_t, Y_t) = 1$ , de modo que o sistema reduz-se para

$$X_{t+1} = X_t f(X_t), \tag{3.6}$$

isto é, a população de presas, tem um fator de crescimento per-capita  $f(X_t)$ . Por outro lado, caso  $X_t = 0$ , ambas as populações de presas e de predadores são extintas na iteração seguinte, isto é:

$$X_{t+1} = Y_{t+1} = 0. \tag{3.7}$$

A seguir, especificaremos as funções  $f(X_t)$  e  $g(X_t, Y_t)$ , envolvidas em (3.5). Para descrever o crescimento per-capita da população de presas, adotaremos o modelo de Beverton-Holt (2.16), o qual assume que o fator de crescimento  $f(X_t)$  é inversamente proporcional a uma função linearmente crescente do número de indivíduos, a função  $f(X_t)$  é dada por

$$f(X_t) = \frac{X_{t+1}}{X_t} = \frac{\lambda}{1 + (\lambda - 1)X_t/K}, \quad \lambda > 1. \tag{3.8}$$

O número adimensional  $\lambda$  é o fator de crescimento intrínseco per-capita e  $K > 0$  é a capacidade de suporte, com  $[K] = [X]$ . Observe que, se  $\lambda = 1$ , obtemos  $f(X_t) = \lambda$ , indicando o crescimento geométrico na população de presas.

Quanto à fração  $g(X_{t_1}, Y_{t_1})$  de presas que escapa da predação, supomos uma função decrescente da população de predadores  $Y_t$ , como na resposta funcional do tipo II (2.30), isto é,

$$g(X_{t_1}, Y_{t_1}) = \exp\left(\frac{-AY_{t_1}}{1 + HX_{t_1}}\right). \quad (3.9)$$

Substituindo (3.8) e (3.9) nas equações em (3.5), o modelo pode, então, ser escrito como

$$\begin{aligned} X_{t+1} &= X_t f(X_t) \exp\left(\frac{-AY_t}{1 + HX_t f(X_t)}\right), \\ Y_{t+1} &= cdX_t f(X_t) \left[1 - \exp\left(\frac{-AY_t}{1 + HX_t f(X_t)}\right)\right], \end{aligned} \quad (3.10)$$

onde  $A, c, d$  e  $H$  são todas constantes positivas definidas anteriormente, e  $f(X_t)$  dada em (3.8).

As hipóteses consideradas na construção desse modelo, juntamente com as escolhas de  $f$  e  $g$  em (3.5), fazem com que o seu comportamento seja similar ao modelo predador-presa de tempo contínuo de Rosenzweig and MacArthur (1963), como será discutido na sequência desse capítulo.

Definindo as populações adimensionais através de

$$N_t = HX_t \quad \text{e} \quad P_t = AY_t, \quad (3.11)$$

para a população de presas e predadores, respectivamente, obtemos o modelo adimensional predador-presa, como segue:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t F(N_t) \exp\left(\frac{-P_t}{1 + N_t F(N_t)}\right), \\ P_{t+1} &= bN_t F(N_t) \left[1 - \exp\left(\frac{-P_t}{1 + N_t F(N_t)}\right)\right], \end{aligned} \quad (3.12)$$

onde a função  $F(N_t)$  é definida por

$$F(N_t) = \frac{\lambda}{1 + (\lambda - 1)N_t/k}, \quad \lambda > 1, \quad (3.13)$$

e  $k = HK > 0$  e  $b = cdA/H > 0$  são os novos parâmetros adimensionais, de agora em diante também referidos como *capacidade de suporte adimensional da população de presas* e *fator de crescimento adimensional da população de predadores*, respectivamente.

### 3.2 Pontos de equilíbrio e estabilidade

A partir das condições  $N_{t+1} = N_t = N^*$  e  $P_{t+1} = P_t = P^*$ , concluímos que o sistema (3.12) possui três possíveis pontos de equilíbrio, representados por  $E_i = (N_i^*, P_i^*)$ ,  $i = 0, 1, 2$ , a saber

- $E_0 = (0, 0)$ , extinção de ambas espécies;
- $E_1 = (k, 0)$ , sobrevivência apenas das presas, as quais atingem a capacidade de suporte adimensional;
- $E_2 = (N_2^*, P_2^*)$ , com  $N_2^*, P_2^* \neq 0$ ; esse equilíbrio será biologicamente viável se ambos forem positivos e neste caso será denominado equilíbrio de coexistência das duas espécies.

Para o equilíbrio de coexistência das espécies,  $N_2^*$  é a solução positiva da equação transcendental

$$(1 + N_2^* F(N_2^*)) \ln(F(N_2^*)) = bN_2^* (F(N_2^*) - 1), \quad (3.14)$$

e  $P_2^*$  é dado por

$$P_2^* = bN_2^* (F(N_2^*) - 1), \quad (3.15)$$

o que implica em  $F(N_2^*) > 1$ , donde usando (3.13), decorre que  $N_2^* < k$ .

A equação (3.14) pode ser reescrita sob a forma

$$h_1(N_2^*) = h_2(N_2^*), \quad (3.16)$$

onde definimos

$$h_1(x) \equiv \ln(F(x)) = \ln\left(\frac{\lambda}{1+ax}\right), \quad (3.17)$$

e

$$h_2(x) \equiv \frac{bx(F(x)-1)}{1+xF(x)} = \frac{bx(\lambda-1-ax)}{1+(a+\lambda)x}, \quad (3.18)$$

onde  $a \equiv \frac{\lambda-1}{k} > 0$ .

A função  $h_1$  é tal que  $h_1(0) = \ln(\lambda) > 0$ , possui um zero em  $x = k$  e é monótona decrescente, visto que  $h_1'(x) = -\frac{a}{ax+1} < 0$  para todo  $x > 0$ . Por outro lado, a função  $h_2$ , do lado direito de (3.16), possui dois zeros, um em  $x = 0$  e outro em  $x = k$  e seu gráfico possui concavidade para baixo, visto que  $h_2''(x) = -\frac{2b\lambda(a+\lambda-1)}{[(a+\lambda)x+1]^3} < 0$  para todo  $x > 0$ , pois  $a, b > 0$  e  $\lambda > 1$  (Figura 3.2).

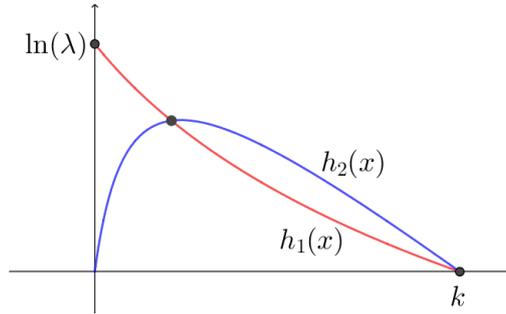


Figura 3.2: Gráfico das funções  $h_1(x)$  (linha vermelha) e  $h_2(x)$  (linha azul).

Uma solução da equação (3.16) é  $x = k$ , como pode ser facilmente verificado por simples substituição; juntamente com (3.15), obtém-se o equilíbrio  $E_1 = (k, 0)$ .

De acordo com a análise acima podemos concluir que existe no máximo uma solução  $N_2^* \in (0, k)$  que satisfaz a equação (3.16). Em outras palavras, o equilíbrio  $E_2$ , quando existe, é único.

A estabilidade de cada um dos pontos de equilíbrio do sistema é analisada a partir dos autovalores da matriz jacobiana  $J$  associada a cada um dos

equilíbrios  $E_i$ :

$$J(E_i) = \begin{pmatrix} \frac{\partial g_1}{\partial N}(N_i^*, P_i^*) & \frac{\partial g_1}{\partial P}(N_i^*, P_i^*) \\ \frac{\partial g_2}{\partial N}(N_i^*, P_i^*) & \frac{\partial g_2}{\partial P}(N_i^*, P_i^*) \end{pmatrix}, \quad i = 0, 1, 2, \quad (3.19)$$

onde

$$\begin{aligned} g_1(N, P) &= NF(N) \exp\left(\frac{-P}{1+NF(N)}\right), \\ g_2(N, P) &= bNF(N) \left[1 - \exp\left(\frac{-P}{1+NF(N)}\right)\right], \end{aligned} \quad (3.20)$$

e  $F(N)$  dada em (3.13).

Um ponto de equilíbrio  $E_i$  será localmente (linearmente) estável se, e somente se, todos os autovalores da matriz  $J(E_i)$  possuírem módulo menor que um, o que implica em (2.20).

Essa condição será útil ao determinarmos a região de estabilidade do equilíbrio de coexistência que será apresentada mais adiante.

- *Ponto de equilíbrio*  $E_0 = (0, 0)$ .

Para este ponto, a matriz jacobiana assume a forma

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad (3.21)$$

cujos autovalores são  $\lambda_1 = \lambda$  e  $\lambda_2 = 0$ . Como  $|\lambda_1| > 1$ , de acordo com (3.8), então o ponto  $E_0$  é um ponto de equilíbrio instável em qualquer região do espaço de parâmetros.

- *Ponto de equilíbrio*  $E_1 = (k, 0)$ .

Para este ponto, a matriz jacobiana assume a forma

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} \frac{1}{\lambda} & -\frac{k}{1+k} \\ 0 & \frac{bk}{1+k} \end{pmatrix}, \quad (3.22)$$

cujos autovalores são  $\lambda_1 = \frac{1}{\lambda}$  e  $\lambda_2 = \frac{bk}{1+k}$ . Por (3.8),  $|\lambda_1| < 1$  é sempre válida, dessa forma  $E_1$  será linearmente estável se, e somente se,  $|\lambda_2| < 1$ , isto é, a condição abaixo, que não depende de  $\lambda$ , for satisfeita

$$b < \frac{1+k}{k}. \quad (3.23)$$

A Figura 3.3 ilustra a região de estabilidade linear do equilíbrio  $E_1$ , no espaço de parâmetros  $\lambda kb$ , gerada a partir da condição (3.23), para  $\lambda > 1$  e  $b, k > 0$ .

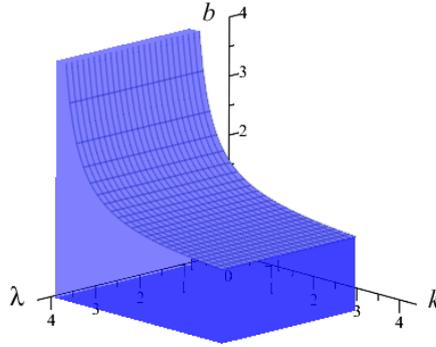


Figura 3.3: Região de estabilidade do ponto de equilíbrio  $E_1$  no espaço de parâmetros  $\lambda kb$ .

- *Ponto de equilíbrio*  $E_2 = (N_2^*, P_2^*)$ .

Para o equilíbrio de coexistência, como não possuímos uma expressão explícita para a  $N_2^*$ , a sua região de estabilidade será investigada numericamente.

A Figura 3.4 apresenta as regiões de estabilidade de cada um dos equilíbrios do modelo (3.12). As regiões são construídas a partir das condições (3.23) e (2.20), para  $\lambda$  fixo (Figura 3.4(a), planos ortogonais ao eixo  $\lambda$  da Figura 3.3) e  $k$  fixo (Figura 3.4(b), planos ortogonais ao eixo  $k$  da Figura 3.3). As correspondentes regiões também estão detalhadas na Tabela 3.1.

Na Figura 3.4, as curvas contínuas, geradas a partir da condição (3.23), separam as regiões de estabilidade dos equilíbrios  $E_1 = (k, 0)$  (abaixo da curva) e  $E_2 = (N_2^*, P_2^*)$  (acima da curva). A curva tracejada-pontilhada, correspondente aos valores dos parâmetros tais que os autovalores da matriz jacobiana associada são iguais a um, é tal que, acima dessa curva, o equilíbrio de coexistência  $E_2$  deixa de ser estável, dando lugar a comportamentos cíclicos na região (III).

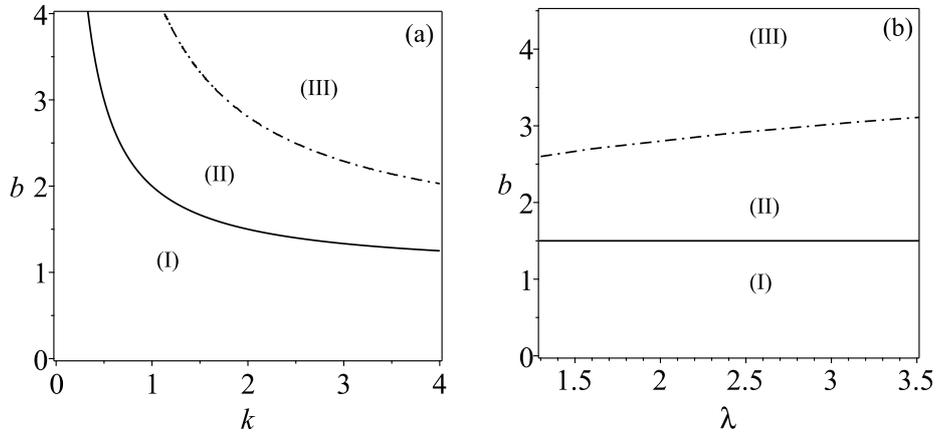


Figura 3.4: Diagrama de estabilidade dos equilíbrios ( $E_1$  na região (I),  $E_2$  na região (II), ciclos limite na região (III)) do sistema predador-presa (3.12) nos planos (a)  $\lambda = 2$  e (b)  $k = 2$  no espaço de parâmetros  $\lambda kb$ .

Com relação às bifurcações, aumentando-se o valor dos parâmetros  $b$  ou  $k$  de modo a cruzar a linha contínua na Figura 3.4(a), ocorre uma bifurcação transcítica, quando os equilíbrios  $E_1$  e  $E_2$  trocam de estabilidade. Da mesma forma, ao cruzar a curva tracejada-pontilhada, ocorre uma bifurcação de Neimark-Sacker (o análogo discreto da bifurcação de Hopf para modelos de tempo contínuo) (Elaydi, 2000; Hale and Koçak, 2012), quando o estado assintótico do sistema passa de um ponto para um ciclo limite estável (veja Tabela 3.1). O mesmo ocorre ao cruzar as linhas contínua ou tracejada-pontilhada da Figura 3.4(b), ao variar o valor de  $\lambda$  ou  $b$ . A Figura 3.5(a) mostra que, em um corte paralelo ao plano  $kb$ , a posição da fronteira que separa as regiões (I) e (II) não depende do valor de  $\lambda$ ; entretanto, a fronteira entre as regiões (II) e (III) é alterada à medida que  $\lambda$  varia.

Região	Valores de $b$	Equilíbrios		
		$E_0 = (0, 0)$	$E_1 = (k, 0)$	$E_2 = (N_2^*, P_2^*)$
(I)	$0 < b < \frac{k+1}{k}$ $b = \frac{k+1}{k}$	Instável Instável	Lin. Estável Bif. Transc.	Instável Bif. Transc.
(II)	$\frac{k+1}{k} < b < \varphi(k)$ $b = \varphi(k)$	Instável Instável	Instável Instável	Lin. Estável Bif. Neimark-Sacker
(III)	$\varphi(k) < b$	Instável	Instável	Instável (ciclos limites)

Tabela 3.1: Estabilidade dos equilíbrios do modelo (3.12) com  $\lambda$  fixo. As curvas  $b = \frac{k+1}{k}$  e  $b = \varphi(\lambda, k)$  separam as regiões (I)-(II) e (II)-(III), respectivamente, na Figura 3.4.

Já a Figura 3.5(b) mostra que, em um corte paralelo ao plano  $\lambda b$ , tanto a posição da fronteira entre as regiões (I) e (II), quanto aquela entre as regiões (II) e (III), à medida que  $k$  aumenta deslocam-se no sentido vertical para baixo, enquanto que, no sentido horizontal, há uma redução no valor de  $\lambda$  máximo.

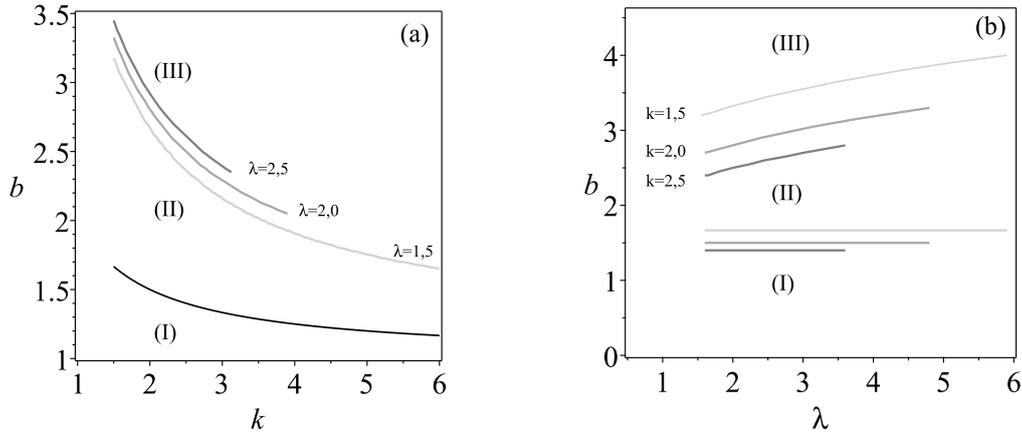


Figura 3.5: Projeções das superfícies que limitam as regiões de estabilidade (I), (II) e (III), de acordo com a Tabela 3.1, no espaço de parâmetros  $\lambda kb$ , (a) no plano  $kb$ , e (b) no plano  $\lambda b$ .

### 3.3 Simulações da dinâmica vital

Nessa seção apresentaremos simulações numéricas para o modelo predador-presa de tempo discreto (3.12) e compararemos alguns dos resultados com aqueles do modelo contínuo de Rosenzweig and MacArthur (1963). Começaremos

por obter o lugar geométrico  $L_N$  (linha tracejada azul da Figura (3.6)) dos pontos que satisfazem  $N_{t+1} = N_t$ , isto é, se em alguma iteração,  $N_t$  estiver sobre  $L_N$ , o  $N_{t+1}$  correspondente (na geração seguinte) será igual  $N_t$ . Essa curva dividirá o plano em duas regiões, uma em que  $N_{t+1} > N_t$ , enquanto que na outra,  $N_{t+1} < N_t$ , desde que  $N_t > 0$ . Analogamente, determinaremos o lugar geométrico  $L_P$  (linha contínua vermelha na Figura (3.6)), isto é, se em alguma iteração,  $P_t$  estiver sobre  $L_P$ , na geração seguinte teremos  $P_{t+1} = P_t$ . Essa curva dividirá o plano em duas regiões, uma em que  $P_{t+1} > P_t$ , enquanto que na outra,  $P_{t+1} < P_t$ , desde que  $P_t > 0$ . Cada ponto de encontro entre  $L_N$  e  $L_P$  representa um equilíbrio do sistema.

Além disso, discutiremos a estabilidade do equilíbrio de coexistência e os diferentes comportamentos qualitativos em função do fator de crescimento adimensional dos predadores  $b$ . Examinaremos também, o diagrama de bifurcação e a ocorrência do efeito hydra e do paradoxo do enriquecimento.

### 3.3.1 Plano de fase e bifurcação

O comportamento qualitativo do modelo predador-presa para diferentes valores de  $b$  é apresentado na Figura 3.6. Aos demais parâmetros atribuímos valores fixos,  $\lambda = 2$ ,  $k = 2$ , e para a condição inicial adotamos  $(N_0, P_0) = (0,6; 0,1)$ , ponto que se situa muito próximo ao eixo  $N$ , nas quatro simulações que apresentaremos. As soluções são sequências de pontos (pretos) que estão unidos por segmentos que indicam a ordem em que ocorrem.

Na Figura 3.6 observamos o que segue. O equilíbrio  $E_0 = (0, 0)$  sempre existe e é instável para qualquer valor de  $b$ . O equilíbrio  $E_1 = (k, 0)$  também sempre existe, mas é estável apenas quando  $b < \frac{k+1}{k}$  (região (I)), como apresentado na Figura 3.6(a), que corresponde a  $b = 1,47$ . Quanto ao equilíbrio  $E_2$ , se  $b$  corresponder a região (I), esse equilíbrio não é biologicamente viável (instável para condições iniciais maiores que zero); se  $b$  corresponder a região a região (II), existem duas

possibilidades: nó estável, como na Figura 3.6(b), para  $b = 1,7$ ; e espiral estável, como na Figura 3.6(c), para  $b = 2,5$ . Aumentando-se ainda mais o valor de  $b$ , de modo a corresponder a região (III), observamos a instabilidade do equilíbrio de coexistência, para  $b = 3 > \varphi(\lambda, k)$ .

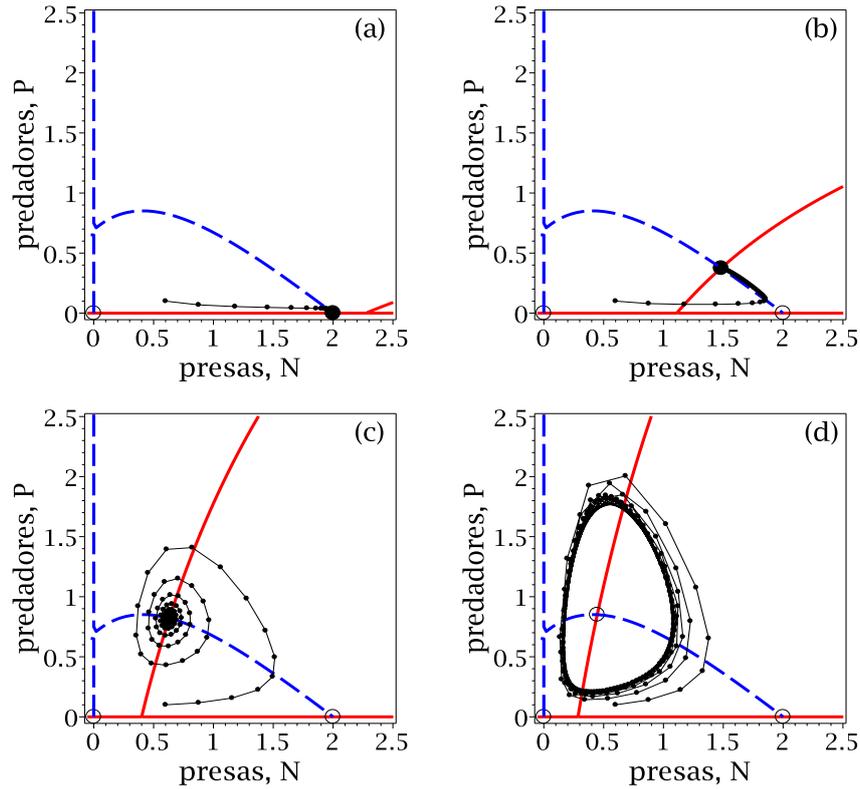


Figura 3.6: Soluções do modelo (3.12) no plano de fase para  $\lambda$  e  $k$  fixos e diferentes valores do parâmetro  $b$ : (a) equilíbrio  $E_1$  estável; (b) equilíbrio  $E_2$  estável (nó); (c) equilíbrio  $E_2$  estável (espiral); (d) ciclo limite em torno do equilíbrio instável  $E_2$ . Os pontos de equilíbrio estão representados por círculos de acordo com a sua estabilidade, círculos abertos indicam equilíbrios instáveis, enquanto que círculos fechados indicam equilíbrios estáveis.

Além disso, identificamos as seguintes bifurcações: bifurcação transcritical, quando a estabilidade dos equilíbrios  $E_1$  e  $E_2$  é intercambiada, e uma bifurcação de Neimark-Sacker, quando o equilíbrio  $E_2$  perde sua estabilidade, dando lugar a um ciclo limite estável em torno dele. O diagrama de bifurcação correspondente é apresentado na Figura 3.7.

O comportamento qualitativo do modelo predador-presa (3.12) descrito nessa seção, juntamente com as hipóteses consideradas no desenvolvimento do mesmo, permite-nos compará-lo com o modelo predador-presa de tempo contínuo de Rosenzweig and MacArthur (1963). Desta comparação, identificamos não apenas pontos de equilíbrio equivalentes (extinção de ambas as espécies, sobrevivência apenas das presas e equilíbrio de coexistência), mas também a mesma sequência de bifurcações, quando o fator de crescimento dos predadores é aumentado (bifurcação transcítica e bifurcação de Neimark-Sacker). Ainda, o tipo do equilíbrio de coexistência, à medida que  $b$  aumenta, também é similar ao modelo de tempo contínuo, a saber, primeiramente não viável, depois, nó estável, espiral estável e por fim ciclo limite.

Além disso, mostraremos a seguir que dois importantes fenômenos presentes no modelo de Rosenzweig-MacArthur também ocorrem no nosso modelo: o efeito hydra (Sieber and Hilker, 2012; Schröder et al., 2014), quando ocorre um aumento no crescimento da população média de predadores em resposta a um decréscimo no seu fator de sobrevivência, isto é, aumento na sua taxa de mortalidade; e o paradoxo do enriquecimento (Rosenzweig, 1971), caracterizado pela desestabilização do equilíbrio de coexistência, e podendo inclusive ocasionar a extinção das espécies, quando a capacidade de suporte das presas for aumentada. A presença desses dois fenômenos não havia sido investigada por Haderler and Gerstmann (1990).

A Figura 3.7 apresenta o diagrama de bifurcação e o valor médio da população (curva preta) do sistema (3.12) como função do parâmetro  $b$ , que decresce à medida que o fator de mortalidade dos predadores aumenta. Assim, podemos observar um aumento no valor médio da população de predadores quando o valor de  $b$  é reduzido, desde que  $b > 2,8$ . Esse comportamento não-intuitivo nas nossas simulações indica a ocorrência do efeito hydra no nosso modelo. Em consequência, nesse caso, a população média de presas diminui.

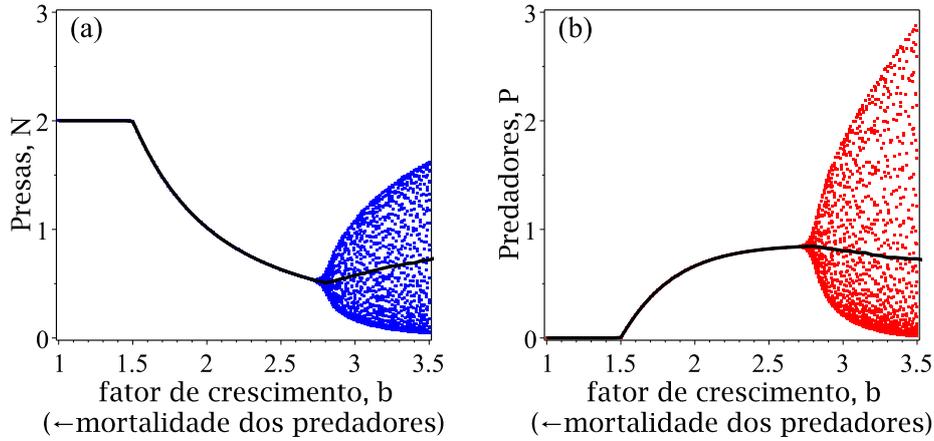


Figura 3.7: Diagrama de bifurcação do sistema (3.12) e valor médio da população (linha preta) para cada valor de  $b \in [1; 3,5]$ ,  $\lambda = 2$ ,  $k = 2$  e condições iniciais aleatórias, apresentando os últimos 50 pontos após 1500 iterações para (a) presas (pontos azuis), (b) predadores (pontos vermelhos). A população média foi calculada sobre as últimas 500 iterações.

A Figura 3.8 apresenta o comportamento da solução do sistema quando o valor da capacidade de suporte adimensional das presas é  $k = 3,7$ , isto é, o sistema foi enriquecido com relação ao da Figura 3.6(c), onde  $k = 2$  correspondia a  $E_2$  estável. Vemos que agora, o equilíbrio  $E_2$  perde a estabilidade e as soluções oscilam sobre um ciclo no plano, conforme mostrado nas Figuras 3.8(a) e 3.8(b).

Esta desestabilização do equilíbrio de coexistência, quando o valor da capacidade de suporte é aumentada, é exatamente o paradoxo do enriquecimento. Esse comportamento, primeiramente observado por Rosenzweig (1971), torna o sistema suscetível à extinção para perturbações estocásticas, já que, de acordo com o modelo, o tamanho das populações de ambas as espécies atingem sucessivamente valores muito próximos de zero.

### 3.4 Alteração na ordem dos eventos

Nas seções anteriores, analisamos um modelo predador-presa de tempo discreto no qual consideramos que a predação era precedida pela reprodução e com-

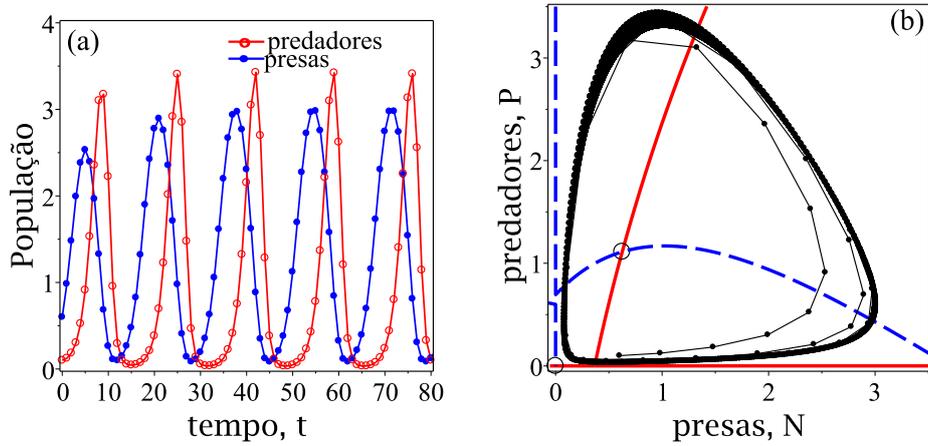


Figura 3.8: Soluções do modelo (3.12) com  $\lambda = 2$ ,  $b = 2,5$  (como na Figura 3.6(c)) e  $k = 3,7$ , maior que  $k = 2$  daquela figura. (a) em função de  $t$ , (b) no plano de fase.

petição intra-específica na população de presas (Figura 3.1). Investigaremos agora, dois outros modelos supondo que os eventos ocorram em outra ordem.

No primeiro modelo, ilustrado pela Figura 3.9(a), assumiremos a ordem inversa do modelo desenvolvido anteriormente, isto é, iremos supor que a predação  $P$  seja seguida pela reprodução e competição intra-específica  $R$ , na população de presas (modelo  $P \rightarrow R$ ); no segundo modelo, ilustrado pela Figura 3.9(b), consideraremos um modelo com retardo na dependência da densidade, isto é, que após o crescimento intrínseco da população de presas, a fração que escapa da predação dependa do número de presas antes desse evento (modelo  $R \rightarrow P_D$ ). Discutiremos as diferenças qualitativas e quantitativas, bem como as similaridades entre os modelos desenvolvidos.

### 3.4.1 Modelos

Para a construção do modelo  $P \rightarrow R$ , seguimos passos análogos aos realizados nas seções anteriores. Em outras palavras, supomos que a fração da população de presas que irá se reproduzir e sobreviver à competição intra-específica seja apenas aquela que escapou da predação prévia. Usando a mesma notação das

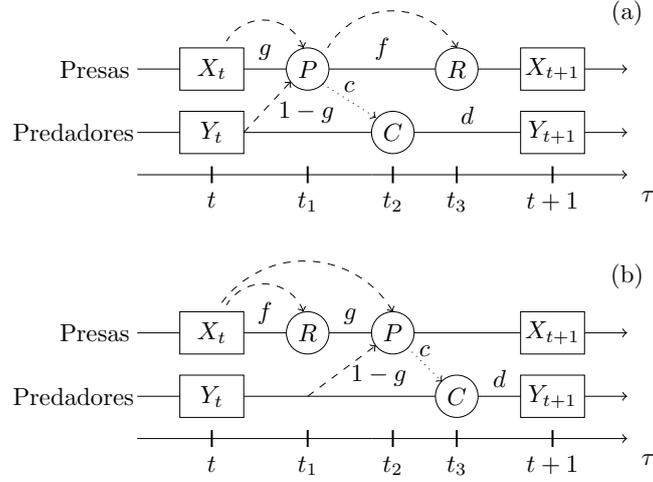


Figura 3.9: Sequência de eventos para os modelos : (a)  $P \rightarrow R$ , (b)  $R \rightarrow P_D$  entre  $t$  e  $t + 1$ . Linhas tracejadas representam dependências entre os eventos. Linhas pontilhadas representam conversão.

seções anteriores (ver as Eq. (3.1)-(3.5)), as equações para o modelo  $P \rightarrow R$  são dadas por

$$\begin{aligned} X_{t+1} &= X_t g(X_t, Y_t) f(X_t g(X_t, Y_t)), \\ Y_{t+1} &= cdX_t (1 - g(X_t, Y_t)). \end{aligned} \quad (3.24)$$

Para o modelo  $R \rightarrow P_D$ , consideramos a mesma ordem de eventos como no modelo  $R \rightarrow P$ , mas agora com um retardo na dependência dos eventos. Esse retardo está relacionado com nossa suposição de que, após o crescimento intrínseco das presas, a fração que não é predada por  $P_t$  predadores depende do tamanho da população antes do evento  $R$ . May et al. (1981) descreveu essa situação como não sendo “o mais óbvio modo de introduzir a dependência da densidade no ciclo de vida dos hospedeiros”, para sistemas parasitóide-hospedeiro, mas também destacou que esse tipo de modelo pode corresponder a algumas situações reais, como por exemplo o caso da larva da mariposa de inverno (*Operophtera brumata*), a qual é atacada por um parasitóide (*Cyzenis albican*) na floresta de Wythan no Reino Unido.

As equações para o modelo geral  $R \rightarrow P_D$  são dadas por

$$\begin{aligned} X_{t+1} &= X_t f(X_t) g(X_t, Y_t), \\ Y_{t+1} &= cdX_t (1 - g(X_t, Y_t)). \end{aligned} \tag{3.25}$$

A diferença desse modelo quando comparado com o modelo (3.5) é que agora, a fração da população de presas que escapa da predação depende apenas de  $X_t$  e  $Y_t$  e não mais do produto  $X_t f(X_t)$  (e de  $Y_t$ ). Cabe frisar que, o mesmo sistema de equações (3.5) seria obtido, se nele permutássemos a ordem dos eventos  $R$  e  $P$ . De onde concluímos que a ordem dos eventos não é levada em consideração. Na maioria dos trabalhos disponíveis na literatura, no entanto, esse é o tipo de modelagem adotada (p.ex. Kot, 2001; Kulenovic and Merino, 2002; De Vries et al., 2006; Allen, 2007).

### 3.4.2 Simulações e comparações

A fim de comparar os modelos desenvolvidos nessa seção ( $P \rightarrow R$ , Eq. (3.24), e  $R \rightarrow P_D$ , Eq. (3.25)) com o primeiro modelo ( $R \rightarrow P$ , Eq. (3.5)), escolhemos as mesmas funções  $f(X_t)$  e  $g(X_t, Y_t)$  especificadas em (3.8) e (3.9), respectivamente. Das simulações que realizamos, observamos que os modelos  $P \rightarrow R$  e  $R \rightarrow P_D$  apresentam pontos de equilíbrio equivalentes ao modelo  $R \rightarrow P$ , isto é, extinção de ambas as populações, sobrevivência apenas das presas e coexistência das espécies (veja Apêndice A), bem como a mesma sequência de bifurcação aumentando  $b$  como descrito na Tabela 3.1 e na Figura 3.6. Além disso, os efeitos hydra e paradoxo do enriquecimento (veja Fig. 3.7 e Fig. 3.8) também podem ser observados nos modelos  $P \rightarrow R$  e  $R \rightarrow P_D$ , tal como mostramos na Figura 3.10.

Nosso objetivo aqui é estudar as diferenças qualitativas e quantitativas entre os modelos. Por essa razão, apresentamos na Figura 3.10 os diagramas de bifurcação em função do parâmetro  $b$  para os três modelos desenvolvidos até aqui:  $R \rightarrow P$ ,  $P \rightarrow R$  e  $R \rightarrow P_D$ .

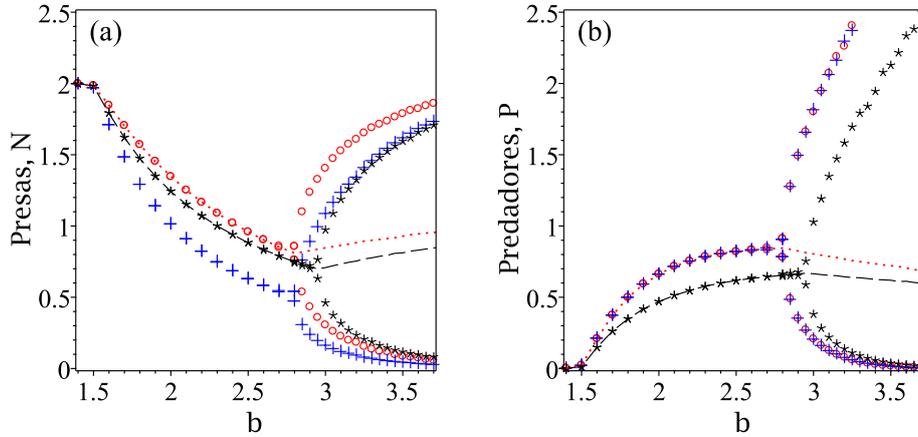


Figura 3.10: Diagrama de bifurcação dos modelos  $R \rightarrow P$  (cruzes azuis),  $P \rightarrow R$  (círculos vermelhos) e  $R \rightarrow P_D$  (estrelas pretas) em função do parâmetro  $b$ . O diagrama apresenta os valores máximo e mínimo atingidos pelas soluções, os quais coincidem quando o equilíbrio é estável e, após a bifurcação de Neimark-Sacker, correspondem ao valor máximo e mínimo atingido pelo ciclo limite. O valor médio de cada população está representado por uma linha pontilhada (modelo  $P \rightarrow R$ ) e tracejada (modelo  $R \rightarrow P_D$ ).

Vamos, primeiramente, comparar os modelos  $R \rightarrow P$  (cruzes azuis) e  $P \rightarrow R$  (círculos vermelhos). Nesses modelos, embora a ordem dos eventos na população de presas seja diferente, a ordem temporal relativa entre os eventos é a mesma. Assim, a única diferença é o momento no qual se mede o tamanho da população (Åström et al., 1996). Portanto, é de se esperar que o tamanho da população de presas no equilíbrio de coexistência no modelo  $R \rightarrow P$  (quando a população de presas é medida após a predação, veja Fig. 3.1) seja menor que o valor da população de presas no equilíbrio de coexistência no modelo  $P \rightarrow R$  (quando a medida é feita após o crescimento intrínseco, veja Fig. 3.9(a)). De fato, essa diferença no comportamento quantitativo pode ser visto na Figura 3.10(a). Por outro lado, em relação a população de predadores em ambos os modelos existe apenas um evento (conversão  $C$ ) entre os instantes  $t$  e  $t + 1$ , que depende de  $P$ , o qual é sempre precedido pela reprodução das presas  $R$ . Em outras palavras, a ordem temporal relativa é, mais uma vez, a mesma entre os dois modelos analisados. Portanto, é de se esperar que

o comportamento quantitativo da população de predadores seja idêntica nos dois modelos, como verifica-se na Figura 3.10(b).

Além disso, os modelos  $R \rightarrow P$  e  $P \rightarrow R$  possuem os mesmos valores de  $b$  onde ocorrem as bifurcações. Uma possível razão para isso está no fato de que as funções  $f(X_t)$  e  $g(X_t, Y_t)$  são bijetoras, o que faz com que os sistemas (3.5) e (3.24) sejam topologicamente conjugados. Se tivéssemos escolhido uma dessas funções como não sendo sobrejetiva, por exemplo, o comportamento qualitativo do sistema poderia exibir diferenças significativas (Hilker and Liz, 2013).

Por fim, com relação aos modelos  $R \rightarrow P$  and  $R \rightarrow P_D$ , o retardo considerado na dependência da densidade é responsável tanto pelas diferenças qualitativas como quantitativas dos modelos, como pode ser visto na Figura 3.10. Em particular, observamos que o intervalo no qual o equilíbrio de coexistência é estável foi estendido. É interessante notar que o retardo na dependência da densidade possui um efeito estabilizador, o que, em geral, é ao contrário, pois é frequentemente associado com a desestabilização (May, 1973, 1974) e com o surgimento de atratores alternativos (Franco and Hilker, 2014).

### 3.5 Distribuição espacial

Nesta seção, incluiremos uma estrutura espacial à dinâmica vital descrita pelo modelo predador-presa (3.12) através de um reticulado bidimensional, resultando em uma abordagem de redes de mapas acoplados tal como descrita na Seção 2.3.

Analogamente às Equações (2.31) e (2.32), representaremos por  $N_d^{(i,j)}$  e  $P_d^{(i,j)}$  as populações de presas e predadores, respectivamente, no sítio  $(i, j)$  no instante  $t$ , após a primeira fase, constituída pela movimentação. Obtemos assim, as

equações para as populações após a fase de movimentação, como segue:

$$N_d^{(i,j)} = (1 - \mu_N)N_t^{(i,j)} + \sum_{(x,y) \in V_{ij}} \frac{\mu_N}{4} N_t^{(x,y)}, \quad (3.26)$$

$$P_d^{(i,j)} = (1 - \mu_P)P_t^{(i,j)} + \sum_{(x,y) \in V_{ij}} \frac{\mu_P}{4} P_t^{(x,y)}. \quad (3.27)$$

onde  $N_d^{(i,j)}$  e  $P_d^{(i,j)}$  representam as populações de presas e predadores, respectivamente, após a fase de dispersão no sítio  $(i, j)$  e no instante  $t$ ; e  $\mu_N$  e  $\mu_P$  representam os respectivos coeficientes de difusão das populações de presas e predadores.

A seguir, ocorre a fase de reação (dinâmica vital) após a qual resultam as populações  $N_{t+1}^{(i,j)}$  e  $P_{t+1}^{(i,j)}$ , obtidas substituindo em (3.12)  $N_t$  e  $P_t$  por  $N_d^{(i,j)}$  e  $P_d^{(i,j)}$  de (3.26) e (3.27), respectivamente, como segue:

$$\begin{aligned} N_{t+1}^{(i,j)} &= N_d^{(i,j)} F(N_d^{(i,j)}) \exp\left(\frac{-P_d^{(i,j)}}{1+N_d^{(i,j)} F(N_d^{(i,j)})}\right), \\ P_{t+1}^{(i,j)} &= bN_d^{(i,j)} F(N_d^{(i,j)}) \left[1 - \exp\left(\frac{-P_d^{(i,j)}}{1+N_d^{(i,j)} F(N_d^{(i,j)})}\right)\right]. \end{aligned} \quad (3.28)$$

A seguir, apresentaremos algumas simulações deste modelo.

### 3.6 Simulações incluindo a distribuição espacial

Através das simulações numéricas, investigaremos o comportamento do sistema predador-presa para diferentes valores dos coeficientes de difusão e diferentes condições iniciais. As simulações apresentadas nessa seção consideram um reticulado bidimensional de dimensão  $41 \times 41$  com fronteiras reflexivas. Consideraremos dois cenários distintos: na primeira, resultante da inserção de ambas as espécies no sítio central em um habitat previamente desocupado; e na segunda, resultante da inserção de predadores no sítio central em um habitat previamente habitado uniformemente apenas por presas.

### 3.6.1 Inserção de ambas as espécies em um habitat previamente desocupado

Nas simulações a seguir, consideramos um habitat inicialmente ocupado apenas no sítio central, isto é, na posição  $(i, j) = (21, 21)$ ; assim, escolhemos como condição inicial:

$$(N_0^{(i,j)}, P_0^{(i,j)}) = \begin{cases} (0, 6; 0, 2), & \text{para } i = j = 21, \\ (0, 0), & \text{para } i, j \neq 21. \end{cases} \quad (3.29)$$

Com relação aos parâmetros  $\lambda$ ,  $k$  e  $b$  da dinâmica vital, consideramos valores correspondentes à região de estabilidade (III) da Tabela 3.1, para os quais o modelo (3.12) oscila sobre um ciclo limite, a saber

$$\lambda = 1,4, \quad k = 2,2 \quad \text{e} \quad b = 2,7 > \varphi(\lambda, k). \quad (3.30)$$

A distribuição espacial das populações, resultante das nossas simulações, será apresentada em diferentes instantes de tempo através de uma escala relativa indicando em cada sítio a concentração dos indivíduos; quanto mais (menos) escura, maior (menor) a concentração.

A Figura 3.11 apresenta as distribuições espaciais para as populações de presas ((a),(b) e (c)) e de predadores ((d),(e) e (f)), respectivamente, em três instantes de tempo distintos:  $t = 50$ ,  $t = 1100$  e  $t = 1600$ . Para os coeficientes de difusão adotamos  $(\mu_N, \mu_P) = (0,1; 0,1)$ , isto é, caso em que a movimentação das duas espécies é igual e pequena.

Inicialmente, a partir do sítio central, observamos o domínio sendo ocupado por ondas de invasão (Figura 3.11(a) e (d)), das quais as dos predadores seguem as das presas. Como a fronteira é reflexiva, ocorre a deformação das ondas de invasão em decorrência da interferência entre ondas que atingem a fronteira com aquelas que dela retornam, Figura 3.11(b) e (e). Como mostrado nas Figuras 3.11(c) e (f), visualizam-se padrões espaciais heterogêneos instáveis.

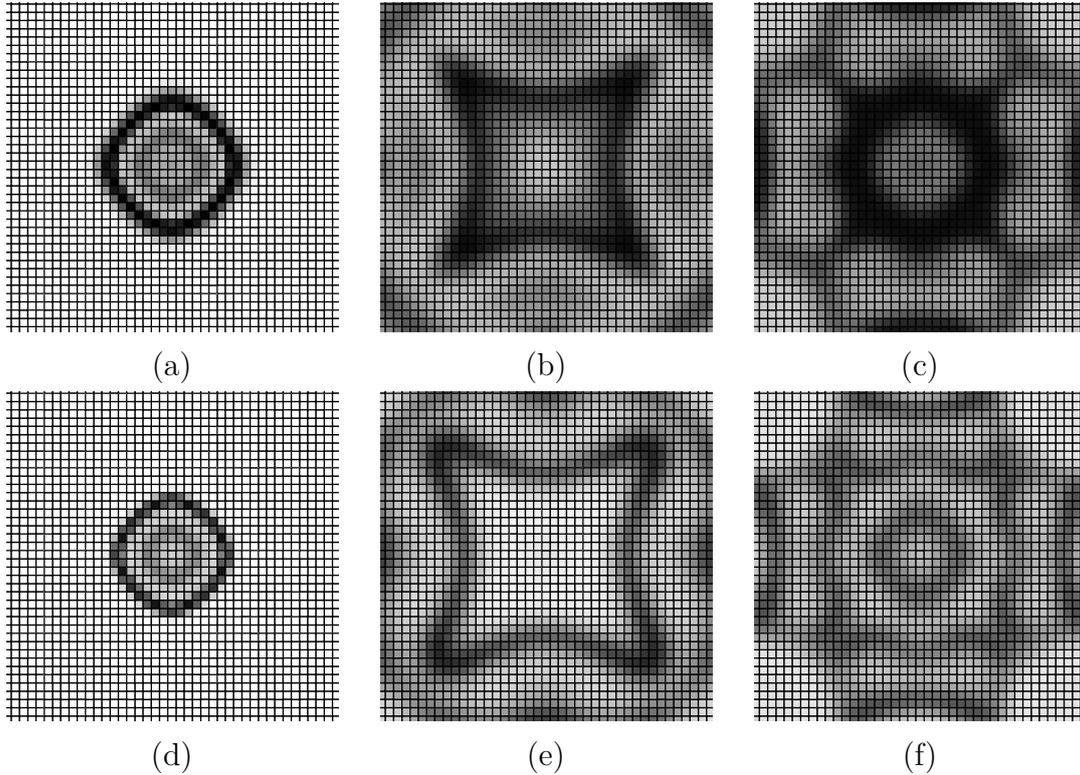


Figura 3.11: Distribuição espacial da população de presas ((a), (b) e (c)) e predadores ((d), (e) e (f)) em três instantes de tempo distintos, para  $(\mu_N, \mu_P) = (0,1; 0,1)$  e parâmetros de acordo com (3.30). para (a)  $t = 50$ , (b)  $t = 1100$  e (c)  $t = 1600$ .

Com os mesmo parâmetros, apresentamos na Figura 3.12(a), o gráfico das populações totais correspondentes. Nessa figura é possível observar o crescimento durante as primeiras iterações e, na sequência, o surgimento de oscilações irregulares, em ambas populações. O que chama a atenção é que a inclusão da difusão, com esses coeficientes de movimentação, aparentemente desestabilizou os ciclos limites que ocorreriam se não fosse considerada uma heterogeneidade da distribuição espacial das populações. Em outras palavras, as oscilações seriam semelhantes àquelas apresentadas na Figura 3.8(a) (oscilações regulares). Por outro lado, aumentando o valor dos coeficientes de difusão, a saber,  $(\mu_N, \mu_P) = (0,5; 0,5)$ , obtemos a Figura 3.12(b), na qual observamos que o estado assintótico apresenta populações totais com oscilações regulares e de maior amplitude (o que no plano de fase correspondem a um ciclo limite) quando comparadas com a Figura 3.12(a). Isto é, os

coeficientes de difusão têm influência direta sobre o comportamento qualitativo das populações totais envolvidas.

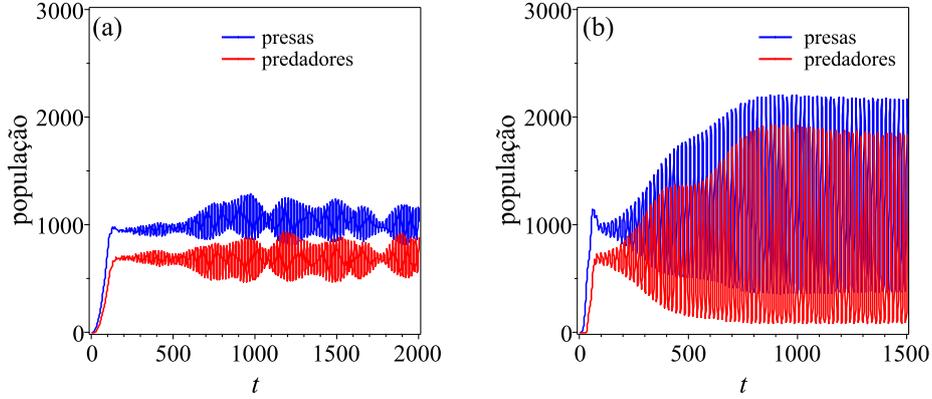


Figura 3.12: Populações totais para o modelo predador-presa (3.12) com movimentação espacial para diferentes coeficientes de difusão e condições iniciais: (a)  $(\mu_N, \mu_P) = (0,1; 0,1)$ , invasão de ambas as espécies; (b)  $(\mu_N, \mu_P) = (0,5; 0,5)$ , invasão de predadores em um habitat inicialmente composto apenas por presas. Parâmetros dados em (3.30).

### 3.6.2 Inserção de um predador em um habitat inicialmente ocupado apenas por presas.

Consideramos agora, um habitat inicialmente ocupado apenas pela população de presas, com valor igual a capacidade de suporte adimensional  $k$  em cada sítio do domínio, onde será inserida uma população inicial de predadores apenas no sítio central. Dessa forma, a distribuição espacial inicial é dada por:

$$(N_0^{(i,j)}, P_0^{(i,j)}) = \begin{cases} (k; 0,2), & \text{para } i = j = 21, \\ (k; 0) & \text{para } i, j \neq 21. \end{cases} \quad (3.31)$$

Nas simulações seguintes, os parâmetros para o modelo predador-presa (3.12) são considerados como segue:

$$\lambda = 1,2; \quad k = 2,2 \quad \text{e} \quad b = 2,2 \in \left( \frac{k+1}{k}, \varphi(\lambda, k) \right), \quad (3.32)$$

correspondentes à região de estabilidade (II) da Tabela 3.1, para os quais o sistema sem a estrutura espacial evolui até um ponto de equilíbrio estável (coexistência).

Com relação aos coeficientes de difusão, consideramos que as duas espécies possuem os mesmos parâmetros de movimentação, a saber:  $\mu_N = \mu_P = 0,5$ .

A Figura 3.13 apresenta a distribuição espacial das populações na coluna  $j = 21$  do domínio, em diferentes valores crescentes de  $t$ , de acordo com a escala cinza (mais claro para mais forte), para  $t = 5$ ,  $t = 10$  e  $t = 15$ . O efeito da invasão de predadores na população de presas pode ser visto na Figura 3.13(a), com o decréscimo da população de presas a partir do sítio central.

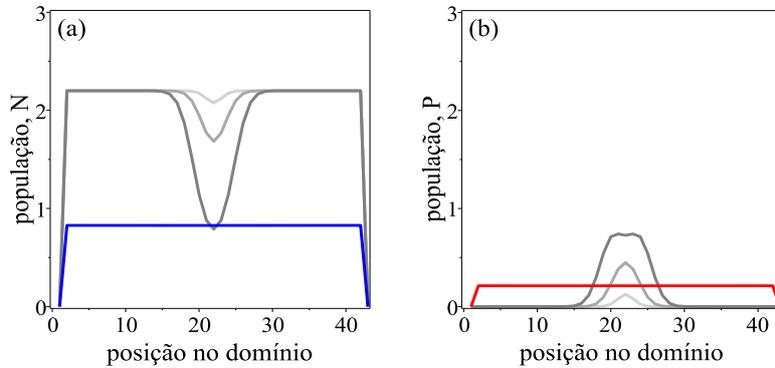


Figura 3.13: Evolução da densidade populacional na coluna  $j = 21$  do domínio para (a) presas e (b) predadores. A evolução temporal é caracterizada pela escala cinza, em  $t = 5$ , cinza claro, em  $t = 10$ , cinza, e, em  $t = 15$ , cinza escuro. As curvas azul e vermelha correspondem à densidade populacional em  $t = 500$ , para presas e predadores, respectivamente. Parâmetros do sistema:  $\lambda = 1,2$ ,  $k = 2,2$ ,  $b = 2,2$ ,  $\mu_N = \mu_P = 0,5$ .

Por outro lado, na Figura 3.13(b), é possível observar o aumento da população de predadores com a invasão do habitat. As curvas azul e vermelha representam o estado assintótico do sistema, para  $t = 500$ , quando as duas populações já estão estabilizadas. Isso corresponde, para  $j = 1, 2 \dots 21$ , a  $N_{500}^{(21,j)} = 0,82 \approx N_2^*$  e  $P_{500}^{(21,j)} = 0,21 \approx P_2^*$  os valores  $N_2^*$  e  $P_2^*$  podem ser calculados resolvendo numericamente as equações (3.14) e (3.15).

O gráfico das populações totais em cada instante  $t$  é apresentado na Figura 3.14. Observamos a população total de presas diminuir logo nas primeiras iterações, após a inserção da população de predadores; esta, por sua vez, cresce,

conforme pode ser visto na Figura 3.14(a). A diminuição na população de presas e o aumento na de predadores acontece até que o sistema entre em equilíbrio estável de coexistência, onde as populações totais de presas e predadores correspondem a  $41^2 \times N_2^*$  e  $41^2 \times P_2^*$ , respectivamente. A Figura 3.14(b) é o plano de fase correspondente.

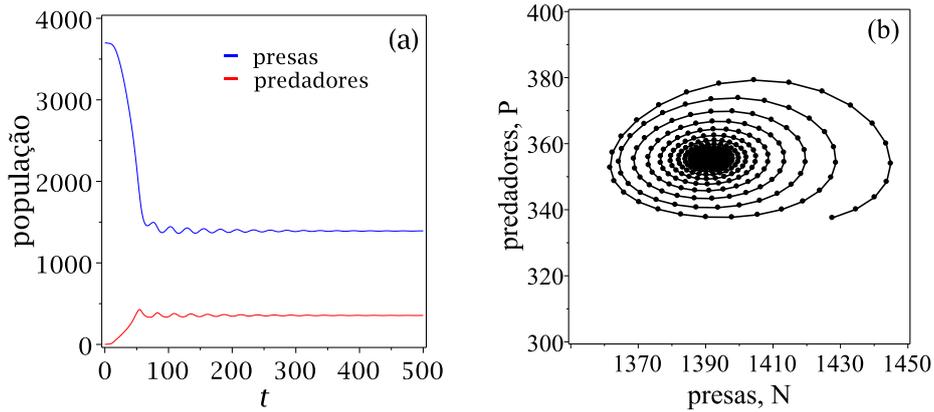


Figura 3.14: Gráfico das populações totais de presas e predadores após a invasão de predadores no sítio central do domínio, (a) em função do tempo e (b) no plano de fase. Parâmetros dados em (3.32).  $(\mu_N, \mu_P) = (0,5; 0,5)$ .

Nas simulações apresentadas na seção anterior, observamos a estabilização das oscilações (de irregulares para ciclo limite) das populações totais de presas e predadores quando variamos os coeficientes de difusão do sistema. Na simulação seguinte, consideraremos novamente um conjunto de parâmetros da região (III) da Tabela 3.1 ( $\lambda = 1,4$ ;  $k = 2,2$  e  $b = 2,5$ ), no qual o sistema sem a inclusão do espaço oscila sobre um ciclo limite, comportamento que também ocorre quando a estrutura espacial é incluída. Investigaremos o efeito da variação dos coeficientes de difusão da população de predadores no comportamento do sistema.

A Figura 3.15(a) apresenta as populações totais de presas e predadores no plano de fase para o caso em que ambas populações possuem movimentação baixa e idêntica ( $\mu_N = \mu_P = 0,1$ ); a Figura 3.15(b) corresponde ao caso em que o coeficiente de difusão da população de predadores é considerado muito maior que

o da população de presas ( $\mu_N = 0,1$  e  $\mu_P = 0,9$ ). Comparando as duas figuras, observamos que a diferença no coeficiente de difusão dos predadores faz com que as oscilações das populações totais do sistema sejam diferentes. Em particular, para  $\mu_n = 0,1$ , quanto maior o valor de  $\mu_P$ , maior a amplitude de oscilação das populações totais de ambas as espécies.

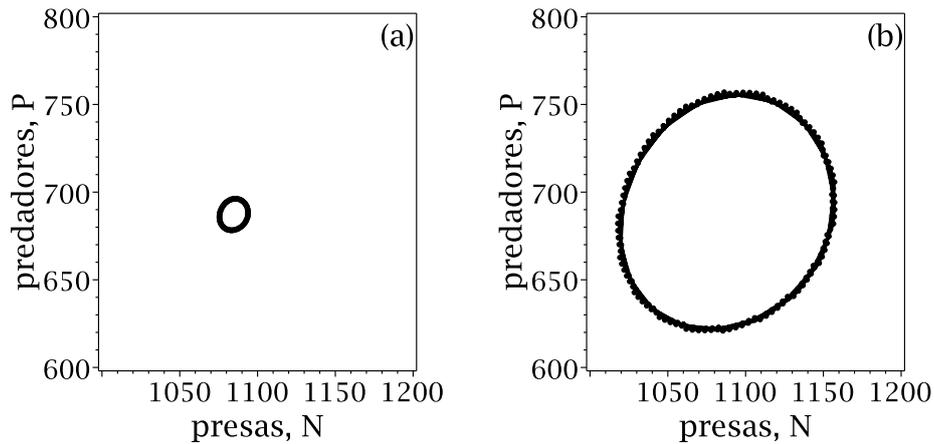


Figura 3.15: Gráfico das populações totais de presas e predadores no plano a inserção de predadores no sítio central do domínio para diferentes coeficientes de difusão da população de predadores: (a)  $(\mu_n, \mu_P) = (0,1; 0,1)$ , (b)  $(\mu_N, \mu_P) = (0,1; 0,9)$ . Parâmetros do sistema:  $\lambda = 1,4$ ,  $k = 2,2$  e  $b = 2,5$ .

Para  $\mu_P = 0,9$ , o aumento no coeficiente de difusão  $\mu_N$ , não causa grandes alterações na amplitude do ciclo limite. Em particular, para  $\mu_N = 0,9$ , observamos um ciclo limite com amplitude semelhante ao apresentado na Figura 3.15(b).

### 3.7 Discussão do capítulo

Neste capítulo, desenvolvemos três modelos predador-presa de tempo discreto a partir do modelo parasitoide-hospedeiro de Nicholson-Bailey. Assumimos um crescimento logístico para a população de presas, através do modelo de Beverton-Holt, e uma resposta funcional do tipo II para os predadores. Além disso,

na construção dos modelos, levamos em conta a ordem com que os eventos acontecem e estudamos as diferenças qualitativas e quantitativas que podem ocorrer caso diferentes ordens sejam consideradas.

No primeiro modelo desenvolvido aqui (Eq. (3.12)), observamos um comportamento muito similar ao modelo de tempo contínuo de Rosenzweig and MacArthur (1963). Mais precisamente, observamos não só pontos de equilíbrio análogos como também a ocorrência do efeito hydra e do paradoxo do enriquecimento. Assim como o modelo de Rosenzweig-MacArthur se destaca por servir como base para a construção de diversos modelos de tempo contínuo de cadeia alimentar (Yodzis, 1989; Pimm, 2002; Loreau, 2010), seria interessante identificar um modelo discreto com as mesmas características. Embora existam versões discretas para este modelo, estas apresentam dinâmicas diferentes em comparação ao caso contínuo, por exemplo, existência de  $p$ -ciclos e até mesmo caos (Hadelers and Gerstmann, 1990; Fan and Wang, 2002). Uma razão para esses comportamentos mais complexos está no modo como a construção do modelo é realizada, geralmente através de aproximações para as derivadas, o que introduz “retardos”, os quais podem causar comportamentos não existentes na versão de tempo contínuo. Além disso, muitos modelos de tempo discreto assumem o crescimento da população de presas, na ausência de predadores, segundo modelos como o mapa logístico (Hadelers and Gerstmann, 1990; Neubert and Kot, 1992; Liu and Xiao, 2007) ou o de Ricker (Beddington et al., 1975; Lane et al., 1999), o que, por si só, apresentam bifurcações com duplicação de período e caos. Em nosso modelo, entretanto, a população de presas cresce de acordo com o modelo de Beverton-Holt, isto é, atinge a capacidade de suporte quando a população de predadores for nula. Além disso, em nenhum momento observamos em nossos modelos comportamentos mais complexos como os descritos anteriormente. Face às significativas semelhanças entre as hipóteses e o comportamento das soluções do nosso modelo, comparado ao modelo de Rosenzweig-MacArthur de tempo contínuo, somos levados a crer que nosso modelo constitui a sua versão discreta mais aproximada.

Em modelos de tempo discreto, a ordem com que eventos como reprodução e predação, por exemplo, acontecem deve ser cuidadosamente examinada, o que em geral não acontece nos modelos de tempo contínuo. Nesse sentido, quando consideramos diferentes ordens de eventos (modelo  $R \rightarrow P$ , Eq. e modelo  $P \rightarrow R$ , Eq. (3.24)), observamos diferenças quantitativas nos modelos considerados, dependendo do instante no qual as medidas foram tomadas. Por outro lado, no modelo em que introduzimos um retardo no efeito da dependência da densidade (modelo  $R \rightarrow P_D$ , Eq. (3.25)), não apenas diferenças quantitativas surgiram, observamos um comportamento não intuitivo: uma extensão no intervalo no qual o equilíbrio de coexistência é estável (Figura 3.10).

Dando continuidade à formulação em tempo discreto, incluímos uma estrutura espacial e utilizamos a técnica de rede de mapas acoplados, no qual consideramos a dispersão por difusão das espécies para os seus quatro vizinhos mais próximos. Considerando dois casos de inserção das espécies em um habitat, observamos o comportamento das populações totais em função do tempo. A taxa de movimentação das espécies no habitat mostrou influenciar a dinâmica das populações totais de presas e predadores. Observamos não apenas variações na amplitude como também na forma de oscilação. Para o caso em que há diferença entre as taxas de movimentação das espécies, observamos oscilações regulares das duas populações, ao passo que, no caso em que ambas espécies foram consideradas lentas, observamos oscilações irregulares das populações totais.

No próximo capítulo, usaremos o modelo  $R \rightarrow P$ , desenvolvido aqui, como base para a construção de um modelo predador-presa ecoepidemiológico com doença na população de predadores. Estudaremos as modificações decorrentes da inclusão de uma doença na dinâmica do sistema com e sem a heterogeneidade espacial.

## 4 MODELO PREDADOR-PRESA DE TEMPO DISCRETO COM DOENÇA NA POPULAÇÃO DE PREDADORES

No capítulo anterior, construímos um modelo predador-presa de tempo discreto, considerando não só uma reprodução dependente da densidade e uma predação com resposta funcional do tipo II, e fixando uma certa ordem para ocorrerem estes eventos, mas também incluímos movimentos difusivos para ambas as espécies.

A partir desse modelo, incluiremos agora a influência de uma doença na população de predadores, a qual será dividida em dois grupos: *predadores suscetíveis* e *predadores infectados*. A transmissão da doença será considerada apenas horizontal, a contaminação ocorrerá através do encontro entre indivíduos infecciosos e suscetíveis e será modelada de duas maneiras diferentes, a saber, através da lei da ação das massas e através da lei de incidência padrão. Em cada caso, analisaremos os pontos de equilíbrio e sua estabilidade e usaremos alguns resultados para comparar com o modelo ecoepidemiológico de tempo contínuo previamente estudado por Hilker and Schmitz (2008); outros modelos de tempo contínuo foram citados na introdução desta tese. Estudaremos ainda o efeito da inclusão da estrutura espacial, e através da abordagem de rede de mapas acoplados, examinaremos casos de invasão das espécies e formação de padrões espaciais.

### 4.1 Formulação do modelo

O modelo é construído com base no modelo ecológico (3.10) proposto no capítulo anterior. Para isso, consideramos  $X_t$  a população de presas, e  $V_t$  e  $W_t$  a população de predadores suscetíveis e infectados<sup>1</sup>, respectivamente, de uma

---

<sup>1</sup>Usaremos os termos *infecciosos* e *infectados* como sinônimos, visto que, no nosso modelo, não incluiremos a existência de um período latente.

população de predadores  $Y_t$ , num instante  $t$ , com

$$Y_t = V_t + W_t. \quad (4.1)$$

Visto que as presas não são contaminadas/contamináveis pela doença, os termos *suscetíveis* e *infectados* referem-se apenas a predadores. Seguindo o mesmo raciocínio desenvolvido no capítulo anterior, supomos uma certa ordem na qual os eventos ocorrem nas populações, para construir o modelo desejado. Na população de presas, seguimos a mesma ordem adotada no modelo  $R \rightarrow P$ , de (3.5) e Figura 3.1, onde a predação  $P$  (em  $\tau = t_2$ ) sucede a reprodução e a competição intra-específica  $R$  (em  $\tau = t_1 < t_2$ ). Nos predadores suscetíveis, o consumo  $C$  (em  $\tau = t_3$ ) acontece primeiro, sendo seguido pela contaminação  $T$ . Entre esses dois eventos, assumimos a sobrevivência à morte por causas naturais pelo fator  $d \in [0, 1]$ . Esse esquema está ilustrado na Figura 4.1.

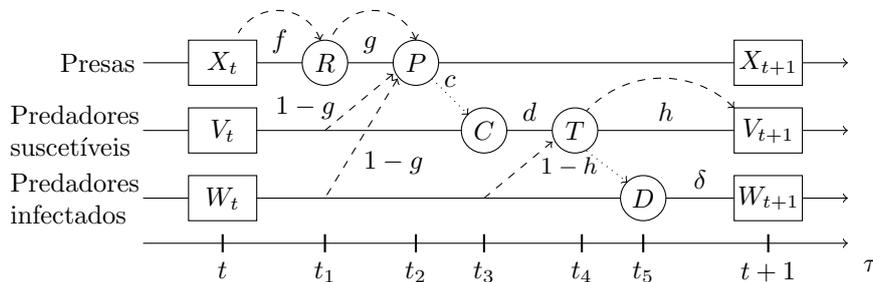


Figura 4.1: Sequência de eventos para o modelo ecoepidemiológico predador-presa entre os instantes  $t$  e  $t + 1$ . Linha tracejada representa a dependência de um evento sobre outro. Linha pontilhada representa conversão.

No evento  $T$ , em  $\tau = t_4$ , uma fração de predadores suscetíveis, ao entrar em contato com indivíduos infectados, é contaminada, de modo que apenas uma fração  $h(V_{t_3}, W_t) \in [0, 1]$  escapa da doença. O evento  $D$ , em  $\tau = t_5$ , representa a conversão de indivíduos suscetíveis em novos infectados através do fator  $1 - h$ . Após esse evento, os novos infectados ainda podem morrer em decorrência da doença, de modo que apenas uma fração  $\delta \in [0, 1]$  sobrevive até o instante  $t + 1$ ; a fração  $1 - \delta$  representa o fator de mortalidade de predadores infectados devido à doença.

O modelo ecoepidemiológico discreto é, então, descrito por três equações a diferenças, dadas por

$$\begin{aligned} X_{t+1} &= X_t f(X_t) g(X_t f(X_t), Y_t), \\ V_{t+1} &= cd X_t f(X_t) [1 - g(X_t f(X_t), Y_t)] h(V_{t_3}, W_t), \\ W_{t+1} &= \delta cd X_t f(X_t) [1 - g(X_t f(X_t), Y_t)] [1 - h(V_{t_3}, W_t)], \end{aligned} \quad (4.2)$$

onde  $c, d, \delta \in [0, 1]$  e  $V_{t_3}$  representa a população de predadores suscetíveis em  $\tau = t_3$ , isto é,

$$V_{t_3} = cd X_t f(X_t) [1 - g(X_t f(X_t), Y_t)]. \quad (4.3)$$

Nesse modelo, consideramos que não há transmissão vertical da doença, isto é, todos os novos indivíduos são considerados suscetíveis. Além disso, na ausência de predadores infectados, tem-se  $h(V_{t_3}, 0) = 1$ ; neste caso, a população de predadores é constituída apenas por indivíduos suscetíveis, e o modelo (4.2) reduz-se ao modelo (3.5) discutido no capítulo anterior.

Na sequência do trabalho, consideraremos as mesmas funções  $f$  e  $g$  utilizadas no capítulo anterior, a saber, Eq. (3.8) e (3.9), respectivamente.

Dessa forma, o modelo geral pode ser escrito da seguinte forma

$$\begin{aligned} X_{t+1} &= X_t f(X_t) \exp\left(\frac{-A_V V_t - A_W W_t}{1 + H X_t f(X_t)}\right), \\ V_{t+1} &= cd X_t f(X_t) \left[1 - \exp\left(\frac{-A_V V_t - A_W W_t}{1 + H X_t f(X_t)}\right)\right] h(V_{t_3}, W_t) \\ W_{t+1} &= \delta cd X_t f(X_t) \left[1 - \exp\left(\frac{-A_V V_t - A_W W_t}{1 + H X_t f(X_t)}\right)\right] [1 - h(V_{t_3}, W_t)], \end{aligned} \quad (4.4)$$

onde  $A_V$  e  $A_W$  representam o número médio de encontros entre presas e predadores ( $A_V$  para suscetíveis e  $A_W$  para infectados), por predador, que resultam de fato em predação. As dimensões dos parâmetros  $\lambda$ ,  $K$ ,  $c$  e  $H$  são as mesmas observadas no capítulo anterior, enquanto que,

$$[A_V] = [A_W] = [V]^{-1} = [W]^{-1} = [Y]^{-1}. \quad (4.5)$$

Acrescentamos, então, à população adimensionais  $N_t$  definida em (3.11), duas novas variáveis dependentes para as populações adimensionais de predadores suscetíveis ( $S_t$ ) e infectados ( $I_t$ ):

$$S_t = A_V V_t \quad \text{e} \quad I_t = A_W W_t. \quad (4.6)$$

Obtemos, dessa forma, a partir das equações em (4.4), o seguinte sistema adimensional:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t F(N_t) \exp\left(\frac{-S_t - I_t}{1 + N_t F(N_t)}\right), \\ S_{t+1} &= b_S N_t F(N_t) \left[1 - \exp\left(\frac{-S_t - I_t}{1 + N_t F(N_t)}\right)\right] h(S_t, I_t), \\ I_{t+1} &= \delta b_I N_t F(N_t) \left[1 - \exp\left(\frac{-S_t - I_t}{1 + N_t F(N_t)}\right)\right] [1 - h(S_t, I_t)], \end{aligned} \quad (4.7)$$

onde  $F(N_t)$  é dada em (3.13), e  $b_S$  e  $b_I$  dados por

$$b_S = \frac{cdA_V}{H} \quad \text{e} \quad b_I = \frac{cdA_W}{H}, \quad (4.8)$$

são dois novos parâmetros adimensionais, além de  $k = HK$  definido em (3.13).

A função  $h(V_t, W_t)$  é supostamente uma função decrescente do número  $W_t$  de predadores infectados, visto que, quanto maior for  $W_t$ , menor será a fração de predadores suscetíveis que não é contaminada pela doença. Aqui, examinaremos dois casos distintos para a função  $h$ .

Na primeira, Seção 4.1.1, consideraremos  $h$  dependente apenas do tamanho da população de infectados no instante  $t$ , de acordo com

$$h(V_t, W_t) = \exp(-\alpha W_t), \quad (4.9)$$

denominada lei da ação das massas, onde  $\alpha > 0$ ,  $[\alpha] = [W]^{-1}$ , representa a eficiência da contaminação pela doença por infectado. Observe a analogia com a expressão adotada no modelo de Nicholson-Bailey (2.21), para a fração de hospedeiros que não é parasitada.

Na segunda, Seção 4.1.2, iremos supor que a incidência dependa não só da população de predadores infectados, mas também da população de suscetíveis, de acordo com

$$h(V_t, W_t) = \exp\left(-\beta \frac{W_t}{V_t + W_t}\right), \quad (4.10)$$

para  $V_t + W_t \neq 0$ , denominada lei de incidência padrão (Han et al., 2001; Su et al., 2008a), onde  $\beta > 0$ , adimensional, representa o fator de eficiência da contaminação da doença. Observe que

$$\left[\frac{\beta}{V_t + W_t}\right] = [\alpha], \quad (4.11)$$

donde vemos que a eficiência da contaminação por predador, nesse caso, depende da população total de predadores. Na expressão à direita de (4.10), temos  $\frac{W_t}{V_t + W_t}$ , que é a proporção de  $W_t$  na população total de predadores  $Y_t$ .

Analisaremos agora cada um dos casos em detalhes.

#### 4.1.1 Caso 1: Incidência através da lei da ação das massas

Substituindo (4.9) em (4.7), obtemos

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t F(N_t) \exp\left(\frac{-S_t - I_t}{1 + N_t F(N_t)}\right), \\ S_{t+1} &= b_S N_t F(N_t) \left[1 - \exp\left(\frac{-S_t - I_t}{1 + N_t F(N_t)}\right)\right] \exp(-\gamma I_t), \\ I_{t+1} &= \delta b_I N_t F(N_t) \left[1 - \exp\left(\frac{-S_t - I_t}{1 + N_t F(N_t)}\right)\right] [1 - \exp(-\gamma I_t)], \end{aligned} \quad (4.12)$$

onde  $\gamma = \frac{\alpha}{A_W}$  é um novo parâmetro adimensional, além dos parâmetros  $b_S$  e  $b_I$  definidos em (4.8).

##### 4.1.1.1 Pontos de equilíbrio e estabilidade

O modelo (4.12) possui quatro pontos de equilíbrio representados por  $E_i = (N_i^*, S_i^*, I_i^*)$ , para  $i = 0, 1, 2, 3$ , que satisfazem as condições  $N_{t+1} = N_t = N^*$ ,  $S_{t+1} = S_t = S^*$  e  $I_{t+1} = I_t = I^*$ , a saber

- $E_0 = (0, 0, 0)$ , extinção das duas espécies.
- $E_1 = (k, 0, 0)$ , sobrevivência apenas de presas, as quais atingem a capacidade de suporte adimensional.
- $E_2 = (N_2^*, S_2^*, 0)$ , equilíbrio livre da doença. Representa a coexistência apenas de presas e predadores suscetíveis. Os valores de  $N_2^*$  e  $S_2^*$  são obtidas a partir de

$$(1 + N_2^* F(N_2^*)) \ln(F(N_2^*)) = bN_2^* (F(N_2^*) - 1), \quad (4.13)$$

$$S_2^* = bN_2^* (F(N_2^*) - 1), \quad (4.14)$$

as quais, como seria de se esperar, são idênticas às equações (3.14) e (3.15), substituindo  $P_2^*$  por  $S_2^*$ .

- $E_3 = (N_3^*, S_3^*, I_3^*)$ , equilíbrio endêmico. Representa a coexistência de presas, predadores suscetíveis e predadores infectados. Os valores de  $N_3^*$ ,  $S_3^*$  e  $I_3^*$  satisfazem o sistema não-linear que se obtém a partir de (4.12), substituindo  $N_{t+1} = N_t = N_3^*$ ,  $S_{t+1} = S_t = S_3^*$ , e  $I_{t+1} = I_t = I_3^*$ .

A análise de estabilidade linear dos pontos de equilíbrio descritos acima é realizada de forma análoga ao que foi feito no capítulo anterior, através da análise dos autovalores da matriz jacobiana  $J(E_i)$  associada a cada um dos equilíbrios  $E_i$ , sendo

$$J(E_i) = \begin{pmatrix} \frac{\partial g_1}{\partial N}(N_i^*, S_i^*, I_i^*) & \frac{\partial g_1}{\partial S}(N_i^*, S_i^*, I_i^*) & \frac{\partial g_1}{\partial I}(N_i^*, S_i^*, I_i^*) \\ \frac{\partial g_2}{\partial N}(N_i^*, S_i^*, I_i^*) & \frac{\partial g_2}{\partial S}(N_i^*, S_i^*, I_i^*) & \frac{\partial g_2}{\partial I}(N_i^*, S_i^*, I_i^*) \\ \frac{\partial g_3}{\partial N}(N_i^*, S_i^*, I_i^*) & \frac{\partial g_3}{\partial S}(N_i^*, S_i^*, I_i^*) & \frac{\partial g_3}{\partial I}(N_i^*, S_i^*, I_i^*) \end{pmatrix}, \quad (4.15)$$

onde  $g_1(N, S, I)$ ,  $g_2(N, S, I)$  e  $g_3(N, S, I)$  são dadas por

$$g_1(N, S, I) = NF(N) \exp\left(\frac{-S - I}{1 + NF(N)}\right), \quad (4.16)$$

$$g_2(N, S, I) = b_S N F(N) \left[ 1 - \exp\left(\frac{-S - I}{1 + N F(N)}\right) \right] \exp(-\gamma I), \quad (4.17)$$

$$g_3(N, S, I) = \delta b_I N F(N) \left[ 1 - \exp\left(\frac{-S - I}{1 + N F(N)}\right) \right] [1 - \exp(-\gamma I)], \quad (4.18)$$

e  $F(N)$  dada em (3.13).

(i) *Ponto de equilíbrio*  $E_0 = (0, 0, 0)$ .

Para este ponto, a matriz jacobiana assume a forma:

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} \lambda & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad (4.19)$$

cujos autovalores são  $\lambda_1 = \lambda$  e  $\lambda_2 = \lambda_3 = 0$ . Visto que, de acordo com (3.8), tem-se  $|\lambda| > 1$ , concluímos que  $E_0$  é um ponto de equilíbrio instável em qualquer região do espaço de parâmetros.

(ii) *Ponto de equilíbrio*  $E_1 = (k, 0, 0)$ .

Para este ponto, a matriz jacobiana assume a forma:

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} \frac{1}{\lambda} & \frac{-k}{1+k} & \frac{-k}{1+k} \\ 0 & \frac{bk}{1+k} & \frac{bk}{1+k} \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad (4.20)$$

cujos autovalores são  $\lambda_1 = \frac{1}{\lambda}$ ,  $\lambda_2 = \frac{bk}{1+k}$  e  $\lambda_3 = 0$ . Por (3.8),  $|\lambda_1| < 1$  é sempre válido, de modo que  $E_1$  será linearmente estável, se e somente se,  $|\lambda_2| < 1$ , isto é, se a condição (3.23) for satisfeita.

(iii) *Pontos de equilíbrio*  $E_2 = (N_2^*, S_2^*, I_2^*)$  e  $E_3 = (N_3^*, S_3^*, I_3^*)$

A análise de estabilidade para os pontos de equilíbrio  $E_2$  e  $E_3$  será apresentada através de diagramas de bifurcação.

#### 4.1.1.2 Simulações da dinâmica vital

Nessa seção, apresentaremos simulações numéricas para o modelo predador-presa ecoepidemiológico (4.12). Investigaremos não apenas os pontos de equilíbrio discutidos na seção anterior, mas também as mudanças qualitativas que se observam no modelo quando variamos o fator de crescimento da população de predadores  $b$  e o parâmetro adimensional  $\gamma$ , que representa a eficiência da contaminação da doença.

Nas simulações a seguir, fixaremos a condição inicial do sistema, como  $(N_0, S_0, I_0) = (0,8; 0,3; 0,2)$ . Desse modo, a população total inicial adimensional de predadores é  $S_0 + I_0 = 0,5$ . Além disso, consideramos valores iguais para os parâmetros  $A_V$  e  $A_W$  e assim, por (4.8), teremos  $b_S = b_I = b$ .

A Figura 4.2 apresenta a solução do modelo ecoepidemiológico (4.12) para dois conjuntos de parâmetros, que diferem apenas quanto ao valor do parâmetro  $b$ . A Figura 4.2(a) apresenta o caso em que  $b = 1,4 < \frac{1+k}{k}$  (na região (I) da Figura 3.4(a)), isto é, satisfazendo a condição de estabilidade (3.23) do ponto de equilíbrio  $E_1$ . Nesse caso, o fator de crescimento da população adimensional de predadores não é suficiente para garantir a sobrevivência dessa, de modo que, todos os predadores, tanto suscetíveis quanto infectados, são extintos. A população de presas, por sua vez, atinge a capacidade de suporte adimensional  $k = 2$ .

A Figura 4.2(b) apresenta a solução do sistema (4.12) para o caso em que  $b = 2 > \frac{1+k}{k}$  (na região (II) da Figura 3.4(a)). Nesse caso, o valor do fator de crescimento  $b$  é suficiente para que a população de predadores suscetíveis sobreviva. No entanto, com relação aos infectados, a fração de novos contaminados em cada iteração ainda não garante a prevalência da doença, isto é, o valor do parâmetro  $\gamma$  ainda não é grande o suficiente.

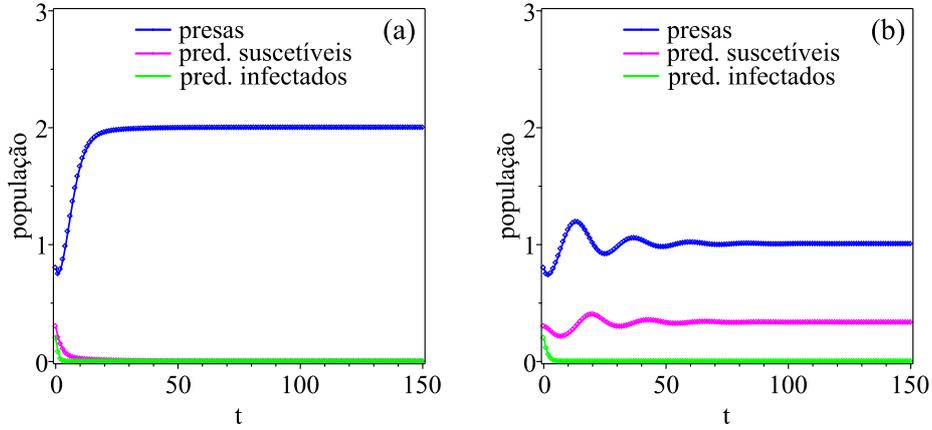


Figura 4.2: Solução do modelo ecoepidemiológico (4.12) em função do tempo atingindo o equilíbrio para diferentes valores do parâmetro  $b$ : (a)  $E_1$ , para  $b = 1,4 < \frac{1+k}{k}$  e (b)  $E_2$ , para  $b = 2 > \frac{1+k}{k}$ . Os demais parâmetros são idênticos nas duas simulações, a saber:  $\lambda = 1,4$ ,  $k = 2$ ,  $\gamma = 2$  e  $\delta = 0,8$ .

Ao aumentarmos ainda mais o valor do parâmetro  $b$ , de modo a cruzar a curva tracejada  $\varphi(k)$  que separa as regiões (II) e (III) da Figura (3.4)(a), o sistema permanece livre da doença, porém o comportamento das populações de presas e predadores suscetíveis é alterado. Nesse caso, como a população de infectados é extinta, o sistema passa a oscilar (Figura 4.3(a)) com comportamento análogo ao modelo predador-presa (3.12) do capítulo anterior.

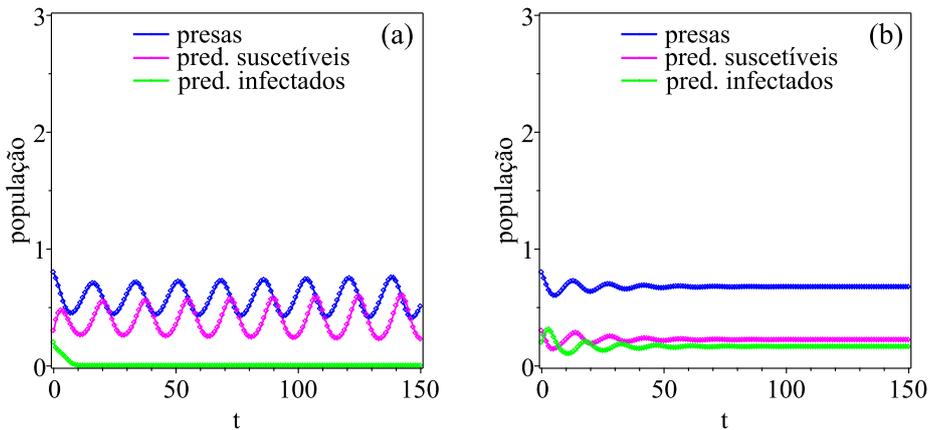


Figura 4.3: Comportamento da solução do modelo ecoepidemiológico (4.12) em função do tempo para diferentes valores de  $\gamma$ : (a)  $\gamma = 2$ , (b)  $\gamma = 4$ . Demais parâmetros  $\lambda = 1,4$ ,  $k = 2$ ,  $b = 2,7$ , e  $\delta = 0,8$ .

O equilíbrio endêmico só é atingido quando o valor de  $\gamma$  for suficientemente grande para garantir a prevalência da doença, como mostra a Figura 4.3(b), quando consideramos  $\gamma = 4$  (e os demais parâmetros idênticos aos do gráfico da Figura 4.3(a)). Isto corresponde a uma situação em que o valor do número básico de reprodução da doença<sup>2</sup>  $R_0$  (Anderson and May, 1992) é maior que um. A estabilidade desse equilíbrio será investigada numericamente através de diagramas de bifurcação.

#### 4.1.1.3 Diagramas de bifurcação

Os gráficos apresentados acima evidenciam mudanças qualitativas nas soluções do sistema quando variamos os parâmetros  $b$  e  $\gamma$ . Para melhor examinar essas mudanças, construímos diagramas de bifurcação em função desses dois parâmetros.

A Figura 4.4(a) apresenta o diagrama de bifurcação do sistema em função do parâmetro  $b$ ; para cada valor de  $b$  registra-se os últimos 150 pontos de um total de 2000 iterações. À medida que o valor de  $b$  é aumentado, observamos a ocorrência de três bifurcações: (i) transcítica, para  $b \approx 1,5$ , quando o ponto de equilíbrio  $E_1$  troca a estabilidade com o ponto de equilíbrio  $E_2$ ; (ii) transcítica, para  $b \approx 1,8$ , quando o ponto de equilíbrio  $E_2$  troca a estabilidade com o ponto de equilíbrio  $E_3$ , caso em que a doença torna-se endêmica; (iii) Neimark-Sacker, para  $b \approx 3,7$ , quando o equilíbrio  $E_3$  perde a estabilidade e o sistema passa a oscilar sobre um ciclo limite.

Na Figura 4.4(b) apresentamos, em outra escala no eixo vertical, o diagrama de bifurcação apenas para a população de infectados. Nesse diagrama, é possível observar que, após a bifurcação de Neimark-Sacker em  $b \approx 3,7$ , a população

---

<sup>2</sup>Número médio de novos infectados que um indivíduo infeccioso contamina em uma população composta apenas por indivíduos suscetíveis.

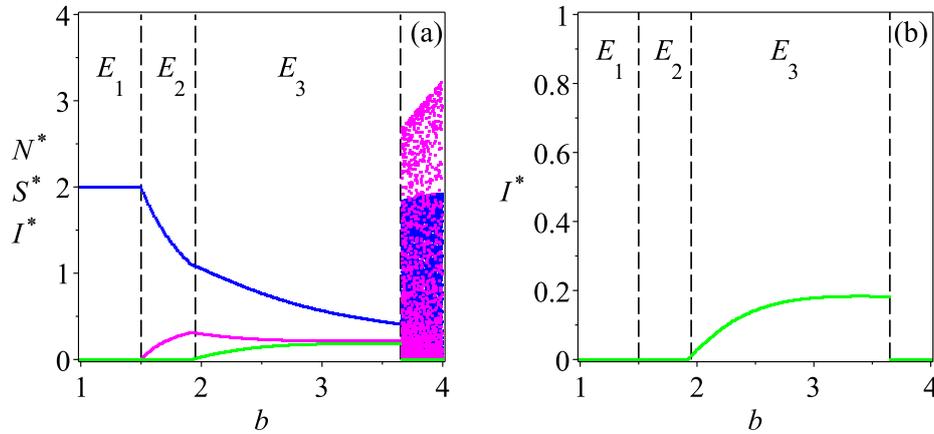


Figura 4.4: Diagramas de bifurcação do modelo (4.12) em função do parâmetro  $b$  da população de presas (azul), predadores suscetíveis (rosa) e predadores infectados (verde), na figura (a), linhas tracejadas separam as regiões de estabilidade de cada um dos pontos de equilíbrio,  $E_1$ ,  $E_2$  e  $E_3$ , em (b), no detalhe, o diagrama de bifurcação da população de infectados. Parâmetros considerados:  $\lambda = 1,4$ ,  $k = 2,2$ ,  $\gamma = 4$  e  $\delta = 0,8$ .

de predadores infectados é extinta. A prevalência da doença, nesse caso, parece ter sido afetada pela oscilação presente nas populações de presas e predadores suscetíveis, tornando a contaminação de novos indivíduos insuficiente a ponto de extinguir a doença. É interessante notar que essa extinção acontece de maneira abrupta. Além disso, uma outra característica interessante é que não observamos oscilações das soluções do sistema (4.12) no caso endêmico, isto é, no caso em que é possível a sobrevivência de predadores infectados, o sistema sempre converge para o ponto de equilíbrio  $E_3$ .

Com relação ao parâmetro  $\gamma$ , apresentamos na Figura 4.5, dois diagramas de bifurcação em função desse parâmetro. Na Figura 4.5(a) o conjunto de parâmetros considerado é tal que, no modelo ecológico (3.12) do capítulo anterior, o sistema atingiria um equilíbrio de coexistência estável (correspondente a um ponto da região (II) da Figura 3.4(a)). Nesse diagrama, podemos observar que, à medida que o valor de  $\gamma$  aumenta, ocorre uma bifurcação transcritical em  $\gamma \approx 3,9$ , quando o ponto de equilíbrio  $E_2$  troca a estabilidade com o equilíbrio endêmico  $E_3$ . A partir

daí, com o aumento na eficiência de contaminação, o tamanho da população de predadores suscetíveis diminui, ao passo que, as populações de predadores infectados e presas crescem. O crescimento da população de presas pode ser explicado pela diminuição do número de predadores, que passa a ter uma maioria de infectados, dos quais uma fração morre a cada iteração devido à doença.

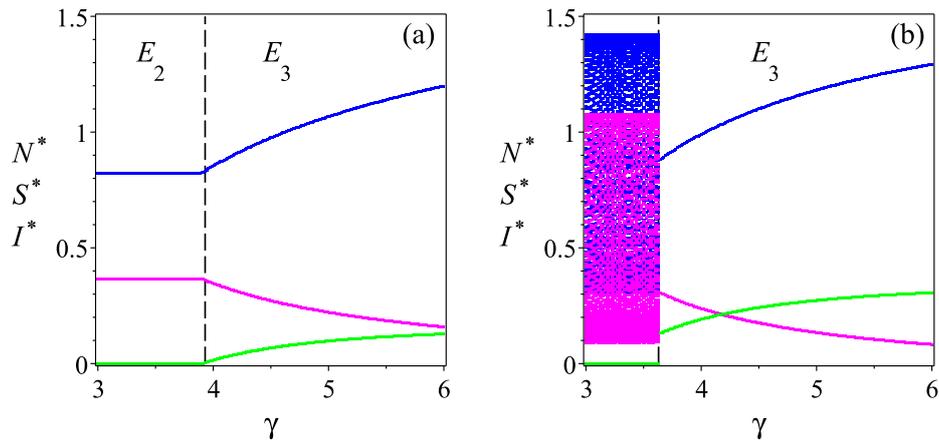


Figura 4.5: Diagramas de bifurcação para o modelo (4.12) em função do parâmetro  $\gamma$  apresentando os últimos 150 pontos, de um total de 1500, da população de presas (azul), predadores suscetíveis (rosa) e predadores infectados (verde) para o conjunto de parâmetros: (a)  $\lambda = 1,4$ ,  $b = 2,2$ ,  $k = 2$  e  $\delta = 0,7$  e (b)  $\lambda = 1,4$ ,  $b = 2,4$ ,  $k = 2,6$  e  $\delta = 0,7$ .

No diagrama apresentado na Figura 4.5(b), consideramos um conjunto de parâmetros cujo comportamento no modelo (3.12) seria oscilatório (correspondente a um ponto da região (III) da Figura 3.4(a)), como é possível observar para valores de  $\gamma < 3,6$ . Nesse diagrama, observamos que à medida que a eficiência da contaminação aumenta e a doença se torna endêmica, ocorre uma mudança de comportamento do sistema. As soluções deixam de oscilar sobre ciclos limite e passam a ter o equilíbrio  $E_3$  como estado assintótico (veja Figuras 4.3(a)-(b)). Isso é interessante, já que em geral, modelos matemáticos tendem a prever o contrário, isto é, o efeito desestabilizante de uma doença na população de predadores (Fenton and Rands, 2006; Haque and Venturino, 2007).

Hilker and Schmitz (2008), em uma abordagem de tempo contínuo, observaram em um sistema predador-presa com doença na população de predadores um efeito estabilizante da doença. Nesse artigo, os autores consideraram um modelo ecoepidemiológico cujas hipóteses eram semelhantes às aquelas consideradas aqui, isto é, crescimento logístico nas presas e resposta funcional Holling tipo 2 para os predadores. Na formulação desse modelo, a incidência da doença não foi considerada pela lei da ação das massas, mas sim dependente da população total de predadores. O análogo discreto desse tipo de incidência é o que será considerado na seção seguinte, quando assumiremos uma função diferente para  $h(V_t, W_t)$ .

#### 4.1.2 Caso 2: Lei de incidência padrão

Substituindo (4.10) em (4.7), obtemos,

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t F(N_t) \exp\left(\frac{-S_t - I_t}{1 + N_t F(N_t)}\right), \\ S_{t+1} &= b_S N_t F(N_t) \left[1 - \exp\left(\frac{-S_t - I_t}{1 + N_t F(N_t)}\right)\right] \exp\left(\frac{-\beta I_t}{S_{t_3} + I_t}\right), \\ I_{t+1} &= \delta b_I N_t F(N_t) \left[1 - \exp\left(\frac{-S_t - I_t}{1 + N_t F(N_t)}\right)\right] \left[1 - \exp\left(\frac{-\beta I_t}{S_{t_3} + I_t}\right)\right], \end{aligned} \quad (4.21)$$

para  $S_{t_3} + I_t \neq 0$ , onde  $S_{t_3}$  é o equivalente adimensional da população de predadores suscetíveis em  $\tau = t_3$ , dada por

$$S_{t_3} = b_I N_t F(N_t) \left[1 - \exp\left(\frac{-S_t - I_t}{1 + N_t F(N_t)}\right)\right] \quad (4.22)$$

e, caso  $S_{t_3} + I_t = 0$ , o modelo é definido como:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t F(N_t), \\ S_{t+1} &= 0, \\ I_{t+1} &= 0, \end{aligned} \quad (4.23)$$

O modelo predador-presa ecoepidemiológico para o caso 2 é, então, dado pelas equações (4.21)-(4.23).

#### 4.1.2.1 Pontos de equilíbrio e estabilidade

O modelo dado pelas equações (4.21)-(4.23) possui quatro pontos de equilíbrio representados por  $E_i = (N_i^*, S_i^*, I_i^*)$ , para  $i = 0, 1, 2, 3$ , que satisfazem as condições  $N_{t+1} = N_t = N^*$ ,  $S_{t+1} = S_t = S^*$  e  $I_{t+1} = I_t = I^*$ , a saber:

- $E_0 = (0, 0, 0)$ , representa a extinção das duas espécies.
- $E_1 = (k, 0, 0)$ , representa a sobrevivência apenas de presas, as quais atingem a capacidade de suporte adimensional.
- $E_2 = (N_2^*, S_2^*, 0)$ , equilíbrio livre da doença. Representa a coexistência de presas e predadores suscetíveis. Os valores de  $N_2^*$  e  $S_2^*$  são obtidos a partir de (4.13) e (4.14).
- $E_3 = (N_3^*, S_3^*, I_3^*)$ , equilíbrio endêmico. Representa a coexistência de presas, predadores suscetíveis e predadores infectados. Os valores de  $N_3^*$ ,  $S_3^*$  e  $I_3^*$  satisfazem o sistema não-linear que se obtém a partir de (4.21), substituindo  $N_{t+1} = N_t = N_3^*$ ,  $S_{t+1} = S_t = S_3^*$ , e  $I_{t+1} = I_t = I_3^*$ .

A função  $h(S_t, I_t)$  escolhida nesse caso, dada em (4.10), ao contrário do caso anterior, não está definida no caso em que  $S_t + I_t = 0$ . Dessa forma, a análise da estabilidade dos pontos  $E_0$  e  $E_1$  não pode ser feita diretamente através da análise linear de estabilidade (matriz jacobiana).

No caso do equilíbrio extinção  $E_0$ , se a população inicial de presas for igual a zero, as equações do modelo (4.21)-(4.23) preveem que a população de presas continua em zero e população de predadores é extinta já na iteração seguinte. Dessa forma, o sistema atinge o equilíbrio  $E_0$ . Para uma população inicial de presas diferentes de zero, há três casos a serem considerados: (i) a população inicial de predadores é zero; (ii) a população inicial de predadores suscetíveis é diferente de

zero, mas a população de predadores infectados é zero; (iii) ambas as populações iniciais de predadores suscetíveis e infectados são diferentes de zero.

No primeiro caso, assumindo que  $S_0 = I_0 = 0$ , o sistema (4.21)-(4.23) se reduz a (4.23), referente ao crescimento apenas da população de presas, que atinge a capacidade de suporte. Assim, o sistema tem como estado assintótico o ponto de equilíbrio  $E_1 = (k, 0, 0)$ .

No segundo caso, como a população inicial de predadores infectados é igual a zero, o sistema (4.21)-(4.23) se torna idêntico ao modelo predador-presas considerado no capítulo anterior (Eq. (3.12), com  $S_t = P_t$ ). Dessa forma, de acordo com a condição (3.23), se  $b < \frac{1+k}{k}$ , o sistema atinge o equilíbrio só de presas  $E_1$ . Caso contrário, se  $b > \frac{1+k}{k}$ , o sistema pode ter como estado assintótico o equilíbrio estável  $E_2$  ou um ciclo limite estável de coexistência, conforme a Tabela 3.1.

No terceiro caso, observamos que, de acordo com as equações dos modelos (3.12) e (4.21)-(4.23), a população total de predadores quando há incidência da doença é sempre menor ou igual ao caso em que isso não ocorre, a igualdade é verificada para  $\delta = 1$ . Dessa forma, para qualquer condição inicial com  $N_0, S_0, I_0 \neq 0$ , o sistema tem o ponto de equilíbrio  $E_1$  como estado assintótico quando a condição (3.23) for satisfeita. Caso contrário, se o número básico de reprodução da doença  $R_0 < 1$ , o sistema comporta-se de maneira análoga ao que descrevemos no caso (ii); se  $R_0 > 1$ , o sistema atingirá um estado endêmico, que poderá ser estável ou oscilatório, como veremos mais adiante.

#### 4.1.2.2 Simulações da dinâmica vital

Nessa seção, analogamente à Seção 4.1.1.2 do caso 1, atribuiremos valores aos parâmetros do modelo ecoepidemiológico (4.21)-(4.23) e investigaremos o comportamento das soluções e as mudanças qualitativas que podem ser observadas no sistema. Nas simulações a seguir, fixamos novamente, a condição inicial como

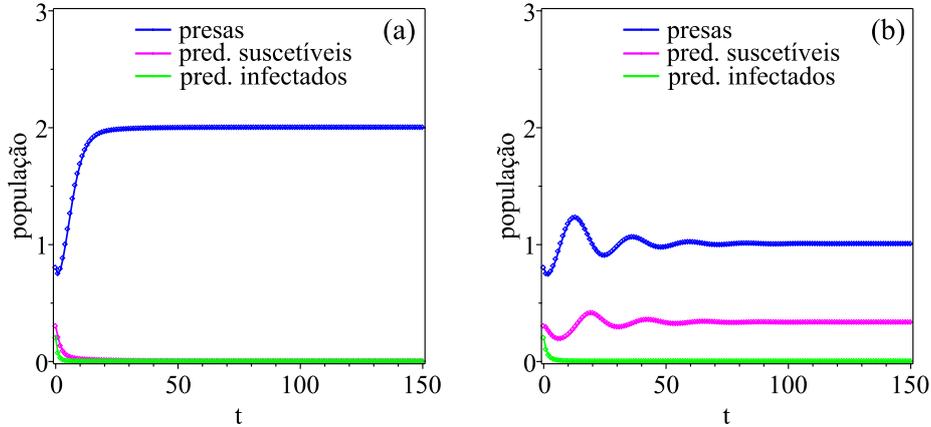


Figura 4.6: Solução do modelo ecoepidemiológico (4.21)-(4.23) em função do tempo atingindo o equilíbrio para diferentes valores do parâmetro  $b$ : (a)  $E_1$ , para  $b = 1,4$  e (b)  $E_2$ , para  $b = 2$ . Os demais parâmetros são idênticos nas duas simulações,  $\lambda = 1,4$ ,  $k = 2$ ,  $\beta = 1$  e  $\delta = 0,7$

$(N_0, S_0, I_0) = (0,8; 0,3; 0,2)$  de modo que, a população total inicial de predadores é  $S_0 + I_0 = 0,5$ . Além disso, vamos considerar o mesmo valor para os parâmetros  $A_V$  e  $A_W$ , de modo que  $b_S = b_I = b$ , conforme em (4.8).

A Figura 4.6 apresenta a solução do modelo ecoepidemiológico para dois conjuntos de parâmetros, os quais diferem apenas no valor do parâmetro  $b$ . A Figura 4.6(a) apresenta o caso em que o sistema atinge o equilíbrio só de presas  $E_1$ . Neste caso,  $b = 1,4 < \frac{1+k}{k}$  (na região (I) da Figura 3.4(a)). Ao aumentarmos o valor de  $b$ , tal que,  $b = 2 > \frac{1+k}{k}$  (na região (II) da Figura 3.4(a)), o sistema atinge o equilíbrio de coexistência livre da doença  $E_2$ . Neste caso, o valor do fator de crescimento  $b$  da população de predadores é suficiente para que os suscetíveis sobrevivam, no entanto, o valor da incidência da doença  $\beta$  ainda não é suficiente para garantir um estado endêmico. Os valores  $N_2^*$  e  $S_2^*$  corresponde às soluções das equações (4.13) e (4.14).

O ponto de equilíbrio endêmico é atingido quando aumentamos o valor de  $\beta$ . Para isso, consideramos o mesmo conjunto de parâmetros da Figura 4.6(b), exceto pelo valor de  $\beta = 2,5$ . Com o aumento na eficiência na transmissão da doença,

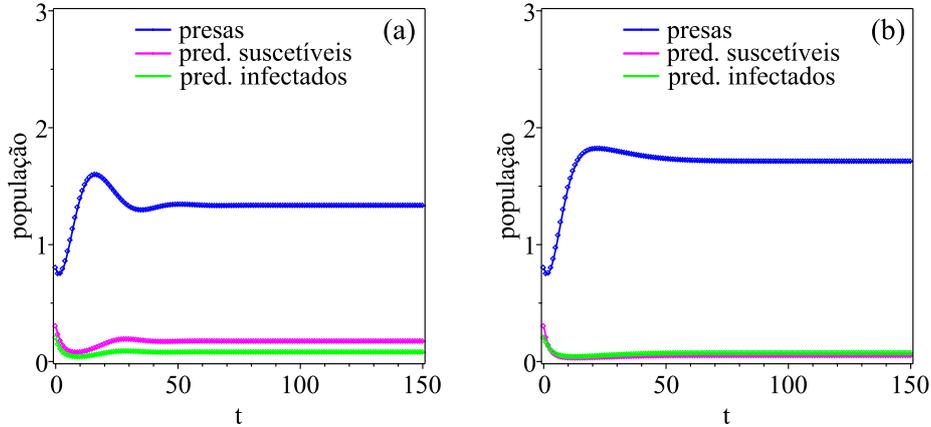


Figura 4.7: Solução do modelo ecoepidemiológico (4.21)-(4.23) em função do tempo atingindo o equilíbrio endêmico para diferentes valores do parâmetro  $\beta$ : (a)  $\beta = 2,5$  e (b)  $\beta = 3,7$ . Os demais parâmetros são idênticos nas duas simulações,  $\lambda = 1,4$ ,  $b = 2$ ,  $k = 2$  e  $\delta = 0,7$ .

cada indivíduo infeccioso passou a infectar mais suscetíveis e, como resultado, a prevalência da doença tornou-se possível, como mostra a Figura 4.7. Em outras palavras, o valor dos parâmetros do sistema corresponde ao caso em que o número básico de reprodução da doença  $R_0 > 1$ . Observamos que esse caso só é possível se a sobrevivência da população de predadores, como um todo, estiver garantida, isto é, devemos ter  $b > \frac{1+k}{k}$ .

Ao aumentarmos ainda mais o valor de  $\beta$ , a fração de suscetíveis que escapa da contaminação diminui, e a proporção de infectados em relação à população total de predadores aumenta, como podemos observar na Figura 4.7(b). A população de presas, por outro lado, aumenta. Isso se deve ao fato de que com mais predadores infectados morrendo devido à doença, a população de total de predadores diminui e, como resultado, mais presas escapam da predação.

Ao contrário do modelo discutido no caso 1, o modelo desenvolvido agora, através da lei de incidência padrão, apresenta oscilações endêmicas, isto é, oscilações das três populações: presa, predadores suscetíveis e predadores infectados. A Figura 4.8(a) apresenta o comportamento das populações de predadores e presas,

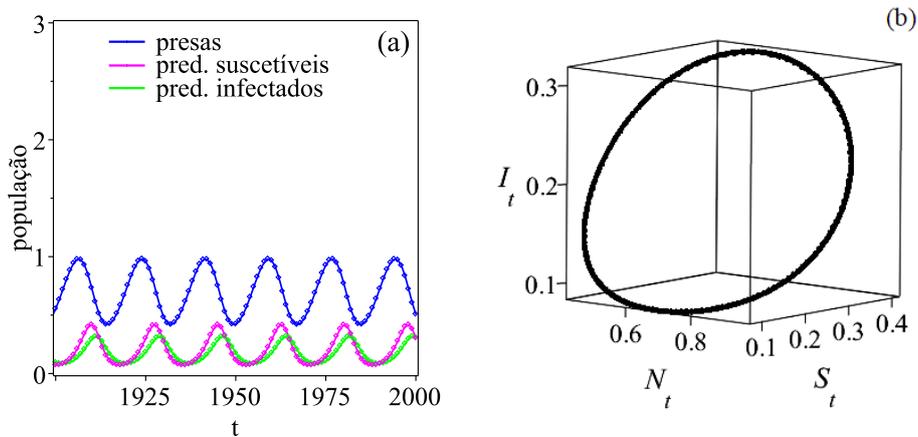


Figura 4.8: Solução do modelo ecoepidemiológico (4.21)-(4.23): (a) em função do tempo e (b) no plano de fase, apresentado a oscilação do sistema sobre um ciclo limite estável. Parâmetros  $\lambda = 1,4$ ,  $k = 2,2$ ,  $b = 3$ ,  $\beta = 1,7$  e  $\delta = 0,7$

quando não há mais soluções transientes. Na Figura 4.8(b), apresentamos a mesma solução, porém no espaço de fase. Nessa figura podemos confirmar a existência de um ciclo limite sobre o qual as soluções oscilam. Nesse caso, o conjunto de parâmetros considerado é tal que a solução do sistema sem a doença também oscila sobre um ciclo limite no plano de fase (região (III) da Tabela 3.1).

### 4.1.3 Diagramas de bifurcação

O comportamento qualitativo do sistema (4.21)-(4.23) para diferentes valores de  $\beta$  é apresentado na Figura 4.9 com os diagramas de bifurcação do sistema em função desse parâmetro. A Figura 4.9(a) apresenta o diagrama de bifurcação para um conjunto de parâmetros correspondentes a um ponto da região (II) da Figura 3.4(b), isto é, tal que o sistema sem a influência da doença tem como estado assintótico o ponto de equilíbrio estável  $E_2$ . Esse equilíbrio é atingido para valores de  $\beta$  suficientemente pequenos, quando não há a prevalência da doença, ou seja,  $R_0 < 1$ . À medida que o valor de  $\beta$  aumenta, ocorre uma bifurcação transcítica em  $\beta \approx 1,4$ , a partir do qual, ocorre a coexistência estável entre presas, predadores suscetíveis e predadores infectados, isto é, quando o sistema atinge o equilíbrio endêmico  $E_3$ .

Para valores ainda maiores de  $\beta$ , quando a contaminação pela doença é considerada maior, ocorre uma nova bifurcação transcritical (em  $\beta \approx 4,9$ ); nesse caso, o equilíbrio endêmico  $E_3$  troca a estabilidade com o equilíbrio só de presas  $E_1$ . Este é o caso em que a alta contaminação pela doença leva a população de predadores à extinção. A população de presas, como era de se esperar, atinge a capacidade de suporte  $k = 2$ .

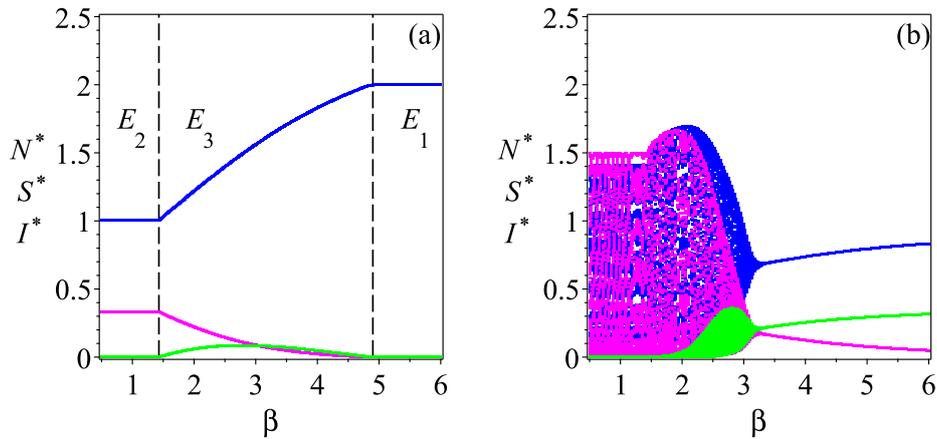


Figura 4.9: Diagramas de bifurcação para o modelo (4.21)-(4.23) em função do parâmetro  $\beta$  eliminando os transientes, da população de presas (azul), predadores suscetíveis (rosa) e predadores infectados (verde) com: (a)  $b = 2$ , (b)  $b = 3$  e  $\beta \in (1, 4)$ . Demais parâmetros:  $\lambda = 1,4$ ,  $k = 2$  e  $\delta = 0,7$ .

No segundo diagrama de bifurcação, apresentado na Figura 4.9(b), consideramos um conjunto de parâmetros correspondente a um ponto da região (III) da Figura 3.4(b), desta forma, o sistema sem a influência da doença oscilaria sobre um ciclo limite, como pode ser observado para valores de  $\beta$  suficientemente pequenos. Aumentando ainda mais o valor de  $\beta$ , ocorre uma bifurcação de Neimark-Sacker em  $\beta \approx 1,5$ , o sistema se torna endêmico e passa a oscilar sobre um ciclo limite. Este comportamento já havia sido observado na Figura 4.8, quando apresentamos o ciclo limite no espaço de fase do sistema. Para valores ainda maiores do parâmetro  $\beta$ , observamos uma nova bifurcação de Neimark-Sacker em  $\beta \approx 3,2$ , quando ocorre a estabilização dos ciclos limites, nesse caso o sistema deixa de oscilar e passa a ter um estado assintótico estável, atingindo o ponto de equilíbrio  $E_3$ , com a população

de suscetíveis se aproximando de zero à medida que  $\beta$  cresce. Isso ocorre pois o aumento nos valores de  $\beta$  faz com que a fração  $h$  de predadores suscetíveis que escapa da doença tenda a zero.

As mudanças no comportamento qualitativo do modelo (4.21)-(4.23) em relação ao parâmetro  $b$  são apresentadas na Figura 4.10, com os diagramas de bifurcação em função de  $b$  para dois valores diferentes de  $\beta$ : na Figura 4.10(a),  $\beta = 2,6$  e, na Figura 4.10(b), para  $\beta = 3,5$ , os demais parâmetros foram considerados fixos e idênticos nas duas simulações. Em ambos os diagramas, o comportamento qualitativo é semelhante; para valores suficientemente pequenos de  $b$ , a população de predadores não sobrevive e a população de presas atinge a sua capacidade de suporte. Aumentando-se o valor de  $b$ , observamos uma bifurcação transcítica, quando os equilíbrios  $E_1$  e  $E_3$  trocam de estabilidade e, conseqüentemente, o sistema passa a ter como estado assintótico o equilíbrio endêmico. Na sequência, ocorre uma bifurcação de Neimark-Sacker, quando o sistema passa a oscilar sobre um ciclo limite.

Embora o comportamento qualitativo do sistema seja semelhante nos dois diagramas de bifurcação apresentados na Figura 4.10, a região de estabilidade de cada equilíbrio e, como consequência, as bifurcações, ocorrem em diferentes valores do parâmetro  $b$ . Em relação ao equilíbrio  $E_1$ , o aumento no valor do parâmetro  $\beta$ , isto é, quando a transmissão da doença é considerada maior, causa uma extensão no intervalo de estabilidade do equilíbrio só de presas, isto é, é necessário um valor maior para  $b$  para garantir a sobrevivência da população de predadores. O mesmo comportamento pode ser observado para o equilíbrio  $E_3$ , isto é, a doença estende o intervalo de estabilidade dos equilíbrios do sistema.

Comparando-se o diagrama de bifurcação em função do parâmetro  $b$  do caso 1, apresentados na Figura 4.4(a), com os diagramas de bifurcação em relação ao mesmo parâmetro do caso 2, na Figura 4.10, podemos ressaltar duas diferenças interessantes no comportamento dos dois modelos. No caso 1, existe um intervalo de valores do parâmetro  $b$  no qual o equilíbrio livre da doença  $E_2$  é estável, mesmo

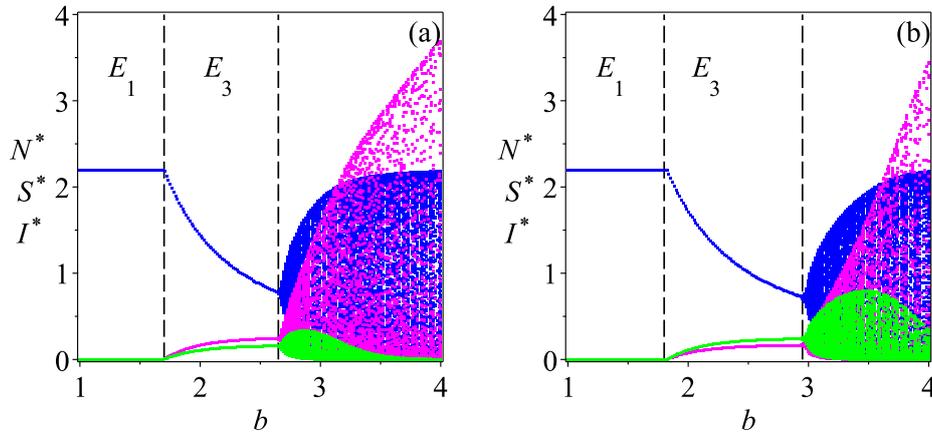


Figura 4.10: Diagramas de bifurcação para o modelo (4.21)-(4.23) em função do parâmetro  $b$ , eliminando os transientes, da população de presas (azul), predadores suscetíveis (rosa) e predadores infectados (verde) para: (a)  $\beta = 2,6$ , (b)  $\beta = 3,5$  e  $b \in (1, 4)$ . Demais parâmetros:  $\lambda = 1,4$ ,  $k = 2,2$  e  $\delta = 0,7$

com o valor de  $\beta$  suficientemente grande para garantir a prevalência da doença. No caso 2, por outro lado, isso não acontece.

Além disso, enquanto no caso 1 não observamos a possibilidade de oscilação estável de presas e predadores suscetíveis e infectados, no caso 2 isto é observado. Isso se deve as escolhas para a função  $h$  em cada caso.

Em comparação com os modelos desenvolvidos no capítulo anterior, observamos o efeito estabilizante que a doença pode ter sobre as oscilações das populações de presas e predadores. Discutiremos esse aspecto com mais detalhes na discussão deste capítulo (Seção 4.5).

## 4.2 Distribuição espacial

Nessa seção, apresentamos a dinâmica espacial para o modelo ecoepidemiológico (4.21)-(4.23) seguindo a mesma metodologia apresentada no capítulo anterior, isto é, através de uma rede de mapas acoplados. Representamos por  $N_t^{(i,j)}$ , a população de presas e  $S_t^{(i,j)}$  e  $I_t^{(i,j)}$  as populações de predadores suscetíveis e in-

fectados, respectivamente, no instante  $t$  no sítio  $(i, j)$  do domínio bidimensional. Analogamente ao capítulo anterior, consideramos a dinâmica do modelo com duas etapas distintas, uma fase de dispersão e outra de reação.

Na fase de dispersão por difusão, consideramos que os indivíduos se deslocam de um sítio para outro na sua vizinhança de Von-Neumann;  $\mu_N$ ,  $\mu_S$  e  $\mu_I$  são os coeficientes de difusão para a população de presas, predadores suscetíveis, e predadores infectados, respectivamente.

Representando por  $N_d^{(i,j)}$ ,  $S_d^{(i,j)}$  e  $I_d^{(i,j)}$  as populações de presas, predadores suscetíveis e infectados, respectivamente, no sítio  $(i, j)$  e no instante  $t$ , após a movimentação, obtemos

$$N_d^{(i,j)} = (1 - \mu_N)N_t^{(i,j)} + \sum_{(x,y) \in V_{i,j}} \frac{\mu_N}{4} N_t^{(x,y)}, \quad (4.24)$$

$$S_d^{(i,j)} = (1 - \mu_S)S_t^{(i,j)} + \sum_{(x,y) \in V_{i,j}} \frac{\mu_S}{4} S_t^{(x,y)}, \quad (4.25)$$

$$I_d^{(i,j)} = (1 - \mu_I)I_t^{(i,j)} + \sum_{(x,y) \in V_{i,j}} \frac{\mu_I}{4} I_t^{(x,y)}. \quad (4.26)$$

Na fase de reação, são calculados os valores de  $N_{t+1}^{(i,j)}$ ,  $S_{t+1}^{(i,j)}$  e  $I_{t+1}^{(i,j)}$ , isto é, as populações no instante  $t + 1$  em cada um dos sítios do domínio. O cálculo é feito a partir das populações de presas, predadores suscetíveis e predadores infectados após a etapa de movimentação,  $N_d^{(i,j)}$ ,  $S_d^{(i,j)}$  e  $I_d^{(i,j)}$ , respectivamente. As equações para a fase de reação são dadas a partir do modelo (4.21)-(4.23), como segue:

$$\begin{aligned} N_{t+1}^{(i,j)} &= N_d^{(i,j)} F(N_d^{(i,j)}) \exp\left(\frac{-S_d^{(i,j)} - I_d^{(i,j)}}{1 + N_d^{(i,j)} F(N_d^{(i,j)})}\right), \\ S_{t+1}^{(i,j)} &= b_S N_d^{(i,j)} F(N_d^{(i,j)}) \left[1 - \exp\left(\frac{-S_d^{(i,j)} - I_d^{(i,j)}}{1 + N_d^{(i,j)} F(N_d^{(i,j)})}\right)\right] \exp\left(\frac{-\beta I_d^{(i,j)}}{S_{d_3}^{(i,j)} + I_d^{(i,j)}}\right), \\ I_{t+1}^{(i,j)} &= \delta b_I N_d^{(i,j)} F(N_d^{(i,j)}) \left[1 - \exp\left(\frac{-S_d^{(i,j)} - I_d^{(i,j)}}{1 + N_d^{(i,j)} F(N_d^{(i,j)})}\right)\right] \left[1 - \exp\left(\frac{-\beta I_d^{(i,j)}}{S_{d_3}^{(i,j)} + I_d^{(i,j)}}\right)\right], \end{aligned} \quad (4.27)$$

onde  $\delta \in [0, 1]$ ,  $\beta$  foi introduzido em 4.10, e os parâmetros  $b_S$  e  $b_I$  dados em (4.8). Além disso, o valor de  $S_{d_3}^{(i,j)}$  corresponde à população de predadores suscetíveis em

$\tau = t_3$  da fase de reação, de modo que:

$$S_{d_3}^{(i,j)} = b_I N_d^{(i,j)} F(N_d^{(i,j)}) \left[ 1 - \exp \left( \frac{-S_d^{(i,j)} - I_d^{(i,j)}}{1 + N_d^{(i,j)} F(N_d^{(i,j)})} \right) \right]. \quad (4.28)$$

Nas simulações apresentadas a seguir, consideraremos, novamente, que  $b_S = b_I = b$ , da mesma forma como foi feito nas simulações do modelo ecoepidemiológico (4.21)-(4.23) sem a inclusão da estrutura espacial na seção anterior.

### 4.3 Simulações com distribuição espacial

Da mesma forma como na Seção 3.6, o objetivo das simulações apresentadas nessa seção é investigar a influência da inclusão da estrutura espacial no comportamento do sistema predador-presa ecoepidemiológico (4.21)-(4.23) para diferentes coeficientes de difusão e condições iniciais. As simulações apresentadas nesta seção seguem o mesmo formato das apresentadas no capítulo anterior.

Serão consideradas situações análogas àquelas discutidas no modelo predador-presa sem a influência da doença, isto é, invasão das espécies a partir do sítio central e a inserção de predadores infectados em um habitat inicialmente ocupado apenas por indivíduos que não contraíram a doença (presas e predadores suscetíveis).

Examinaremos, ainda, a formação de padrões espaciais nas distribuições das populações de presas e predadores, geradas a partir de perturbações nos equilíbrios do sistema.

#### 4.3.1 Invasão de ambas as espécies

Nas simulações a seguir, o habitat é considerado inicialmente ocupado apenas na posição central, de modo que a população inicial nos demais sítios é

inicialmente nula, isto é,

$$\left(N_0^{(i,j)}, S_0^{(i,j)}, I_0^{(i,j)}\right) = \begin{cases} (0, 8; 0, 3; 0, 2), & \text{para } i = j = 21; \\ (0, 0, 0), & \text{para } i, j \neq 21. \end{cases} \quad (4.29)$$

Duas triplas distintas  $(\mu_N, \mu_S, \mu_I)$  de coeficientes de difusão serão examinadas, uma em que todos os coeficientes de difusão são iguais e a outra no qual a população de predadores infectados possui movimentação menor que os demais. Com o objetivo de comparar a influência da doença no modelo, escolhemos os mesmos parâmetros e coeficientes de difusão das simulações apresentadas na Figura 3.12.

A Figura 4.11(a) apresenta a evolução da população total de presas e predadores (suscetíveis e infectados) em função do tempo. Nesse caso, o coeficiente de difusão de cada uma das populações foi considerado o mesmo ( $\mu_N = \mu_S = \mu_I = 0,1$ ). Por se tratar de uma invasão, nas primeiras iterações, observamos o aumento simultâneo no tamanho das três populações, isso corresponde ao período de estabelecimento das populações no habitat. Na sequência, as populações totais estabilizam-se em um equilíbrio de coexistência, no qual a população de presas é maior que as populações de predadores suscetíveis e infectados.

Na Figura 4.11(b), mudamos os coeficientes de difusão das populações de presas e predadores suscetíveis ( $\mu_N = 0,5$  e  $\mu_S = 0,5$ ), isto é, consideramos que, tanto presas quanto predadores livres de doença, têm movimentação maior quando comparados aos predadores infectados. Isto é, assumimos que, de alguma forma, a doença diminui a mobilidade dos indivíduos infectados. Exceto pela diferença inicial das populações totais de presas e predadores suscetíveis, que apresentam ligeira oscilação antes de estabilizar-se (transientes), o comportamento assintótico do sistema é análogo ao apresentado na Figura 4.11(a). Embora essa mudança nos coeficientes de difusão das populações de presas e predadores não tenha causado mudanças significativas no comportamento qualitativo assintótico do sistema predador-presa com

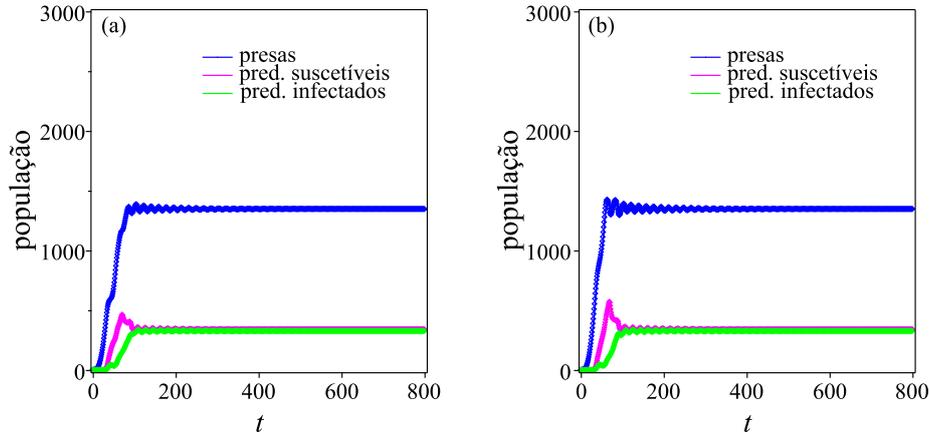


Figura 4.11: Populações totais para o modelo predador-presa ecoepidemiológico (4.21)-(4.23) com movimentação espacial para diferentes coeficientes de difusão: (a)  $(\mu_N, \mu_S, \mu_I) = (0,1;0,1;0,1)$ ; (b)  $(\mu_N, \mu_S, \mu_I) = (0,5; 0,5; 0,1)$ ; considerando a invasão de ambas espécies em um habitat inicialmente vazio. Parâmetros  $\lambda = 1,4$ ,  $k = 2,2$ ,  $b = 2,7$ ,  $\beta = 3$ ,  $\delta = 0,7$ .

doença, se compararmos com o modelo sem o efeito da enfermidade, como discutido no capítulo anterior, as populações apresentam diferenças significativas. No modelo sem a doença, para os mesmos parâmetros e coeficientes de difusão, observamos oscilações com diferentes amplitudes, regulares e irregulares, como apresentado na Figura 3.12. Agora, em vez de oscilações, a influência da doença no comportamento do sistema, apresenta, mais uma vez, um efeito estabilizante, independentemente, dos diferentes coeficientes de difusão  $\mu_N$  e  $\mu_S$  considerados.

### 4.3.2 Invasões em diferentes instantes

Nas simulações a seguir, consideramos três invasões diferentes em um habitat a partir do sítio central. Na primeira, consideramos a inserção de uma população de presas em um habitat inicialmente vazio. Após um determinado número de iterações, consideramos a inserção de uma população de predadores suscetíveis e, por fim, após mais algumas interações, inserção de predadores infectados.

Para melhor visualização, consideramos nessa seção um reticulado bidimensional de dimensão  $21 \times 21$  (menor que os das seções anteriores), com fronteira reflexiva. A inserção das presas acontece no instante  $t = 0$ , de modo que a condição inicial é dada por

$$\left( N_0^{(i,j)}, S_0^{(i,j)}, I_0^{(i,j)} \right) = \begin{cases} (0, 8; 0; 0), & \text{para } i = j = 11; \\ (0, 0, 0), & \text{para } i, j \neq 11. \end{cases} \quad (4.30)$$

Os parâmetros para o modelo considerado aqui serão correspondentes a oscilações de presas e predadores no caso sem a influência da doença (Região (III) da Tabela 3.1).

Após 150 iterações, consideramos a inserção de uma população de predadores suscetíveis no sítio central do domínio, isto é,

$$S_{150}^{(11,11)} = 0,3. \quad (4.31)$$

A partir desse instante, ocorre a invasão da população de predadores no habitat, o qual estava, até então, ocupado apenas por presas.

Após 600 iterações (450 depois da inserção de predadores suscetíveis), consideramos a inserção de uma população de predadores infectados no sítio central do domínio, isto é,

$$I_{600}^{(11,11)} = 0,2. \quad (4.32)$$

A partir desse momento, ocorre a invasão de predadores infectados num habitat até então ocupado apenas por presas e predadores suscetíveis.

O comportamento das populações totais em função de  $t$  para esse caso é apresentado na Figura 4.12(a). Observamos que, após a primeira invasão, a população de presas cresce e tende a estabilizar-se no valor correspondente a capacidade de suporte  $k$  em cada sítio do domínio ( $21^2 \times k$ ), a população permanece estável até que ocorra a segunda invasão. Com a invasão de predadores suscetíveis, o sistema

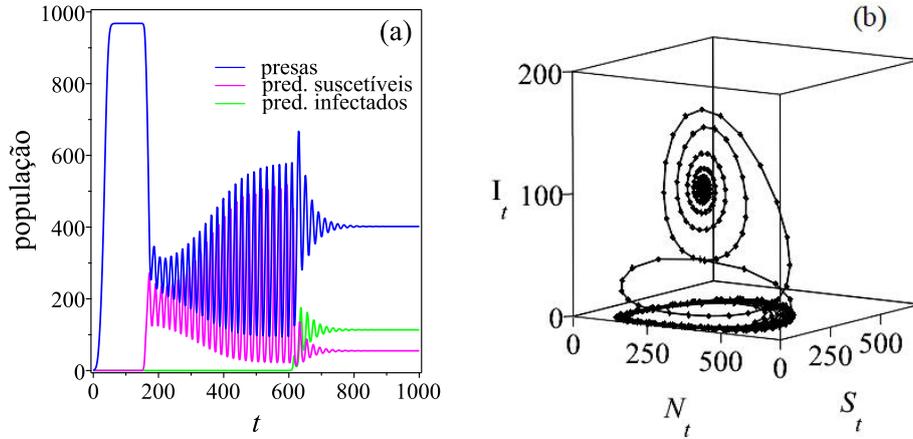


Figura 4.12: Populações totais de presas (azul), predadores suscetíveis (rosa) e predadores infectados (verde) num habitat de dimensão  $21 \times 21$  com invasão de predadores suscetíveis em  $\tau = 150$  e predadores infectados em  $\tau = 600$ : (a) em função do tempo, (b) no espaço de fase. Parâmetros  $\lambda = 1,4$ ,  $k = 2,2$ ,  $b = 2,7$ ,  $\beta = 2$ ,  $\delta = 0,7$  e coeficientes de difusão  $(\mu_N, \mu_S, \mu_I) = (0,4; 0,6; 0,1)$ .

passa a oscilar, este é o caso em que ocorre um ciclo limite estável, conforme pode ser observado no plano  $NS$  do espaço de fase apresentado na Figura 4.12(b).

Com a invasão de predadores infectados, em  $t = 600$ , o comportamento qualitativo do sistema muda novamente, as oscilações entre presas e predadores suscetíveis sobre um ciclo limite dão lugar a um ponto de equilíbrio estável, no qual as três populações coexistem. Essa mudança de comportamento também pode ser observada nas trajetórias do sistema no espaço de fase, conforme a Figura 4.12(b). A partir da inserção de indivíduos infectados, as trajetórias que antes localizavam-se sobre um ciclo limite no plano  $NS$ , tomam o espaço e oscilam até o ponto de equilíbrio endêmico no espaço de fase  $NSI$ .

As simulações examinadas aqui evidenciam dois fatores distintos que podem ser observados em casos de invasão: a desestabilização de um equilíbrio estável; e a estabilização das oscilações de um sistema. Se por um lado, a inserção de predadores provoca a ocorrência de oscilações sobre um ciclo limite, a influência da doença no sistema, mostra-se novamente, capaz de estabilizar tais oscilações, conforme já havíamos observado no modelo sem a inclusão espacial.

## 4.4 Formação de padrões espaciais

Nas simulações anteriores, consideramos casos de invasão das espécies em um habitat. Consideraremos agora o caso em que a distribuição inicial das populações consiste em uma pequena perturbação no estado em que as populações em todos os sítios do domínio correspondem às do equilíbrio endêmico  $E_3$ . Este equilíbrio é obtido numericamente resolvendo o sistema não-linear que se obtém ao fazer  $N_{t+1} = N_t = N_3^*$ ,  $S_{t+1} = S_t = S_3^*$ , e  $I_{t+1} = I_t = I_3^*$  em (4.21)-(4.23). Em seguida, consideramos uma distribuição espacial homogênea, onde em cada sítio, alocamos populações de presas e predadores suscetíveis e infectados iguais aos valores do equilíbrio. A partir disso, adicionamos uma perturbação no valor de cada população em cada sítio, e iteramos o sistema.

Dois casos são considerados: no primeiro, o conjunto de parâmetros é tal que o modelo (4.21)-(4.23) atinge o equilíbrio estável  $E_3$ ; no segundo, o sistema oscila sobre um ciclo limite no espaço de fase.

• **Primeiro caso:** Na Figura 4.13, apresentamos a distribuição de (a) populações de presas, (b) predadores suscetíveis e (c) predadores infectados, eliminados os transientes, em uma mesma escala de cinza (mais escuro significa maior população). Nessa simulação, usamos um gerador de números aleatórios para construir uma pequena perturbação aleatória entre zero e 15% (para mais ou para menos) sobre o valor do equilíbrio estável em cada sítio do domínio, e fixamos essa nova distribuição como distribuição inicial para o sistema. Com relação aos coeficientes de difusão, consideramos o caso em que a movimentação da população de presas é baixa ( $\mu_N = 0,01$ ), enquanto que a movimentação de predadores suscetíveis e predadores infectados é alta ( $\mu_S = 0,99$  e  $\mu_I = 0,8$ ). Observamos a formação de padrões espaciais conhecidos como estruturas cristalinas (Hassell et al., 1991). As perturbações geradas no equilíbrio estável, juntamente com o efeito da difusão, são os responsáveis pela desestabilização do equilíbrio, o que leva a formação dos padrões espaciais hete-

rogêneos fixos (Rodrigues et al., 2007, 2011, 2012). O tom cinza mais fraco nas distribuições das populações de predadores (Figuras 4.13(b) e (c)) decorre do fato de que as densidades populacionais de predadores é menor que a de presas.

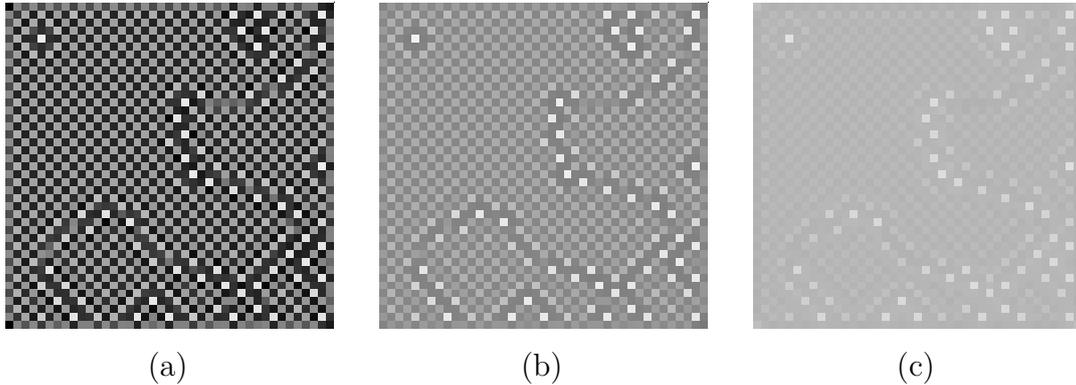


Figura 4.13: Distribuições espaciais do modelo (4.21)-(4.23) para (a) presas, (b) predadores suscetíveis e (c) predadores infectados em  $t = 1500$ . Parâmetros  $\lambda = 2$ ,  $k = 2,2$ ,  $b = 2,9$ ,  $\beta = 2,7$ ,  $\delta = 0,7$ ,  $\mu_N = 0,01$ ,  $\mu_S = 0,99$  e  $\mu_I = 0,8$ .

Em relação às populações totais em cada iteração considerando a distribuição espacial, a Figura 4.14 ilustra o fato de que, embora essas estabilizem-se num equilíbrio de coexistência endêmico, há um aumento no tamanho da população de presas e uma diminuição na população de predadores suscetíveis e infectados, quando comparado com a situação sem a inclusão do espaço, quando as populações permanecem fixas nos valores do equilíbrio endêmico  $E_3$ .

- **Segundo caso:** Nesse caso os parâmetros do sistema são tais que o modelo predador-presa (4.21)-(4.23) sem a estrutura espacial oscila sobre um ciclo limite. Usamos um gerador de números aleatórios para construir uma pequena perturbação aleatória entre zero e 10% (para mais ou para menos) sobre o valor do equilíbrio. Os coeficientes de difusão desse caso, foram considerados de modo que as populações de predadores suscetíveis e infectados tenham maior movimentação que a população de presas.

A Figura 4.15 apresenta os padrões heterogêneos gerados em cada uma das três populações em  $t = 1450$ . Observamos que, ao invés de uma estrutura

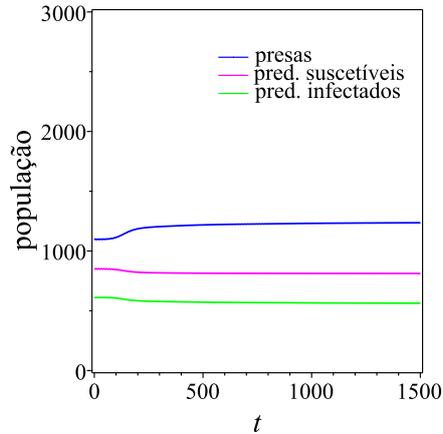


Figura 4.14: Populações totais de presas, predadores suscetíveis e predadores infectados do modelo (4.21)-(4.23) com distribuição espacial. Parâmetros  $\lambda = 2$ ,  $k = 2,2$ ,  $b = 2,9$ ,  $\beta = 2,7$ ,  $\delta = 0,7$ ,  $\mu_N = 0,01$ ,  $\mu_S = 0,99$  e  $\mu_I = 0,8$ .

crystalina como no primeiro caso, dessa vez, obtemos formações curvas, conhecidas como espirais instáveis (Hassell et al., 1991).

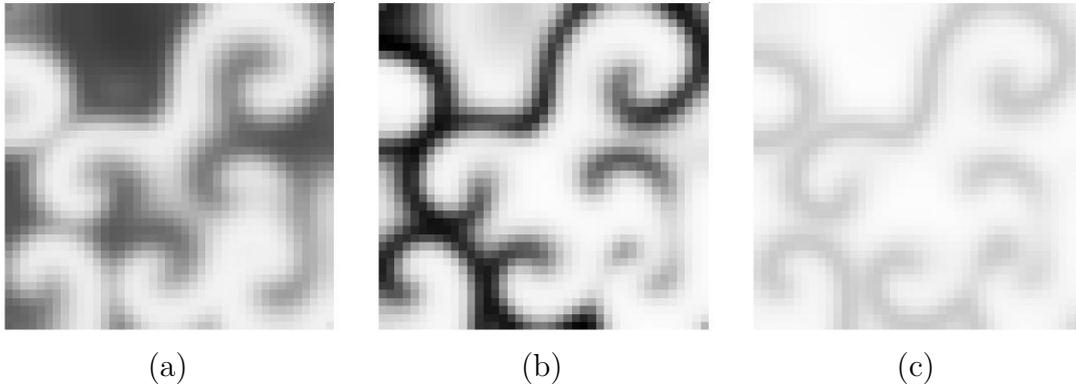


Figura 4.15: Distribuições espaciais do modelo (4.21)-(4.23) para (a) presas, (b) predadores suscetíveis e (c) predadores infectados em  $t = 1450$ . Parâmetros  $\lambda = 2$ ,  $k = 2,2$ ,  $b = 3,3$ ,  $\beta = 2,5$ ,  $\delta = 0,7$ ,  $\mu_N = 0,1$ ,  $\mu_S = 0,5$  e  $\mu_I = 0,5$ .

Com relação às populações totais de cada população, apresentamos na Figura 4.16 a sua variação em cada instante  $t$ . Ao contrário do que se observa no modelo sem a estrutura espacial, quando as oscilações das soluções são regulares, aqui, observamos o contrário. As populações totais oscilam irregularmente com diferentes amplitudes.

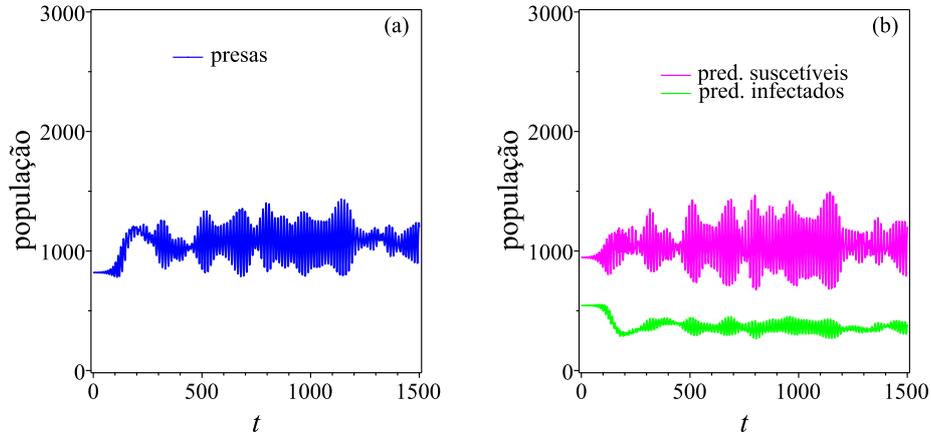


Figura 4.16: Populações totais de (a) presas e (b) predadores suscetíveis e predadores infectados do modelo (4.21)-(4.23) com distribuição espacial. Parâmetros  $\lambda = 2$ ,  $k = 2,2$ ,  $b = 3,3$ ,  $\beta = 2,7$ ,  $\delta = 0,7$ ,  $\mu_N = 0,01$ ,  $\mu_S = 0,5$  e  $\mu_I = 0,5$ .

## 4.5 Discussão do capítulo

Neste capítulo, a partir do modelo predador-presa  $R \rightarrow P$  construído no capítulo anterior (Eq. (3.10)), desenvolvemos um modelo predador-presa ecoepidemiológico de tempo discreto, no qual consideramos a influência de uma doença na população de predadores. Levamos em conta a ordem com que os eventos acontecem e construímos o sistema seguindo uma estrutura análoga aos modelos desenvolvidos no capítulo anterior. Além disso, consideramos dois casos diferentes de funções para modelar a transmissão da doença entre os predadores. O primeiro caso através da lei da ação das massas (Eq. (4.9)), e o segundo caso, através da lei de incidência padrão (Eq. (4.10)).

No primeiro caso, através da lei da ação das massas (Eq. (4.12)), a fração de predadores suscetíveis que escapa da contaminação pela doença dependia apenas do tamanho da população de predadores infectados, enquanto que, no segundo caso, da proporção de infectados na população total de predadores (Eq. (4.21)). Com relação aos pontos de equilíbrio e estabilidade, os dois casos apresentaram pontos de equilíbrio equivalentes, a saber, equilíbrio de extinção das três

populações, equilíbrio de sobrevivência apenas de presas, equilíbrio livre da doença e equilíbrio endêmico. As mudanças ocorrem no comportamento qualitativo dos sistemas. No primeiro caso observamos uma descontinuidade no diagrama de bifurcação da população de predadores infectados quando acontece uma bifurcação de Neimark-Sacker (Figura 4.4). Em outras palavras, ocorre um salto entre os valores dos estados assintóticos do sistema. Além disso, em nenhum momento observamos oscilações endêmicas, isto é, a prevalência da doença estava sempre associada à estabilidade do sistema.

No segundo caso, as descontinuidades mencionadas no caso anterior não foram observadas, enquanto que a coexistência oscilatória entre presas, predadores suscetíveis e predadores infectados tornou-se possível (Figuras 4.9 e 4.10). Um modelo ecoepidemiológico de tempo contínuo com hipóteses análogas ao modelo apresentado no segundo caso, foi examinado por Hilker and Schmitz (2008). Nesse artigo, os autores partiram do modelo predador-presa de Rosenzweig and MacArthur (1963) e usaram a lei de incidência padrão para incluir o efeito de uma doença na população de predadores. Em comparação com esse caso de tempo contínuo, nosso modelo apresenta comportamento qualitativo muito semelhante, pontos de equilíbrio equivalentes e a mesma sequência de bifurcação em relação ao parâmetro  $\beta$ . Em particular, observamos que a doença possui um efeito estabilizante nas oscilações da população de presas e predadores. Isso não apenas reforça o que afirmamos no capítulo anterior, com relação às similaridades do modelo ecológico  $R \rightarrow P$  com o modelo de Rozenzweig-MacArthur, como também fortalece os indícios de que a metodologia desenvolvida nesse trabalho é uma alternativa coerente aos modelos de tempo contínuo. Tendo em vista esses fatos, escolhemos o modelo desenvolvido no Caso 2 (Eq. (4.21)-(4.23)) para nele incluir, posteriormente, uma estrutura espacial.

Analogamente ao capítulo anterior, utilizamos a metodologia de rede de mapas acoplados para incluir o efeito do espaço no modelo predador-presa ecoepi-

demiológico (4.21). Estudamos casos de invasão das espécies e formação de padrões espaciais.

No caso da invasão simultânea de presas, predadores suscetíveis e predadores infectados, a partir do sítio central, consideramos os mesmos parâmetros do modelo sem a influência da doença e observamos um comportamento bem diferente. Ao contrário do modelo ecológico (sem doença) desenvolvido no capítulo anterior (Figura 3.12), onde observamos oscilações regulares e irregulares das populações totais, no modelo com a doença, observamos um comportamento estável das populações totais (Figura 4.11). Esse fato evidencia o poder estabilizante da influência da doença tanto na dinâmica vital como espacial do modelo.

A estabilização das oscilações causada pela doença também pode ser observada no caso em que consideramos invasões em diferentes instantes. Nas simulações apresentadas nesse caso, observamos as mudanças qualitativas do sistema após cada uma das invasões (Figura 4.12). As presas se estabelecendo e atingindo a capacidade de suporte após a invasão em um habitat inicialmente desabitado e, na sequência passando a oscilar, em decorrência da invasão de predadores suscetíveis. Em seguida, o controle das oscilações quando inserimos uma população de predadores infectados.

Por fim, consideramos dois casos diferentes dos considerados nas invasões: quando ocorre uma perturbação no valor do equilíbrio de coexistência, na distribuição inicial homogênea das populações. Como resultado obtivemos a formação de dois tipos de padrões espaciais, estrutura cristalina (Figura 4.13) e espirais (Figura 4.15). Esses padrões foram associados a instabilidade de Turing, quando um equilíbrio que é localmente estável passa a ser instável a partir de perturbações de determinada magnitude. No contexto biológico, a formação de padrões espaciais é tida como natural, pois raramente se observa espécies distribuídas homoganeamente em um habitat (Rodrigues et al., 2011, 2012).

A inclusão de uma estrutura espacial através de redes de mapas acoplados tem sido amplamente utilizada na literatura como opção aos modelos contínuos, em virtude da facilidade com que se considera a heterogeneidade espacial e os diferentes comportamentos das espécies. Existe, obviamente, uma lista enorme de comportamentos que podem ser incorporadas nos modelos (taxia, refúgios, convecção, etc.), os quais não consideramos neste trabalho. A inclusão do espaço em um sistema ecoepidemiológico, embora já tenha sido investigada por Su et al. (2008b) com um modelo de tempo contínuo para a dinâmica local das espécies, ainda não havia sido estudada em um sistema totalmente de tempo discreto, isto é, acreditamos ser os pioneiros nessa abordagem.

## 5 CONCLUSÕES

Neste trabalho, utilizamos as equações do modelo parasitoide-hospedeiro de Nicholson-Bailey como base para a construção de modelos predador-presa ecoepidemiológicos, e através da abordagem de redes de mapas acoplados, estudamos a influência da inclusão de uma estrutura espacial nos nossos sistemas. No desenvolvimento dos nossos modelos, ao contrário do que geralmente se observa na literatura, assumimos uma ordem clara de ocorrência dos eventos e evitamos o uso de aproximações decorrentes de discretizações de equações diferenciais para descrevê-los. Nesse sentido, escolhemos modelos de tempo discreto, cujos comportamentos eram previamente conhecidos como análogos a modelos de tempo contínuo; utilizando, por exemplo, o modelo de Beverton-Holt em alternativa ao mapa logístico e a equação de Ricker.

No primeiro modelo, ainda sem a influência da doença, assumimos hipóteses análogas ao modelo de tempo contínuo de Rosenzweig-MacArthur (crescimento logístico nas presas e resposta funcional de tipo II nos predadores) e observamos comportamentos muito semelhantes àquele modelo, bem como a ocorrência de fenômenos como o paradoxo do enriquecimento e o efeito hydra. Existem também diferenças entre o nosso modelo e o de Rosenzweig-MacArthur, a falta de uma solução explícita para o equilíbrio de coexistência, e os formatos diferentes das *nullclines* (no caso contínuo) comparados aos lugares geométricos  $L_N$  e  $L_P$  (definidos na Seção 3.3), por exemplo, são duas diferenças significativas que observamos entre os modelos. Entretanto, acreditamos que nosso modelo seja o primeiro modelo de tempo discreto a apresentar tamanhas semelhanças com um de tempo contínuo sem, no entanto, exibir comportamentos mais complexos como caos, por exemplo. Essa correspondência inédita com o nosso modelos se deve, não só ao fato das escolhas das equações para compô-lo, como também da análise da ordem dos eventos na construção do mesmo.

Em relação a ordem dos eventos, ao considerar ordens diferentes, observamos modificações qualitativas e quantitativas entre os modelos. Em particular, ao não considerar claramente ordem dos eventos, obtivemos uma extensão no intervalo de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência, ao contrário do que esperávamos, que era a diminuição. Já nos modelos em que apenas invertemos a ordem dos eventos, as mudanças relacionaram-se diretamente com o momento em que o tamanho das populações era medido, sem no entanto, estender/reduzir o intervalo de estabilidade e os pontos de bifurcações.

Tendo em vista a importância da ordem dos eventos no desenvolvimento dos modelos, estendemos nosso primeiro modelo ecológico (modelo  $R \rightarrow P$ ) assumindo a incidência de uma doença na população de predadores. Para isso, dividimos essa população em dois grupos, suscetíveis e infectados, e estudamos duas funções diferentes para descrever a transmissão da doença entre os indivíduos: através da lei da ação das massas e da lei de incidência padrão. Em ambos os casos, observamos estabilização de ciclos limites à medida que a doença tornava-se endêmica. Entretanto, oscilações endêmicas sobre um ciclo limite foram observadas apenas no segundo caso, com a lei de incidência padrão. A ocorrência desse último comportamento foi bastante significativa, pois evidenciou os comportamentos semelhantes do nosso modelo com um modelo ecoepidemiológico de tempo contínuo com as mesmas hipóteses. Essas semelhanças reforçam a relevância da metodologia proposta nesse trabalho além de evidenciar a complexidade de se construir modelos de tempo discreto.

Após compreendermos os comportamentos dos nossos modelos predador-presa com e sem a influência de uma doença, incluímos uma estrutura espacial e utilizamos a metodologia de redes de mapas acoplados para estudar o efeito da heterogeneidade do espaço na dinâmica dos sistemas. Observamos a influência dos coeficientes de difusão no comportamento das populações totais do modelo ecológico sobre a amplitude e formato das oscilações. No modelo com a doença, por

outro lado, o espaço apresentou um efeito estabilizante sobre o comportamento das três populações. Observamos também a formação de padrões espaciais cristalinos e espirais em decorrência de uma pequena perturbação nos equilíbrios do sistema, evidenciando o papel do espaço, em especial dos coeficientes de difusão, no comportamento do sistema.

A busca por modelos que reproduzam e produzam resultados significativos, independentemente se forem de tempo discreto ou contínuo, é algo constante na comunidade científica. Sendo assim, é possível que existam na literatura, outros modelos predador-presa ecoepidemiológicos espacialmente distribuídos. No entanto, acreditamos que nossa contribuição é inédita pelo fato de considerar uma formulação totalmente discreta para a construção de tais modelos. Esperamos que os modelos discutidos aqui contribuam para o melhor entendimento e desenvolvimento desta linha de pesquisa, bem como, chame a atenção para as diferentes formas e possibilidades de se estudar interação entre espécies e a inclusão da heterogeneidade espacial.

Dentre as diversas perspectivas futuras do nosso trabalho, acreditamos que a inclusão da doença também na população de presas e diferentes configurações espaciais, tipos de movimentação ou mesmo condições ambientais distintas, podem contribuir promissora e não apenas no entendimento, como também numa possível aplicabilidade dos nossos modelos em sistemas reais.

## Bibliografia

- Allen, L. (2007). *An introduction to mathematical biology*. Pearson, New Jersey.
- Allen, L. J. (1994). Some discrete-time si, sir, and sis epidemic models. *Mathematical biosciences*, 124(1):83–105.
- Anderson, R. M. and May, R. M. (1992). *Infectious diseases of humans: dynamics and control*. Oxford university press.
- Åström, M., Lundberg, P., and Lundberg, S. (1996). Population dynamics with sequential density-dependencies. *Oikos*, 75(2):174–181.
- Barraquand, F., Louca, S., Abbott, K. C., Cobbold, C. A., Cordoleani, F., DeAngelis, D. L., Elderd, B. D., Fox, J. W., Greenwood, P., Hilker, F. M., Murray, D. L., Stieha, C. R., Taylor, R. A., Vitense, K., Wolkowicz, G. S., and Tyson, R. C. (2017). Moving forward in circles: challenges and opportunities in modelling population cycles. *Ecology Letters*, 20:1074–1092.
- Bate, A. (2013). *Mathematical models in eco-epidemiology*. PhD thesis. [Disponível em [www.researchportal.bath.ac.uk/files/58450621/BateThesisV2.pdf](http://www.researchportal.bath.ac.uk/files/58450621/BateThesisV2.pdf); acessado em 18 de Janeiro de 2019].
- Beddington, J. R., Free, C. A., and Lawton, J. H. (1975). Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. *Nature*, 255:58–60.
- Begon, M., Townsend, C., John, L., Colin, R., and John, L. H. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford.
- Brauer, F. and Castillo-Chavez, C. (2012). *Mathematical models in population biology and epidemiology*. Springer, New York.
- Chazottes, J.-R. and Fernandez, B. (2005). The cml2004 project. In *Dynamics of Coupled Map Lattices and of Related Spatially Extended Systems*, pages 1–8. Springer.

- Comins, H., Hassell, M., and May, R. (1992). The spatial dynamics of host–parasitoid systems. *Journal of Animal Ecology*, pages 735–748.
- de Camino-Beck, T. and Lewis, M. (2009). Invasion with stage-structured coupled map lattices: Application to the spread of scentless chamomile. *Ecological Modelling*, 220(23):3394–3403.
- De Vries, G., Hillen, T., Lewis, M., Schönfisch, B., et al. (2006). *A course in mathematical biology: quantitative modeling with mathematical and computational methods*. SIAM, Philadelphia.
- Edelstein-Keshet, L. (1988). *Mathematical models in biology*. McGraw-Hill.
- Edelstein-Keshet, L. (2005). *Mathematical Models in Biology*. SIAM, Vancouver.
- Elaydi, S. N. (2000). *Discrete chaos: with applications in science and engineering*. CRC Press, Londres.
- Eskola, H. T. and Geritz, S. A. (2007). On the mechanistic derivation of various discrete-time population models. *Bulletin of mathematical biology*, 69(1):329.
- Fan, M. and Wang, K. (2002). Periodic solutions of a discrete time nonautonomous ratio–dependent predator–prey system. *Mathematical and Computer Modelling*, 35(9):951–961.
- Fenton, A. and Rands, S. (2006). The impact of parasite manipulation and predator foraging behavior on predator–prey communities. *Ecology*, 87(11):2832–2841.
- Ferreri, L. and Venturino, E. (2013). Cellular automata for contact ecoepidemic processes in predator–prey systems. *Ecological complexity*, 13:8–20.
- Franco, D. and Hilker, F. M. (2014). Stabilizing populations with adaptive limiters: Prospects and fallacies. *SIAM*, 13(1):447–465.
- Hadeler, K. P. and Gerstmann, I. (1990). The discrete Rosenzweig model. *Mathematical Biosciences*, 98(1):49–72.

- Hale, J. and Koçak, H. (2012). *Dynamics and bifurcations*. Springer, New York.
- Han, L., Ma, Z., and Hethcote, H. (2001). Four predator prey models with infectious diseases. *Mathematical and Computer Modelling*, 34(7-8):849–858.
- Haque, M. and Venturino, E. (2007). An ecoepidemiological model with disease in predator: the ratio-dependent case. *Mathematical methods in the Applied Sciences*, 30(14):1791–1809.
- Hassell, M. and Pacala, S. W. (1990). Heterogeneity and the dynamics of host–parasitoid interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 330(1257):203–220.
- Hassell, M. P. (2000). *The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Hassell, M. P., Comins, H. N., and May, R. M. (1991). Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, 353(6341):255.
- Hastings, A. (1997). *Population biology: concepts and models*. Springer, New York.
- Hilker, F. M. and Liz, E. (2013). Harvesting, census timing and “hidden” hydra effects. *Ecological Complexity*, 14:95–107.
- Hilker, F. M. and Schmitz, K. (2008). Disease-induced stabilization of predator–prey oscillations. *Journal of Theoretical Biology*, 255(3):299–306.
- Hirsch, M. W., Smale, S., and Devaney, R. L. (2004). *Differential equations, dynamical systems, and an introduction to chaos*. Elsevier.
- Holling, C. S. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91(7):385–398.
- Jang, S. R.-J. (2006). Allee effects in a discrete-time host-parasitoid model. *Journal of Difference Equations and Applications*, 12:165–181.

- Jonzén, N. and Lundberg, P. (1999). Temporally structured density-dependence and population management. *Annales Zoologici Fennici*, 36(1):39–44.
- Kendall, B. E., Briggs, C. J., Murdoch, W. W., Turchin, P., Ellner, S. P., McCauley, E., Nisbet, R. M., and Wood, S. N. (1999). Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology*, 80:1789–1805.
- Kot, M. (2001). *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kulenovic, M. R. and Merino, O. (2002). *Discrete dynamical systems and difference equations with Mathematica*. Chapman and Hall/CRC.
- Lane, S. D., Mills, N. J., and Getz, W. M. (1999). The effects of parasitoid fecundity and host taxon on the biological control of insect pests: the relationship between theory and data. *Ecological Entomology*, 24(2):181–190.
- Liu, X. and Xiao, D. (2007). Complex dynamic behaviors of a discrete-time predator–prey system. *Chaos, Solitons & Fractals*, 32(1):80–94.
- Loreau, M. (2010). *From Populations to Ecosystems: Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis*. Princeton University Press, Princeton.
- May, R. M. (1973). Time–delay versus stability in population models with two and three trophic levels. *Ecology*, 54(2):315–325.
- May, R. M. (1974). Biological populations with nonoverlapping generations: Stable points, stable cycles, and chaos. *Science*, 186(4164):645–647.
- May, R. M. (1976). Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 261(5560):459.
- May, R. M., Hassell, M. P., Anderson, R. M., and Tonkyn, D. W. (1981). Density dependence in host–parasitoid models. *Journal of Animal Ecology*, 50(3):855–865.

- Mills, N. and Getz, W. (1996). Modelling the biological control of insect pests: a review of host-parasitoid models. *Ecological Modelling*, 92(2):121–143.
- Mistro, D. C., Rodrigues, L. A. D., and Petrovskii, S. (2012). Spatiotemporal complexity of biological invasion in a space-and time-discrete predator–prey system with the strong allee effect. *Ecological Complexity*, 9:16–32.
- Mistro, D. C., Rodrigues, L. A. D., and Varriale, M. C. (2009). The role of spatial refuges in coupled map lattice model for host-parasitoid systems. *Bulletin of mathematical biology*, 71(8):1934.
- Murdoch, W. W., Briggs, C. J., and Nisbet, R. M. (2003). *Consumer–Resource Dynamics*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Murray, J. D. (1993a). *Mathematical biology I. An Introduction*. Springer-Verlag, New York.
- Murray, J. D. (1993b). *Mathematical biology. II Spatial models and biomedical applications*. Springer-Verlag, New York.
- Neubert, M. and Kot, M. (1992). The subcritical collapse of predator populations in discrete-time predator-prey models. *Mathematical Biosciences*, 110(1):45–66.
- Nicholson, A. J. and Bailey, V. A. (1935). The balance of animal populations. Part I. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 105(3):551–598.
- pada Das, K., Chatterjee, S., and Chattopadhyay, J. (2009). Disease in prey population and body size of intermediate predator reduce the prevalence of chaos—conclusion drawn from hastings–powell model. *Ecological Complexity*, 6(3):363–374.
- Pimm, S. L. (2002). *Food Webs*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Ricker, W. E. (1954). Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 11(5):559–623.

- Rodrigues, L. A. D., Mistro, D. C., and Petrovskii, S. (2011). Pattern formation, long-term transients, and the turing–hopf bifurcation in a space-and time-discrete predator–prey system. *Bulletin of mathematical biology*, 73(8):1812–1840.
- Rodrigues, L. A. D., Mistro, D. C., and Petrovskii, S. (2012). Pattern formation in a space-and time-discrete predator–prey system with a strong allee effect. *Theoretical Ecology*, 5(3):341–362.
- Rodrigues, L. A. D., Seidel, J., and Mistro, D. C. (2007). Padrões de turing em um sistema presa-predador. *Biomatemática*, 17:65–72.
- Rosenzweig, M. L. (1971). Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, 171(3969):385–387.
- Rosenzweig, M. L. and MacArthur, R. H. (1963). Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist*, 97(895):209–223.
- Schröder, A., van Leeuwen, A., and Cameron, T. (2014). When less is more: positive population-level effects of mortality. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(11):614–624.
- Sieber, M. and Hilker, F. M. (2012). The hydra effect in predator–prey models. *Journal of mathematical biology*, 64(1-2):341–360.
- Stiefs, D., Venturino, E., Feudel, U., et al. (2009). Evidence of chaos in eco-epidemic models. *Math. Biosci. Eng*, 6(4):855–871.
- Strogatz, S. H. (1994). *Nonlinear dynamics and chaos: with applications to physics, biology, chemistry, and engineering*. Perseus Books, Massachusetts.
- Su, M., Hui, C., Zhang, Y., and Li, Z. (2008a). Spatiotemporal dynamics of the epidemic transmission in a predator-prey system. *Bulletin of Mathematical Biology*, 70(8):2195.

- Su, M., Hui, C., Zhang, Y., and Li, Z. (2008b). Spatiotemporal dynamics of the epidemic transmission in a predator-prey system. *Bulletin of mathematical biology*, 70(8):2195.
- Tang, S. and Chen, L. (2002). Chaos in functional response host-parasitoid ecosystem models. *Chaos, Solitons & Fractals*, 13(4):875–884.
- Turchin, P. (2003). *Complex Population Dynamics. A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press, Princeton NJ.
- Venturino, E. (2002). Epidemics in predator-prey models: disease in the predators. *Mathematical Medicine and Biology*, 19(3):185–205.
- Wang, Y. H. and Gutierrez, A. P. (1980). An assessment of the use of stability analyses in population ecology. *Journal of Animal Ecology*, 49(2):435–452.
- Weide, V., Varriale, M. C., and Hilker, F. M. (2018). Hydra effect and paradox of enrichment in discrete-time predator-prey models. *Mathematical biosciences*.
- Xiao, Y. and Chen, L. (2001). Modeling and analysis of a predator-prey model with disease in the prey. *Mathematical Biosciences*, 171(1):59–82.
- Yicang, Z. and Fergola, P. (2004). Dynamics of a discrete age-structured sis models. *Discrete and Continuous Dynamical Systems Series B*, 4:841–850.
- Yodzis, P. (1989). *Introduction to Theoretical Ecology*. Harper & Row, New York.

## APÊNDICE A -MODELOS $P \rightarrow R$ E $R \rightarrow P_D$

Aqui, apresentamos as versões adimensionais dos modelos  $P \rightarrow R$  (Eq. (3.24)) e  $R \rightarrow P_D$  (Eq. (3.25)) discutidos no texto principal.

### Modelo $P \rightarrow R$

Escolhendo as mesmas funções  $f(X_t)$  e  $g(X_t, Y_t)$  ( equações (3.8) e (3.9), respectivamente) e as mesmas variáveis adimensionais  $N_t$  e  $P_t$  como em (3.11), podemos escrever o modelo adimensional  $P \rightarrow R$  como segue

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= \frac{\lambda N_t G(N_t, P_t)}{1 + (\lambda - 1)G(N_t, P_t)/k}, \\ P_{t+1} &= bN_t [1 - G(N_t, P_t)], \end{aligned} \tag{A.1}$$

onde  $G(N_t, P_t)$  é dada por

$$G(N_t, P_t) = \exp\left(\frac{-P_t}{1 + N_t}\right). \tag{A.2}$$

O sistema (A.1) possui três pontos de equilíbrio, a saber,  $E_0 = (0, 0)$  (extinção das duas espécies),  $E_1 = (k, 0)$  (equilíbrio de sobrevivência apenas de presas) e  $E_2 = (N_2^*, P_2^*)$  (equilíbrio de coexistência), onde  $N_2^*$  é a solução positiva (se existir uma) da seguinte equação transcendental

$$(1 + N_2^*) \ln\left(\lambda - \frac{(\lambda - 1)N_2^*}{k}\right) = bN_2^* \left(1 - \frac{1}{\lambda - (\lambda - 1)N_2^*/k}\right), \tag{A.3}$$

e  $P_2^*$  é dado

$$P_2^* = bN_2^* \left(1 - \frac{1}{\lambda - (\lambda - 1)N_2^*/k}\right). \tag{A.4}$$

### Modelo $R \rightarrow P_D$

Analogamente, a versão adimensional do modelo  $R \rightarrow P_D$  dado em (3.25) é dada por

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t F(N_t) G(N_t, P_t), \\ P_{t+1} &= b N_t [1 - G(N_t, P_t)], \end{aligned} \tag{A.5}$$

onde  $F(N_t)$  e  $G(N_t, P_t)$  são dadas em (3.8) e (A.2), respectivamente.

O sistema (A.5) possui três pontos de equilíbrio, a saber,  $E_0 = (0, 0)$  (extinção das duas espécies),  $E_1 = (k, 0)$  (equilíbrio de sobrevivência apenas de presas) e  $E_2 = (N_2^*, P_2^*)$  (equilíbrio de coexistência), onde  $N_2^*$  é a solução positiva (se existir uma) da equação transcendental abaixo

$$b N_2^* \left( 1 - \frac{1}{F(N_2^*)} \right) = (1 + N_2^*) \ln(F(N_2^*)), \tag{A.6}$$

e  $P_2^*$  é dado por

$$P_2^* = b N_2^* \left( 1 - \frac{1}{F(N_2^*)} \right). \tag{A.7}$$

A partir da análise de estabilidade, observamos que em ambos os sistemas (A.1) e (A.5), o ponto de equilíbrio de extinção das duas espécies  $E_0$  é sempre instável, enquanto que equilíbrio de sobrevivência apenas de presas  $E_1$  é estável se a desigualdade (3.23) for satisfeita. Para o equilíbrio de coexistência em cada um dos modelos, é possível encontrar uma curva  $\varphi(\lambda, k)$ , a qual separa a região de estabilidade de  $E_2$ , no espaço de parâmetros  $\lambda k b$ , da região onde se observa a formação de ciclos limites, de onde poderíamos obter uma tabela análoga à Tabela 3.1 do Capítulo 2.