

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

**REDE DE MAPAS
ACOPLADOS EM
SISTEMAS PARASITÓIDE-
HOSPEDEIRO COM
REFÚGIOS**

por

Veraci Lúcia Grings

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

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

Prof^a. Dr^a. Diomar Cristina Mistro
Co-orientadora

Porto Alegre, abril de 2006.

CIP - CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

Grings, Veraci Lúcia

REDE DE MAPAS ACOPLADOS EM SISTEMAS PARASITÓIDE-HOSPEDEIRO COM REFÚGIOS / Veraci Lúcia Grings.—Porto Alegre: PPGMAp da UFRGS, 2006.

165 p.: il.

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

Orientadora: Varriale, Maria Cristina; Co-orientadora: Mistro, Diomar Cristina

Dissertação: Matemática Aplicada

Parasitóide, Hospedeiro, Equilíbrio, Refúgio, Modelos Discretos, Rede de Mapas Acoplados

REDE DE MAPAS ACOPLADOS EM SISTEMAS PARASITÓIDE-HOSPEDEIRO COM REFÚGIOS

por

Veraci Lúcia Grings

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

Mestre em Matemática Aplicada

Linha de Pesquisa: Sistemas não lineares e Ecologia Matemática

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

Co-orientadora: Prof^a. Dr^a. Diomar Cristina Mistro

Banca examinadora:

Prof^o. Dr^o. Jacques A. L. da Silva
PPGMAp/IM/UFRGS

Prof^o. Dr^o. Wilson Castro Ferreira Jr.
DMA/UNICAMP

Prof^a. Dr^a Luiza Rodrigues Redaelli
DA/UFRGS

Dissertação apresentada e aprovada em
27 de abril de 2006.

Prof. Maria Cristina Varriale, Ph.D.
Coordenador

*À minha irmã pelo incentivo insistente, apoio e pelas palavras: você tem condições,
você é capaz, você pode...*

*À minha mãe pelo amor, compreensão e empenho em dar-me a oportunidade de
estudar.*

A meu marido pelo amor, compreensão, paciência e abnegação de atenção.

A meus sobrinhos pelo carinho e compreensão de minha ausência.

A meu pai (in memoriam) pelo gosto pela matemática e um certo grau de teimosia.

*E em especial às minhas amigas Jô, Denise, Marzoé e ao amigo Rubens pela
amizade, força e apoio nas horas difíceis.*

AGRADECIMENTOS

Ao concluir este trabalho, gostaria de agradecer...

À dedicação, seriedade e competência de minha orientadora Dr^a Maria Cristina Varriale.

À dedicação, seriedade e ajuda fundamental de minha co-orientadora Dr^a Diomar Cristina Mistro.

Ao professor Dr Luiz Alberto Dias Rodrigues pelo apoio e incentivo.

Às diretoras de minha escola, Professora Silvana e Professora Margaret (in memorian), pelo apoio e compreensão.

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

SUMÁRIO

RESUMO	vi
ABSTRACT	vii
1 INTRODUÇÃO	1
2 O MODELO DE NICHOLSON-BAILEY PARA SISTEMAS PARASITÓIDE-HOSPEDEIRO EM MEIOS HOMOGÊNEOS	3
2.1 O MODELO	4
2.2 PONTOS DE EQUILÍBRIO E ESTABILIDADE	10
2.3 ITERAÇÕES DO MODELO DE NICHOLSON-BAILEY	14
3 MODIFICAÇÕES DO MODELO DE NICHOLSON-BAILEY EM MEIOS HOMOGÊNEOS	17
3.1 INCLUSÃO DE UMA CAPACIDADE DE SUPORTE PARA OS HOSPEDEIROS	17
3.1.1 O MODELO	17
3.1.2 PONTOS DE EQUILÍBRIO E ESTABILIDADE	19
3.1.3 ITERAÇÕES DO MODELO	31
3.2 A EFICIÊNCIA DO PARASITÓIDE DEPENDENTE DE SUA DENSIDADE	35
3.2.1 O MODELO	36
3.2.2 PONTOS DE EQUILÍBRIO E ESTABILIDADE	38
3.2.3 ITERAÇÕES DO MODELO	42
3.3 A EXISTÊNCIA DE REFÚGIOS	45
3.3.1 O MODELO	47
3.3.2 PONTOS DE EQUILÍBRIO E ESTABILIDADE	48
3.3.3 ITERAÇÕES DO MODELO	53
4 SISTEMA PARASITÓIDE-HOSPEDEIRO COM MOVIMENTAÇÃO	56

4.1	O MODELO COM DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL	58
4.2	SIMULAÇÕES DO MODELO	68
5	SISTEMA PARASITÓIDE-HOSPEDEIRO COM MOVIMENTAÇÃO E COM REFÚGIO	77
5.1	INCLUSÃO DE REFÚGIOS	81
5.2	VARIANDO A FORMA DE REFÚGIO	85
5.3	VARIANDO A POSIÇÃO DO REFÚGIO	90
5.4	FRAGMENTANDO O REFÚGIO	94
5.5	AUMENTANDO A ÁREA TOTAL DE REFÚGIOS	98
5.6	A PERSISTÊNCIA DAS POPULAÇÕES DENTRO DE CADA REFÚGIO EM UMA FRAGMENTAÇÃO ESPECÍFICA . . .	103
5.7	TIPOS DE PADRÕES ESPACIAIS PARA UMA FRAGMENTAÇÃO DE REFÚGIO ESPECÍFICA	118
6	CONCLUSÃO	133
APÊNDICE A	EQUAÇÕES A DIFERENÇAS DE PRIMEIRA ORDEM	138
A.1	EQUAÇÕES A DIFERENÇAS LINEARES	138
A.2	EQUAÇÕES A DIFERENÇAS NÃO-LINEARES	141
A.3	PONTOS DE EQUILÍBRIO E SUA ESTABILIDADE	143
A.4	MODELO DE RICKER	146
A.4.1	VERSÃO ADIMENSIONAL	147
A.4.2	PONTOS DE EQUILÍBRIO E ESTABILIDADE	148
APÊNDICE B	SISTEMAS DE DUAS EQUAÇÕES A DIFERENÇAS LINEARES AUTÔNOMAS DE PRIMEIRA OR- DEM	156
APÊNDICE C	SISTEMAS DE DUAS EQUAÇÕES A DIFERENÇAS NÃO-LINEARES	162

REFERÊNCIAS 165

RESUMO

Sistemas do tipo parasitóide-hospedeiro têm sido objeto de estudo em diversos trabalhos, com enfoque especial em problemas de persistência e/ou coexistência de espécies.

Nesta dissertação, numa primeira abordagem, considerando meios homogêneos, são apresentados, usando sistemas de equações a diferenças, o modelo de Nicholson-Bailey e algumas de suas modificações que previnem as oscilações divergentes bem como a extinção das espécies apresentadas no modelo original.

Em cada um destes modelos, investigamos a existência e a estabilidade dos estados de equilíbrio das populações, identificamos os parâmetros e limiares que caracterizam a dinâmica do sistema, e visualizamos as informações decorrentes dos resultados analíticos, através de gráficos construídos a partir de simulações computacionais.

A seguir, adotamos a formulação de Rede de Mapas Acoplados, através da qual o sistema é espacialmente estruturado, e revisamos o modelo de Hassell et al.(1991) e a influência da dispersão local difusiva no modelo anteriormente estudado.

O trabalho é complementado mediante a inclusão da existência de refúgios espaciais, caracterizados por regiões nas quais a eficiência do parasitóide é muito menor que no restante do hábitat. Simulações computacionais foram realizadas para diversas configurações de refúgios, diferindo em forma e tamanho. Em especial foram analisadas a sua influência nos padrões espaciais e nas populações dentro e fora dos refúgios.

ABSTRACT

Host-parasitoid systems have been subjects for several ecological studies, with special interest on species coexistence and persistence features.

In this work, we first present the original host-parasitoid Nicholson-Bailey model, which considers homogeneous media, and whose first-order difference equations system drives divergent oscillations and eventually the species extinction. We also carry out some modifications of the original model which can prevent this nonrealistic behavior.

The existence and the stability of each equilibrium state are investigated, the relevant parameters and the threshold which describe each model are identified, and the analytical results are visualized through the plots obtained from computational simulations.

After that, through a coupled map lattice formulation, we review the Hassell et al.(1991) model, which combines the original Nicholson-Bailey dynamics to a local diffusive dispersal, and so incorporates spatial heterogeneity of the habitat.

Finally, spatial refuges are included, by defining regions, within which the parasitoid efficiency is considerably less than outside. Computational simulations were developed for several different shape and size refuges. In particular, their influence on the spatial pattern and on the population level, with and without refuges, are analyzed.

1 INTRODUÇÃO

Um dos temas importantes da ecologia é a persistência e/ou coexistência das espécies. Em particular, muitos estudos têm sido realizados para investigar os mecanismos e a modelagem matemática que melhor descrevem a evolução de sistemas ecológicos, nos quais convivem diferentes espécies de indivíduos.

O comportamento dinâmico das espécies pode ser estudado através de modelos que assumem formas específicas para a interação entre elas.

Estudaremos um modelo que descreve o comportamento dinâmico de populações de espécies que não apresentam sobreposição de gerações sucessivas, para as quais os eventos de reprodução ocorrem em etapas bem definidas de tempo. Isto justifica o uso de modelos discretos no tempo.

O modelo que será estudado neste trabalho é denominado sistema parasitóide-hospedeiro, no qual uma espécie (parasitóide) explora a outra (hospedeiro), levando-a à morte. O primeiro modelo de sistema parasitóide-hospedeiro estudado é o de Nicholson-Bailey. Este modelo, estudado no capítulo 2, é dado por um sistema de equações a diferenças, onde a única variável independente é o tempo (discreto). Este modelo não prevê nenhum equilíbrio estável com persistência das espécies. É sabido que, com a dinâmica de Nicholson-Bailey, ambas as populações apresentam oscilações divergentes que conduzem à extinção.

Como na natureza se observa a coexistência de espécies de hospedeiros e parasitóides correspondentes à estabilidade dos equilíbrios, estudos são realizados com o propósito de descobrir modificações no modelo de Nicholson-Bailey original que contemplem estas características.

Neste trabalho serão estudadas cinco modificações no modelo de Nicholson-Bailey original, nas quais serão encontrados fatores estabilizadores da dinâmica, sob certas condições. As três primeiras modificações (capítulo 3) serão aplicadas a meios

homogêneos. Nas demais modificações (capítulo 4 e capítulo 5), estudam-se modelos nos quais considera-se que as populações são distribuídas espacialmente.

No capítulo 4, estudaremos o modelo de Hassell et al. (1991), o qual considera a dinâmica de Nicholson-Bailey num modelo espacialmente estruturado. O meio ambiente será dividido em *patches* (manchas), entre os quais, as espécies se movimentam numa dispersão do tipo local (entre os quatro vizinhos mais próximos) e difusiva (frações iguais das populações se deslocam na direção dos vizinhos). A dinâmica consiste de duas fases: uma de dispersão e outra de reprodução.

Por fim, no capítulo 5, incluiremos ao modelo de Hassell et al. (1991), a existência de refúgios (regiões nas quais uma fração da população de hospedeiros pode proteger-se do ataque dos parasitóides). Inicialmente será feita uma comparação entre resultados de diversas simulações com o modelo de Hassell et al. (1991).

A presença de refúgios será estudada sob vários aspectos, como, por exemplo, a influência nas médias totais das populações em todo o domínio e nas populações dentro de um fragmento de refúgio, bem como na amplitude das oscilações das séries temporais, ao variar:

- a) a forma do refúgio;
- b) a área total de refúgio;
- c) a posição do refúgio no reticulado e
- d) a fragmentação de um refúgio.

Outros aspectos serão estudados tais como, a influência de refúgios na estabilidade das populações e na emergência de padrões favoráveis aos hospedeiros, para uma fragmentação específica de refúgios.

2 O MODELO DE NICHOLSON-BAILEY PARA SISTEMAS PARASITÓIDE-HOSPEDEIRO EM MEIOS HOMOGÊNEOS

Modelos discretos fazem uso de equações a diferenças e são adequados para descrever o comportamento dinâmico de populações de espécies que não apresentam sobreposição entre gerações sucessivas (adultos morrem e são substituídos por seus descendentes) ou, para as quais os eventos de reprodução ocorrem em etapas bem definidas de tempo, levando assim, a uma divisão mais natural do tempo em gerações discretas.

Estudaremos um modelo para duas espécies, denominado sistema parasitóide-hospedeiro, que trata da interação entre duas espécies em que uma (parasitóide) explora a segunda (hospedeiro) da seguinte maneira: uma fêmea adulta do parasitóide procura por um hospedeiro (que ainda não foi parasitado) onde deposita seus ovos [Edelstein-Keshet, 1988]. Em alguns casos, os ovos são colocados na superfície externa do hospedeiro durante seu estágio de larva ou pupa; em outros, os ovos são injetados no corpo do hospedeiro. O parasitóide necessita de algum hospedeiro para procriar. As larvas dos parasitóides desenvolvem-se e crescem às custas do seu hospedeiro, consumindo-o e, matando-o [Hassell et al.,1991].

É importante salientar a diferença entre parasita e parasitóide, visto que, o parasita apenas hospeda-se e alimenta-se do hospedeiro e o parasitóide hospeda-se, alimenta-se e acaba levando o hospedeiro à morte [Kot, 2001].

Como o modelo não prevê sobreposição de gerações, ao passar da geração t para a geração $t + 1$, as populações da primeira geração morrem.

Nos capítulos 2 e 3 o ambiente será considerado homogêneo, isto é, todos os hospedeiros são igualmente suscetíveis ao parasitismo, por parasitóides idênticos.

Isto significa que, o encontro de hospedeiros por parasitóides é realizado rapidamente dentro da escala de tempo utilizada para estudar a evolução do sistema.

Considerando um ambiente homogêneo, um modelo discreto parasitóide-hospedeiro geral é dado por um sistema de equações a diferenças:

$$N_{t+1} = F(N_t, P_t) \quad (2.1)$$

$$P_{t+1} = G(N_t, P_t), \quad (2.2)$$

onde representamos como:

P_t , o número de parasitóides na geração t ;

N_t , o número de hospedeiros na geração t .

Neste capítulo, estudaremos o modelo de Nicholson-Bailey (1935). O biólogo A. J. Nicholson e o físico V. A. Bailey (responsável pelo rigo matemático) trataram pela primeira vez o sistema parasitóide-hospedeiro como um modelo teórico.

Mostraremos que neste modelo ambas as populações apresentam oscilações divergentes que conduzem à extinção de uma ou das duas espécies.

2.1 O MODELO

A construção do modelo de Nicholson-Bailey baseia-se no seguinte conjunto de suposições:

- a) hospedeiros parasitados dão origem a parasitóides na geração seguinte;
- b) hospedeiros não parasitados dão origem a hospedeiros na próxima geração;
- c) a fração de hospedeiros que são parasitados depende da taxa de encontro das duas espécies. Em geral, esta fração pode depender das densidades de uma ou de ambas as espécies.
- d) parasitóides que não se hospedam, não se reproduzem e morrem na geração t .

O fluxograma na Fig.2.1 representa o modelo de Nicholson-Bailey para duas populações: uma de hospedeiros e uma de parasitóides.

Representamos por $f(N_t, P_t)$ a fração de hospedeiros não parasitada (adimensional). Esta fração, que também pode ser vista como a probabilidade de um hospedeiro não ser encontrado por um parasitóide, decresce com o número P_t de parasitóides e com a eficiência a ($a > 0$) do parasitóide em encontrar o hospedeiro. Concluimos que $N_t f(N_t, P_t)$ fornece o número de hospedeiros não parasitados na geração t . Conseqüentemente, o número de hospedeiros parasitados na geração t é dado por $N_t[1 - f(N_t, P_t)]$.

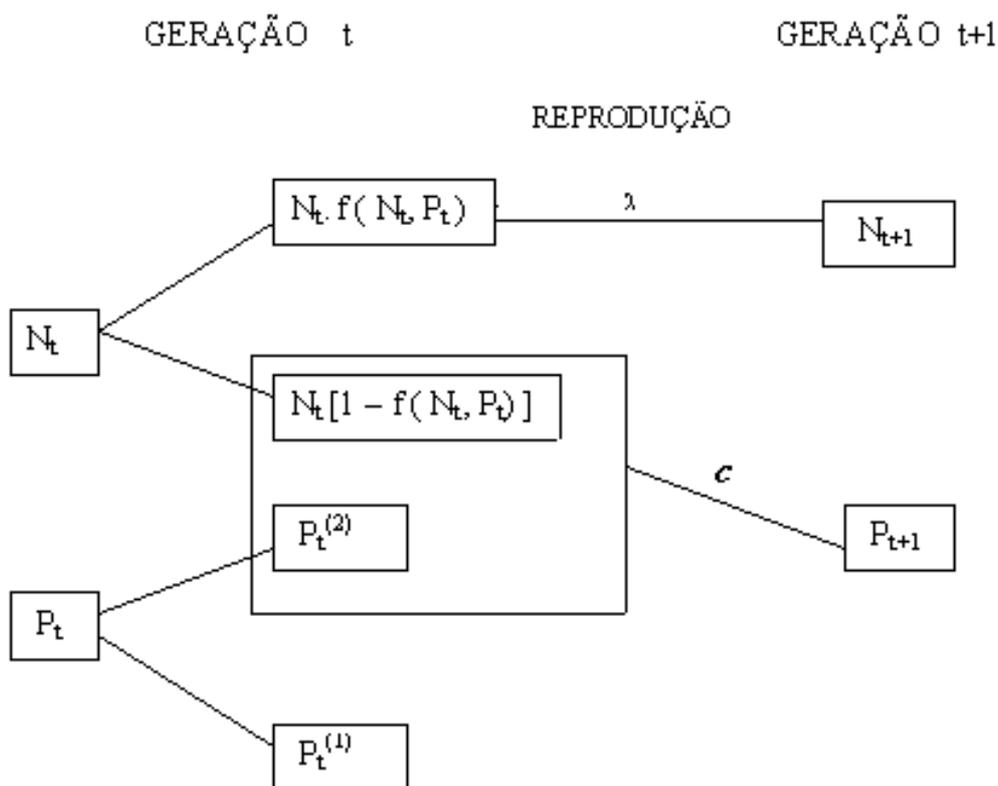


Figura 2.1: O modelo de Nicholson-Bailey que corresponde a $f(N_t, P_t) = \exp(-aP_t)$, dada em (2.3). Sendo N_t e P_t , as populações de hospedeiros e de parasitóides na geração t , respectivamente.

Salientamos que nem todos os parasitóides P_t encontram um hospedeiro, portanto, $P_t^{(1)} = P_t - P_t^{(2)}$ são parasitóides que não se hospedam e morrem.

Na Fig.2.1 delimitamos através de um retângulo, a parasitação dos hospedeiros pelos $P_t^{(2)}$ parasitóides.

A geração seguinte ($t+1$) será novamente composta por parasitóides e hospedeiros, sendo que a nova população de hospedeiros N_{t+1} será constituída pela prole dos hospedeiros não parasitados, que se obtém multiplicando $N_t \cdot f(N_t, P_t)$ pelo seu fator de reprodução positivo λ (número de hospedeiros filhos por hospedeira mãe). Por outro lado, a nova geração de parasitóides P_{t+1} será constituída pela prole dos hospedeiros parasitados que se obtém multiplicando $N_t[1 - f(N_t, P_t)]$ pela fecundidade c ($c > 0$) do parasitóide (número de ovos viáveis por hospedeiro parasitado na geração t que passa a ser parasitóide adulto da geração $t+1$).

Ao levar em consideração as suposições definidas anteriormente e usando para $f(N_t, P_t)$, a expressão:

$$f(N_t, P_t) \equiv \exp(-aP_t), \quad (2.3)$$

que depende apenas da densidade da população de parasitóides e decresce à medida que a população P_t de parasitóides aumenta, ou quando sua eficiência aumenta, construímos o modelo parasitóide-hospedeiro de Nicholson-Bailey:

$$N_{t+1} = N_t \cdot \lambda \cdot f(N_t, P_t), \quad (2.4)$$

$$P_{t+1} = c \cdot N_t [1 - f(N_t, P_t)]. \quad (2.5)$$

Se representarmos por $[a]$, a dimensão (unidade) de α , e dado que a fração de hospedeiros não parasitados é dada por $f(N_t, P_t) = \exp(-aP_t)$, temos que $[a] = [P_t]^{-1}$.

Podemos considerar que $\frac{1}{a}$ representa a densidade de parasitóides para a qual aproximadamente $\frac{1}{3}$ da população de hospedeiros escapa do parasitismo.

Observamos, para a fração $1 - f(N_t, P_t) = 1 - \exp(-aP_t)$ de hospedeiros parasitada (Fig.2.2);

. para um dado número de parasitóides, quanto maior o valor de a , maior a fração de hospedeiros parasitada ($1 - f(N_t, P_t)$).

. para um dado valor da eficiência a , a fração de hospedeiros é maior à medida que o número de parasitóides aumenta.

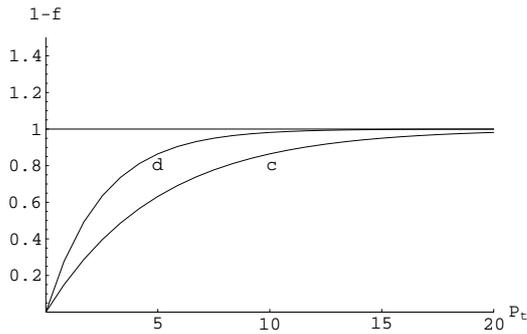


Figura 2.2: Gráfico da fração de hospedeiros parasitada ($1 - f(N_t, P_t)$), em função do número de parasitóides (P_t); as curvas c e d correspondem aos valores $a = 0,2$ e $a = 0,4$ respectivamente.

Para obter a expressão (2.3), Nicholson e Bailey consideraram as seguintes hipóteses [Hassell, 2000]:

1) Que a população de parasitóides não tem limitação para ovoposição e encontram hospedeiros em proporção direta à abundância de hospedeiros, sendo que o número de encontros é proporcional ao produto da densidade de hospedeiros (ainda não parasitados) pela densidade dos parasitóides, isto é:

$$N_e = aN_tP_t, \quad (2.6)$$

onde a é uma constante que representa a eficiência do parasitóide.

A constante a é a eficiência de procura *per capita*, chamada por Nicholson de “área de descobrimento”, porque ele assumia que um parasitóide cobre uma área característica em sua vida, dentro da qual todos os hospedeiros, por mais que sejam abundantes, seriam parasitados.

2) Os encontros são distribuídos aleatoriamente entre hospedeiros, considerados igualmente suscetíveis. Nicholson usou esta hipótese sobre parasitismo em

sua chamada “curva de competição”, ao afirmar que a proporção de hospedeiros que escapa do parasitismo é dada pelo termo “zero” da distribuição de Poisson:

$$P(r) = \frac{\exp\left(-\frac{N_e}{N_t}\right)}{r!} \left(\frac{N_e}{N_t}\right)^r$$

que, para $r = 0$, fornece: $P(0) = \exp(-aP_t)$, onde $aP_t = \frac{N_e}{N_t}$, é o número médio de encontros num intervalo de tempo.

Caso a hipótese de suscetibilidade uniforme entre os hospedeiros não for satisfeita, outra distribuição deverá ser considerada; por exemplo, a distribuição binomial negativa contemplaria uma situação de agregação.

Finalmente, as **equações de Nicholson-Bailey** são obtidas como:

$$N_{t+1} = \lambda N_t \exp(-aP_t) \quad (2.7)$$

$$P_{t+1} = cN_t[1 - \exp(-aP_t)]. \quad (2.8)$$

Observamos que na ausência de parasitóides, o modelo acima prevê uma variação exponencial do número de hospedeiros, de acordo com $N_{t+1} = \lambda N_t$, que para uma população inicial N_0 em $t = 0$, tem por solução (ver apêndice A.3): $N_t = N_0 \lambda^t$, $\forall t \in Z_+$.

A Fig.2.3 ilustra as séries temporais da população N_t para as três possibilidades para o fator de reprodução.

- Se $\lambda < 1$, a população de hospedeiros decresce exponencialmente com o tempo.
- Se $\lambda = 1$, a população de hospedeiros permanece constante com o tempo.
- E se $\lambda > 1$, a população de hospedeiros cresce exponencialmente com o tempo.

MODELO DE NICHOLSON-BAILEY ADIMENSIONAL

Antes de determinar os equilíbrios do modelo e sua estabilidade, construiremos a versão adimensional do modelo (2.7)-(2.8).

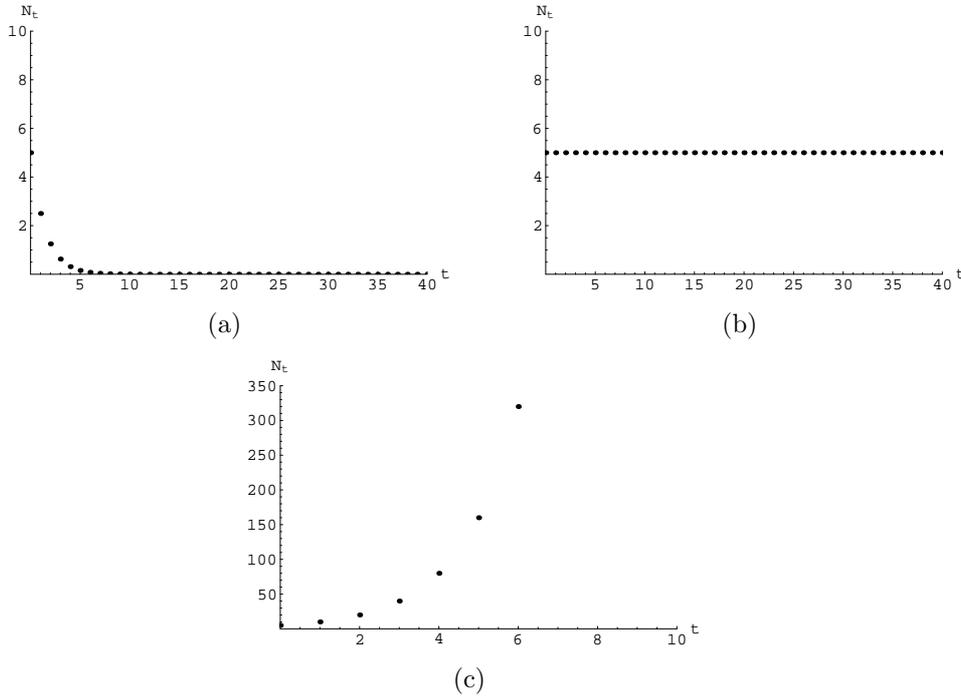


Figura 2.3: Séries temporais da população de hospedeiros na ausência de parasitóides, a partir de $N_0 = 5$ para fatores de reprodução distintos: (a) $\lambda = 0,5 < 1$, (b) $\lambda = 1$ e (c) $\lambda = 2 > 1$.

Definimos duas novas variáveis dependentes adimensionais

$$p_t = aP_t \text{ e } n_t = a c N_t,$$

que substituídas nas equações do modelo, fornecem:

$$n_{t+1} = \lambda n_t \exp(-p_t)$$

$$p_{t+1} = n_t [1 - \exp(-p_t)].$$

Podemos observar que na versão adimensional do modelo, o único parâmetro relevante é o λ . Como o objetivo do nosso trabalho é estudar o comportamento do sistema em função de uma variação na eficiência a dos parasitóides, optamos por continuar nosso trabalho com a versão original (dimensional) do modelo.

2.2 PONTOS DE EQUILÍBRIO E ESTABILIDADE

Mostraremos que o modelo de Nicholson-Bailey possui dois pontos de equilíbrio, sendo que (\bar{N}_1, \bar{P}_1) é o equilíbrio de extinção das espécies e (\bar{N}_2, \bar{P}_2) é o equilíbrio de coexistência das espécies.

Para o modelo (2.7) e (2.8), os pontos de equilíbrio (\bar{N}, \bar{P}) devem satisfazer as condições (ver apêndice A.6): $N_{t+1} = N_t = \bar{N}$ e $P_{t+1} = P_t = \bar{P}$, que substituindo no sistema (2.7) e (2.8) fornece:

$$\bar{N} = \lambda \bar{N} \exp(-a \bar{P}) \quad (2.9)$$

$$\bar{P} = c \bar{N} [1 - \exp(-a \bar{P})]. \quad (2.10)$$

De (2.9) temos: $\bar{N}(1 - \lambda \exp(-a \bar{P})) = 0$, que leva a $\bar{N}_1 = 0$ ou $\lambda \exp(-a \bar{P}) = 1$.

Substituindo $\bar{N}_1 = 0$, em (2.10), fornece $\bar{P}_1 = 0$, donde temos o primeiro ponto de equilíbrio:

$$(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0), \quad (2.11)$$

que corresponde à extinção (ausência) de ambas as espécies.

Por outro lado, se $\lambda \exp(-a \bar{P}) = 1$, obtemos $\bar{P}_2 = \frac{\ln \lambda}{a}$. Observamos que para ser biologicamente viável, devemos ter $\bar{P}_2 \geq 0$, o que implica em $\lambda \geq 1$. Substituindo $\bar{P}_2 = \frac{\ln \lambda}{a}$ em (2.10), obtem-se $\bar{N}_2 = \frac{\lambda \ln \lambda}{a c (\lambda - 1)}$, que será positivo desde que $\lambda > 1$.

Obtemos, desta forma, o equilíbrio de coexistência das espécies:

$$(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = \left(\frac{\lambda \ln \lambda}{a c (\lambda - 1)}, \frac{\ln \lambda}{a} \right), \quad (2.12)$$

desde que $\lambda > 1$.

CONDIÇÕES DE ESTABILIDADE DOS EQUILÍBRIOS

Será mostrado que, para $0 < \lambda < 1$, o único equilíbrio biologicamente viável: $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$, é linearmente estável e, para $\lambda > 1$, nenhum dos dois equilíbrios biologicamente viáveis é estável.

Para que um equilíbrio (\bar{N}, \bar{P}) seja estável, deve ser satisfeita a condição de estabilidade (ver apêndice B.15):

$$|\beta| < \gamma + 1 < 2 \Rightarrow |\beta| - 1 < \gamma < 1, \quad (2.13)$$

onde γ e β são respectivamente, o determinante e o traço da matriz \mathbf{J} , a matriz Jacobiana do sistema (2.1) e (2.2), dada por:

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} F_N(\bar{N}, \bar{P}) & F_P(\bar{N}, \bar{P}) \\ G_N(\bar{N}, \bar{P}) & G_P(\bar{N}, \bar{P}), \end{bmatrix} \quad (2.14)$$

que para o sistema (2.7)-(2.8), fornece:

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} \lambda \exp(-a\bar{P}) & -a\lambda\bar{N} \exp(-a\bar{P}) \\ c(1 - \exp(-a\bar{P})) & a c \bar{N} \exp(-a\bar{P}) \end{bmatrix}. \quad (2.15)$$

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

Calculando os elementos de \mathbf{J} , dada em (2.15) no equilíbrio de extinção das espécies $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ obtemos:

$$\mathbf{J}|_{(\bar{N}_1, \bar{P}_1)} = \begin{bmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad (2.16)$$

cujos determinante γ e o traço β são respectivamente, $\gamma = 0$ e $\beta = \lambda$. A condição de estabilidade dada em (B.15) é satisfeita se $0 < \lambda < 1$, pois $|\lambda| - 1 < 0 < 1$, implica em $0 < \lambda < 1$, visto que λ é sempre positivo.

Portanto, o equilíbrio de extinção das espécies $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$, que existe para qualquer $\lambda > 0$, será linearmente estável se $0 < \lambda < 1$, caso contrário, será instável.

Cabe observar ainda que a estabilidade (ou não) do equilíbrio de extinção das espécie independe de a e de c , dependendo apenas do valor de λ .

b) **Estabilidade do equilíbrio** (\bar{N}_2, \bar{P}_2) .

Calculando os elementos de \mathbf{J} , dada em (2.15) no equilíbrio (\bar{N}_2, \bar{P}_2) , que só existe (biologicamente viável) se $\lambda > 1$ obtemos:

$$\mathbf{J}|_{(\bar{N}_2, \bar{P}_2)} = \begin{bmatrix} 1 & \frac{-\lambda \ln \lambda}{c(\lambda - 1)} \\ c \left[\frac{\lambda - 1}{\lambda} \right] & \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} \end{bmatrix},$$

cujos determinante γ e o traço β são da forma: $\gamma = \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}$ e $\beta = 1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}$. A condição de estabilidade (B.15), neste caso, é dada por:

$$\frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} < \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} < 1. \quad (2.17)$$

Sendo $\lambda > 1$, a primeira desigualdade de (2.17) é sempre satisfeita. A segunda desigualdade de (2.17) pode ser reescrita sob a forma:

$$\frac{\lambda \ln \lambda - \lambda + 1}{\lambda - 1} < 0,$$

que para $\lambda > 1$, nunca será satisfeita, pois sendo o denominador positivo, implicaria que o numerador fosse negativo, isto é,

$$f_1(\lambda) < f_2(\lambda), \quad (2.18)$$

onde $f_1(\lambda) \equiv \lambda \ln \lambda$ e $f_2(\lambda) \equiv \lambda - 1$.

Analisando cada uma das funções, vem que a condição (2.18) jamais será satisfeita, pois, $f_1(1) = f_2(1) = 0$, e $f_1'(\lambda) = 1 + \ln \lambda$, que para $\lambda > 1$, será sempre maior do que $f_2'(\lambda) = 1$.

Podemos constatar isto através do gráfico apresentado na Fig.(2.4), donde observamos que, para $\lambda \neq 1$, $f_1(\lambda) = \lambda \ln \lambda > f_2(\lambda) = \lambda - 1$.

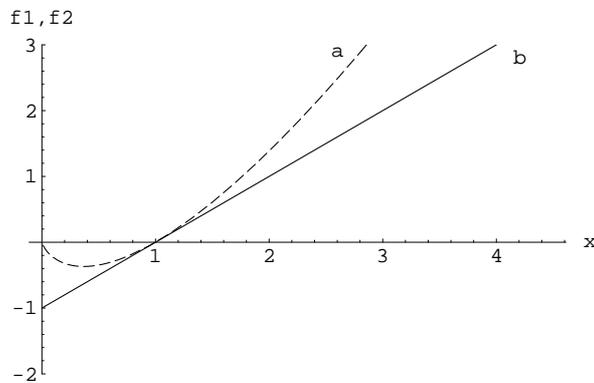


Figura 2.4: A curva “a” é o gráfico de $f_1(x) = x \ln x$ e a curva “b” é o gráfico de $f_2(x) = x - 1$.

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

Pelo estudo da estabilidade do equilíbrio (\bar{N}_2, \bar{P}_2) , de coexistência das espécies, concluímos que pequenas perturbações deste equilíbrio conduzem a oscilações divergentes, visto tratar-se de um equilíbrio instável. O modelo, portanto, não prevê coexistência estável das espécies. Por outro lado, o equilíbrio (\bar{N}_1, \bar{P}_1) , de extinção das espécies, é linearmente estável para $0 < \lambda < 1$; perturbações deste equilíbrio convergem para zero, neste intervalo. Para $\lambda > 1$, este equilíbrio é instável.

Uma síntese deste estudo é mostrado pelo diagrama de bifurcação na Fig.2.5 (gráfico que representa os efeitos da variação de parâmetros sobre a existência e estabilidade das soluções de equilíbrio), sendo que as linhas pontilhadas representam equilíbrios instáveis e as linhas contínuas representam equilíbrios linearmente estáveis.

Na tabela 2.1, apresentamos um resumo do modelo de Nicholson-Bailey com seus pontos de equilíbrio e sua condição de estabilidade.

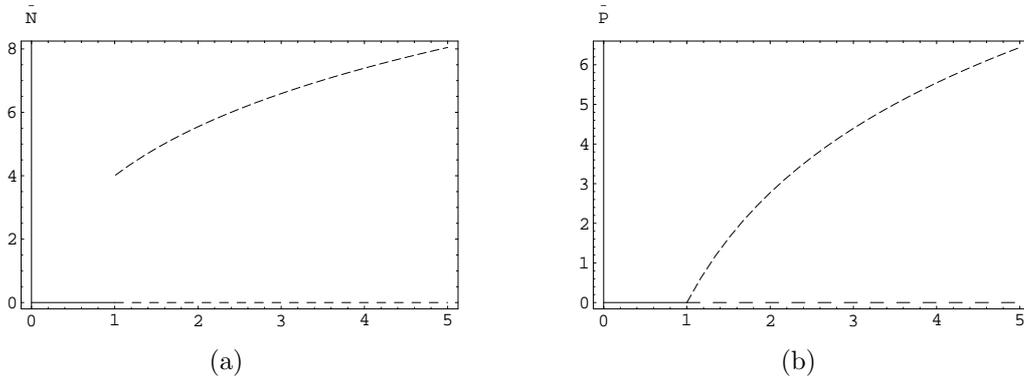


Figura 2.5: Diagrama de bifurcação do modelo de Nicholson-Bailey com os equilíbrios (\bar{N}_1, \bar{P}_1) e (\bar{N}_2, \bar{P}_2) dados em (2.11) e (2.12) em função do fator de reprodução λ . Em (a) e (b) temos a população de hospedeiros e de parasitóides, respectivamente. Fixados: $a = 0,25$ e $c = 1$.

2.3 ITERAÇÕES DO MODELO DE NICHOLSON-BAILEY

Dadas condições iniciais N_0 e P_0 , e fixando valores para os parâmetros a, c e λ , podemos calcular as seqüências de valores de N e de P , a cada geração.

Na Fig.2.6 representamos as populações de hospedeiros (curva pontilhada) e de parasitóides (curva contínua) no tempo t , onde cada número inteiro significa uma geração.

Na Fig.2.6 (a) e (b), iniciamos com o ponto $(N_0, P_0) = (1, 1; 1, 4)$, próximo do equilíbrio de extinção das espécies $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ e confirmamos nossos resultados analíticos da seção 2.1.2, de que para $0 < \lambda < 1$, o equilíbrio estável (único existente) é o de extinção das espécies (Fig. 2.6 (a)).

Por outro lado, a Fig.2.6 (b), para $\lambda = 2 > 1$, temos além do equilíbrio de extinção das espécies $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$, o equilíbrio de coexistência das espécies $(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = (20, 39; 10, 39)$, mas nenhum destes é estável. Podemos observar ainda que: para $t > 10$ parasitóides hospedam-se e o número de hospedeiros diminui sensivelmente. Na quase ausência de hospedeiros, o número de parasitóides diminui

Tabela 2.1: Resumo do modelo de Nicholson-Bailey

Equações do modelo	$N_{t+1} = \lambda.N_t. \exp(-aP_t)$ $P_{t+1} = c.N_t[1 - \exp(-aP_t)],$	onde $\lambda, a, c > 0$
Intervalo do parâmetro λ	Equilíbrios biologicamente viáveis	Estabilidade linear
$0 < \lambda < 1$	$(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$	estável
$\lambda > 1$	$(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ $(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = \left(\frac{\lambda \ln \lambda}{ac(\lambda - 1)}, \frac{\ln \lambda}{a} \right)$	instável

drasticamente. Para maiores valores de t hospedeiros crescem indefinidamente e os parasitóides vão à extinção.

Na Fig.2.6 (c), consideramos como condição inicial $(N_0, P_0) = (21, 75; 11)$, próximo do equilíbrio de coexistências das espécies $(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = (20, 39; 10, 19)$, que se mostra instável. Nesta figura, foi usada escala logarítmica no eixo vertical, por conta das grandes variações que a variável dependente sofre. Observamos ainda na Fig.2.6 (c) que, na ausência de parasitóides, a população de hospedeiros cresce exponencialmente e o logaritmo cresce linearmente, o que concorda com o que vimos na secção anterior.

Assim, podemos afirmar que o modelo de Nicholson-Bailey prevê instabilidades oscilatórias na dinâmica do sistema parasitóide-hospedeiro [Edelstein-Keshet, 1988]. No entanto, a dinâmica de parasitóides e hospedeiros é observada em diversos sistemas naturais [Hassell, 2000].

Neste momento nos fazemos a pergunta: que fatores podem influenciar a existência de regimes estáveis da dinâmica parasitóide-hospedeiro, já que ela é observada nos sistemas naturais?

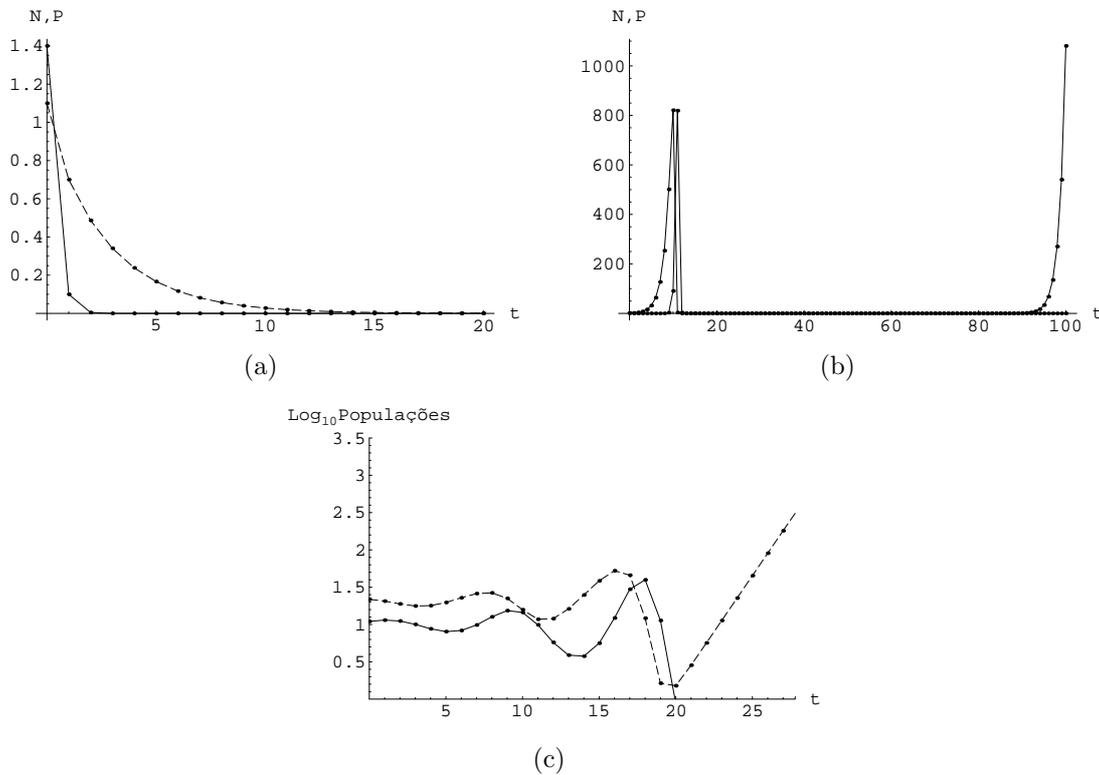


Figura 2.6: Séries temporais das populações de hospedeiros (linha pontilhada) e de parasitóides (linha contínua) obtidas a partir de iterações do sistema (2.7)-(2.8). Em (a) e (b) fixamos os parâmetros: $N_0 = 1, 1$; $P_0 = 1, 4$; $c = 1$; $a = 0, 068$. Ainda em (a) usamos $\lambda = 0, 7$; e em (b) usamos $\lambda = 2$. Em (c) fixamos os parâmetros: $N_0 = 21, 75$; $P_0 = 11$; $c = 1$; $a = 0, 068$ e $\lambda = 2$.

Os capítulos que seguem, serão dedicados a adaptações deste modelo original, com a expectativa de contemplar a coexistência das espécies, que se observa na natureza. Consideraremos modificações nas suposições anteriormente impostas à dinâmica da população hospedeira e investigaremos a inclusão de fatores potencialmente estabilizadores.

No capítulo 3, estudaremos modificações que levam a modelos discretos, ainda com uma única variável independente t (geração). Por outro lado, nos capítulos 4 e 5, consideraremos a localização espacial das populações envolvidas, e portanto os modelos passarão a ser do tipo Rede de Mapas Acoplados.

3 MODIFICAÇÕES DO MODELO DE NICHOLSON-BAILEY EM MEIOS HOMOGÊNEOS

Dentre as modificações que podem ser feitas no modelo de Nicholson-Bailey, ainda em sistemas homogêneos, isto é, com apenas a variável independente t , apresentaremos na secção 3.1, uma forma de contemplar a existência de uma capacidade de suporte do ambiente para a população dos hospedeiros [Beddington, 1975 *apud* Edelstein-Keshet, 1988]; uma eficiência de parasitóides que não seja constante, mas sim dependente da própria população de parasitóides, na secção 3.2 [Beddington, 1978 *apud* Edelstein-Keshet, 1988] e ainda na secção 3.3, uma forma de incluir a existência de refúgios, onde hospedeiros podem se abrigar do ataque dos parasitóides [Hassell, 2000].

3.1 INCLUSÃO DE UMA CAPACIDADE DE SUPORTE PARA OS HOSPEDEIROS

Sabe-se que, na ausência de parasitóides, a população de hospedeiros não pode crescer acima de um valor limite, denominado capacidade de suporte K do meio ambiente com relação à população de hospedeiros.

A inclusão do efeito de saturação (modelo de Ricker) pressupõe que a dinâmica parasitóide-hospedeiro se efetue em “altas” densidades de hospedeiros pois caso contrário o modelo Maltusiano seria suficiente.

3.1.1 O MODELO

A inclusão desta capacidade de suporte (K) pode ser feita ao considerar um fator de reprodução λ dos hospedeiros, na equação (2.7), dependente da

própria população de hospedeiros, sob a forma [Beddington, 1975]:

$$\lambda(N_t) = \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right], \quad (3.1)$$

donde o sistema de equações a diferenças (2.7)-(2.8) passa a ter a forma:

$$N_{t+1} = \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right] N_t \exp(-aP_t) \quad (3.2)$$

$$P_{t+1} = c N_t [1 - \exp(-aP_t)], \quad (3.3)$$

onde r é uma constante positiva relacionada com o fator de crescimento intrínseco da população.

Com esta modificação, teremos, na ausência de parasitóides, uma variação do número de hospedeiros de acordo com:

$$N_{t+1} = N_t \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right], \quad (3.4)$$

que é o modelo de Ricker para dinâmica populacional de uma única espécie (ver apêndice A.13).

O modelo de Nicholson-Bailey com capacidade de suporte para hospedeiros é:

$$N_{t+1} = N_t \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) - aP_t \right] \quad (3.5)$$

$$P_{t+1} = cN_t(1 - \exp(-aP_t)). \quad (3.6)$$

Salientamos que, quando $K \rightarrow \infty$, recaímos no modelo original de Nicholson-Bailey (2.7)-(2.8) com $e^r = \lambda$, isto é, $r = \ln \lambda$. Portanto, $r < 0$ corresponde a $0 < \lambda < 1$, e $r > 0$, corresponde a $\lambda > 1$.

VERSÃO ADIMENSIONAL DO MODELO

Antes de determinar os equilíbrios e sua estabilidade, construiremos a versão adimensional do modelo (3.5)-(3.6). Definimos duas novas variáveis adimensionais: $n_t = \frac{N_t}{K}$ e $p_t = aP_t$, que, substituídas nas equações do modelo, fornecem:

$$n_{t+1} = n_t \exp[r(1 - n_t) - p_t]$$

$$p_{t+1} = \alpha n_t (1 - \exp(-p_t))$$

Observamos que na versão adimensional do modelo (3.5)-(3.6), os quatro parâmetros (r, K, a, c) são reduzidos para apenas dois parâmetros relevantes: $\alpha = acK$ e r . Como o parâmetro a , cujo efeito no comportamento do sistema iremos investigar, não é por si um parâmetro relevante, continuaremos nosso trabalho com a versão dimensional do modelo.

3.1.2 PONTOS DE EQUILÍBRIO E ESTABILIDADE

Mostraremos que este modelo de Nicholson-Bailey modificado possui três pontos de equilíbrio, sendo que $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ é o equilíbrio de extinção das espécies, (\bar{N}_2, \bar{P}_2) , com $\bar{N}_2 \neq 0$ e $\bar{P}_2 \neq 0$ é o equilíbrio de coexistência das espécies e $(\bar{N}_3, \bar{P}_3) = (\bar{N}_3, 0)$, com $\bar{N}_3 \neq 0$ é o equilíbrio no qual apenas a população de parasitóides vai à extinção.

Sem perda de generalidade quanto aos tipos de comportamentos do sistema, podemos considerar $c = 1$, para o modelo (3.5)-(3.6). Os três equilíbrios (\bar{N}, \bar{P}) devem satisfazer:

$$\bar{N} [1 - \exp(r(1 - \bar{q}) - a\bar{P})] = 0 \quad (3.7)$$

$$\bar{P} = \bar{N}(1 - \exp(-a\bar{P})), \quad (3.8)$$

onde $\bar{q} \equiv \frac{\bar{N}}{K}$, a razão entre a densidade de equilíbrio dos hospedeiros na presença e ausência dos parasitóides, dá uma idéia do quanto os parasitóides conseguem reduzir a população de equilíbrio de hospedeiros abaixo da capacidade de suporte (K).

Salientamos que, se $P = 0$, recaímos no modelo de Ricker para os hospedeiros (ver apêndice A.13). No modelo original de Nicholson-Bailey, quando $P = 0$, recaímos em uma dinâmica exponencial.

De (3.7) podemos obter o ponto de equilíbrio de extinção de ambas as espécies, isto é:

$$(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0). \quad (3.9)$$

Observamos que, tanto para o equilíbrio de coexistência das espécies quanto para o equilíbrio de extinção apenas da população de parasitóides, a população de hospedeiros \bar{N}_2 e \bar{N}_3 , respectivamente, é diferente de zero, portanto de (3.7) podemos escrever, para ambos os pontos: $\exp[r(1 - \bar{q}_i) - a\bar{P}_i] = 1$, com $i = 2, 3$ donde podemos escrever \bar{P}_i em função de \bar{q}_i :

$$\bar{P}_i = \frac{r(1 - \bar{q}_i)}{a}, \quad (3.10)$$

e como definido anteriormente, $\bar{q}_i = \frac{\bar{N}_i}{K}$.

Para que a componente \bar{P}_i acima estabelecida seja biologicamente viável e não nula, devemos ter $\bar{q}_i \leq 1$ (o que significa que $\bar{N}_i \leq K$) com $i = 2, 3$.

O equilíbrio de extinção apenas dos parasitóides corresponde a $i = 3$ e $\bar{P}_3 = 0$, donde concluímos de (3.10) que $\bar{q}_3 = 1$ e portanto, $\bar{N}_3 = K$.

Então o equilíbrio de extinção apenas da população de parasitóides é:

$$(\bar{N}_3, \bar{P}_3) = (K, 0) \quad (3.11)$$

Para o ponto de equilíbrio de coexistência das espécies, que corresponde a $i = 2$, tem-se que $\bar{P}_2 \neq 0$, donde concluímos de (3.10) que $\bar{q}_2 < 1$, ou seja, $\bar{N}_2 < K$.

O fato de que $\bar{N}_2 < K$ vem ao encontro do que esperávamos, tendo em vista que, na ausência de parasitóides, a população de equilíbrio dos hospedeiros seria K .

Substituindo (3.10) com $i = 2$ em (3.8), obtemos a seguinte fórmula para \bar{N}_2 :

$$\bar{N}_2 = \frac{r(1 - \bar{q}_2)}{a[1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2))]}, \quad (3.12)$$

e portanto, o ponto de equilíbrio de coexistência das espécies é:

$$(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = \left(\frac{r(1 - \bar{q}_2)}{a(1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2)))}, \frac{r}{a}(1 - \bar{q}_2) \right), \quad (3.13)$$

com $\bar{q}_2 \equiv \frac{\bar{N}_2}{K} < 1$.

Podemos neste momento, verificar o que ocorre com o equilíbrio de coexistência das espécies quando $K \rightarrow \infty$, pois vimos anteriormente que, neste caso, o modelo recai no original de Nicholson-Bailey.

De fato, quando $K \rightarrow \infty$

$$(\bar{N}_2, \bar{P}_2) \rightarrow \left(\frac{r}{a(1 - \exp(-r))}, \frac{r}{a} \right),$$

que confere com o ponto de equilíbrio $(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = \left(\frac{\ln \lambda}{a(\lambda - 1)}, \frac{r}{a} \right)$ dado em (2.12), do modelo original de Nicholson-Bailey (2.7)-(2.8), para $\lambda = \exp r$.

Graficamente (veja Fig.3.1), os pontos de equilíbrio com população de hospedeiros não nula ($\bar{N}_i \neq 0, i = 2, 3$), podem ser visualizados escrevendo:

$$\frac{r \left(1 - \frac{\bar{N}_i}{K} \right)}{a\bar{N}_i} = \left[1 - \exp \left(-r \left(1 - \frac{\bar{N}_i}{K} \right) \right) \right], \quad (3.14)$$

que se obtém após substituir (3.10) em (3.8).

Definindo

$$f_1(\bar{N}_i) \equiv \frac{r \left(1 - \frac{\bar{N}_i}{K} \right)}{a\bar{N}_i} \quad (3.15)$$

e

$$f_2(\bar{N}_i) \equiv \left[1 - \exp \left(-r \left(1 - \frac{\bar{N}_i}{K} \right) \right) \right], \quad (3.16)$$

concluimos que os valores de \bar{N}_i que satisfazem a equação (3.14) são aqueles de intersecção entre as curvas $f_1(\bar{N}_i)$ e $f_2(\bar{N}_i)$, dadas em (3.15) e (3.16) respectivamente, que são os pontos: $(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = \left(\frac{r(1 - \bar{q}_2)}{a(1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2)))}, \frac{r}{a}(1 - \bar{q}_2) \right)$ e $(\bar{N}_3, \bar{P}_3) = (K, 0)$.

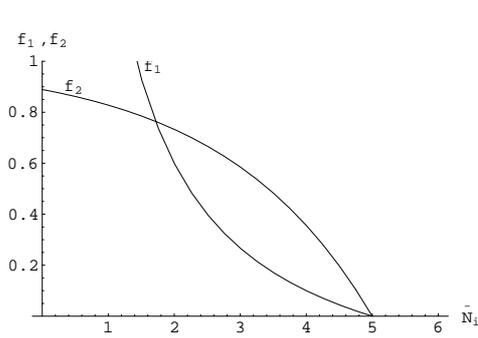


Figura 3.1: Gráfico das funções $f_1(\bar{N}_i)$ e $f_2(\bar{N}_i)$ dadas em (3.15) e (3.16) respectivamente, com $K = 5$; $r = 2,2$ e $a = 1,1$; para a determinação dos pontos de equilíbrio (\bar{N}_2, \bar{P}_2) e $(\bar{N}_3, 0)$.

Analisando o gráfico das funções $f_1(\bar{N}_i)$ e $f_2(\bar{N}_i)$, quando $K \rightarrow \infty$ na Fig.3.2, percebemos que o valor de \bar{N}_i que satisfaz a equação (3.14) é: $\frac{r}{a(1 - \exp(-r))}$, representado pelo ponto A de coordenadas:

$$\left(\frac{r}{a(1 - \exp(-r))}, 1 - \exp(-r) \right) = (2,249; 0,892),$$

intersecção entre as curvas $f_1(\bar{N}_i)$ e $f_2(\bar{N}_i)$, dadas em (3.15) e (3.16) respectivamente.

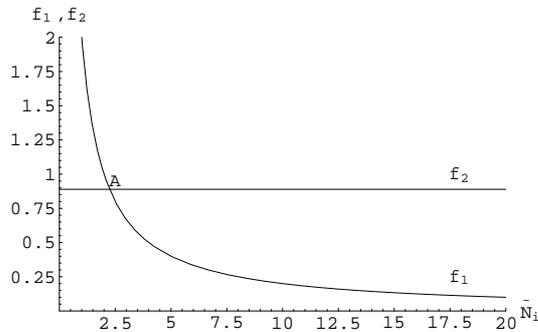


Figura 3.2: Gráfico das funções: $f_1(\bar{N}_i)$ e $f_2(\bar{N}_i)$ dadas em (3.15) e (3.16) respectivamente, com $K \rightarrow \infty$ para $a = 1,1$; e $r = 2,2$. O ponto A tem coordenadas: $(2,249; 0,892)$.

CONDIÇÕES DE ESTABILIDADE DOS EQUILÍBIOS

Mostraremos que o ponto de equilíbrio $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ correspondente à extinção de ambas as espécies, é instável para qualquer valor de r ; que o

ponto de equilíbrio (\bar{N}_2, \bar{P}_2) de coexistência, é estável para uma região do plano $r \bar{q}_2$, e que o ponto de equilíbrio $(\bar{N}_3, \bar{P}_3) = (K, 0)$ é estável para uma região no espaço dos parâmetros $K a$.

Pelo procedimento adotado no apêndice B, com

$$F(N_t, P_t) = N_t \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) - aP_t \right] \quad (3.17)$$

$$G(N_t, P_t) = N_t(1 - \exp(-aP_t)), \quad (3.18)$$

identificadas a partir de (3.5)-(3.6) com $c = 1$, obtemos a seguinte matriz Jacobiana:

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} (1 - \bar{q}r) \exp[r(1 - \bar{q}) - a\bar{P}] & -a\bar{N} \exp[r(1 - \bar{q}) - a\bar{P}] \\ 1 - \exp(-a\bar{P}) & a\bar{N} \exp(-a\bar{P}) \end{bmatrix}. \quad (3.19)$$

a) **Estabilidade do equilíbrio** $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$.

Calculando os elementos de \mathbf{J} , dada em (3.19), no equilíbrio de extinção das espécies $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ obtemos:

$$\mathbf{J}|_{(\bar{N}_1, \bar{P}_1)} = \begin{bmatrix} \exp(r) & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix},$$

donde o determinante γ e o traço β da matriz \mathbf{J} são dados por: $\gamma = 0$ e $\beta = \exp(r)$ que devem satisfazer a condição de estabilidade (ver apêndice-B.15), ou seja,

$$|\beta| - 1 < \gamma < 1 \Rightarrow |\exp(r)| - 1 < 0 < 1.$$

A segunda desigualdade é sempre verdadeira e a primeira desigualdade só seria verdadeira se $r < 0$, o que não é verdade para nosso modelo.

Logo, $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ é equilíbrio instável para todo $r > 0$. No modelo original de Nicholson-Bailey o equilíbrio $(0, 0)$ era estável para $0 < \lambda < 1$, intervalo de λ para o qual (ver observações após 3.6) não há valor de $r > 0$ correspondente no modelo modificado.

b) **Estabilidade linear do equilíbrio** (\bar{N}_2, \bar{P}_2) .

Calculando os elementos de \mathbf{J} , dados em (3.19) no equilíbrio (\bar{N}_2, \bar{P}_2) dado em (3.13) obtemos:

$$\mathbf{J}|_{(\bar{N}_2, \bar{P}_2)} = \begin{bmatrix} 1 - \bar{q}_2 r & \frac{-r(1 - \bar{q}_2)}{1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2))} \\ 1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2)) & \frac{r(1 - \bar{q}_2) \exp(-r(1 - \bar{q}_2))}{1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2))} \end{bmatrix},$$

que pode ser reescrita sob a forma:

$$\mathbf{J}|_{(\bar{N}_2, \bar{P}_2)} = \begin{bmatrix} 1 - \bar{q}_2 r & -\phi \\ \frac{r(1 - \bar{q}_2)}{\phi} & \phi - r(1 - \bar{q}_2) \end{bmatrix},$$

onde

$$\phi \equiv \frac{r(1 - \bar{q}_2)}{1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2))}. \quad (3.20)$$

O traço β e determinante γ da matriz \mathbf{J} respectivamente, são dados por:

$$\beta = 1 - r + \phi \quad (3.21)$$

e

$$\gamma = (1 - r\bar{q}_2)\phi + r^2\bar{q}_2(1 - \bar{q}_2). \quad (3.22)$$

Sabe-se que, o equilíbrio de coexistência das espécies (\bar{N}_2, \bar{P}_2) será estável se a condição (B.15) for satisfeita.

Substituindo γ na 2ª desigualdade de (B.15) obtemos:

$$(1 - r\bar{q}_2)\phi + r^2\bar{q}_2(1 - \bar{q}_2) < 1, \quad (3.23)$$

representada pela região acima da curva A na Fig.3.3.

Por outro lado, substituindo β na 1ª desigualdade de (B.15) escrevemos:

$$-1 - \gamma < 1 - r + \phi < 1 + \gamma. \quad (3.24)$$

A 1ª desigualdade de (3.24) implica em:

$$\phi - r + \gamma > -2, \quad (3.25)$$

que com a condição $\bar{q}_2 < 1$, é representada pela região abaixo da curva B e abaixo da reta $\bar{q}_2 = 1$ na Fig.3.3; a 2ª desigualdade de (3.24) implica em:

$$-r + \phi < \gamma, \quad (3.26)$$

que mostraremos que sempre se verifica.

Para mostrar que a desigualdade (3.26) sempre se verifica, nela substituiremos ϕ e γ , de (3.20) e (3.22), donde obtemos:

$$\begin{aligned} \frac{r(1 - \bar{q}_2)}{1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2))} - r - \frac{(1 - r\bar{q}_2)r(1 - \bar{q}_2)}{1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2))} - r^2\bar{q}_2(1 - \bar{q}_2) < 0 \Rightarrow \\ r \left(-1 + \frac{r\bar{q}_2(1 - \bar{q}_2)}{1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2))} - r\bar{q}_2(1 - \bar{q}_2) \right) < 0. \end{aligned} \quad (3.27)$$

Como $r > 0$, concluímos que a expressão entre parênteses deve ser negativa, isto é,

$$\frac{r\bar{q}_2(1 - \bar{q}_2)}{1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2))} - r\bar{q}_2(1 - \bar{q}_2) - 1 < 0, \text{ ou seja,}$$

$$\frac{\bar{q}_2 r(1 - \bar{q}_2) - r\bar{q}_2(1 - \bar{q}_2)(1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2))) - (1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2)))}{1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2))} < 0. \quad (3.28)$$

Em (3.28) o denominador é sempre positivo, pois $\bar{q}_2 < 1 \Rightarrow 1 - \bar{q}_2 > 0$, que com $r > 0$ leva a $r(1 - \bar{q}_2) > 0$, donde $\exp(-r(1 - \bar{q}_2)) < 1$, e portanto o denominador de (3.28) é positivo: $1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2)) > 0$.

Da condição (3.28) ser negativa, visto que o denominador é positivo, concluímos que o numerador deve ser negativo, isto é:

$$r\bar{q}_2(1 - \bar{q}_2) - r\bar{q}_2(1 - \bar{q}_2)(\exp(-r(1 - \bar{q}_2))) < (1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2))) \Rightarrow$$

$$r\bar{q}_2(1 - \bar{q}_2) < \exp(r(1 - \bar{q}_2)) - 1. \quad (3.29)$$

Para mostrar que (3.29) é sempre verdadeiro, expandimos $\exp(r(1 - \bar{q}_2))$ em série de Taylor, em potências de $r(1 - \bar{q}_2)$, como segue:

$$\exp(r(1 - \bar{q}_2)) = 1 + r(1 - \bar{q}_2) + \frac{r^2(1 - \bar{q}_2)^2}{2!} + \frac{r^3(1 - \bar{q}_2)^3}{3!} + \dots,$$

que substituído em (3.29) fornece:

$$\bar{q}_2 < 1 + \frac{r(1 - \bar{q}_2)}{2!} + \frac{r^2(1 - \bar{q}_2)^2}{3!} + \dots, \quad (3.30)$$

onde usamos o fato de que $r(1 - \bar{q}_2) > 0$.

A equação (3.30) é evidentemente verdadeira pois $\bar{q}_2 < 1$ e $r(1 - \bar{q}_2) > 0$, e assim mostramos que (3.26) é sempre verdadeira.

Desta forma (3.24) reduz-se a (3.25), que graficamente é a região abaixo da curva B na Fig.3.3, na qual, substituindo γ por (3.22) e ϕ por (3.20), leva a :

$$(2 - r\bar{q}_2) \frac{r(1 - \bar{q}_2)}{1 - \exp(-r(1 - \bar{q}_2))} + r^2\bar{q}_2(1 - \bar{q}_2) - r > -2. \quad (3.31)$$

A intersecção entre a condição (3.23) e (3.24), e ainda, a condição $\bar{q}_2 < 1$ fornece a região de estabilidade do equilíbrio de coexistência das espécies, representada pela região sombreada da Fig.3.3.

Na região onde este equilíbrio não é linearmente estável, ciclos e outras dinâmicas podem aparecer.

A região do plano $r \bar{q}_2$ na qual o equilíbrio de coexistência das espécies é estável, se estreita à medida que r cresce, e só existe para $r < r_c$, onde r_c é o valor de r que corresponde à intersecção entre as curvas A e B na Fig.3.3.

Para cada valor de $r < r_c$ existe um intervalo em \bar{q}_2 tal que $(\bar{q}_2)_{min} \leq \bar{q}_2 \leq (\bar{q}_2)_{max}$ no qual este equilíbrio será estável.

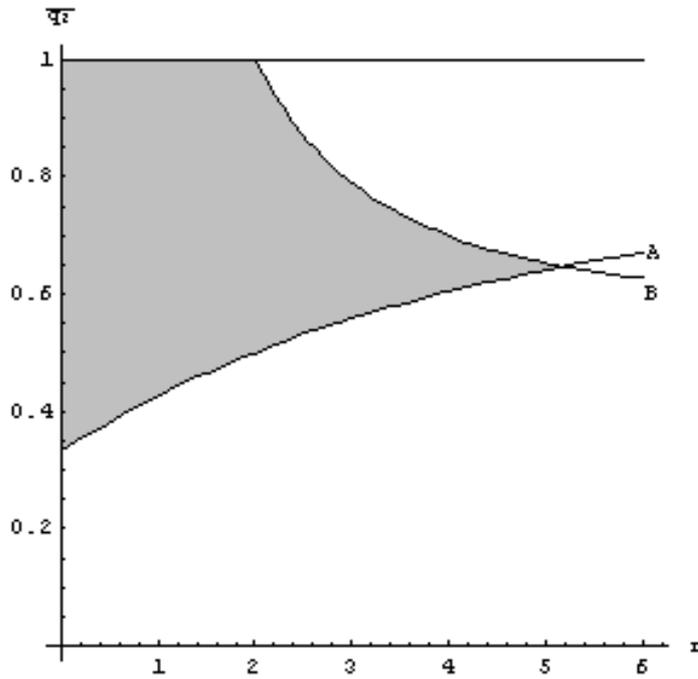


Figura 3.3: A região sombreada é a região de estabilidade do equilíbrio de coexistência das espécies (\bar{N}_2, \bar{P}_2) dado em (3.13).

Observamos ainda que, $K \rightarrow \infty$ equivale a $\bar{q}_2 = 0$, para o qual o equilíbrio de coexistência é sempre instável, recuperando as conclusões do modelo original apresentado na secção 2.1.

A seguir, mostraremos que a existência desta região $r \bar{q}_2$ não está vinculada a efeito de histerese. Para que este efeito pudesse existir seria necessário reconhecer, em alguma região no espaço de parâmetros, dois equilíbrios estáveis entre os quais um outro, instável.

Por outro lado, da equação (3.7) lembrando que $\bar{q} = \frac{\bar{N}}{K}$, e da condição $\bar{N} \neq 0$ obtemos:

$$\frac{r}{a} \left(1 - \frac{\bar{N}}{K}\right) = \bar{P}.$$

Além disso, substituindo do lado direito da equação acima \bar{P} por $\bar{N}(1 - \exp(-a\bar{P}))$ que se obtém de (3.8), e escrevendo o resultado em termos de \bar{N} , podemos escrever:

$$\frac{r \left(1 - \frac{\bar{N}}{K}\right)}{a\bar{N}} = 1 - \exp\left(-r \left(1 - \frac{\bar{N}}{K}\right)\right),$$

donde reconhecemos o membro esquerdo e o membro direito como as funções $f_1(\bar{N})$ e $f_2(\bar{N})$ definidas em (3.15) e (3.16) respectivamente.

Esta igualdade pode ser escrita como:

$$r\left(1 - \frac{\bar{N}}{K}\right) = a\bar{N}\left(1 - \exp\left(-r\left(1 - \frac{\bar{N}}{K}\right)\right)\right), \text{ ou ainda:}$$

$$x = a\left(1 - \frac{x}{r}\right)K\left(1 - \exp(-x)\right), \text{ ou seja, } g_2(x) = g_1(x), \text{ onde definimos}$$

$$r\left(1 - \frac{\bar{N}}{K}\right) \equiv x, \quad g_2(x) \equiv \frac{x}{1 - \exp(-x)}, \quad (x \neq 0) \text{ e } g_1(x) \equiv aK\left(1 - \frac{x}{r}\right).$$

Na Fig.3.4, apresentamos o gráfico da curva $y = g_2(x)$, juntamente com a reta $y = g_1(x)$, para $K = 6$, $a = 0,6$; e $r = 2$.

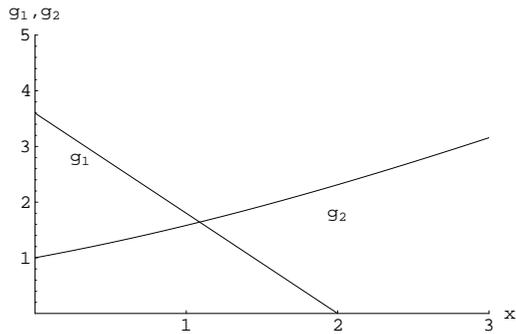


Figura 3.4: Gráfico das funções: $y = g_1(x)$ e $y = g_2(x)$ com $K = 6$, $a = 0,6$ e $r = 2$.

Visto que a reta $y = g_1(x)$ tem em $x = r$ a sua intersecção com o eixo x , e em $y = aK$, sua intersecção com o eixo vertical, observamos que, para valor fixo de r , à medida que aK diminui, x^* , que corresponde à intersecção entre $g_1(x)$ e $g_2(x)$, diminui, isto é \bar{N} aumenta e \bar{P} diminui e, na medida em que $aK \rightarrow 1$, tem-se $x^* \rightarrow 0$, isto é $\bar{N}_2 \rightarrow K$ e $\bar{P}_2 \rightarrow 0$ (equilíbrio de extinção apenas da população de parasitóides).

Logo, $(\bar{N}_2, \bar{P}_2) \rightarrow (\bar{N}_3, 0)$ continuamente, isto é, a transição do equilíbrio de coexistência para o de extinção apenas da população de parasitóides (permanecendo apenas hospedeiros), é contínua, e não há efeito de histerese.

c) **Estabilidade linear do equilíbrio** $(\bar{N}_3, 0)$.

Este equilíbrio, que representa a extinção apenas da população de parasitóides, apresenta um valor de K para a população dos hospedeiros, que é correspondente ao valor do equilíbrio não nulo do modelo de Ricker, no qual se recai quando não se tem parasitóides.

Calculando os elementos de \mathbf{J} , dado em (3.19), no equilíbrio de extinção apenas da população de parasitóides $(\bar{N}_3, \bar{P}_3) = (K, 0)$ obtemos:

$$\mathbf{J}|_{(\bar{N}_3, \bar{P}_3)} = \begin{bmatrix} 1 - r & -aK \\ 0 & aK \end{bmatrix},$$

cujo traço β e o determinante γ têm a forma:

$$\beta = 1 - r + aK \quad (3.32)$$

e

$$\gamma = (1 - r)aK, \quad (3.33)$$

os quais devem satisfazer a condição de estabilidade de um equilíbrio dada em (B.15).

Tomando a 1ª desigualdade da condição de estabilidade (B.15) e substituindo β e γ , obtemos:

$$|1 - r + aK| < 1 + (1 - r)aK, \quad (3.34)$$

donde $1 + (1 - r)aK > 0$ se: $r < 1 + \frac{1}{aK}$.

Supondo que $r < 1 + \frac{1}{aK}$ seja verdadeiro, (3.34) implica em:

$$-1 - aK + raK < 1 - r + aK \Rightarrow r < 2 \quad (3.35)$$

e

$$1 - r + aK < 1 + aK - raK \Rightarrow K < \frac{1}{a}. \quad (3.36)$$

Portanto se $r < 1 + \frac{1}{aK}$, $r < 2$ e $K < \frac{1}{a}$ temos: $aK < 1$ e $r < 2$.

Tomando agora a 2ª desigualdade da condição de estabilidade, temos:

$$(1 - r)aK < 1 \Rightarrow r > 1 - \frac{1}{aK}, \quad (3.37)$$

que é negativo para $aK < 1$; portanto (3.37) é sempre satisfeita.

Assim, o equilíbrio $(\bar{N}_3, \bar{P}_3) = (K, 0)$ é linearmente estável se $r < 2$ de (3.35) e $Ka < 1$, a qual corresponde à região sombreada na Fig.3.5.

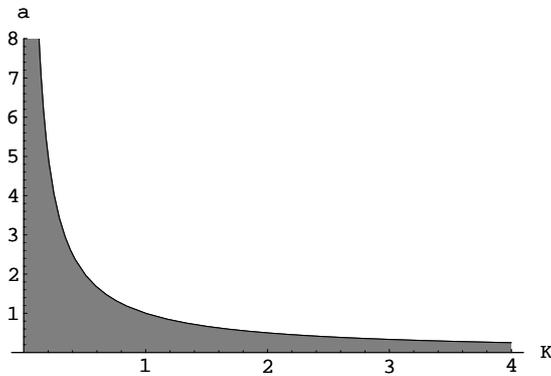


Figura 3.5: A região de estabilidade do ponto de equilíbrio $(\bar{N}_3, \bar{P}_3) = (K, 0)$ está localizada entre a curva $a = 1/K$ e os eixos K e a .

A região sombreada, que corresponde à estabilidade do equilíbrio $(K, 0)$, de extinção apenas da população de parasitóides, depende da relação entre a e K além da condição de $0 < r < 2$.

Para cada valor de K , existe um intervalo $0 < a < a_l$ no qual o equilíbrio $(\bar{N}_3, \bar{P}_3) = (K, 0)$ é linearmente estável. Para $a > a_l$, este equilíbrio é instável e o sistema não será atraído para este equilíbrio. Com uma eficiência suficientemente grande ($a > a_l$), a população de parasitóides poderá persistir.

Quanto menor o valor de K (capacidade de suporte do meio ambiente para a população de hospedeiros), maior é o valor de a_l , ou seja, da eficiência mínima para que a população de parasitóides não vá à extinção, sobrevivendo apenas a população de hospedeiros.

Tabela 3.1: Resumo do modelo de Nicholson-Bailey modificado com fator de reprodução dos hospedeiros dependente de sua densidade

Equações do modelo	$N_{t+1} = N_t \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) - aP_t \right]$ $P_{t+1} = c N_t (1 - \exp(-aP_t)),$ <p>para $K > 0, c > 0, a > 0$</p>
Equilíbrios biologicamente viáveis	Estabilidade linear
$(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$	instável
(\bar{N}_2, \bar{P}_2) , onde $\bar{N}_2 = \frac{r \left(1 - \frac{\bar{N}_2}{K} \right)}{a \left(1 - \exp \left(-r \left(1 - \frac{\bar{N}_2}{K} \right) \right) \right)}$ $\bar{P}_2 = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{\bar{N}_2}{K} \right), \text{ se } \bar{N}_2 < K$	estável em uma região do plano $r \bar{q}_2$ indicado na Fig.3.3
$(\bar{N}_3, \bar{P}_3) = (K, 0)$	estável na região do plano $K a$ tal que $a < 1/K$ juntamente com $0 < r < 2$, indicado na Fig.3.5.

Podemos sintetizar os resultados da análise de estabilidade de cada um dos equilíbrios na tabela 3.1.

Quando os cálculos recaem no modelo original, os resultados também recaem nos resultados do modelo original.

3.1.3 ITERAÇÕES DO MODELO

Nos gráficos a seguir, as condições obtidas a partir dos cálculos analíticos anteriormente desenvolvidos serão ilustradas, iterando o sistema (3.5)-(3.6), com $c = 1$ e analisando as séries temporais das populações de parasitóides (curva

contínua) $P \times t$ e de hospedeiros (curva pontilhada) $N \times t$, e também pelo gráfico da trajetória no plano de fase, para diversos valores dos parâmetros do sistema.

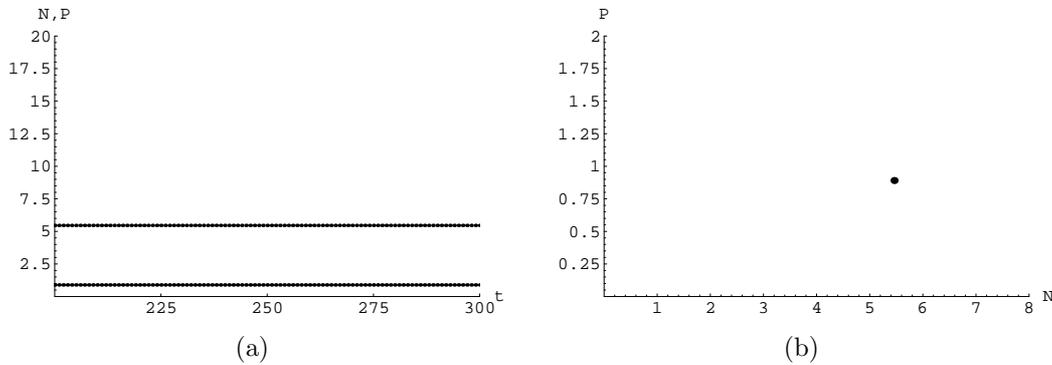


Figura 3.6: $N_0 = 1, 1$; $P_0 = 1, 4$; $c = 1$; $a = 0, 2$; $r = 1, 2$; $K = 6, 41$. (a) Séries temporais $N(t)$ e $P(t)$. (b) Plano de fase do sistema (3.5)-(3.6).

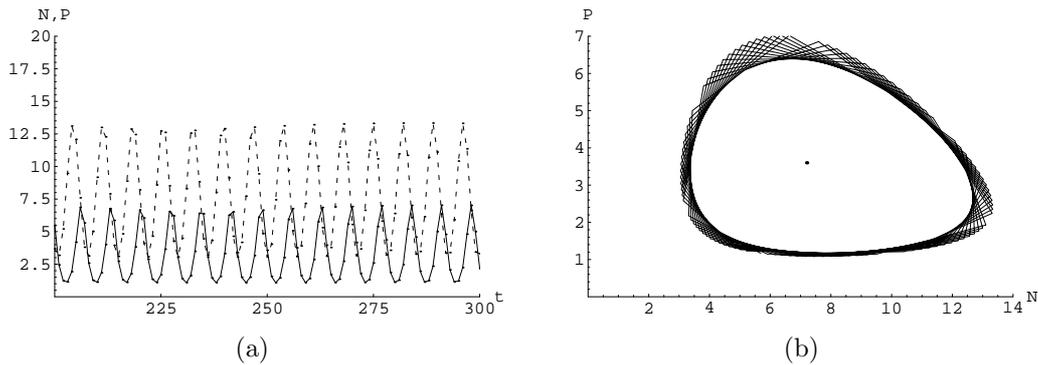


Figura 3.7: $N_0 = 1, 1$; $P_0 = 1, 4$; $c = 1$; $a = 0, 2$; $r = 1, 2$; $K = 17, 55$; $\bar{q}_2 = 0, 4$. (a) Séries temporais $N(t)$ e $P(t)$. (b) Plano de fase do sistema (3.5)-(3.6).

Explorando o que ocorre quando $r = 1, 2$, construímos as Fig.3.6 a Fig.3.8. Nestes gráficos apresentamos em (a) a população de hospedeiros com linha pontilhada e a população de parasitóides com linha contínua (com t inteiro), num mesmo sistema cartesiano e em (b) o plano de fase correspondente.

Nas Fig.3.6 (a) e (b) podemos observar a estabilidade do equilíbrio de coexistência das espécies $(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = (5, 45852; 0, 890619)$.

Nas Fig.3.7(a) e (b), podemos verificar a formação de ciclos em torno do equilíbrio de coexistência $(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = (7, 02; 3, 6)$, que é instável pelos valores adotados para \bar{q}_2 e r .

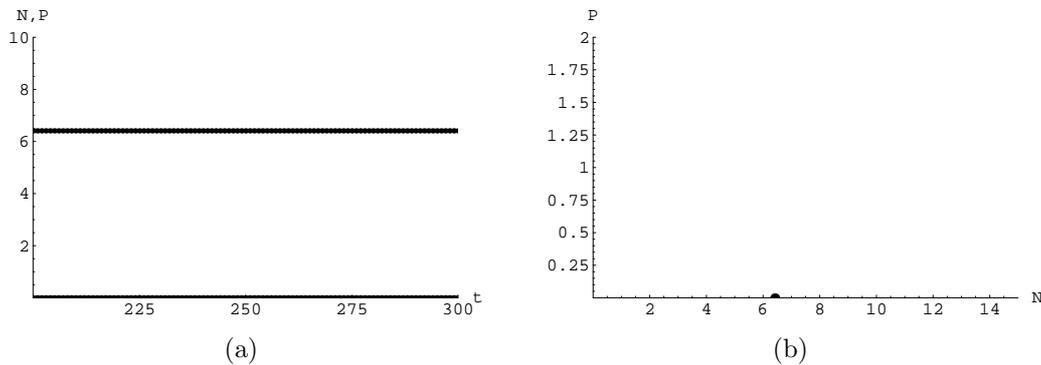


Figura 3.8: $N_0 = 1,1$; $P_0 = 1,4$; $c = 1$; $a = 0,01$; $r = 1,2$; $K = 6,41$. (a) Séries temporais $N(t)$ e $P(t)$. (b) Plano de fase do sistema (3.5)-(3.6).

Nas Fig.3.8 (a) e (b) podemos observar a estabilidade das populações de hospedeiros e de parasitóides no equilíbrio de extinção apenas da população de parasitóides $(\bar{N}_3, 0) = (6, 41; 0)$. Devemos salientar que os valores de a e r adotados ficam dentro da região de estabilidade da Fig.3.5.

Aumentando r para $2,2$ e atribuindo valores de $a = 0,2$ e de $K = 22,51$, de modo que, fique fora da região de estabilidade do equilíbrio de extinção apenas da população de parasitóides $(\bar{N}_3, 0)$ e valores de $\bar{q}_2 = 0,4$ para que fique fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência das espécies $(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = (9,01; 6,6)$, percebemos a formação de ciclo de período cinco em torno de (\bar{N}_2, \bar{P}_2) . Esta situação pode ser visualizada pelas Fig.3.9 (a) e (b).

Tomando $r = 3$ e atribuindo valores de $a = 0,2$, $K = 26,95$ e $\bar{q}_2 = 0,4$, de modo que, fiquem fora da região de estabilidade de qualquer equilíbrio, observamos que, ambas as populações de hospedeiros (linha pontilhada) e parasitóides (linha contínua) oscilam muito, o que caracteriza uma situação de caos. Podemos visualizar isto através da Fig.3.10 (a) e (b).

Aumentando ainda mais o valor de r para 4 e atribuindo valores para os outros parâmetros fora da região de estabilidade de qualquer equilíbrio, podemos observar pelas Fig.3.11 (a) e (b), que só a população de hospedeiros (que oscila muito) persiste; a população de parasitóides se extingue.

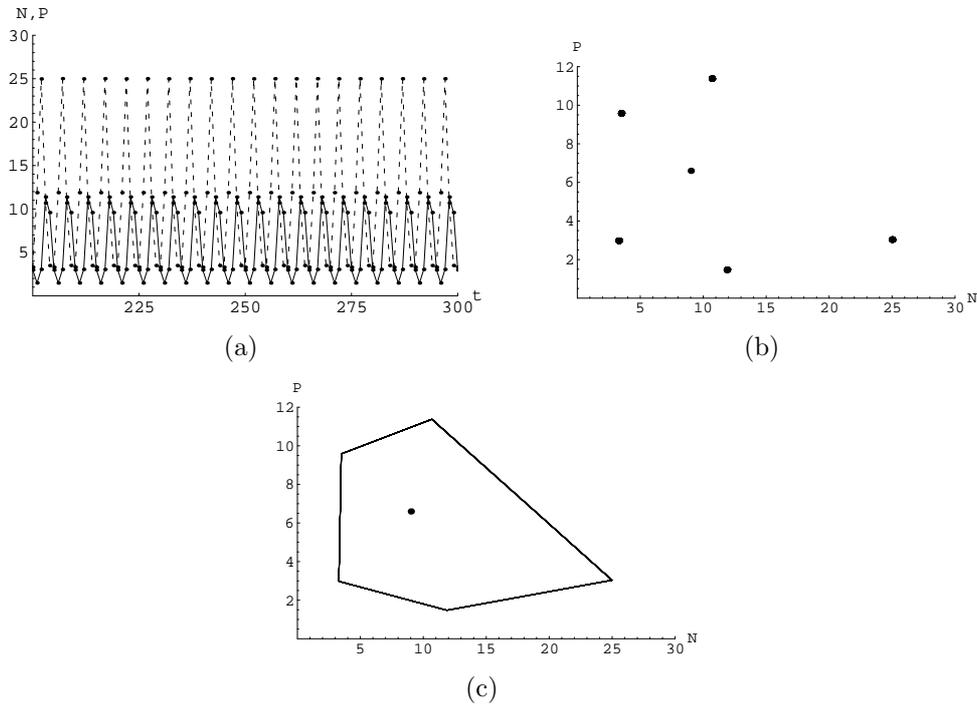


Figura 3.9: $N_0 = 12$; $P_0 = 2$; $c = 1$; $a = 0, 2$; $r = 2, 2$; $q = 0, 4$; $K = 22, 51$; $\bar{N} = 9, 01$; $\bar{P} = 6, 6$. Em (a) Séries temporais $N(t)$ e $P(t)$; em (b) e (c) planos de fase do sistema (3.5)-(3.6) para $r = 2, 2$ onde temos ciclo de período 5, sendo que em (c) ligamos os pontos.

Como visto anteriormente, o modelo parasitóide-hospedeiro de Nicholson-Bailey, apresenta uma região dos parâmetros em que ocorre estabilidade, ao levar em conta as limitações do meio que não permitem que as populações cresçam infinitamente (taxa de reprodução λ dependente da densidade). Sem esta modificação, tínhamos a extinção de ambas as espécies.

Outros efeitos estabilizadores da dinâmica parasitóide-hospedeiro têm sido estudados, como o que estudaremos na secção seguinte, onde mesmo sem considerar limitações do meio, passaremos a supor uma dependência da densidade de parasitóides na sua eficiência.

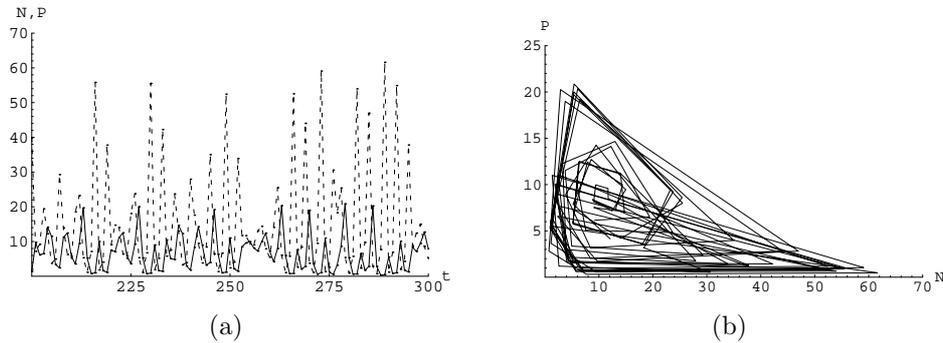


Figura 3.10: $N_0 = 1, 1$; $P_0 = 1, 4$; $c = 1$; $a = 0, 2$; $r = 3$; $K = 26, 95$; $\bar{q}_2 = 0, 4$. (a) Séries temporais $N(t)$ e $P(t)$. (b) Plano de fase do sistema (3.5)-(3.6).

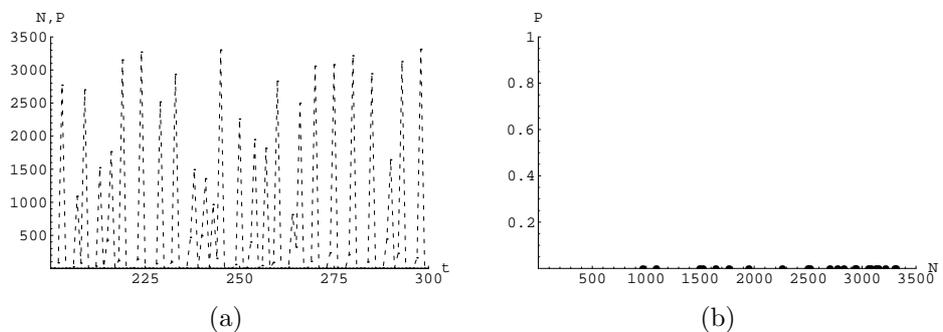


Figura 3.11: $N_0 = 1, 1$; $P_0 = 1, 4$; $c = 1$; $a = 0, 01$; $r = 4$; $K = 659, 85$; $\bar{q}_2 = 0, 4$. (a) Séries temporais $N(t)$ e $P(t)$. (b) Plano de fase do sistema (3.5)-(3.6).

3.2 A EFICIÊNCIA DO PARASITÓIDE DEPENDENTE DE SUA DENSIDADE

No modelo de Nicholson-Bailey original (2.7)-(2.8), a eficiência do parasitóide a definida na expressão (2.3) é constante. Frequentemente, no entanto, deseja-se levar em consideração o fato de que esta eficiência pode diminuir quando a população de parasitóides P_t for muito grande. Quanto maior o número de parasitóides, maior a competição entre eles reduzindo sua eficiência em encontrar um hospedeiro disponível.

Segundo Hassell (2000), tal interferência mutua entre parasitóides tem sido frequentemente observada em experimentos em laboratórios, nos quais variou-se a densidade de parasitóides mantendo-se fixa a densidade dos hospedeiros, desta

forma, foi possível quantificar tal interferência, donde concluíram que a eficiência de busca decresce com o número de parasitóides de acordo com uma lei de potência.

Para tanto, a eficiência a constante será substituída por uma função decrescente da densidade de parasitóides [Beddington et al., 1975 *apud* Edelstein-Keshet, 1988]: αP_t^{s-1} , onde α é uma constante positiva e $0 < s < 1$; este intervalo de valores para s será justificado após a apresentação da Fig.3.12. Desta forma, a fração de hospedeiros não parasitados será dada por:

$$f(N_t, P_t) = \exp(-\alpha(P_t)^s), \text{ com } \alpha > 0 \text{ e } 0 < s < 1.$$

3.2.1 O MODELO

Por conveniência, podemos absorver o expoente s também na constante α , que multiplica $(P_t)^s$, isto é, definimos $b > 0$ através de $\alpha \equiv b^s$, e trabalhamos com:

$$f(N_t, P_t) = \exp(-(bP_t)^s), \quad (3.38)$$

com $b > 0$ e $0 < s < 1$.

Na Fig.3.12, podemos analisar o comportamento da função $1-f(N_t, P_t)$, que é crescente com P_t , para $f(N_t, P_t)$ dada em (3.38) para as seguintes situações: $0 < s < 1$ (curva pontilhada), $s = 1$ (curva tracejada) e $s > 1$ (curva contínua).

Como podemos observar, curvas que correspondem a $s > 1$ apresentam um ponto de inflexão, em um valor P_{infl} de parasitóides, tal que para $P_t < P_{infl}$ a derivada da curva cresce com P_t , enquanto que para $P_t > P_{infl}$ a derivada decresce com P_t . Visto que não desejamos incluir este efeito, os valores de s que consideraremos variam entre 0 e 1, sendo que para $s = 1$, recaímos no modelo de Nicholson-Bailey original, e $s = 0$ é a situação na ausência de parasitóides: $N_{t+1} = \lambda N_t$.

Observamos que, para $0 < s < 1$, quanto maior o valor de s , menor é o valor de P_t que corresponde a valores próximos de 1 para a função $1 - f(N_t, P_t)$.

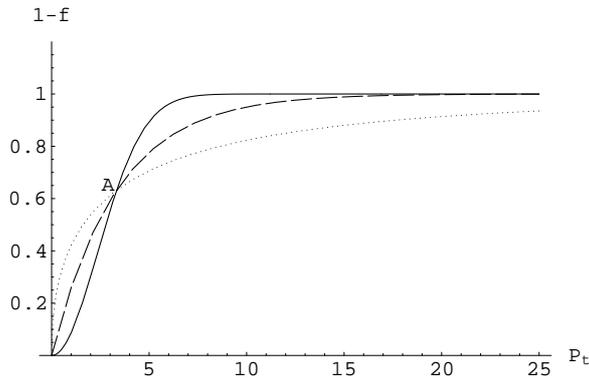


Figura 3.12: Gráfico da curva $1 - f(N_t, P_t)$, com $f(N_t, P_t) = \exp(-(bP_t)^s)$, para $b = 0,3$ fixo e $s = 0,5$ (pontilhada), $s = 1$ (tracejada) e $s = 2$ (contínua), $A = \left(\frac{10}{3}; 0,6321\right)$, intersecção entre as curvas.

Além disso, qualquer que seja o valor de $b > 0$, tem-se que, quando $P_t = \frac{1}{b}$, (que no nosso gráfico é: $\frac{10}{3}$) a função $1 - f(N - t, P_t)$ fornece o valor $1 - \exp(-1) \simeq 0,6321$ (que no nosso gráfico corresponde ao ponto A de coordenadas: $\left(\frac{1}{b}, 1 - \exp(-1)\right) = \left(\frac{10}{3}; 0,6321\right)$).

Obtemos assim o modelo de Nicholson-Bailey com eficiência do parasitóide dependente de sua densidade:

$$N_{t+1} = \lambda N_t \exp(-(b P_t)^s) \quad (3.39)$$

$$P_{t+1} = cN_t[1 - \exp(-(b P_t)^s)], \quad (3.40)$$

com $0 < s < 1$.

Salientamos que, ainda com esta modificação, o comportamento da população de hospedeiros na ausência de parasitóides ($P_t = 0$) prevê uma variação exponencial do número de hospedeiros, de acordo com $N_{t+1} = \lambda N_t$, tal como já observado com relação ao modelo original.

3.2.2 PONTOS DE EQUILÍBRIO E ESTABILIDADE

Mostraremos que o modelo de Nicholson-Bailey assim modificado possui dois pontos de equilíbrio: $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ de extinção das espécies e (\bar{N}_2, \bar{P}_2) o equilíbrio de coexistência.

Para o modelo (3.39)-(3.40), os pontos de equilíbrio (\bar{N}, \bar{P}) devem satisfazer:

$$\bar{N} = \lambda \bar{N} \exp(-b\bar{P}^s) \quad (3.41)$$

$$\bar{P} = c\bar{N} [1 - \exp(-b\bar{P}^s)], \quad (3.42)$$

cujas soluções obteremos a seguir.

De (3.41) temos: $\bar{N}(1 - \lambda \exp(-b\bar{P}^s)) = 0$, que leva a $\bar{N}_1 = 0$ ou $\lambda \exp(-b\bar{P}^s) = 1$.

Substituindo $\bar{N}_1 = 0$, em (3.42), fornece $\bar{P}_1 = 0$, donde temos o equilíbrio:

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

que corresponde à extinção (ausência) de ambas as espécies.

Se $\lambda \exp(-b\bar{P}^s) = 1$, obtemos: $\bar{P}_2 = \frac{(\ln\lambda)^{\frac{1}{s}}}{b}$, biologicamente viável ($\bar{P}_2 > 0$) se $\lambda > 1$. Substituindo \bar{P}_2 em (3.42) fornece:

$$\bar{N}_2 = \frac{\lambda(\ln\lambda)^{\frac{1}{s}}}{bc(\lambda - 1)}, \quad (3.44)$$

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

Portanto, o equilíbrio de coexistência das espécies é dado por:

$$(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = \left(\frac{\lambda(\ln\lambda)^{\frac{1}{s}}}{bc(\lambda - 1)}, \frac{(\ln\lambda)^{\frac{1}{s}}}{b} \right), \quad (3.45)$$

desde que $\lambda > 1$.

CONDIÇÕES DE ESTABILIDADE DOS EQUILÍBRIOS

Mostraremos que para $0 < \lambda < 1$, o único equilíbrio biologicamente viável: $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ é linearmente estável e, para $\lambda > 1$, este equilíbrio é instável, enquanto que $(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = \left(\frac{\lambda(\ln\lambda)^{\frac{1}{s}}}{bc(\lambda-1)}, \frac{(\ln\lambda)^{\frac{1}{s}}}{b} \right)$ é estável em uma região no espaço dos parâmetros λ e s .

Para isso, adotaremos o mesmo procedimento da secção 2.1.1, mais especificamente a condição (B.15), com:

$$F(N, P) = \lambda N \exp(-(bP)^s) \quad (3.46)$$

$$G(N, P) = c N [1 - \exp(-(bP)^s)], \quad (3.47)$$

identificados a partir do sistema (3.39)-(3.40), cuja matriz Jacobiana é obtida como:

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} \lambda \exp(-(b\bar{P})^s) & -s b^s \lambda \bar{N} \bar{P}^{(s-1)} \exp(-(b\bar{P})^s) \\ c(1 - \exp(-(b\bar{P})^s)) & s b^s c \bar{N} \bar{P}^{(s-1)} \exp(-(b\bar{P})^s) \end{bmatrix}. \quad (3.48)$$

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

Calculando os elementos de \mathbf{J} , dada em (3.48), no equilíbrio de extinção das espécies $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ obtem-se novamente \mathbf{J} escrito em (2.16), donde concluímos que o equilíbrio $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$, que existe para qualquer $\lambda > 0$, será linearmente estável se $0 < \lambda < 1$; caso contrário, será instável.

Cabe observar que a estabilidade (ou não), do equilíbrio de extinção das espécies independe de b , c e de s , dependendo apenas de λ .

Iterando o sistema de equações (3.39)-(3.40) podemos visualizar os resultados analíticos feitos anteriormente, através dos gráficos das Fig.3.13 e Fig.3.14.

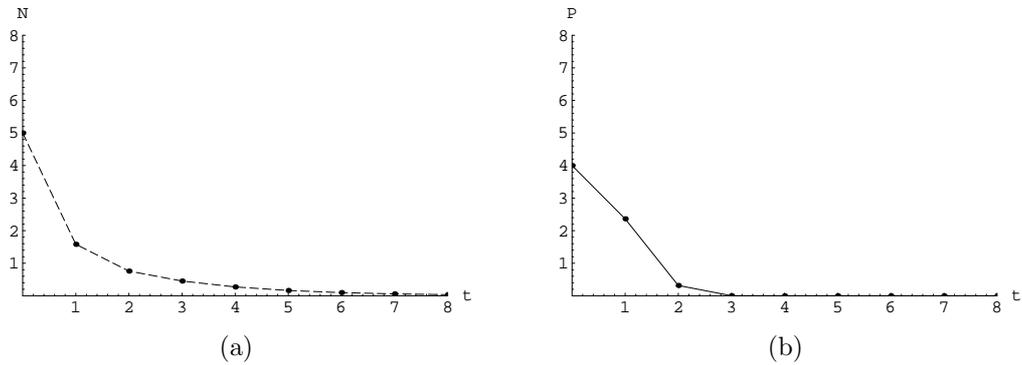


Figura 3.13: $N_0 = 5$; $P_0 = 4$; $c = 1$; $b = 0,2$; $\lambda = 0,6$; $s = 2$. Iterações do sistema (3.39)-(3.40), (a) $N \times t$, (b) $P \times t$.

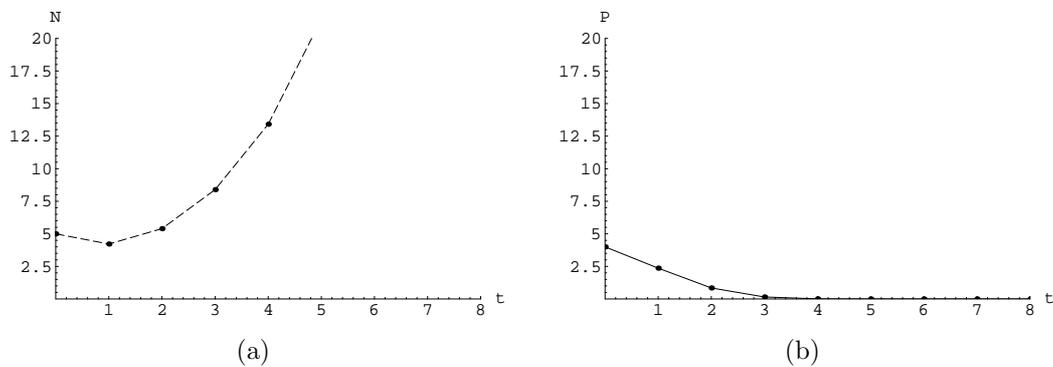


Figura 3.14: $N_0 = 5$; $P_0 = 4$; $c = 1$; $b = 0,2$; $\lambda = 1,6$; $s = 2$. Iterações do sistema (3.39)-(3.40), (a) $N \times t$, (b) $P \times t$.

De fato, as Fig.3.13 e Fig.3.14 confirmam os resultados analíticos obtidos anteriormente de que o equilíbrio de extinção das espécies $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ é linearmente estável para $0 < \lambda < 1$ e instável para $\lambda > 1$.

b) **Estabilidade do equilíbrio** (\bar{N}_2, \bar{P}_2) .

O equilíbrio (\bar{N}_2, \bar{P}_2) , que só existe (biologicamente viável) se $\lambda > 1$, substituído em (3.48) fornece a seguinte expressão para $\mathbf{J}|_{(\bar{N}_2, \bar{P}_2)}$, que independe do

parâmetro b :

$$\mathbf{J}|_{(\bar{N}_2, \bar{P}_2)} = \begin{bmatrix} 1 & \frac{-s \lambda \ln \lambda}{c(\lambda - 1)} \\ c\left(\frac{\lambda - 1}{\lambda}\right) & \frac{s \ln \lambda}{\lambda - 1} \end{bmatrix}, \quad (3.49)$$

onde o traço β e o determinante γ envolvidos na condição de estabilidade (B.15), que não dependem de c , são dados por:

$$\beta = 1 + \frac{s \ln \lambda}{\lambda - 1} \quad \text{e} \quad \gamma = \frac{s \lambda \ln \lambda}{\lambda - 1},$$

para os quais a condição de estabilidade (B.15) se escreve como:

$$\frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} < \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} < \frac{1}{s}. \quad (3.50)$$

Sendo $\lambda > 1$, a primeira desigualdade de (3.50) é sempre satisfeita.

A segunda desigualdade de (3.50) pode ser reescrita sob a forma:

$$\frac{s \lambda \ln \lambda - \lambda + 1}{s(\lambda - 1)} < 0, \quad (3.51)$$

o que implica (visto que o denominador é sempre positivo para $\lambda > 1$) em $s \lambda \ln \lambda - \lambda + 1 < 0$, isto é:

$$f_1(\lambda) \equiv s \lambda \ln \lambda \quad (3.52)$$

$$f_2(\lambda) \equiv \lambda - 1, \quad (3.53)$$

a condição de estabilidade do equilíbrio de coexistência das espécies reduz-se para:

$$f_1(\lambda) < f_2(\lambda). \quad (3.54)$$

A condição (3.54) define uma região $s < \frac{\lambda - 1}{\lambda \ln \lambda}$, no plano $\lambda \times s$, que está sombreada na Fig.3.15.

O gráfico apresentado na Fig.3.15, resultante do estudo da estabilidade do ponto (\bar{N}_2, \bar{P}_2) , deve ser analisado apenas quando $\lambda > 1$, condição que foi utilizada neste estudo, necessária para que \bar{N}_2 e \bar{P}_2 sejam positivos. Para cada

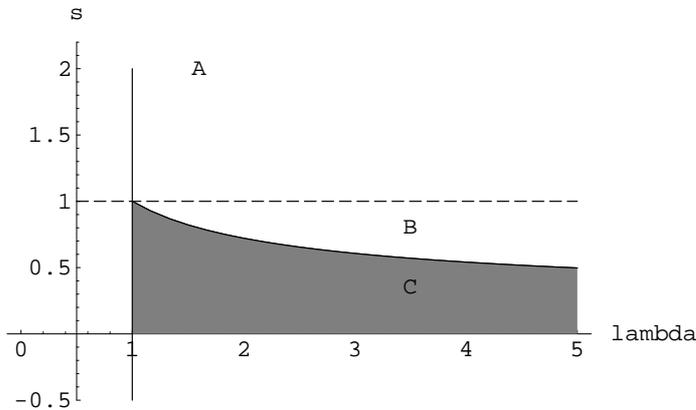


Figura 3.15: A região sombreada, limitada por $\lambda = 1$, $s < \frac{\lambda - 1}{\lambda \ln \lambda}$ e $s = 0$ corresponde à estabilidade do equilíbrio de coexistência (\bar{N}_2, \bar{P}_2) dado em (3.45). Observamos que $\lim_{\lambda \rightarrow \infty} \frac{\lambda - 1}{\lambda \ln \lambda} = 0$.

um dos valores de $0 < s < 1$, nos quais estamos interessados, teremos sempre um intervalo $1 < \lambda < \lambda_l$, no qual o equilíbrio de coexistência das espécies é linearmente estável e, para $\lambda > \lambda_l$, este equilíbrio seria instável. O valor de λ_l cresce à medida que s diminui neste intervalo; quando $s \rightarrow 0^+$ temos $\lambda_l \rightarrow \infty$. Séries temporais para N_t e P_t correspondentes aos pontos A, B (fora da região de estabilidade) e C (dentro da região de estabilidade) são apresentados nas Fig.3.16 a Fig.3.18, respectivamente.

Podemos sintetizar os resultados da análise de estabilidade de cada um dos equilíbrios na tabela 3.2.

3.2.3 ITERAÇÕES DO MODELO

Nos gráficos a seguir, as condições obtidas a partir dos cálculos analíticos, anteriormente desenvolvidos, serão ilustradas iterando o sistema (3.39)-(3.40) e analisando as séries temporais das populações de hospedeiros N_t em (a) e de parasitóides P_t em (b).

Tabela 3.2: Resumo do modelo de Nicholson-Bailey modificado cuja eficiência do parasitóide é dependente de sua densidade.

Equações do modelo	$N_{t+1} = \lambda N_t \exp(-(b P_t)^s),$ $P_{t+1} = c N_t [1 - \exp(-(b P_t)^s)],$	onde $\lambda > 0$ e $b > 0$ onde $c > 0$.
Intervalo do parâmetro λ	Equilíbrios biologicamente viáveis	Estabilidade linear
$0 < \lambda < 1$	$(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$	estável
$\lambda > 1$	$(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$ (\bar{N}_2, \bar{P}_2) onde $\bar{N}_2 = \frac{\lambda(\ln \lambda)^{1/s}}{bc(\lambda - 1)}$ $\bar{P}_2 = \frac{(\ln \lambda)^{1/s}}{b}$	instável estável na região do plano λs indicado na Fig.(3.15)

Nas Fig.3.16 a Fig.3.18 verificaremos, o comportamento das populações N_t e P_t , quando λ e s assumem respectivamente, valores correspondentes aos pontos A, B e C na Fig.3.15.

As Fig.3.16, 3.17 e Fig.3.18, correspondem a $b = 0,2$ e $c = 1$, mas o tipo de comportamento do sistema, independe dos valores adotados para b e para c , dependendo apenas dos valores de λ e de s . Além disso, de fato constatamos na Fig.3.16, que, quando $s > 1$, a população de parasitóides vai à extinção e a de hospedeiros passa a crescer exponencialmente.

As Fig.3.17 e Fig.3.18 correspondem a um mesmo valor de λ , mas com dois valores de s distintos, sendo que a Fig.3.17 corresponde ao ponto B , da Fig.3.15, na região de instabilidade do equilíbrio de coexistência das espécies. Nesta figura, pode-se verificar que as populações de hospedeiros e parasitóides crescem para depois tender à extinção.

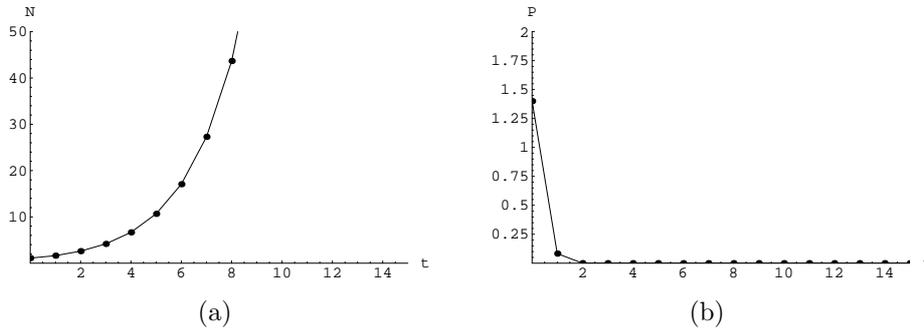


Figura 3.16: $N_0 = 1, 1$; $P_0 = 1, 4$; $c = 1$; $b = 0, 2$; $\lambda = 1, 6$; $s = 2$, correspondente ao ponto A da Fig.3.15. Iterações do sistema (3.39)-(3.40), (a) $N \times t$, (b) $P \times t$.

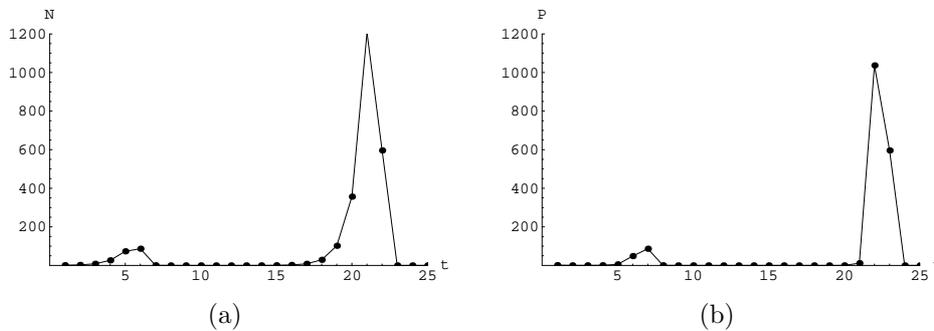


Figura 3.17: $N_0 = 1, 1$; $P_0 = 1, 4$; $c = 1$; $b = 0, 2$; $\lambda = 3, 5$; $s = 0, 8$; correspondente ao ponto B da Fig.3.15. Iterações do sistema (3.39)-(3.40), (a) $N \times t$, (b) $P \times t$.

Os valores de λ e s usados na Fig.3.18 correspondem ao ponto C da Fig.3.15, na região de estabilidade do equilíbrio de coexistência das espécies. As iterações confirmam o esperado, isto é, passados os transientes, as populações N_t e P_t tendem a $\bar{N}_2 = 13,327$ e $\bar{P}_2 = 9,519$ respectivamente.

Por outro lado, como já tínhamos observado ao construir este modelo modificado (secção 3.2.1), para $s = 1$, recaímos do modelo modificado (3.39)-(3.40) para o modelo original (2.7)-(2.8). De fato, observamos pela Fig.3.15, que para $s = 1$, o intervalo $1 < \lambda < \lambda_l$ deixa de existir, e portanto, para todo $\lambda > 1$, o equilíbrio de coexistência das espécies é instável, exatamente como prevê o modelo de Nicholson-Bailey original. Para $\lambda < 1$, este equilíbrio não é biologicamente viável.

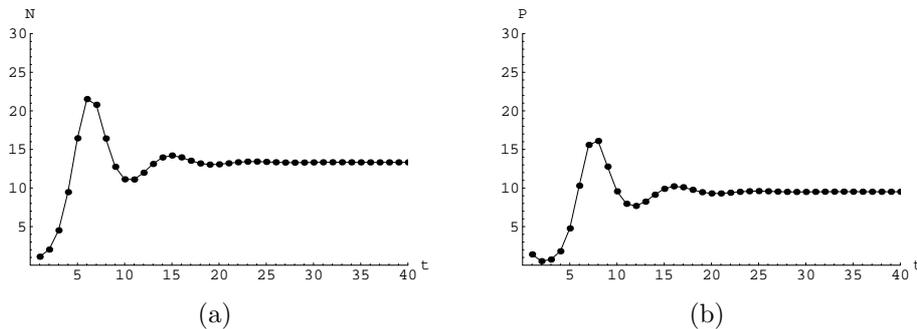


Figura 3.18: $N_0 = 1, 1$; $P_0 = 1, 4$; $c = 1$; $b = 0, 2$; $\lambda = 3, 5$; $s = 0, 35$, correspondente ao ponto C da Fig.3.15. Iterações do sistema (3.39)-(3.40), (a) $N \times t$, (b) $P \times t$.

Quanto ao equilíbrio de extinção das espécies $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$, este é linearmente estável apenas se $0 < \lambda < 1$, seja qual for o valor de s , repetindo novamente os resultados do modelo de Nicholson-Bailey original. Na Fig.3.19, apresentamos as soluções $N \times t$ e $P \times t$ para os parâmetros $\lambda = 3, 5$ e $s = 1$, onde observamos a inexistência de equilíbrio estável.

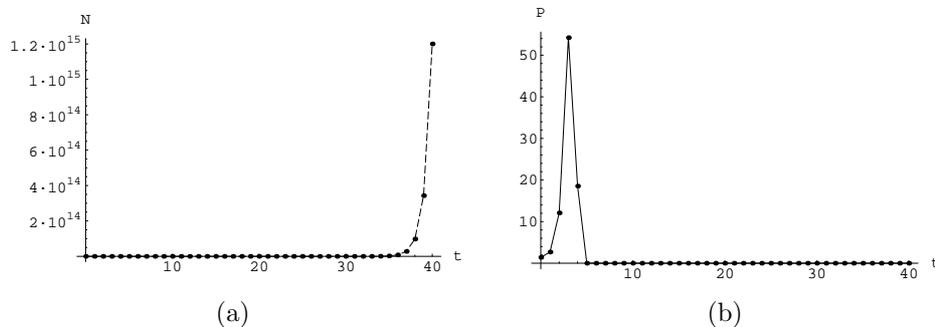


Figura 3.19: $N_0 = 11$; $P_0 = 1, 4$; $c = 1$; $b = 0, 2$; $\lambda = 3, 5$; $s = 1$. Iterações do sistema (3.39)-(3.40), (a) $N \times t$, (b) $P \times t$.

3.3 A EXISTÊNCIA DE REFÚGIOS

Além das modificações analisadas anteriormente, outra que também leva à estabilidade do equilíbrio de coexistência das espécies, numa região do espaço de parâmetros, é construída mediante a inclusão de refúgios no modelo de Nicholson-

Bailey original. Há uma grande variedade de formas de se incluir refúgios em um modelo.

A modificação em questão é baseada na suposição de que parte da população de hospedeiros pode ter probabilidade nula de ser parasitada. Por exemplo, quando a população está imune ao parasitismo, ou quando há risco zero de ser parasitada; a estes hospedeiros denominaremos de **refugiados**.

Como exemplo de hospedeiros que fazem uso de refúgios para se proteger podemos citar [Hassell, 2000]:

- 1) A lagarta do gênero *Ephestia* spp refugia-se no interior de uma flor, onde geralmente não poderá ser atingida pelo parasitóide (*Nemeritis canescens*) permanecendo, assim, protegida da ação parasitária.
- 2) Em colônias de afídeos (*Brevicoryne brassicae*), os indivíduos que se encontram na periferia são mais suscetíveis à ação parasitária (*Diaretiela rapae*) do que os que se encontram no centro, e o efeito da proteção aumenta proporcionalmente com o tamanho da colônia de afídeos.

Nesta secção, mostraremos que a presença de refúgios também pode proporcionar um estado de equilíbrio com coexistência das espécies numa certa região no espaço de parâmetros.

Refúgios podem ser previstos em um modelo, através de diversos tipos de suposições, dependendo da situação proposta: a) prevendo um refúgio para uma proporção de hospedeiros (esta pode variar com o tempo), b) fixando um número pré-determinado de hospedeiros que não serão parasitados (estes podem ser sazonais), c) refúgios distribuídos espacialmente de diversas formas.

O caso c) que exige a formulação de um modelo com distribuição espacial, será abordado no capítulo 5. Dos tipos a) e b), que não envolvem distribuição espacial das populações, abordaremos nesta secção, o caso a).

3.3.1 O MODELO

Nesta secção contemplaremos o caso simples em que uma população constante de hospedeiros está em um refúgio fixo de algum tipo; em outras palavras, em cada geração existe uma fração de hospedeiros exposta ao parasitismo (ϵ) e uma fração $(1 - \epsilon)$ dentro de um refúgio. Para isso, o modelo original (2.7)-(2.8) será modificado de acordo com o seguinte raciocínio, esquematicamente mostrado no fluxograma da Fig.3.20.

Visto que uma fração $(1 - \epsilon)$ da população de hospedeiros N_t estará refugiada, e lembrando que λ é o fator de reprodução dos hospedeiros definida anteriormente (2.1.1), a população N_{t+1} será composta de um termo $\lambda(1 - \epsilon)N_t$, que corresponde a uma variação exponencial dos hospedeiros refugiados, adicionado a um termo $\epsilon\lambda N_t \exp(-aP_t)$ correspondente à fração da população de hospedeiros exposta ao parasitismo mas que no entanto, dele escapa. Este termo é análogo àquele que aparece em (2.7), multiplicado pelo fator ϵ [Hassell, 2000].

Assim,

$$N_{t+1} = \epsilon \lambda N_t \exp(-aP_t) + (1 - \epsilon) \lambda N_t . \quad (3.55)$$

Para a população de parasitóides na geração $t + 1$, tem-se:

$$P_{t+1} = c N_t \epsilon (1 - \exp(-aP_t)), \quad (3.56)$$

que é análoga a (2.8), multiplicada pelo mesmo fator ϵ , isto é, apenas os hospedeiros expostos poderão ser parasitados [Hassell, 2000].

Podemos observar que, no caso particular $\epsilon = 1$, isto é, sem refúgio, passamos do modelo modificado (3.55)-(3.56) ao modelo original (2.7)-(2.8). Além disso, na ausência de parasitóides ($P_t = 0$), a população de hospedeiros crescerá de acordo com $N_{t+1} = \epsilon \lambda N_t + (1 - \epsilon)\lambda N_t = \lambda N_t$, como observado já no modelo original.

MODELO DE NICHOLSON-BAILEY COM REFÚGIO

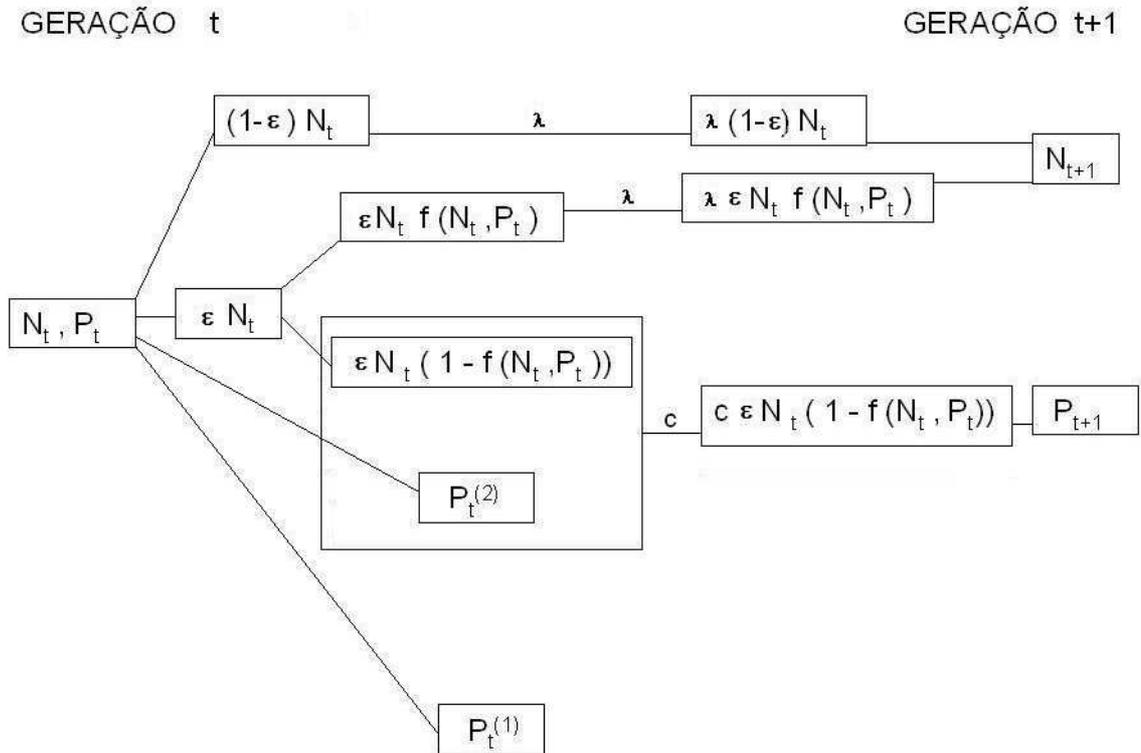


Figura 3.20: O modelo de Nicholson-Bailey. N_t e P_t , população de hospedeiros e parasitóides, respectivamente; $1 - \varepsilon$ fração de hospedeiros no refúgio; $P_t^{(2)}$ fração de parasitóides que participa da parasitação; $P_t^{(1)}$ fração de parasitóides que não parasitou e morre.

No que segue, analisaremos os efeitos de refúgios, sobre a existência e a estabilidade dos equilíbrios deste novo modelo.

3.3.2 PONTOS DE EQUILÍBRIO E ESTABILIDADE

Mostraremos que este modelo prevê dois equilíbrios, o de extinção de ambas as espécies (\bar{N}_1, \bar{P}_1) e o equilíbrio de coexistência (\bar{N}_2, \bar{P}_2) , que só existe se $\lambda > 1$ e $(1 - \varepsilon)\lambda < 1$.

Os equilíbrios (\bar{N}, \bar{P}) devem satisfazer:

$$\bar{N} = \varepsilon \lambda \bar{N} \exp(-a\bar{P}) + (1 - \varepsilon) \lambda \bar{N} \quad (3.57)$$

$$\bar{P} = c \bar{N} \varepsilon (1 - \exp(-a\bar{P})). \quad (3.58)$$

Da equação (3.57) temos: $\bar{N}[1 - \lambda(1 - \varepsilon) - \lambda \varepsilon \exp(-a\bar{P})] = 0 \Rightarrow$

$$\bar{N}_1 = 0 \text{ ou } 1 - \lambda(1 - \varepsilon) - \lambda \varepsilon \exp(-a\bar{P}) = 0.$$

Substituindo $\bar{N}_1 = 0$ em (3.58), obtemos $\bar{P}_1 = 0$, que fornece o equilíbrio de extinção das espécies.

$$(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0). \quad (3.59)$$

Por outro lado, se $1 - \lambda(1 - \varepsilon) - \lambda \varepsilon \exp(-a\bar{P}_2) = 0$ então, $\exp(-a\bar{P}_2) = \frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}$, o que leva a um valor possível de:

$$\bar{P}_2 = \frac{-1}{a} \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}\right), \quad (3.60)$$

desde que a fração da população em refúgio satisfaça:

$$1 - \varepsilon < \frac{1}{\lambda}. \quad (3.61)$$

Observamos que a condição (3.61) implica em fixar em $\frac{1}{\lambda}$ o valor máximo para a proporção em refúgio, isto é:

$$(1 - \varepsilon)_{max} = \frac{1}{\lambda} \Leftrightarrow \varepsilon_{min} = 1 - \frac{1}{\lambda}. \quad (3.62)$$

Por outro lado, para que \bar{P}_2 seja biologicamente viável ($\bar{P}_2 > 0$), é preciso, de (3.60), que:

$$\ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}\right) < 0 \Rightarrow \lambda > 1. \quad (3.63)$$

Das duas condições (3.62) e (3.63), para a existência de \bar{P}_2 , concluímos que $(1 - \varepsilon)_{max} < 1$.

Substituindo \bar{P}_2 em (3.58) obtemos: $\bar{P}_2 = c\bar{N}_2 \varepsilon [1 - \exp(-a\bar{P}_2)]$,

donde substituindo \bar{P}_2 de (3.60), fornece:

$$\bar{N}_2 = \frac{-\lambda}{a c(\lambda - 1)} \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}\right), \quad (3.64)$$

para $0 < 1 - \varepsilon < \frac{1}{\lambda} < 1$.

Portanto, existe um equilíbrio de coexistência das espécies:

$$(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = \left(\frac{-\lambda}{a c(\lambda - 1)} \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}\right), \frac{-1}{a} \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}\right) \right), \quad (3.65)$$

para $0 < 1 - \varepsilon < \frac{1}{\lambda} < 1$.

CONDIÇÕES DE ESTABILIDADE DOS EQUILÍBRIOS

Mostraremos que $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$, equilíbrio de extinção de ambas as espécies dado em (3.59), será linearmente estável se $0 < \lambda < 1$ e o equilíbrio de coexistência das espécies (\bar{N}_2, \bar{P}_2) dado em (3.65), será estável numa região dos parâmetros λ e $1 - \varepsilon$.

Pelo mesmo procedimento adotado no apêndice B, com:

$$F(N, P) = \varepsilon \lambda N_t \exp(-aP_t) + (1 - \varepsilon) \lambda N_t \quad (3.66)$$

$$G(N, P) = c N_t \varepsilon (1 - \exp(-aP_t)), \quad (3.67)$$

identificados a partir de (3.55)-(3.56), obtemos a seguinte matriz Jacobiana para o sistema (3.66)-(3.67):

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} \lambda[\varepsilon \exp(-a\bar{P}) + 1 - \varepsilon] & -a \varepsilon \lambda \bar{N} \exp(-a\bar{P}) \\ c \varepsilon (1 - \exp(-a\bar{P})) & a c \varepsilon \bar{N} \exp(-a\bar{P}) \end{bmatrix}. \quad (3.68)$$

a) **Estabilidade do ponto de equilíbrio** (\bar{N}_1, \bar{P}_1) .

Visto que a matriz Jacobiana $J|_{(0,0)}$ é a mesma obtida em (2.16), o estudo da estabilidade deste equilíbrio é o mesmo que o da secção (2.2). Portanto, o equilíbrio $(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$, que existe (biologicamente viável) para qualquer $\lambda > 0$, será linearmente estável se $0 < \lambda < 1$; caso contrário, será instável.

b) **Estabilidade do equilíbrio** (\bar{N}_2, \bar{P}_2) .

Calculando os elementos de \mathbf{J} , dada em (3.68) no equilíbrio (\bar{N}_2, \bar{P}_2) , dado em (3.65), obtemos:

$$\mathbf{J}|_{(\bar{N}_2, \bar{P}_2)} = \begin{bmatrix} 1 & \frac{\lambda(1 - \lambda(1 - \varepsilon))}{c(\lambda - 1)} \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}\right) \\ \frac{c(\lambda - 1)}{\lambda} & \frac{\lambda(1 - \varepsilon) - 1}{\lambda - 1} \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}\right) \end{bmatrix},$$

cujo traço β e determinante γ são dados por:

$$\beta = 1 + \frac{\lambda(1 - \varepsilon) - 1}{\lambda - 1} \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}\right) \quad (3.69)$$

$$\gamma = \lambda \left[1 - \frac{\lambda \varepsilon}{\lambda - 1}\right] \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}\right). \quad (3.70)$$

Tomando a 2ª desigualdade de (B.15) obtemos:

$$\lambda \left[1 - \frac{\lambda \varepsilon}{\lambda - 1}\right] \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}\right) < 1. \quad (3.71)$$

Pela 1ª desigualdade de (B.15) temos:

$$\left|1 + \frac{\lambda(1 - \varepsilon) - 1}{\lambda - 1} \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}\right)\right| - 1 < \left[\frac{\lambda}{\lambda - 1}(\lambda(1 - \varepsilon) - 1)\right] \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}\right).$$

Visto que, satisfeitas as condições de viabilidade biológica e de existência deste equilíbrio, a expressão que está em módulo na desigualdade acima é positiva, podemos então escrever:

$$\frac{\lambda(1 - \varepsilon) - 1}{\lambda - 1} \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon}\right) < \left[\frac{\lambda}{\lambda - 1}(\lambda(1 - \varepsilon) - 1)\right] \ln\left(1 - \lambda(1 - \varepsilon)\lambda \varepsilon\right),$$

que após algumas simplificações algébricas, leva a $\lambda > 1$, que é verdadeira por hipótese.

Logo, (\bar{N}_2, \bar{P}_2) que só existe (biologicamente viável) se $1 - \varepsilon < \frac{1}{\lambda} < 1$, é estável se a condição (3.71) for satisfeita.

Na tabela 3.3, temos um resumo dos resultados do modelo de Nicholson-Bailey considerando a existência de refúgios para os hospedeiros.

Observamos que se $\varepsilon = 1$ ($1 - \varepsilon = 0$ não há refúgios), o modelo modificado recai no modelo original (2.7)-(2.8) e os equilíbrios são os mesmos.

Na Fig.3.21, a região dos parâmetros que satisfaz as condições $1 - \varepsilon < \frac{1}{\lambda} < 1$ e (3.71) está localizada entre as curvas a e b, é a região de estabilidade do equilíbrio

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

do modelo modificado de Nicholson-Bailey contemplando a existência de refúgios (3.55)-(3.56). Observamos que esta região de estabilidade se estreita à medida que

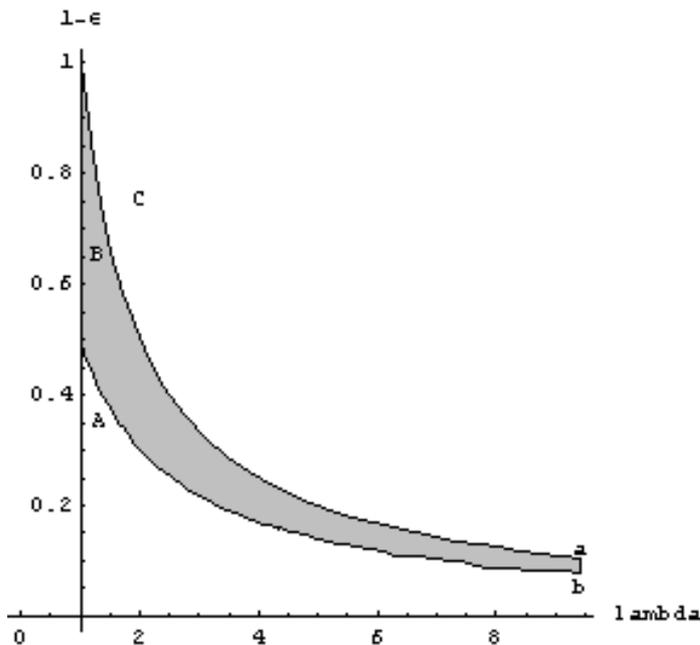


Figura 3.21: Região de estabilidade do modelo. “a” curva $(1 - \varepsilon) = \frac{1}{\lambda}$ e “b” curva

$$\lambda \left[1 - \frac{\lambda \varepsilon}{\lambda - 1} \right] \ln \left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda \varepsilon} \right) = 1.$$

Podemos observar na Fig.3.21 que, quando a fração de refugiados $(1 - \varepsilon)$ é nula, isto é, $\varepsilon = 1$, não existe região de estabilidade do equilíbrio de coexistência das espécies. Dado um valor de λ , existe um intervalo em $1 - \varepsilon$ (que diminui quando λ aumenta) para o qual o equilíbrio de coexistência é estável.

Tabela 3.3: Resumo do modelo de Nicholson-Bailey modificado com a presença de refúgios

Equações do modelo	$N_{t+1} = \varepsilon \lambda N_t \exp(-aP_t) + (1 - \varepsilon) \lambda N_t$ $P_{t+1} = c N_t \varepsilon (1 - \exp(-aP_t))$	onde $\lambda, a > 0$ e $0 < \varepsilon < 1$ e $c > 0$
Intervalo do parâmetro λ	Equilíbrios biologicamente viáveis	Estabilidade linear
$0 < \lambda < 1$	$(\bar{N}_1, \bar{P}_1) = (0, 0)$	estável
$1 - \varepsilon < \frac{1}{\lambda} < 1$	(\bar{N}_2, \bar{P}_2) , onde $\bar{N}_2 = \frac{-\lambda}{ac(\lambda - 1)} \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda\varepsilon}\right)$ $\bar{P}_2 = \frac{-1}{a} \ln\left(\frac{1 - \lambda(1 - \varepsilon)}{\lambda\varepsilon}\right)$	estável na região do plano $\lambda(1 - \varepsilon)$ indicada na fig.(3.21)

3.3.3 ITERAÇÕES DO MODELO

No que segue, apresentamos gráficos de séries temporais para as populações de hospedeiros N_t e de parasitóides P_t , que têm sua trajetória no plano de fase correspondente, atribuindo diferentes valores aos parâmetros.

Estas séries temporais serão obtidas iterando o sistema (3.55)-(3.56), fixando os valores: $N_0 = 1, 1$; $P_0 = 1, 4$; $c = 1$; $a = 0, 068$, e eliminando a parte transiente. A existência e a estabilidade dos equilíbrios independem dos valores de a e de c .

Na Fig. 3.22, que corresponde a $\lambda = 1,3$ e $\varepsilon = 0,65$, representando o ponto A da Fig.3.21, observamos comportamento cíclico para N_t e P_t . Estes valores de λ e ε pertencem à região de instabilidade do ponto (\bar{N}_2, \bar{P}_2) , localizada abaixo da curva “b” da Fig.3.21.

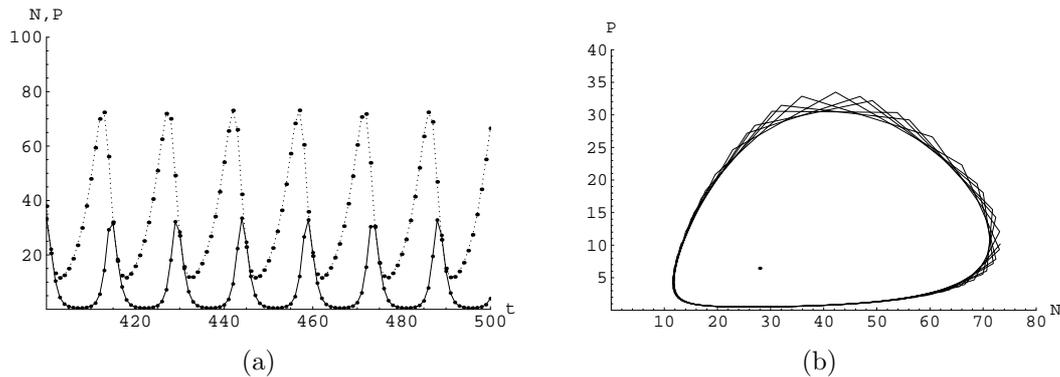


Figura 3.22: Os parâmetros usados foram: $\lambda = 1,3$; $\varepsilon = 0,65$. (a) população de hospedeiros e de parasitóides no tempo e (b) trajetória no plano de fase.

A Fig.3.23, que corresponde a $\lambda = 1,3$ e $\varepsilon = 0,35$, é representada pelo ponto B na Fig.3.21. Observamos um ponto de equilíbrio estável (N_t e P_t constantes para $t > 200$). De fato estes valores de λ e ε situam-se na região entre as curvas a e b da Fig.3.21. Além disso, calculamos $(\bar{N}_2, \bar{P}_2) = (68,6; 15,8)$ que confere com os valores observados nos gráficos em questão.

A Fig.3.24, que corresponde a $\lambda = 2$ e $\varepsilon = 0,25$, é representada pelo ponto C na Fig.3.21. Observamos um comportamento instável divergente para N_t e P_t . Podemos observar que a população de hospedeiros cresce mais rapidamente que a de parasitóides. Estes valores de λ e ε de fato, estão situados acima da curva a na Fig.3.21.

No final deste capítulo podemos concluir que, mudanças no modelo original de Nicholson-Bailey, tais como: tornar o fator de reprodução dos hospedeiros, que era constante, uma função de sua densidade; tornar a eficiência do parasitóide, que era constante, uma função de sua densidade; ou ainda, incluir a existência de refúgios, nos quais os hospedeiros possam proteger-se, influem positivamente na coexistência das espécies e também na estabilidade das populações.

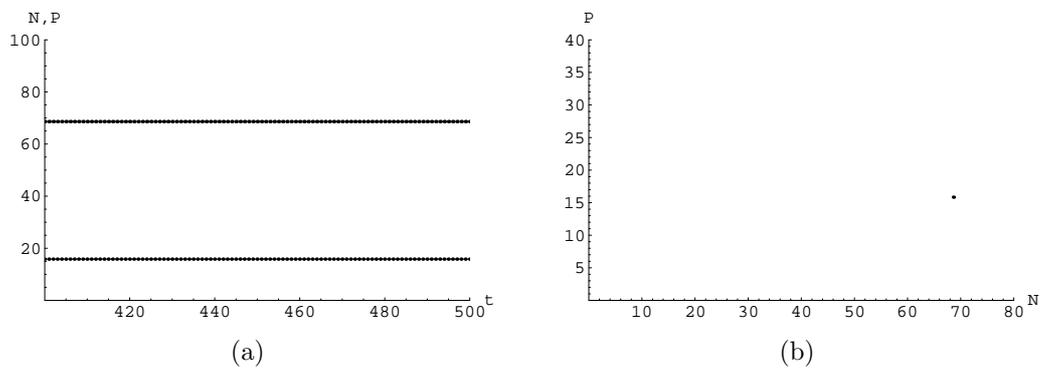


Figura 3.23: Os parâmetros usados foram: $\lambda = 1, 3$; $\varepsilon = 0, 35$. (a) população de hospedeiros e de parasitóide no tempo e (b) trajetória no plano de fase

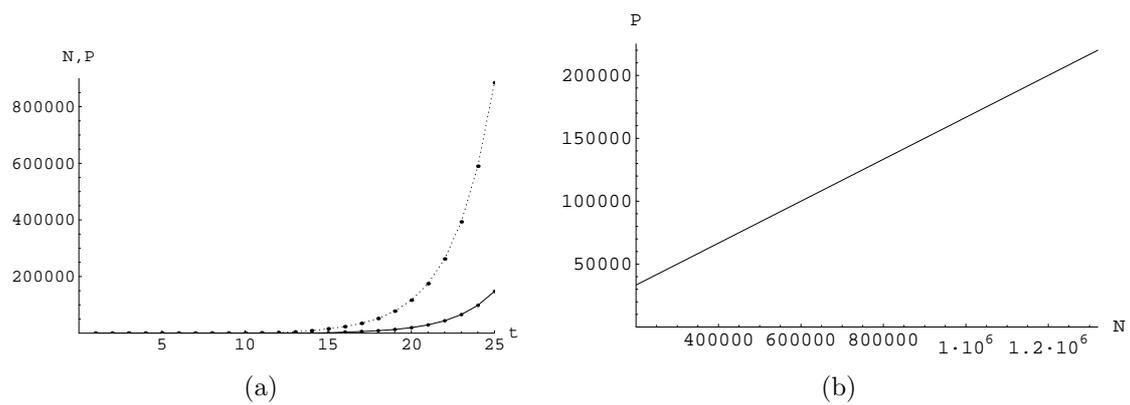


Figura 3.24: Parâmetros usados: $\lambda = 2$ e $\varepsilon = 0, 25$. (a) População de hospedeiros e parasitóides no tempo (b) trajetória do plano de fase.

4 SISTEMA PARASITÓIDE-HOSPEDEIRO COM MOVIMENTAÇÃO

O modelo original de Nicholson-Bailey ou suas modificações envolveram equações a diferenças, nas quais a variável discreta tempo era a única variável independente; o meio era, portanto, considerado homogêneo.

Em particular, estudamos o modelo original parasitóide-hospedeiro de Nicholson-Bailey (capítulo 2), dado por:

$$\begin{cases} N_{t+1} = \lambda N_t \exp(-aP_t) \\ P_{t+1} = cN_t(1 - \exp(-aP_t)), \end{cases} \quad (4.1)$$

onde $a, \lambda, c > 0$, através do qual, a persistência das espécies é impossível para $0 < \lambda < 1$, e para $\lambda > 1$ existe equilíbrio com persistência das espécies, mas é instável e ambas as populações apresentam oscilações divergentes.

Vimos também que, algumas modificações no modelo original de Nicholson-Bailey (capítulo 3) tais como, a hipótese de que haja uma capacidade de suporte para os hospedeiros, a eficiência do parasitóide dependente da densidade, ou ainda, a existência de refúgios, permitem a persistência estável das populações.

A abordagem dentro da qual trabalhamos nos capítulos 2 e 3, supondo todos os hospedeiros igualmente suscetíveis ao parasitismo por parasitóides idênticos é obviamente demasiadamente simplista. Em uma população natural, indivíduos estarão inevitavelmente distribuídos de forma heterogênea.

A partir deste capítulo, consideraremos a heterogeneidade do meio, e para tanto a abordagem incluirá a variável “espaço” (n-dimensional) em um modelo do tipo Rede de Mapas Acoplados. Para $n = 2$, o meio ambiente pode ser subdividido ou fracionado e modelado tal como um reticulado retangular bidimensional, no

qual as populações são distribuídas em *patches*. Cada *patch* é identificado por dois índices (i, j) , onde i representa a linha e j representa a coluna do reticulado.

Segundo Hassell (2000), quanto mais particionado o reticulado em *patches*, menores são os riscos de extinção.

Para cada geração, a dinâmica consiste de duas fases: uma de dispersão (movimentação durante a geração t) e uma de reprodução (relaciona a população da geração $t + 1$ com a população já movimentada da geração t).

Os processos que vamos estudar poderiam ser formalizados matematicamente, considerando que o estado de um sistema constituído por uma população (espécies interagentes) é representado pelo conjunto

$$E = \{F : Z^2 \rightarrow R^m\},$$

onde $F(i, j)$ é um vetor densidade populacional no *patch* (i, j) com m componentes: $\{F_1(i, j), F_2(i, j), \dots, F_m(i, j)\}$.

A movimentação (dispersão) das populações é descrita por um operador do tipo: $\eta : E \rightarrow E$, isto é, a densidade em todos os *patches* do domínio será alterada de acordo com regra estabelecida. Neste caso consideraremos η local, ou seja, $\eta F(i, j)$ depende do valor de $\{F(m, n)\}$, onde $(m, n) \in V_{ij}$ vizinhança de (i, j) .

A dinâmica pode ser descrita por um operador $\delta : E \rightarrow E$, o qual é pontual, isto é, $[\delta F](i, j)$ depende apenas do valor de $F(i, j)$ no ponto (i, j) . Assim, a evolução do sistema, considerando duas fases, primeiro de dispersão e depois dinâmica vital, pode ser representada por,

$$F_{t+1} = \delta \eta F_t.$$

No que segue, adotaremos a notação usada por Hassell, 1991.

4.1 O MODELO COM DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL

No modelo de Hassell (1991) as populações de hospedeiros e parasitóides no *patch* (i, j) , na geração t são representadas por $N_{i,j}^t$ e $P_{i,j}^t$ respectivamente.

Além disso, Hassell representa por: $N'_{i,j}$, e $P'_{i,j}$, respectivamente, as populações de hospedeiros e de parasitóides no *patch* (i, j) , ainda na geração t , após a fase de movimentação. Sobre estas incidirão as leis de parasitação e procriação, para formar a geração $t + 1$, no *patch* (i, j) . A dinâmica, em cada *patch*, é descrita então, por sistemas de equações a diferenças. Dessa forma, obtemos uma rede de equações (a posição de cada *patch* corresponde a um par (i, j) da rede) acopladas pela dispersão.

Antes de apresentar o modelo específico de Hassell et al. (1991), podemos estabelecer a seguinte regra geral para a movimentação, que valerá para todos os modelos considerados neste trabalho.

Num movimento de dispersão geral, a população de hospedeiros $N'_{i,j}$, que estará na posição (i, j) , após a movimentação durante a geração t , satisfaz:

$$\left(\begin{array}{c} \text{n}^\circ \text{ de} \\ \text{indivíduos} \\ \text{na posição} \\ (i, j), \\ \text{na geração } t \\ \text{após a} \\ \text{movimentação} \end{array} \right) = \left(\begin{array}{c} \text{n}^\circ \text{ de} \\ \text{indivíduos} \\ \text{na posição} \\ (i, j), \\ \text{na geração } t, \\ \text{antes da} \\ \text{movimentação} \end{array} \right) - \left(\begin{array}{c} \text{n}^\circ \text{ de} \\ \text{indivíduos} \\ \text{que saem da} \\ \text{posição } (i, j), \\ \text{para alguma} \\ \text{vizinhança} \\ V_{i,j} \\ \text{na geração } t \end{array} \right) + \left(\begin{array}{c} \text{n}^\circ \text{ de} \\ \text{indivíduos} \\ \text{que entram} \\ \text{na posição} \\ (i, j), \text{ vindos} \\ \text{de alguma} \\ \text{vizinhança,} \\ \text{na geração } t \end{array} \right),$$

ou seja,

$$N'_{i,j} = N_{i,j}^t - \sum_d S_d + \sum_n E_n, \quad (4.2)$$

onde S_d representa o n° de indivíduos que migram da posição (i, j) para os *patches* da vizinhança $V_{i,j}$, por exemplo, S_1 é o n° de indivíduos que saem da posição (i, j)

e migram para a posição $(i-1, j)$ e E_n representa o n° de indivíduos que migram de cada um dos *patches* de $V_{i,j}$ para a posição (i, j) , por exemplo, E_1 é o n° de indivíduos que migram da posição $(i-1, j)$ para a posição (i, j) .

A vizinhança $V_{i,j}$ de um *patch* pode ser estabelecida de diferentes maneiras, tais como, os quatro vizinhos mais próximos, os oito vizinhos mais próximos ou ainda, de alguma outra maneira conveniente ao problema em questão. Neste trabalho, iremos considerar a vizinhança de Moore, ou seja, as 4 células mais próximas de (i, j) , isto é:

$$V_{i,j} = \{(i, j), (i-1, j), (i+1, j), (i, j-1), (i, j+1)\}. \quad (4.3)$$

Neste caso, a equação (4.2) pode ser representada tal como mostra a Fig.4.1.

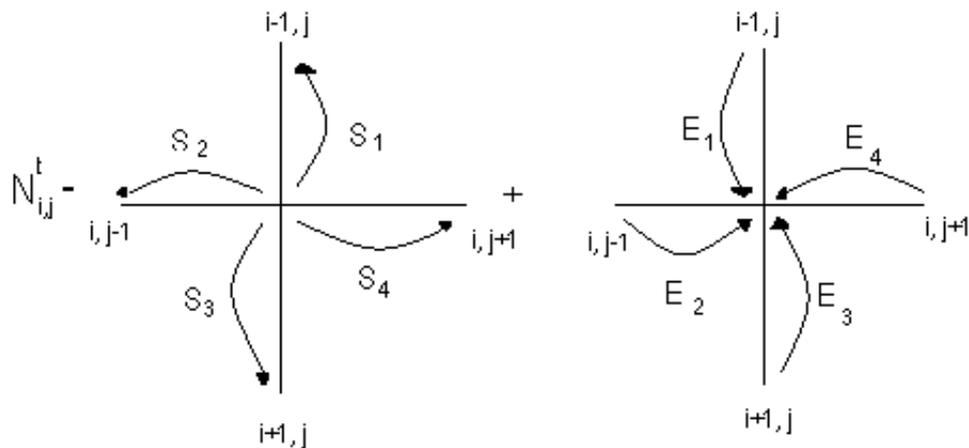


Figura 4.1: Esquema que representa a expressão $N_{i,j}^t = \sum_{d=1}^4 S_d + \sum_{n=1}^4 E_n$.

Podemos também colocar em um mesmo diagrama as entradas em (i, j) e as saídas (que são negativas) de (i, j) , tal como mostra a Fig.4.2.

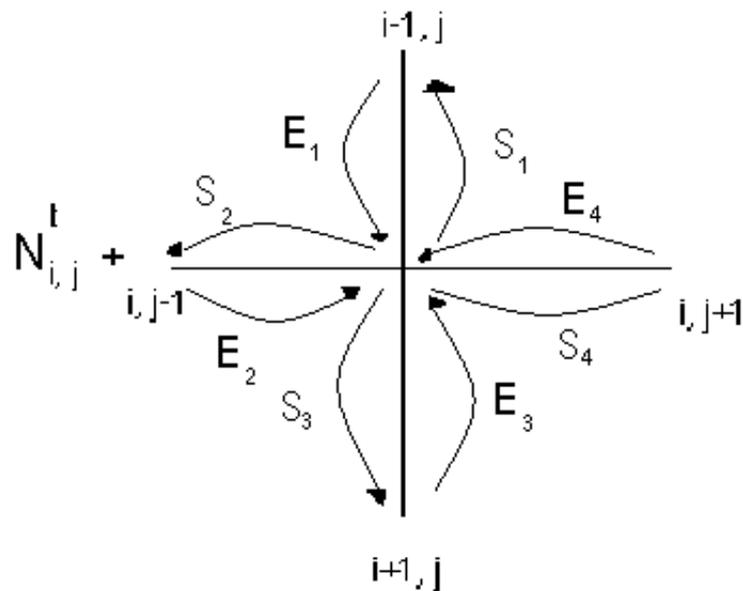


Figura 4.2: Esquema que representa a expressão $N_{i,j}^t - \sum_{d=1}^4 S_d + \sum_n^4 E_n$ apresentando entradas e saídas em um único diagrama.

Podemos também representar em um mesmo diagrama a densidade existente em (i, j) antes da movimentação com a densidade que migra desta posição; este é o significado da curva fechada (é o que resta) apresentada na Fig.4.3. Do lado direito do sinal de igualdade, nesta figura, colocamos todos os termos em um único diagrama.

Mesmo que biologicamente seja mais provável que as duas espécies comportamentos distintos, consideraremos que a movimentação da população de parasitóides seja análoga à movimentação da população de hospedeiros no sentido de ambas envolverem apenas os vizinhos mais próximos.

No caso específico do nosso trabalho, a movimentação considerada é a de dispersão **local difusiva** como em Hassell (1991). A palavra “local” deve-se ao fato de que os deslocamentos ocorrem apenas entre vizinhos mais próximos. Por outro lado, a palavra “difusão” de hospedeiros (parasitóides) indica que frações iguais das populações deslocam-se para cada um dos vizinhos, produzindo, na escala macroscópica, um movimento na direção de menores densidades dos indivíduos.

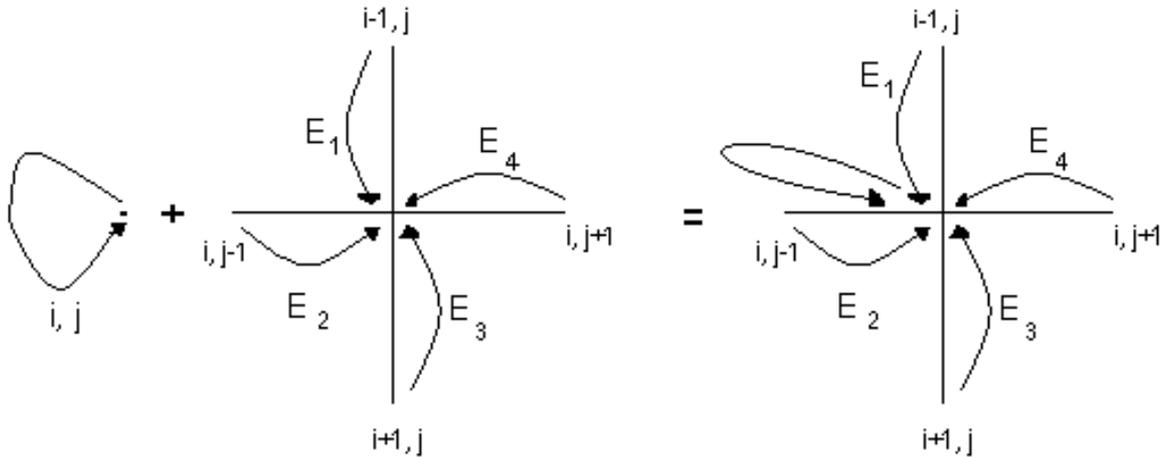


Figura 4.3: A curva fechada à esquerda representa a expressão $N_{i,j}^t - \sum_{d=1}^4 S_d$. O diagrama à direita inclui as três contribuições da equação (4.2).

No final desta secção mostraremos que a característica principal da difusão é homogeneizar uma população espacialmente distribuída.

Neste capítulo, estudaremos o modelo clássico de Hassell et al. (1991), o qual considera a dinâmica de Nicholson-Bailey num modelo espacialmente estruturado do tipo Rede de Mapas Acoplados. No capítulo 5, incluiremos, neste modelo de movimentação, a existência de refúgios.

No modelo de Hassell et al. (1991), frações especificadas das subpopulações de hospedeiros e de parasitóides, movem-se de acordo com um processo de difusão local, e se reproduzem de acordo com o modelo de Nicholson-Bailey.

FASE DE MOVIMENTAÇÃO

Se μ_N e μ_P ($0 < \mu_N < 1$ e $0 < \mu_P < 1$) são, respectivamente, as frações de hospedeiros e parasitóides que abandonam seus *patches* de origem, e se não houver direção preferencial, então a movimentação de hospedeiros (e analogamente, dos parasitóides) entre os cinco *patches*, o *patch* (i, j) e seus quatro vizinhos mais próximos, ocorre de acordo com o esquema da Fig.4.4.

Usando (4.2), podemos escrever:

$$N'_{i,j} = N_{i,j}^t - \mu_N N_{i,j}^t + \frac{\mu_N}{4} [N_{i-1,j}^t + N_{i,j-1}^t + N_{i+1,j}^t + N_{i,j+1}^t], \quad (4.4)$$

que pode ser reescrita como:

$$N'_{i,j} = (1 - \mu_N) N_{i,j}^t + \sum_{(r,s) \in V_{i,j}} \frac{\mu_N}{4} N_{r,s}^t, \quad (4.5)$$

onde $V_{i,j}$ está definida em (4.3).

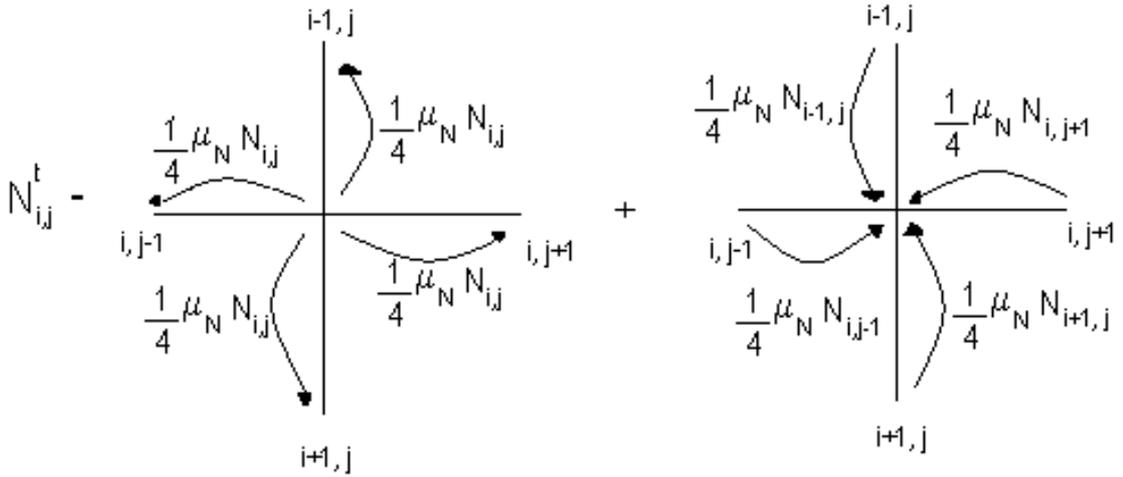


Figura 4.4: Esquema de movimentação local e difusiva.

Analogamente, para a população de parasitóides obtemos:

$$P'_{i,j} = (1 - \mu_P) P_{i,j}^t + \sum_{r,s \in V_{i,j}} \frac{\mu_P}{4} P_{r,s}^t. \quad (4.6)$$

Podemos observar que, o processo de movimentação é na verdade um Laplaceano (discretizado), como esperado em um processo de difusão, ou seja,

$$N'_{i,j} = N_{i,j} + \frac{\mu_N}{4} [N_{i+1,j} - 2N_{i,j} + N_{i-1,j} + N_{i,j+1} - 2N_{i,j} + N_{i,j-1}] = N_{i,j} + \frac{\mu_N}{4} \Delta N_{i,j},$$

isto é,

$$N'_{i,j} - N_{i,j} = \frac{\mu_N}{4} \Delta N_{i,j}.$$

Para uma função $u : R^3 \rightarrow R$, seu Laplaceano $\Delta^2 u = u_{xx} + u_{yy}$ pode ser obtido considerando-se:

$$u(x - h, y, t) = u(x, y, t) - hu_x(x, y, t) + \frac{h^2}{2}u_{xx}(x, y, t) + O(h^3) \text{ e}$$

$$u(x + h, y, t) = u(x, y, t) + hu_x(x, y, t) + \frac{h^2}{2}u_{xx}(x, y, t) + O(h^3).$$

Adicionando as equações acima temos:

$$u(x - h, y, t) + u(x + h, y, t) = 2u(x, y, t) + h^2u_{xx}(x, y, t) + O(h^3).$$

Portanto,

$$u_{xx}(x, y, t) = \frac{u(x - h, y, t) - 2u(x, y, t) + u(x + h, y, t)}{h^2} + O(h).$$

No nosso caso: $u_{xx}(x_i, y_i, t)$ então

$$u_{xx}(x, y, t) \approx u^t(i - 1, j) - 2u^t(i, j) + u^t(i + 1, j). \text{ Analogamente para}$$

$$u_{yy}(x, y, t) \approx u^t(i, j - 1) - 2u^t(i, j) + u^t(i, j + 1).$$

Então,

$$\Delta^2 u = u_{xx} + u_{yy} = (u^t(i - 1, j) - 2u^t(i, j) + u^t(i + 1, j)) + (u^t(i, j - 1) - 2u^t(i, j) + u^t(i, j + 1)).$$

Para *patches* ao longo da fronteira do reticulado, o cálculo de $N'_{i,j}$ e $P'_{i,j}$ é ligeiramente diferente, dependendo se o modelo supõe fronteiras cíclicas, absorventes ou reflexivas.

- fronteiras cíclicas: quando a última fila do reticulado é adjacente da primeira, isto é, em forma de toro. São obviamente irreais mas têm a vantagem de que todos os *patches* são dinamicamente equivalentes, sem efeito de fronteira. Representam um domínio periódico infinito.

- fronteiras absorventes: quando os indivíduos da fronteira são absorvidos, isto é, deixam o domínio, saindo da contabilidade ou morrendo, impondo uma mortalidade adicional.

- fronteiras reflexivas: quando os indivíduos das fronteiras são refletidos de volta para dentro do reticulado. Muitos indivíduos possuem a capacidade de perceber a qualidade do habitat e por exemplo, seriam capazes de perceber um ambiente inóspito fora do domínio e assim decidir não deixá-lo.

O tipo de fronteira tem efeitos pequenos nos resultados exceto que simulações com fronteiras cíclicas tendem a produzir padrões mais simétricos [Hassell et al.,1993].

Neste trabalho serão usadas fronteiras reflexivas. O recurso computacional usado neste trabalho para impor esta condição, foi fixar como zero a ocupação das filas (linhas e colunas) das bordas, diminuindo assim o domínio, e uma regra de movimentação diferente para os elementos nas fronteiras, como descrito a seguir.

A filas de zeros constituem um artifício do programa computacional não estando relacionadas à condição de fronteira.

1ª coluna: $N_{i,1} = 0 (i = 1, \dots, n)$;

n-ésima coluna: $N_{i,n} = 0 (i = 1, 2, \dots, n)$;

1ª linha: $N_{1,j} = 0 (j = 1, 2, \dots, n)$;

n-ésima linha: $N_{n,j} = 0 (j = 1, 2, \dots, n)$.

Assim, a configuração das populações de hospedeiros em cada patch tem a forma:

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 \\ 0 & N_{2,2} & N_{2,3} & \cdots & N_{2,n-2} & N_{2,n-1} & 0 \\ 0 & N_{3,2} & N_{3,3} & \cdots & N_{3,n-2} & N_{2,n-1} & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & N_{n-2,2} & N_{n-2,3} & \cdots & N_{n-2,n-2} & N_{n-2,n-1} & 0 \\ 0 & N_{n-1,2} & N_{n-1,3} & \cdots & N_{n-1,n-2} & N_{n-1,n-1} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Em consequência, nas penúltimas filas, isto é,

$i = 2$ e $i = n - 1$, $j \neq 1, 2, n - 1, n$ e $j = 2$ e $j = n - 1$, $i \neq 1, 2, n - 1, n$, a população que fica nos *patches* será:

$$N_{i,j} - \frac{3\mu_N}{4}N_{i,j} = \left(1 - \frac{3\mu_N}{4}\right)N_{i,j} \quad (4.7)$$

e evidentemente, entradas a partir de elementos vazios são nulas.

Para os patches $N_{2,2}, N_{2,n-1}, N_{n-1,2}$ e $N_{n-1,n-1}$ localizados nos cantos do reticulado formado pelas penúltimas filas, permanece uma população ainda maior: $\left(1 - \frac{\mu_N}{2}\right)N_{i,j}$; para estes *patches*, além disto, duas das entradas são nulas nestas posições.

FASE DE REPRODUÇÃO

$N_{i,j}^{t+1}$ e $P_{i,j}^{t+1}$ são as populações de hospedeiros e parasitóides após a parasitação e a reprodução, ou seja, na geração $t + 1$. São descritas pela dinâmica do modelo de Nicholson-Bailey (4.1) e levam a:

$$N_{i,j}^{t+1} = \lambda N'_{i,j} \exp(-a P'_{i,j}) \quad (4.8)$$

$$P_{i,j}^{t+1} = c N'_{i,j} [1 - \exp(-a P'_{i,j})], \quad (4.9)$$

onde $N'_{i,j}$ e $P'_{i,j}$ são as populações de hospedeiros e parasitóides respectivamente, no *patch* (i, j) após a movimentação descrita anteriormente; e os parâmetros a, c e λ são os mesmos definidos no capítulo 2.

Hassell et al. (1991) mostraram que a dispersão difusiva quando acoplada à dinâmica de Nicholson-Bailey, representada pelos sistemas (4.5)-(4.6) e (4.8)(4.9), pode conduzir à coexistência das espécies para tempos suficientemente grandes.

Podemos observar que na ausência de parasitóides, $P^t = 0$, a equação (4.6) fornece $P'_{i,j} = 0$, donde o sistema (4.8)-(4.9) se reduz a:

$$\begin{cases} N_{i,j}^{t+1} = \lambda N'_{i,j} \\ P_{i,j}^{t+1} = 0, \end{cases}$$

ou seja, apenas a população de hospedeiros sobrevive, de acordo com:

$$N_{i,j}^{t+1} = \lambda \left[(1 - \mu_N) N_{i,j}^t + \sum_{r,s \in V_{i,j}} \frac{\mu_N}{4} N_{r,s}^t \right]. \quad (4.10)$$

Com esta equação, podemos fixar os parâmetros: $\lambda = 2$, $\mu_N = 0,7$ e supor uma distribuição inicial de hospedeiros no reticulado, de tamanho 53×53 , tal que em $t = 0$, o único *patch* ocupado seja $(i, j) = (26, 26)$, no qual colocamos $N_{26,26}^0 = 0,8$ e $\forall (i, j) \neq (26, 26)$, $N_{i,j}^0 = 0$. Com esta distribuição inicial, podemos calcular pela equação (4.10), $N_{i,j}^{t+1}$, $\forall i = 1, 2, \dots, 53$, $j = 1, 2, \dots, 53$ para qualquer t . Na Fig.4.5, apresentamos a população total:

$$\tilde{N}_t = \sum_{i=1}^{53} \sum_{j=1}^{53} N_{i,j}^t, \text{ para } t = 0 \text{ a } 15,$$

(os pontos estão interligados para melhor visualização do comportamento).

Na Fig.4.6, apresentamos a seqüência das distribuições espaciais da população de hospedeiros entre os diversos patches, para $t = 0, 5, 10$ e 15 . Estas distribuições são ilustradas através do comando “DensityPlot” do software Mathematica. Nestes gráficos, a densidade populacional em cada patch do domínio é

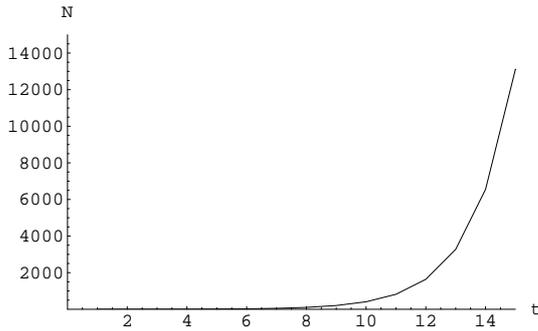


Figura 4.5: Série temporal da população dos hospedeiros na ausência de parasitóides, para $n = 53$; $\lambda = 2$; $\mu_N = 0,7$.

representada por meio de uma escala de cores, sendo que maiores densidades populacionais são representadas por cores mais escuras.

Outra observação corresponde ao que ocorre na ausência de hospedeiros ($N^t = 0$), a qual implica que a população de parasitóides (P^t) também irá para zero.

O efeito apenas da difusão é obtido da equação (4.10) para $\lambda = 1$.

A característica principal da difusão, que é homogeneizar progressivamente uma população espacialmente distribuída, pode ser demonstrada observando a variação da população no sítio (i, j) .

$$N_{i,j}^{t+1} - N_{i,j}^t = \mu_N [\text{média aritmética da população na vizinhança} - N_{i,j}^t].$$

Assim, $N_{i,j}^{t+1} > N_{i,j}^t$, se a média da população na vizinhança for maior do que o valor $N_{i,j}^t$ e $N_{i,j}^{t+1} < N_{i,j}^t$, se a média da população da vizinhança for menor do que $N_{i,j}^t$.

Na Fig.4.7, apresentamos a população total de hospedeiros para $t = 0$ a $t = 300$. A homogeneização pode ser observada nos gráficos das Fig.4.8 a Fig.4.10, nos quais apresentamos a seqüência das distribuições espaciais da população de hospedeiros entre os diversos patches, para $t = 1, 5, 10, 20, 50, 75, 100, 125, 150, 175, 200$ e 300 . Estas distribuições são ilustradas através do comando “DensityPlot”.

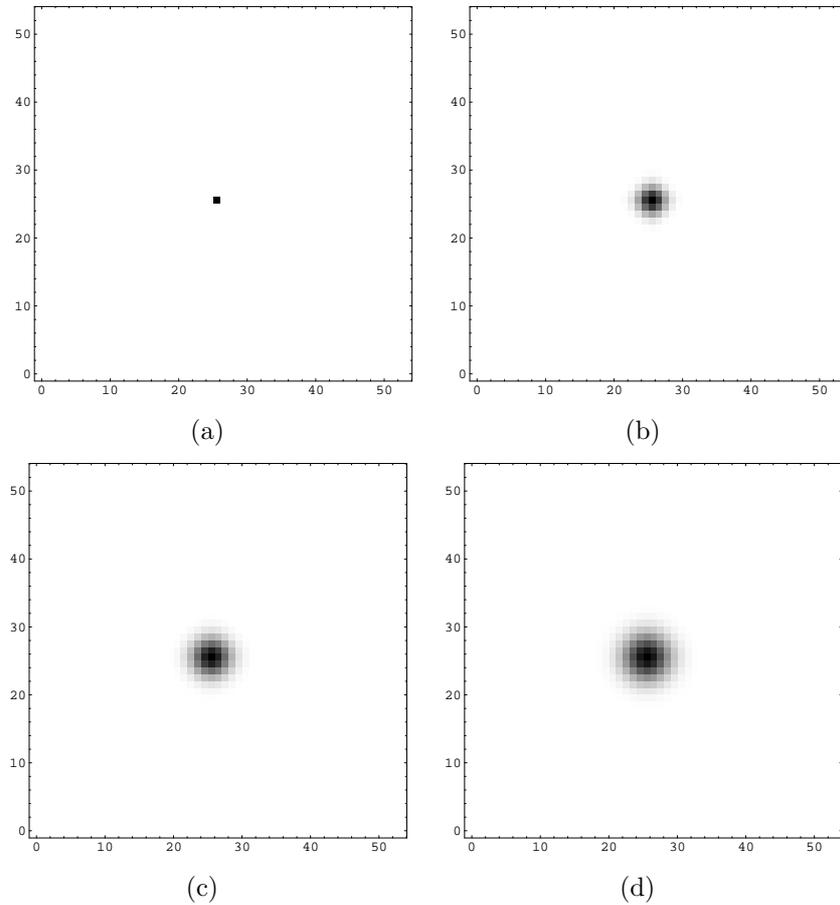


Figura 4.6: Gráficos de distribuição espacial apenas da população de hospedeiros ($P^t = 0$), dada pela equação (4.10). (a) condição inicial, (b) distribuição na quinta iteração, (c) distribuição na décima iteração, (d) distribuição na décima quinta iteração para um reticulado 53×53 ; e $\mu_N = 0,7$; e $\lambda = 2$ e $a = 0,5$.

4.2 SIMULAÇÕES DO MODELO

As figuras que serão apresentadas nesta secção, terão dois tipos de gráficos. O primeiro refere-se a séries temporais das populações totais de N hospedeiros (linha pontilhada), e de P parasitóides (linha contínua), em função de t . O segundo tipo de gráfico são os “DensityPlot”, da distribuição espacial para cada uma destas espécies, em um valor específico de t , que será indicado.

Neste modelo, seis parâmetros devem ser considerados: os fatores constantes de reprodução λ dos hospedeiros e c dos parasitóides, as frações de

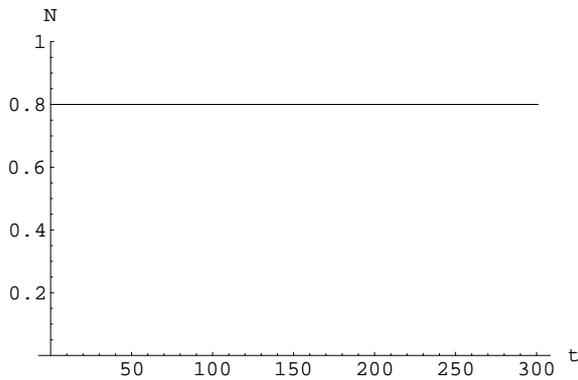


Figura 4.7: Série temporal da população dos hospedeiros $n = 25$; $\lambda = 2$; $\mu_N = 0,7$.

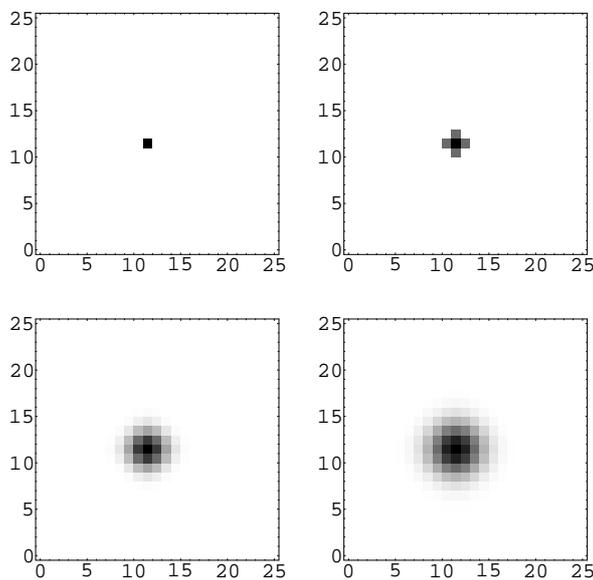


Figura 4.8: Distribuição espacial da população dos hospedeiros para condição inicial, $t = 1$, $t = 5$, $t = 10$ e $n = 25$; $\lambda = 2$; $\mu_N = 0,7$.

dispersão μ_N de hospedeiros e μ_P de parasitóides, a eficiência a do parasitóide e o lado n do reticulado.

Estudos desses sistemas mostraram que variações no tamanho n do reticulado, nas frações de dispersão μ_N, μ_P , ou ainda no fator de reprodução λ (não depende de c) produzem uma notável variabilidade de comportamentos [Hassell et al., 1991].

Num mesmo sistema cartesiano de eixos apresentaremos duas séries temporais, para diferentes valores dos parâmetros $(n, \mu_N$ e $\mu_P)$, (a) população

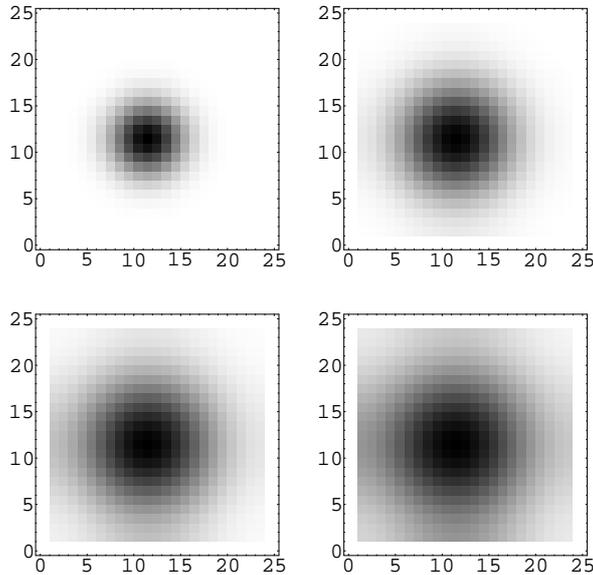


Figura 4.9: Distribuição espacial da população dos hospedeiros para $t = 20$, $t = 50$, $t = 75$, $t = 100$ e $n = 25$; $\lambda = 2$; $\mu_N = 0,7$.

dos hospedeiros, em linha tracejada e dos parasitóides, em linha contínua (estamos ligando os pontos, que só existem para t inteiro, de modo a visualizar melhor o comportamento). Além disto, apresentaremos a distribuição espacial das populações de hospedeiros e das populações de parasitóides em determinado instante de tempo.

Através de simulações iniciadas em $t = 0$ com populações localizadas num único *patch* e com os restantes vazios, isto é: $F_{i,j}^0 = 0$ e $N_{i,j}^0 = 0$, para todo $i, j \neq \frac{n-1}{2}$; $N_{\frac{n-1}{2}, \frac{n-1}{2}}^0 = 0,8$ e $F_{\frac{n-1}{2}, \frac{n-1}{2}}^0 = 0,8$, com os fatores de reprodução dos hospedeiros e dos parasitóides, respectivamente, $\lambda = c = 2$ e a eficiência dos parasitóides $a = 0,5$, pudemos fazer as seguintes constatações:

- a) Para reticulados muito pequenos, o sistema é levado à extinção, extinguindo-se primeiro a população de hospedeiros, para depois acontecer a extinção dos parasitóides, como por exemplo, para $n = 5$, na Fig.4.11.
- b) Para reticulados um pouco maiores é possível que ocorra a extinção apenas da população de parasitóides e conseqüentemente o crescimento ilimitado da população de hospedeiros, como por exemplo, para $n = 7$, na Fig.4.12.

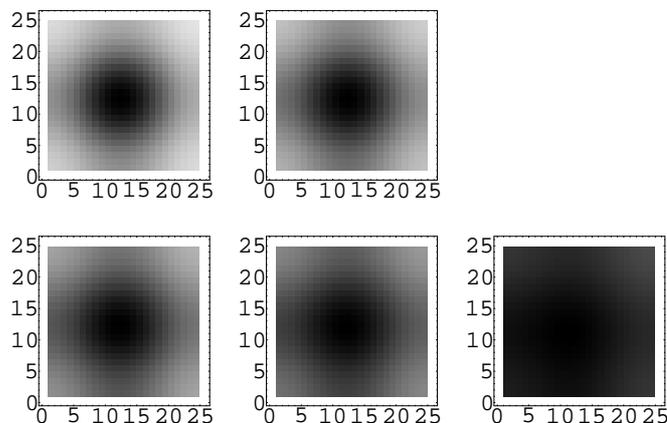


Figura 4.10: Distribuição espacial da população dos hospedeiros para $t = 125$, $t = 150$, $t = 175$, $t = 200$, $t = 300$ e $n = 25$; $\lambda = 2$; $\mu_N = 0,7$.

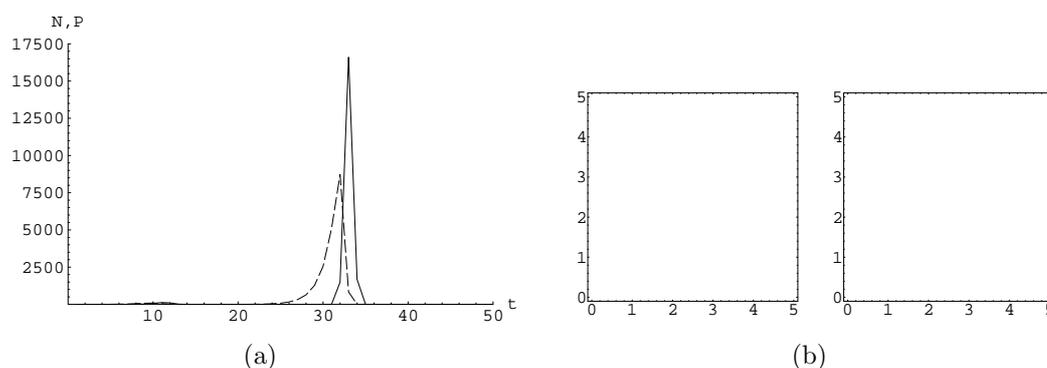


Figura 4.11: $n = 5$; $\mu_N = 0,6$; $\mu_P = 0,2$. (a) Séries temporais para N_t e P_t , (b) distribuição espacial N_t (à esquerda) e dos parasitóides P_t , (à direita), em $t = 50$.

c) Aumentando o tamanho do reticulado, mas mantendo $n < 15$, foi constatada a persistência das populações (figuras não apresentadas) em alguns casos e extinção em outros, dependendo dos valores de μ_N e de μ_P . Para reticulados ainda maiores, $n \geq 15$, a coexistência de ambas as espécies foi detectada na grande maioria dos casos [Hassell et al.,1991]. Na Fig.4.13 apresentamos o gráfico das populações totais, para $n = 15$, onde a população de parasitóides vai para a extinção e a de hospedeiros cresce infinitamente.

Com relação à influência dos parâmetros μ_N , μ_P na distribuição espacial das populações, Hassell et al. (1991) determinaram regiões no espaço de parâmetros $\mu_N \times \mu_P$, correspondentes a padrões espaciais distintos para $n = 30$. Em

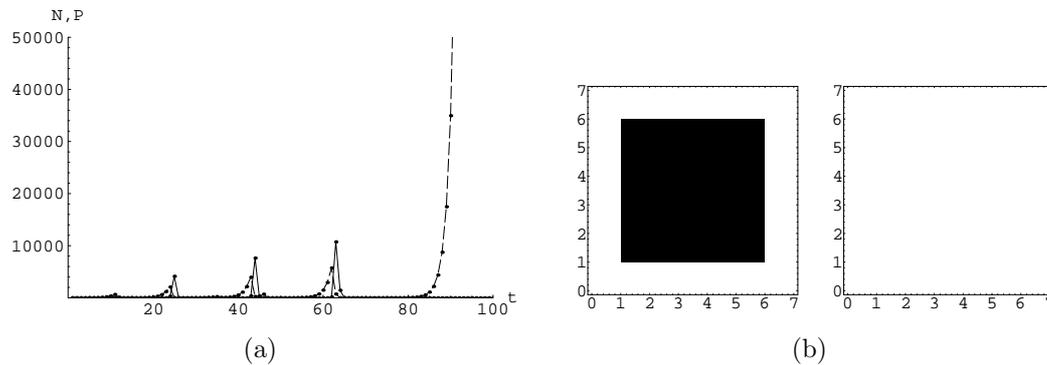


Figura 4.12: $n = 7$; $\mu_N = 0,03$; $\mu_P = 0,9$ (a) Séries temporais para N_t e P_t , (b) distribuição espacial N_t (à esquerda) e dos parasitóides P_t , (à direita), em $t = 100$.

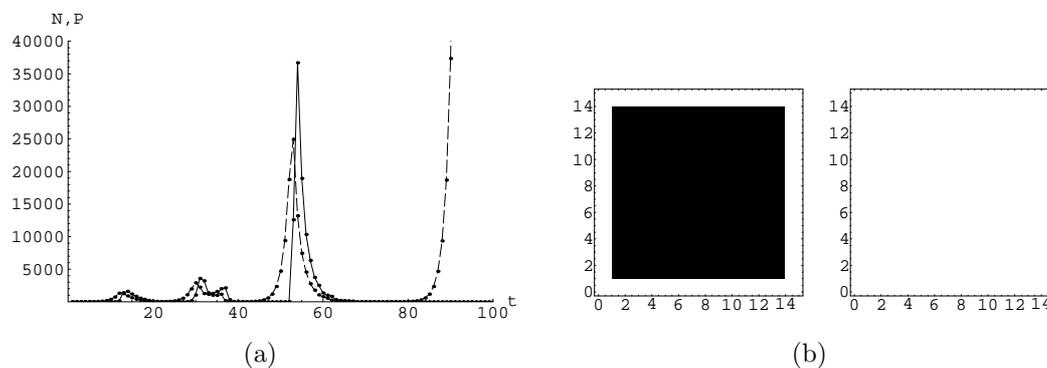


Figura 4.13: $n = 15$; $\mu_N = 0,6$; $\mu_P = 0,6$, (a) Séries temporais para N_t e P_t , (b) distribuição espacial N_t (à esquerda) e dos parasitóides P_t , (à direita), em $t = 100$.

nosso trabalho, obtemos os padrões em questão, a partir de um reticulado 53×53 . Entre os padrões encontrados, citamos:

- **Rede cristalina** ocorre quando houver a combinação de dispersão de hospedeiros muito baixa, isto é, μ_N muito pequeno e dispersão de parasitóides muito alta, isto é, μ_P muito próximo de um. Este padrão se caracteriza pelo aspecto estático (o padrão se mantém com o tempo) da distribuição espacial. Nesta região dos parâmetros, as populações persistem podendo até mesmo, estabilizar (tornar-se constantes). Este padrão pode ser visualizado na Fig.4.14 (b). Na Fig.4.14 (a), apresentamos os gráficos das séries temporais para as somas N_t e P_t , para $400 < t < 500$ onde podemos observar que N_t e P_t têm praticamente o mesmo valor os quais são aproximadamente constantes.

Para reconhecer padrões, é conveniente deixar passar os transientes, para então examinar os gráficos “DensityPlot” correspondentes. Este procedimento foi usado nas Fig.4.14 a Fig.4.17.

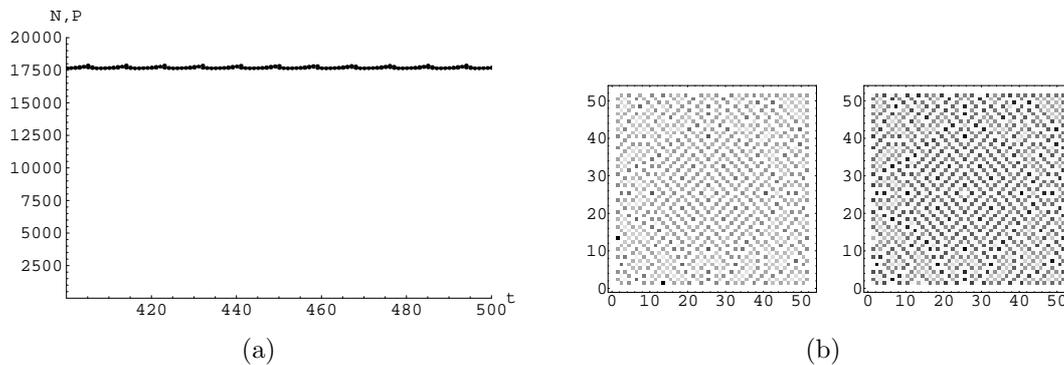


Figura 4.14: $n = 53$, $\mu_N = 0,05$; $\mu_P = 0,99$ (a) Séries temporais para N_t e P_t , (b) distribuição espacial N_t (à esquerda) e dos parasitóides P_t , (à direita), em $t = 500$.

- O padrão **caótico** é caracterizado por populações flutuantes de hospedeiros e de parasitóides, de patch para patch, com organização espacial de pouca duração. O padrão “caos espacial” é um padrão espacialmente irregular ou errático, mudando de geração em geração, de forma aparentemente imprevisível.

O total das metapopulações geralmente permanece limitado mas, grandes oscilações são observadas. Este padrão aparece numa faixa intermediária de valores de $\mu_N \times \mu_P$, entre as regiões de rede cristalina e de espiral. Apesar da falta de estrutura reconhecível, as populações parecem coexistir indefinidamente. Este padrão pode ser visualizado na Fig.4.15 (b). Na Fig.4.15 (a), podemos observar que as populações totais N_t e P_t , oscilam praticamente da mesma forma, com aparente efeito de retardo dos parasitóides com relação aos hospedeiros.

- O padrão **espiral** é caracterizado por densidades de população que formam ondas espirais que giram movendo-se em cada uma das quatro direções em torno de pontos focais quase imóveis.

Na região onde ocorre a formação de padrão espiral, a probabilidade de extinção cresce principalmente para $n < 15$ [Hassell et al.,1991]. Este padrão

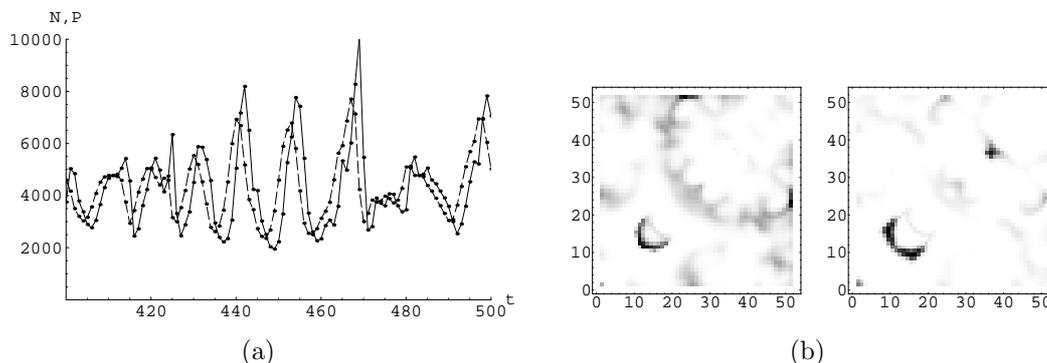


Figura 4.15: $n = 53$; $\mu_N = 0,2$; $\mu_P = 0,9$ (a) Séries temporais para N_t e P_t , (b) distribuição espacial N_t (à esquerda) e dos parasitóides P_t , (à direita), em $t = 500$.

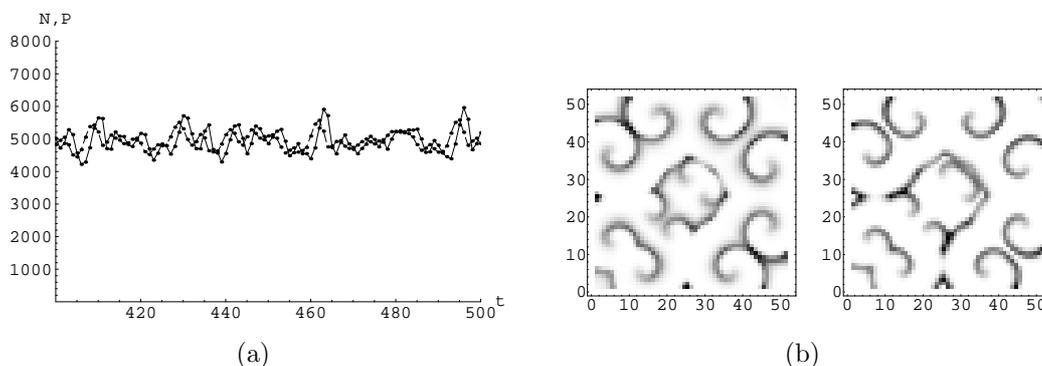


Figura 4.16: $n = 53$; $\mu_N = 0,6$; $\mu_P = 0,6$ (a) Séries temporais para N_t e P_t , (b) distribuição espacial N_t (à esquerda) e dos parasitóides P_t , (à direita), em $t = 500$.

pode ser visualizado nas Fig.4.16 (b) e Fig.4.17 (b). Ambas apresentam padrão espiral, um efeito de retardo da população de parasitóides com relação à população de hospedeiros, e um valor médio quase igual e praticamente constante. Enquanto na Fig.4.16, as amplitudes das diversas oscilações são distintas, na Fig.4.17 as oscilações das populações totais parecem periódicas, sugerindo comportamento cíclico.

- Foi constatada também uma região no espaço dos parâmetros (de altos valores de μ_N e baixos valores de μ_P), onde **dificilmente acontece a formação de espirais**. Nesta região, não há um padrão definido. Pode ocorrer quando o reticulado é muito pequeno, quando a fração de parasitóides que se movimenta é muito pequena, ou então, quando ambas as frações de parasitóides e de hospedeiros que se movimentam

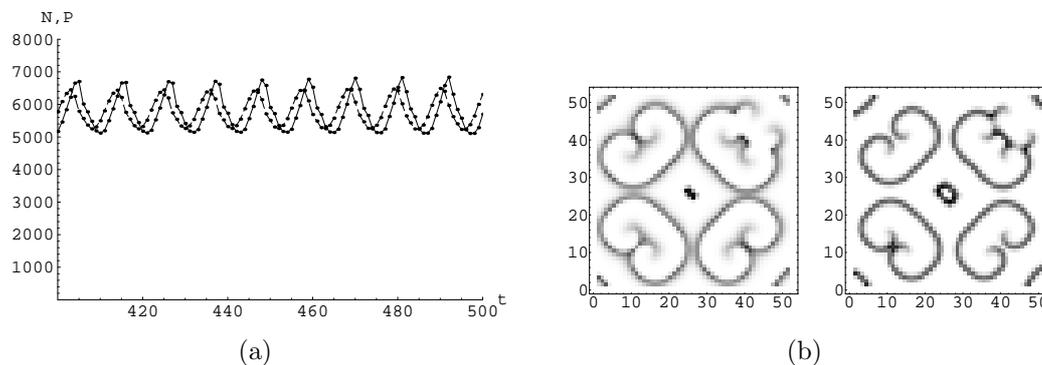


Figura 4.17: $n = 53$; $\mu_N = 0,7$; $\mu_P = 0,4$ (a) Séries temporais para N_t e P_t , (b) distribuição espacial N_t (à esquerda) e dos parasitóides P_t , (à direita), em $t = 500$.

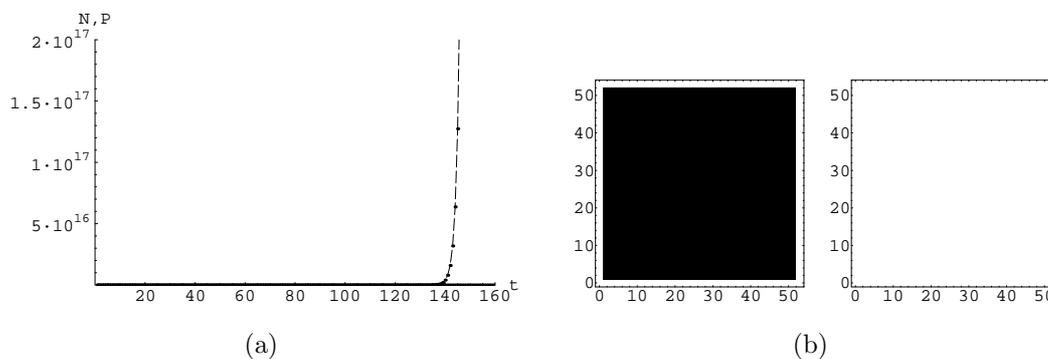


Figura 4.18: $n = 53$; $\mu_N = 0,8$; $\mu_P = 0,2$ (a) Séries temporais para N_t e P_t , (b) distribuição espacial N_t (à esquerda) e dos parasitóides P_t , (à direita), em $t = 160$.

é muito pequena. Esta situação pode ser visualizada nas Fig.4.12 (b), Fig.4.13 (b) e Fig.4.16 (b).

Na Fig.4.16 (a) ilustramos a dinâmica nesta região dos parâmetros onde ocorre a extinção apenas da população de parasitóides. Conseqüentemente, a população de hospedeiros cresce infinitamente e nenhum padrão espacial é estabelecido.

Observando as Fig.4.14 a Fig.4.17, podemos perceber que reticulados maiores favorecem a coexistência das espécies. Comparando agora as Fig.4.13 e Fig.4.16, obtidas com os mesmos valores de λ , c , μ_N e de μ_P , e alterando apenas o tamanho do reticulado, podemos observar que aumentar o número de patches tem efeito estabilizador. Outro aspecto que devemos salientar é de que o padrão também

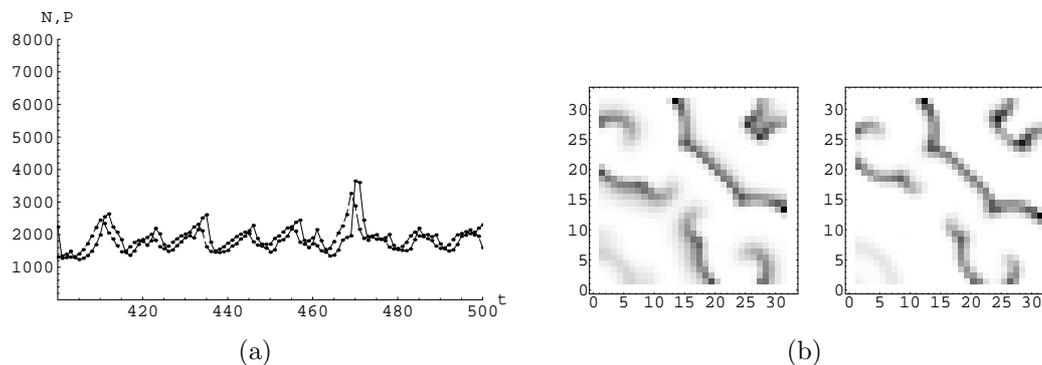


Figura 4.19: $n = 33$; $\mu_N = 0,6$; $\mu_P = 0,6$ (a) Séries temporais para N_t e P_t , (b) distribuição espacial N_t (à esquerda) e dos parasitóides P_t , (à direita), em $t = 500$.

sofre alterações com o tamanho do reticulado, pois para $\mu_N = \mu_P = 0,6$ e $n = 15$ não há padrão definido, para $n = 33$ e para $n = 53$ o padrão é espiral (veja Fig.4.13, Fig.4.19 e Fig.4.16).

Ao encerrar este capítulo, podemos então concluir que, se acrescentarmos movimentação (dispersão difusiva) ao modelo de Nicholson-Bailey, que antes previa a extinção de ambas as populações para $0 < \lambda < 1$ e persistência com equilíbrio instável para $\lambda > 1$, podemos obter a coexistência e até mesmo, conquistar a estabilidade do equilíbrio de persistência, mesmo quando parasitóides procuram aleatoriamente dentro dos patches, ou quando não há uma capacidade de suporte do meio ambiente, e mesmo quando a eficiência do parasitóide e a razão de reprodução dos hospedeiros são constantes.

5 SISTEMA PARASITÓIDE-HOSPEDEIRO COM MOVIMENTAÇÃO E COM REFÚGIO

No capítulo 4, estudamos a influência da divisão do ambiente em patches, entre os quais, acontece uma dispersão difusiva, de modo que, uma fração da população de hospedeiros e de parasitóides abandona seus patches para povoar patches adjacentes (quatro vizinhos mais próximos). Constatou-se que a dispersão difusiva também contribui para a coexistência das espécies.

Neste capítulo, além da movimentação das espécies, será considerada a existência explícita de refúgios, em certas regiões do reticulado.

Locais físicos em que parte da população hospedeira pode recolher-se para proteger-se dos parasitóides são denominados **refúgios**. Servem como sítios de preservação de espécies vulneráveis à predação, que, de outra forma, poderiam tornar-se extintas. Tais sítios também beneficiam indiretamente as espécies predadoras visto que uma reposição maior de presas reforça a fonte de alimentos nas áreas desprotegidas.

Como exemplo de hospedeiros que fazem uso de refúgios para se proteger podemos citar:

Há várias maneiras de se considerar os refúgios no modelo que estamos analisando. Poder-se-ia considerar, por exemplo, como regiões do espaço nas quais os parasitóides não tivessem acesso ou regiões para as quais apenas uma pequena fração de parasitóides pudesse se locomover.

Neste trabalho, iremos considerar como refúgios, regiões do espaço em que a eficiência do parasitóide em encontrar hospedeiros é muito menor do que no restante do reticulado. Assim, a inclusão de refúgios no modelo do capítulo 4 será estudada através de simulações com os sistemas (4.4)-(4.5) e (4.7)-(4.8), considerando

o parâmetro “ a ” muito menor em algumas regiões do reticulado do que no restante. Nestas regiões (chamadas refúgios), a movimentação dos parasitóides ocorre como nas demais, no entanto os hospedeiros estarão menos suscetíveis aos ataques dos parasitóides.

Como exemplo deste tipo de refúgio, que iremos considerar neste capítulo, poderíamos citar o sistema formado pela cochonilha califórnia red scale (*Aonidiella aurantii*) e seu parasitóide (*Aphytis melinus*). Reeve and Murdoch (1986) mostraram que no interior de árvores de cítricos, o parasitismo é uma ordem de magnitude menor do que no exterior das árvores. Isto ocorre por diversas razões: no interior as formigas Argentinas interferem com os parasitóides, a casca das árvores não possui cor atrativa a eles e as cochonilhas apresentam-se em menor tamanho [Murdoch et al., 1995].

Outro exemplo são espécies que apresentam mimetismo em determinados tipos de vegetação, o que lhes proporciona certa proteção aos ataques dos parasitóides nestas áreas.

O hábitat continuará sendo considerado como um reticulado bidimensional, no qual as populações serão distribuídas em cada vértice (célula).

Mantemos as mesmas condições iniciais do capítulo anterior ($t = 0$, a densidade das populações é não nula apenas na célula central), as mesmas condições de fronteira (reflexiva), o mesmo tamanho de reticulado (53×53), eliminamos os transientes (registrando apenas as densidades para $t > 300$) e fixamos os parâmetros $\lambda = c = 2$ (fator de reprodução dos hospedeiros e parasitóides, respectivamente). A única alteração consiste em permitir que a eficiência do parasitóide varie de acordo com o patch. A eficiência é agora uma função de i e j como segue:

$$a(i, j) = \begin{cases} a_R \ll a, & \text{se } (i, j) \in \text{ ao refúgio} \\ a, & \text{se } (i, j) \notin \text{ ao refúgio.} \end{cases}$$

Os refúgios usados nas simulações deste capítulo, estão localizados no domínio conforme a Fig.5.1 sendo que adotaremos a nomenclatura estabelecida em

Tabela 5.1: Localização dos refúgios dentro do reticulado.

Tipo	refúgio	linha(s) i	coluna(s) j
(a)	1 (4×6) no centro	$24 \leq i \leq 27$	$24 \leq j \leq 29$
(b)	1 (4×6)no canto	$10 \leq i \leq 13$	$10 \leq j \leq 15$
(c)	6 (2×2)	$13 \leq i \leq 14$	$11 \leq j \leq 12$; $27 \leq j \leq 28$; $43 \leq j \leq 44$
		$38 \leq i \leq 39$	$11 \leq j \leq 12$; $27 \leq j \leq 28$; $43 \leq j \leq 44$
(d)	6(2×4)	$16 \leq i \leq 17$	$10 \leq j \leq 13$; $24 \leq j \leq 27$; $38 \leq j \leq 41$
		$36 \leq i \leq 37$	$10 \leq j \leq 13$; $24 \leq j \leq 27$; $38 \leq j \leq 41$
(e)	1 (1×24)	$i = 25$	$15 \leq j \leq 38$
(f)	24 (1×1)	$i = 8$	$j = 11$; 22; 33; 45
		$i = 16$	$j = 11$; 22; 33; 45
		$i = 24$	$j = 11$; 22; 33; 45
		$i = 32$	$j = 11$; 22; 33; 45
		$i = 40$	$j = 11$; 22; 33; 45
		$i = 48$	$j = 11$; 22; 33; 45
(g)	6 (4×4)	$16 \leq i \leq 19$	$10 \leq j \leq 13$; $24 \leq j \leq 27$; $38 \leq j \leq 41$
		$36 \leq i \leq 39$	$10 \leq j \leq 13$; $24 \leq j \leq 27$; $38 \leq j \leq 41$
(h)	1 (2×2)	$24 \leq i \leq 25$	$24 \leq j \leq 25$
(i)	2 (2×2)	$25 \leq i \leq 26$	$15 \leq j \leq 16$; $35 \leq j \leq 36$

sua legenda. Esclarecemos que esta figura pretende apenas localizar as diversas configurações de refúgios que consideramos em nossos estudos não se tratando de diagramas de distribuições de densidades populacionais. As posições dos refúgios são estabelecidas na tabela 5.1.

Serão apresentados resultados que mostram a influência de tais refúgios, no modelo parasitóide-hospedeiro de Nicholson-Bailey espacialmente estruturado do tipo Rede de Mapas Acoplados, apresentado no capítulo anterior.

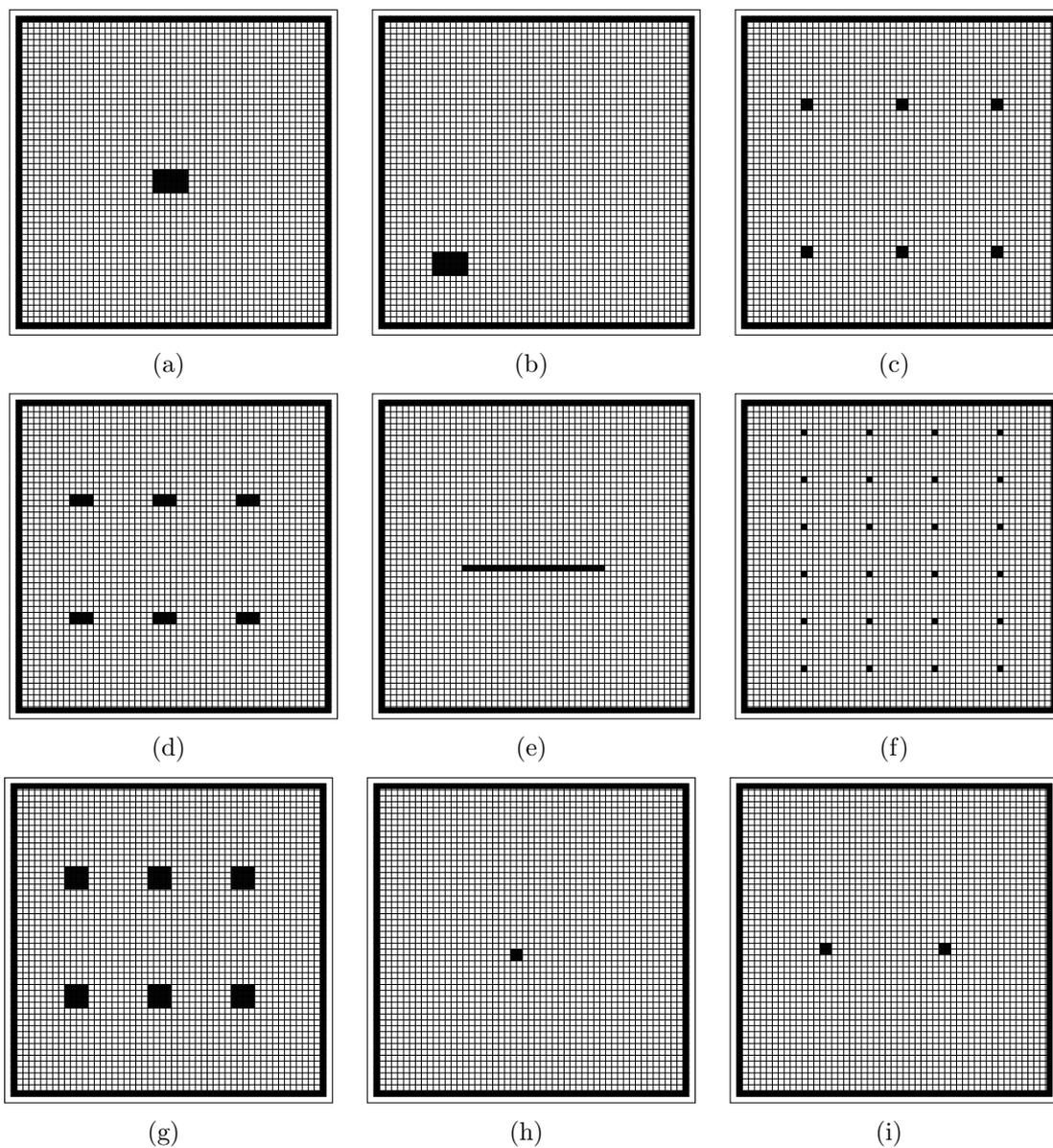


Figura 5.1: Posições do refúgio dentro do reticulado. (a) 1 refúgio 4×6 , células no centro, (b) 1 refúgio 4×6 células num canto, (c) 6 refúgios (2×2) , (d) 6 refúgios (2×4) , (e) 1 refúgio (1×24) , (f) 24 refúgios (1×1) , (g) 6 refúgios (4×4) , (h) 1 refúgios (2×2) , (i) 2 refúgios (2×2) . Detalhes da localização destes refúgios na tabela 5.1.

5.1 INCLUSÃO DE REFÚGIOS

Com os parâmetros e condições iniciais estabelecidos na introdução deste capítulo, e pré-fixando uma configuração de 6 refúgios (2×2), apresentada na Fig.5.1 (c), escolhemos três conjuntos de pares de valores, μ_N , μ_P , correspondentes a três diferentes tipos de padrão espacial na ausência de refúgios.

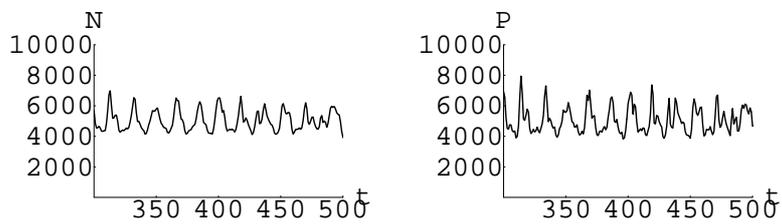
Nosso objetivo é estudar a influência desta distribuição de refúgios nas populações totais médias e na distribuição espacial das populações. Os resultados de nossas simulações estão apresentados nas Fig.5.2 a Fig.5.4, cuja síntese está na tabela 5.2.

Nos gráficos das Fig.5.2 a Fig.5.4, apresentamos em (a) e (b) resultados de simulações sem refúgios e em (c) e (d) resultados de simulações com 6 refúgios (2×2). Em (a) e (c) séries temporais dos hospedeiros $N(t)$ (à esquerda) e dos parasitóides $P(t)$ (à direita). Em (b) e (d), distribuição espacial de hospedeiros (à esquerda) e dos parasitóides (à direita), no tempo $t = 500$.

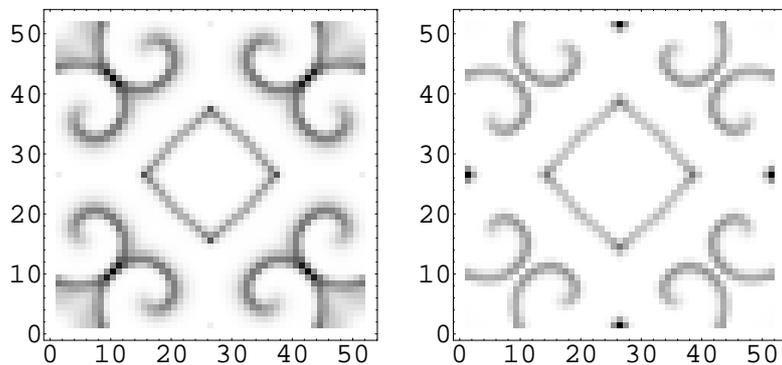
Tabela 5.2: Comparação de médias aproximadas das populações totais sem e com refúgios.

Fig.	parâmetros		média pop.total s/ refúgio		média pop.total c/ refúgio		padrão c/ refúgio espacial
	μ_N	μ_P	N	P	N	P	
5.2	0,6	0,6	5000	5000	7000	7000	espiral
5.3	0,02	0,99	37000	37000	70000	70000	rede cristalina
5.4	0,2	0,7	5000	5000	6000	6000	caos

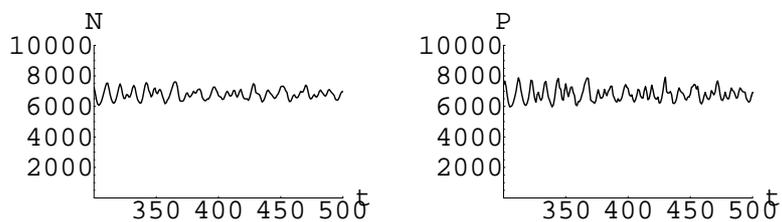
De imediato, observamos que o tipo de padrão espacial não foi afetado pela presença destes refúgios. Por outro lado, da comparação de padrões obtidos em $t = 500$, na Fig.5.2 que corresponde ao padrão espiral, parece-nos que este padrão fica reforçado pela presença destes refúgios, estando as espirais marcadas com mais contrastes e o número de focos aumentado.



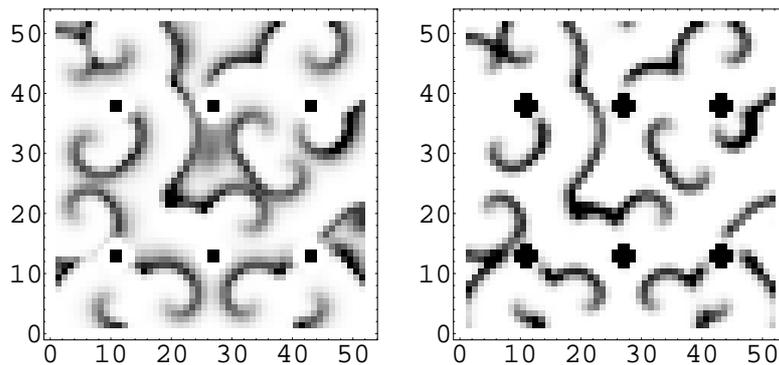
(a)



(b)

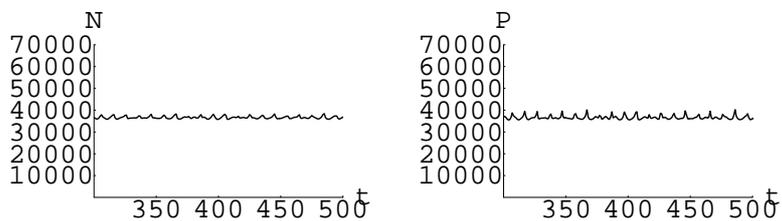


(c)

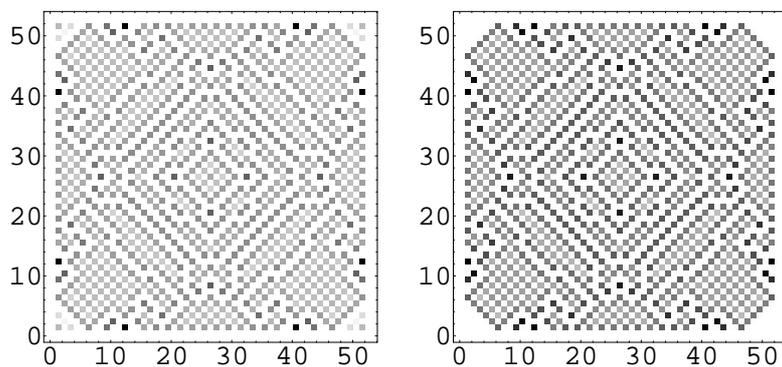


(d)

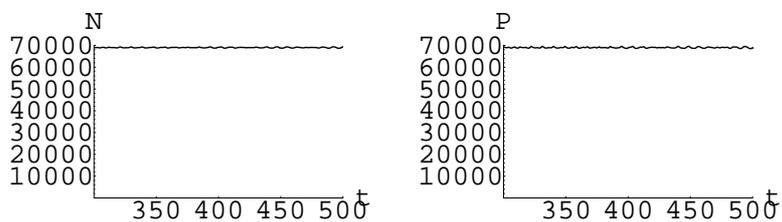
Figura 5.2: $\mu_N = \mu_P = 0,6$. (a) e (b) sem refúgio, (c) e (d) com 6 refúgios (2×2). Em (a) e em (c), séries temporais $N(t)$ e $P(t)$ em (b) e (d), distribuição espacial de hospedeiros e de parasitoides em $t = 500$.



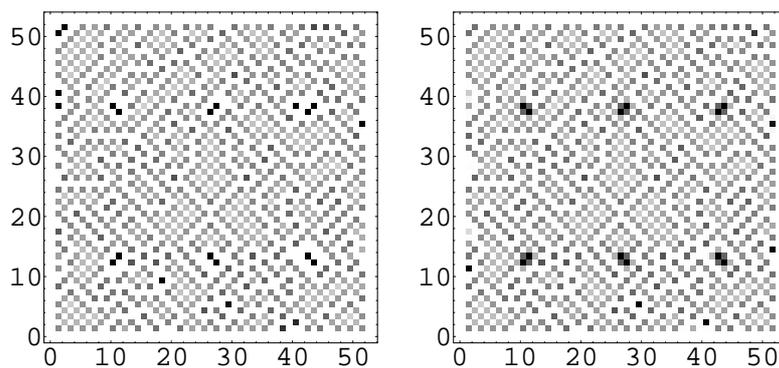
(a)



(b)

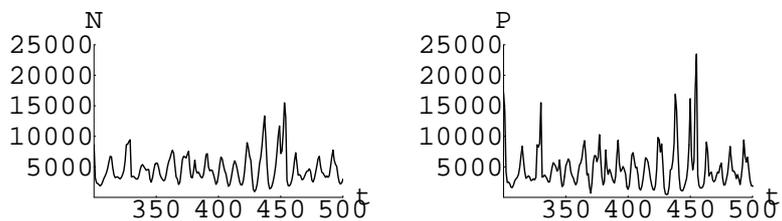


(c)

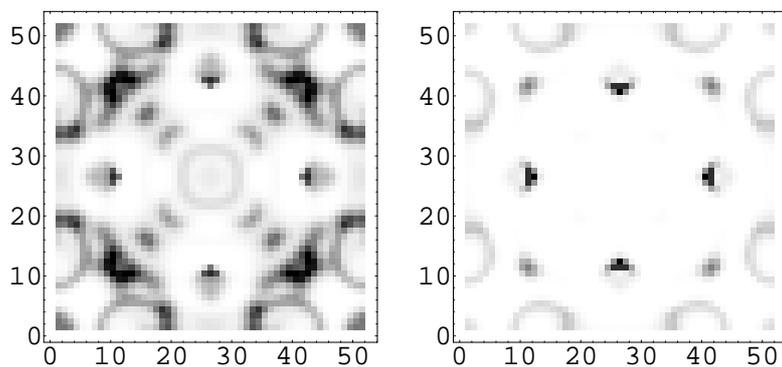


(d)

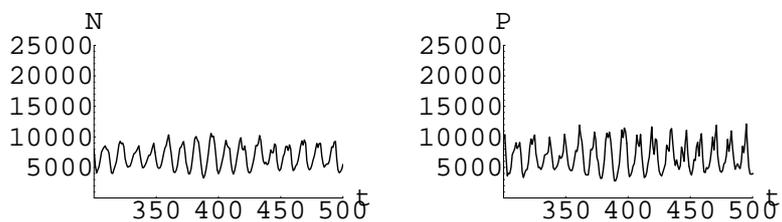
Figura 5.3: $\mu_N = 0,02$ e $\mu_P = 0,99$. (a) e (b) sem refúgio, (c) e (d) com 6 refúgios (2×2). Em (a) e em (c), séries temporais $N(t)$ e $P(t)$ em (b) e (d), distribuição espacial de hospedeiros e de parasitóides em $t = 500$.



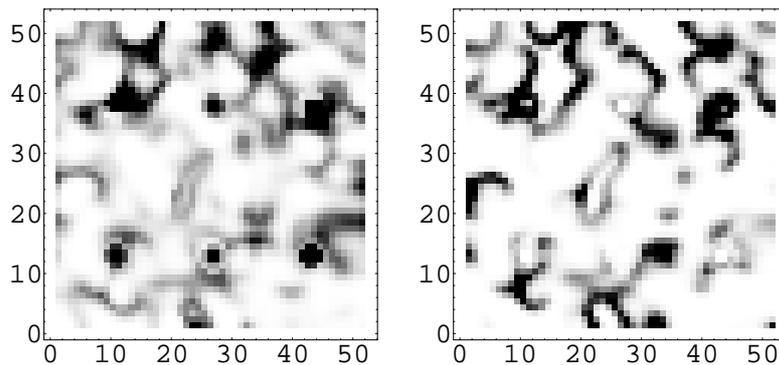
(a)



(b)



(c)



(d)

Figura 5.4: $\mu_N = 0,2$ e $\mu_P = 0,7$. (a) e (b) sem refúgio, (c) e (d) com 6 refúgios (2×2). Em (a) e em (c), séries temporais $N(t)$ e $P(t)$ em (b) e (d), distribuição espacial de hospedeiros e de parasitóides em $t = 500$.

Pela Fig.5.3 podemos notar que a simetria em relação ao centro do reticulado parece ser destruída pela presença destes refúgios. Além disso, observa-se, como esperado, um acúmulo das populações dentro dos refúgios.

Na Fig.5.4, como na Fig.5.3, há uma perda de simetria em relação ao centro e além disso, há um acúmulo das populações em algumas posições que não necessariamente as de refúgio.

Além disso, nas três situações, a média populacional total de hospedeiros e de parasitóides sofre a influência da presença de refúgios, tal como, apresentado na tabela 5.2. Nas três situações, a presença de refúgios aumenta a média populacional total, tanto de hospedeiros, quanto de parasitóides.

Nos gráficos correspondentes às séries temporais para as populações totais observamos redução na amplitude das oscilações, tanto de hospedeiros quanto de parasitóides, o que concorda com as conclusões do capítulo 3, quando foi afirmado que a presença de refúgios influencia positivamente na estabilidade.

5.2 VARIANDO A FORMA DE REFÚGIO

A seguir, analisaremos a influência da forma dos refúgios na média populacional e na amplitude das oscilações, bem como no comportamento das populações no interior dos refúgios. Para isso, consideraremos dois refúgios diferentes, ambos de 24 patches, sendo o primeiro um retângulo 4×6 (de perímetro 20) e o segundo, um retângulo 1×24 (perímetro 50) da Fig.5.1 (a) e Fig.5.1 (e), respectivamente.

Nas Fig.5.5 a Fig.5.7 nosso propósito é comparar em cada uma das três situações (espiral, rede cristalina e caos) os comportamentos das populações totais de cada espécie em todo reticulado e das populações totais dentro do refúgio, para cada um dos refúgios acima descritos. Dos valores médios aproximados de cada uma das situações construímos a Tab.5.3.

Tabela 5.3: Comparação de médias aproximadas das populações totais no reticulado com um refúgio (4×6) e um refúgio (1×24) e das populações totais dentro de um dos refúgios. O padrão rede c significa rede cristalina e r. significa refúgio.

Fig.	padrão	parâmetros		1 r.(4×6)		no r.(4×6)		1 r.(1×24)		no r.(1×24)	
		μ_N	μ_P	N	P	N_R	P_R	N	P	N_R	P_R
5.5	espiral	0,6	0,6	9000	12500	5000	7000	7000	7000	2200	800
5.6	rede c	0,02	0,99	60000	60000	23000	23000	68000	68000	30000	30000
5.7	caos	0,1	0,6	7200	7500	3000	3800	7000	7000	2800	3000

O fato mais marcante é um aumento expressivo nas médias populacionais quando μ_N e μ_P pertencem à região de rede cristalina em comparação com as médias nas regiões de espiral e de caos, o que já tínhamos observado na Tab.5.2.

Ao comparar os resultados obtidos para diferentes formas de refúgio na Fig.5.5, é interessante observar que refúgios 1×24 com μ_N e μ_P na região de padrão espiral, a população de hospedeiros (N_R) e de parasitóides (P_R), torna-se constante dentro do refúgio (não varia com o tempo). Já as populações totais (N e P) apresentam pequenas flutuações. Nesta mesma figura observamos que, com um refúgio 4×6 aparecem oscilações tanto no total das populações em todo reticulado, quanto dentro do refúgio. Com relação à forma dos refúgios, os valores de N_R e P_R constantes que se obtém com os refúgios de maior perímetro (50) são menores em relação aos valores médios das populações totais nos refúgios de perímetro (20).

O fato de ter N e P oscilando com valores praticamente iguais, característica observada no regime de rede cristalina no capítulo anterior (sem refúgio), mantém-se agora na presença destes refúgios. As populações dentro do refúgio e também as totais em todo reticulado, parecem oscilar periodicamente, mas o tamanho das médias tanto dentro quanto o total, no caso do refúgio de maior perímetro, são maiores. Estas situações podem ser visualizadas na Fig.5.6.

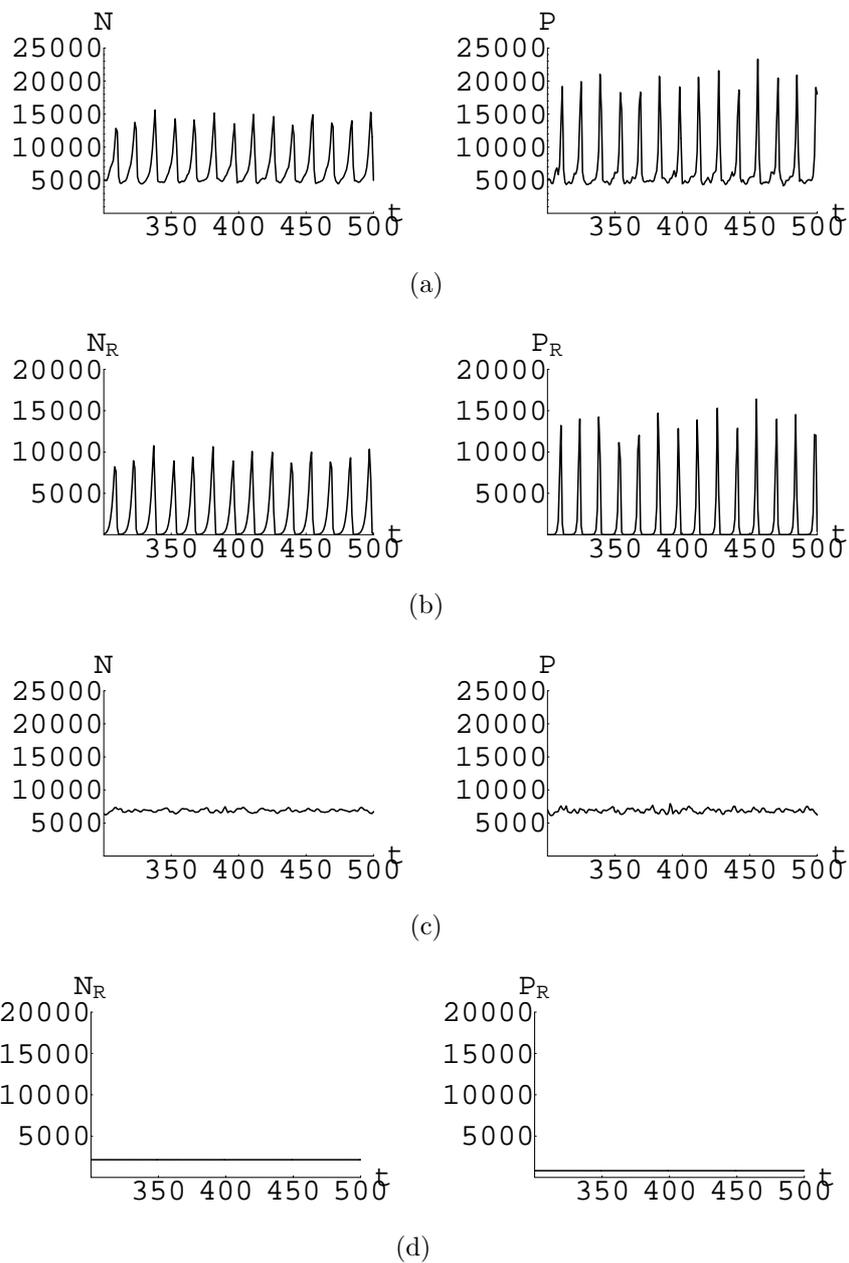
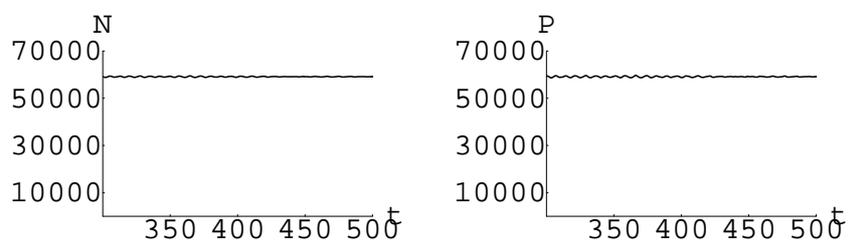
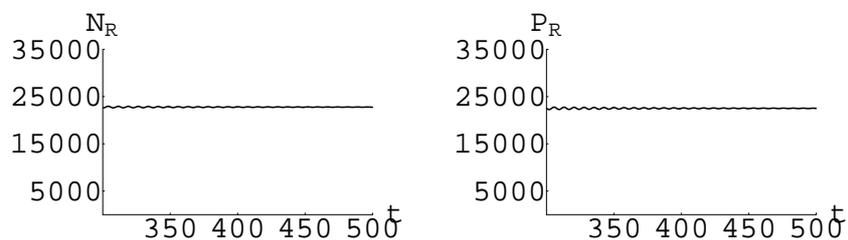


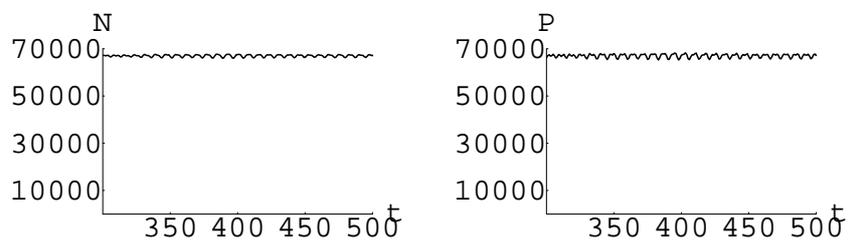
Figura 5.5: $\mu_N = \mu_P = 0,6$. Gráficos (a) e (b) são simulações com 1 refúgio (4×6), (c) e (d) são simulações com 1 refúgio (1×24). Em (a) e (c), séries temporais do total de hospedeiros (à esquerda) e de parasitoides (à direita) em todo domínio, em (b) e (d), séries temporais de hospedeiros (à esquerda) e de parasitoides (à direita), dentro do refúgio.



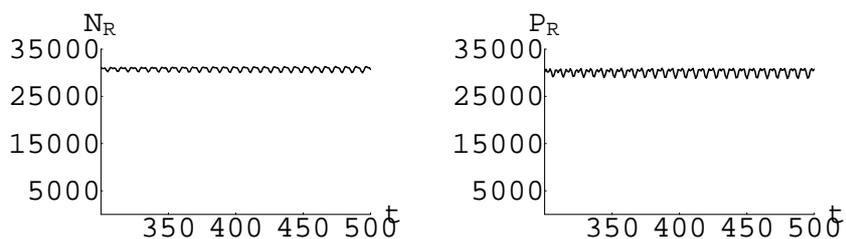
(a)



(b)

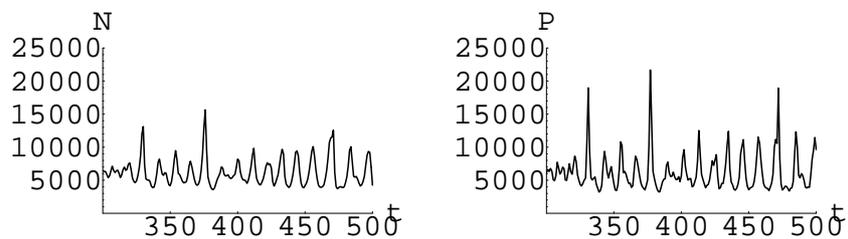


(c)

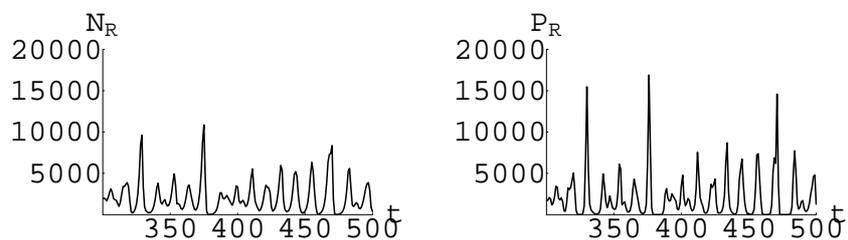


(d)

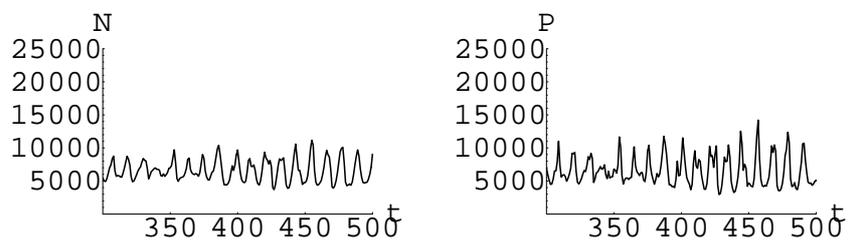
Figura 5.6: $\mu_N = 0,02$ e $\mu_P = 0,99$. Gráficos (a) e (b) são simulações com 1 refúgio (4×6), (c) e (d) são simulações com 1 refúgio (1×24). Em (a) e (c), séries temporais do total de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em todo domínio, em (b) e (d), séries temporais de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) dentro do refúgio.



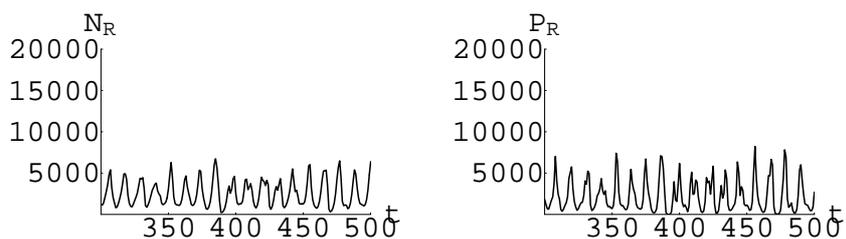
(a)



(b)



(c)



(d)

Figura 5.7: $\mu_N = 0,1$ e $\mu_P = 0,6$. Gráficos (a) e (b) são simulações com 1 refúgio (4×6), (c) e (d) são simulações com 1 refúgio (1×24). Em (a) e (c), séries temporais do total de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em todo domínio, em (b) e (d), séries temporais hospedeiros (à esquerda) e parasitóides (à direita) dentro do refúgio.

Por fim, com μ_N e μ_P na região de padrão caótico, as populações também parecem ser favorecidas pelo refúgio de maior perímetro, diminuindo a amplitude das oscilações. Outro aspecto observado foi o fato de haver maior regularidade nas oscilações para $\mu_N = \mu_P = 0,6$ (região de espiral), em relação à situação de $\mu_N = 0,1$ e $\mu_P = 0,6$, reforçando assim o aspecto de caos.

5.3 VARIANDO A POSIÇÃO DO REFÚGIO

A seguir analisaremos através do mesmo tipo de gráficos da secção 5.2, se a posição do refúgio no reticulado influencia nos resultados. Para tanto, escolhemos em especial, dois refúgios de mesma forma 4×6 , mas em posições distintas: no centro do reticulado ($24 \leq i \leq 27$; $24 \leq j \leq 29$), Fig 5.1 (a), e em um canto ($10 \leq i \leq 13$; $10 \leq j \leq 15$), Fig.5.1 (b).

Tabela 5.4: Comparação de médias aproximadas das populações totais no reticulado com um refúgio (4×6) em posições diferentes dentro do reticulado, bem como das populações totais dentro de um dos refúgios.

Fig.	posição	μ_N	μ_P	N	P	N_R	P_R
5.8	no centro num canto	0,6	0,6	10000	12500	5000	7000
				10000	12500	5000	7000
5.9	no centro num canto	0,02	0,99	60000	60000	22500	22500
				60000	60000	22500	22500
5.10	no centro num canto	0,1	0,6	7000	8000	2500	3000
				7000	8000	2500	3000

Os gráficos apresentados nas Fig.5.8, Fig.5.9 e Fig.5.10 correspondem a simulações com μ_N e μ_P na região de espiral, rede cristalina (médias populacionais totais e dentro do refúgio mais altas) e caos (médias populacionais totais e dentro do refúgio mais baixas), respectivamente.

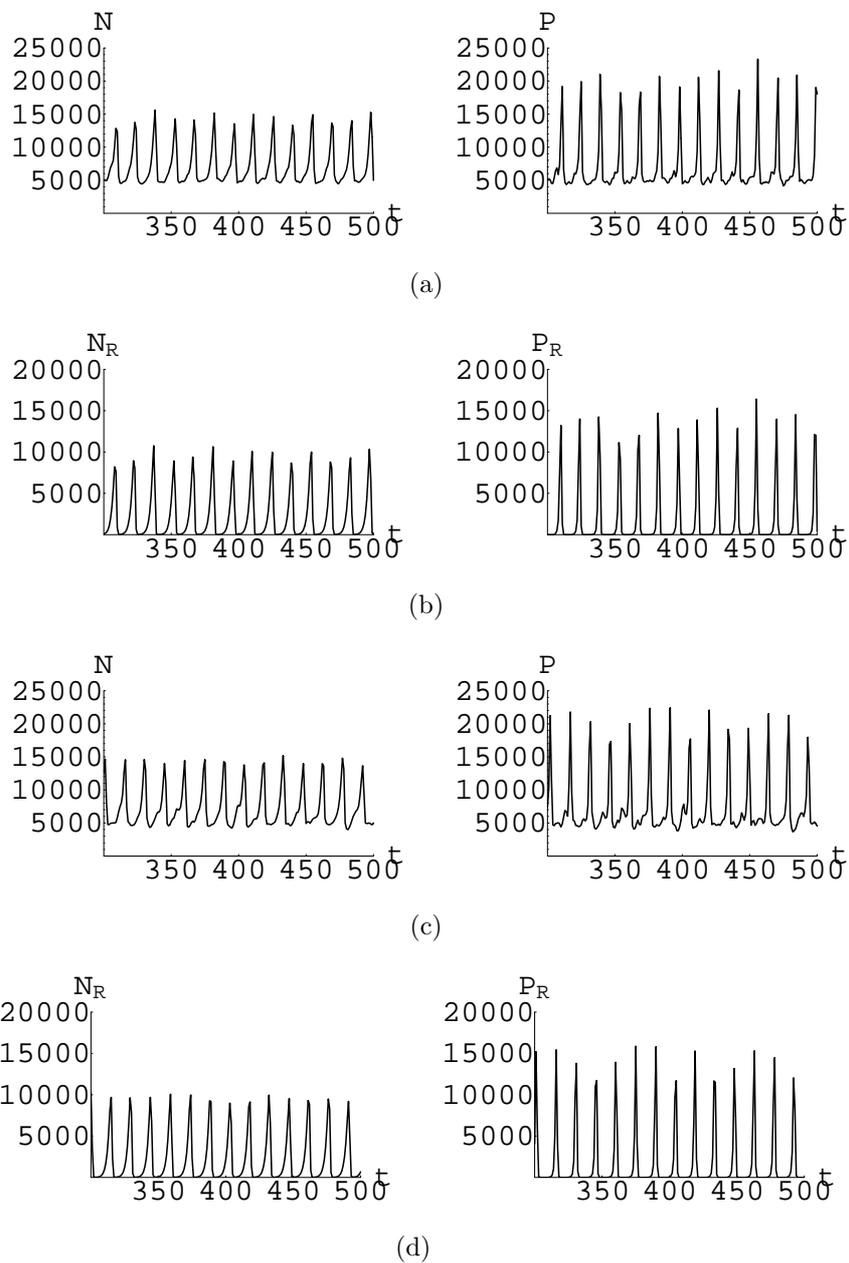
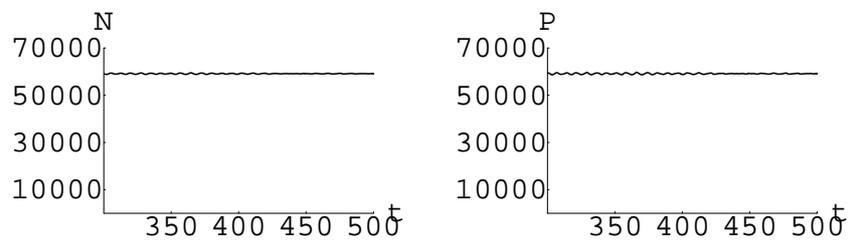
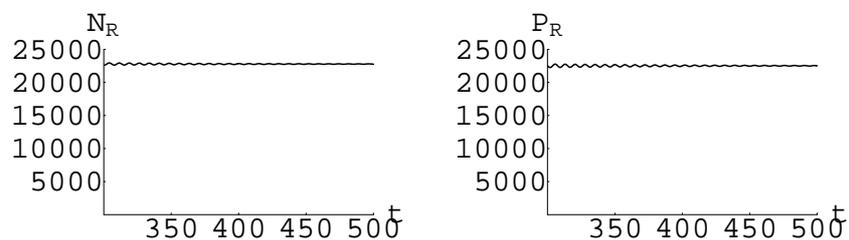


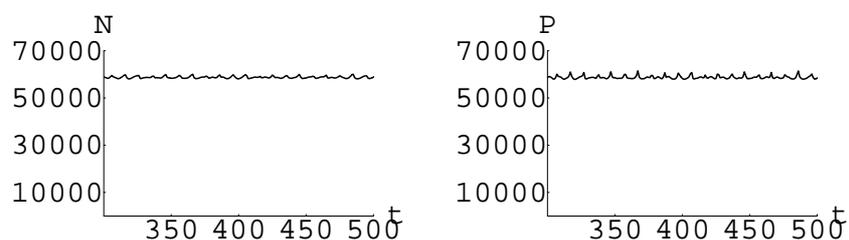
Figura 5.8: $\mu_N = 0,6$ e $\mu_P = 0,6$. Gráficos (a) e (b) são simulações com um refúgio (4×6) no centro do reticulado. (c) e (d) são simulações com o refúgio (4×6) num canto ($10 \leq i \leq 13, 10 \leq j \leq 15$). Em (a) e (c), séries temporais do total de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em todo domínio, em (b) e (d), séries temporais de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) dentro do refúgio.



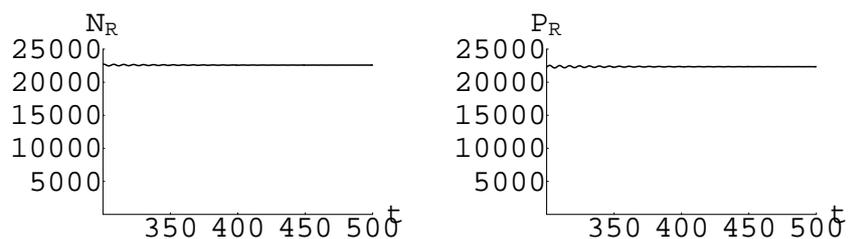
(a)



(b)



(c)



(d)

Figura 5.9: $\mu_N = 0,02$ e $\mu_P = 0,99$. Gráficos (a) e (b) são simulações com um refúgio (4×6) no centro do reticulado. (c) e (d) são simulações com o refúgio (4×6) num canto $(10 \leq i \leq 13, 10 \leq j \leq 15)$. Em (a) e (c), séries temporais do total de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em todo domínio, em (b) e (d), séries temporais de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) dentro do refúgio.

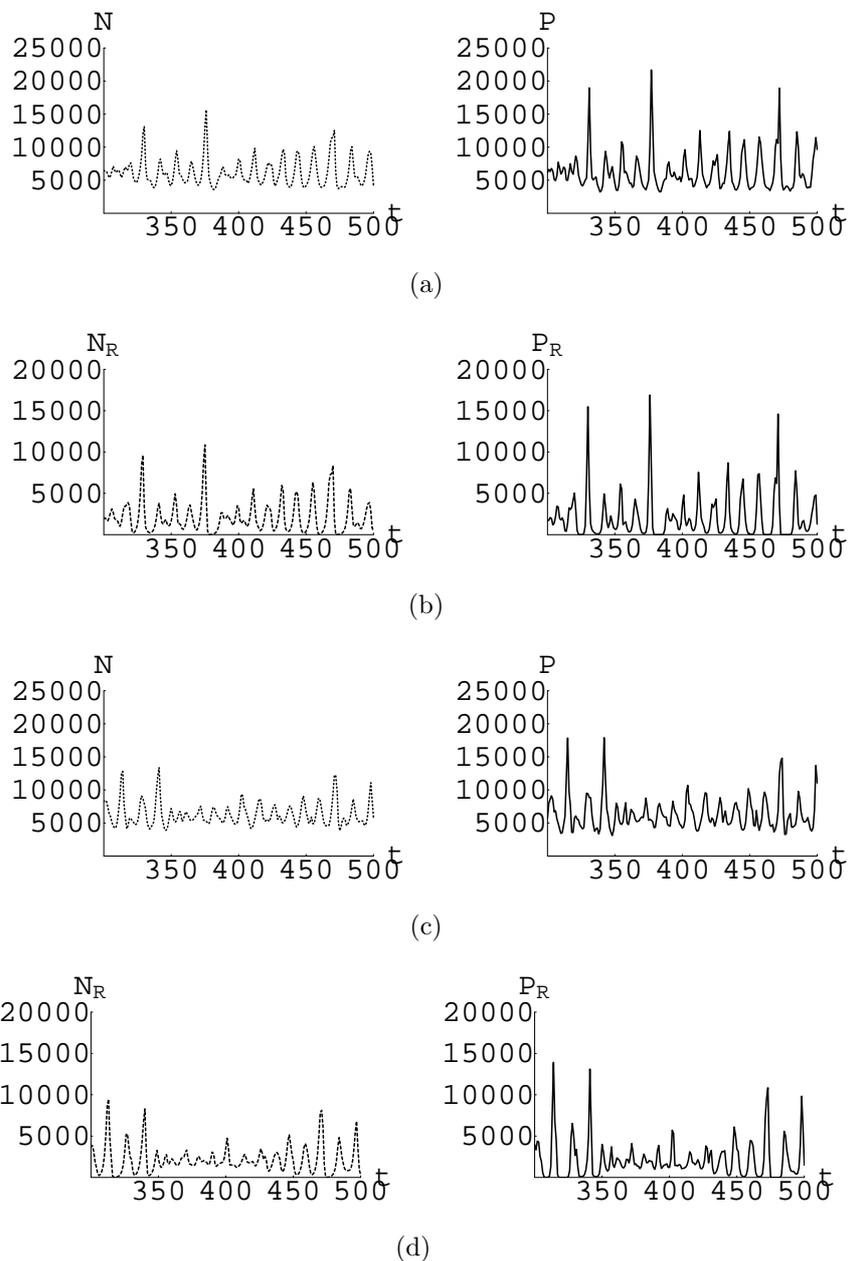


Figura 5.10: $\mu_N = 0,1$ e $\mu_P = 0,6$. Gráficos (a) e (b) são simulações com um refúgio (4×6) no centro do reticulado. (c) e (d) são simulações com o refúgio (4×6) num canto ($10 \leq i \leq 13, 10 \leq j \leq 15$). Em (a) e (c), séries temporais do total de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em todo domínio, em (b) e (d), séries temporais de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) dentro do refúgio.

Das simulações construímos a tabela 5.4 na qual, observamos que, na região de padrão espiral e na de caos a posição deste refúgio 4×6 parece não influenciar nas populações de hospedeiros e de parasitóides, nem dos totais N e P do reticulado nem naquelas N_R e P_R dentro do refúgio. Por outro lado, na Fig.5.9 que corresponde à região de rede cristalina, a posição do refúgio no centro parece fornecer uma maior tendência à periodicidade nas oscilações para as populações totais do reticulado, mas mantém as mesmas médias. Já dentro do refúgio, parece não haver grande influência, nem mesmo nas oscilações.

5.4 FRAGMENTANDO O REFÚGIO

Nas Fig.5.11 a Fig.5.13 nosso propósito é verificar qual é a influência da fragmentação de um refúgio (4×6) de área 24, correspondente à Fig.5.1 (a), em diversos fragmentos de refúgios menores, de modo a manter a mesma área total.

As fragmentações foram feitas da seguinte forma:

- 6 refúgios (2×2) correspondente à Fig.5.1 (c).
- 24 refúgios (1×1) , correspondente à Fig.5.1 (f).

Para analisar esta influência construímos a tabela 5.5, onde apresentamos uma síntese das simulações, e definimos a razão Área/Perímetro por A/P .

Pela tabela 5.5 podemos observar que, para $\mu_N = \mu_P = 0,6$ (Fig.5.11) temos um decréscimo nas médias populacionais totais no reticulado e também dentro do refúgio, quando este é fragmentado em refúgios menores.

Dos gráficos apresentados nas Fig.5.11 e Fig.5.13, observamos que a amplitude das oscilações diminui com a fragmentação. No caso da região de espiral (Fig.5.11), as médias populacionais totais diminuem, tanto a média das populações em todo reticulado quanto no refúgio.

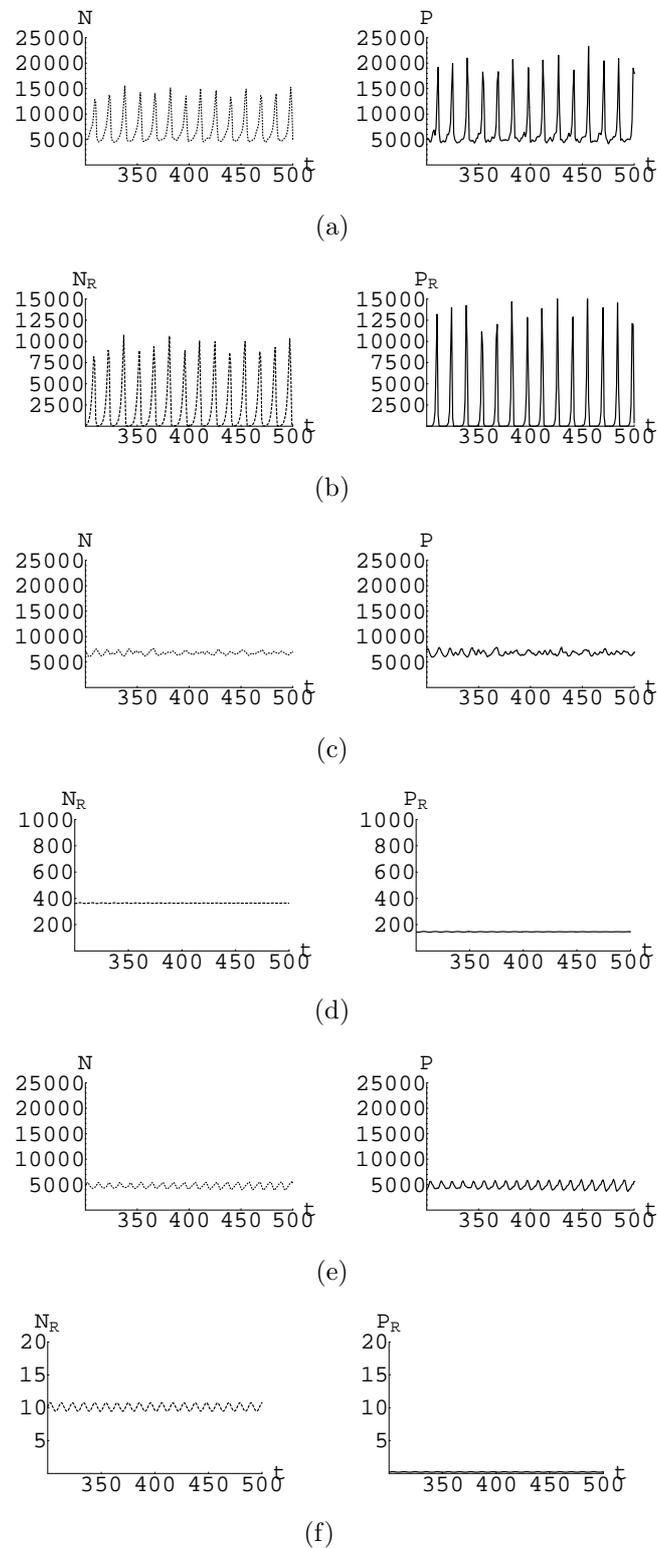
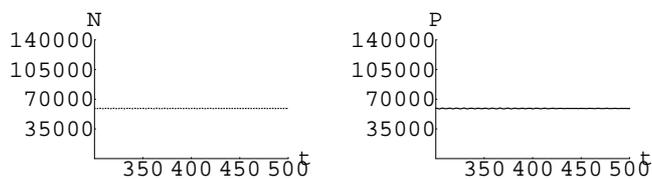
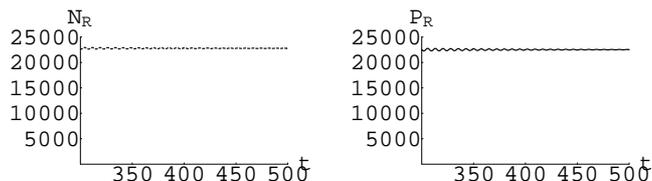


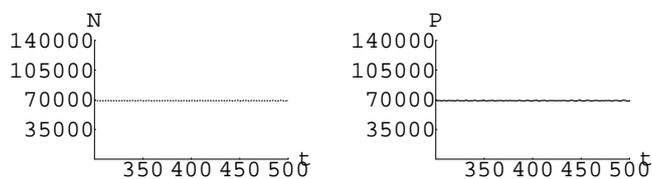
Figura 5.11: $\mu_N = 0,6$ e $\mu_P = 0,6$ (a), (c) e (e) População total de hospedeiros (à esquerda) e de parasitoides (à direita) com: um refúgio (4×6), 6 refúgios (2×2) e 24 refúgios (1×1), respectivamente. (b), (d) e (f) séries temporais do total de hospedeiros (à esquerda) e de parasitoides (à direita) dentro dos refúgios.



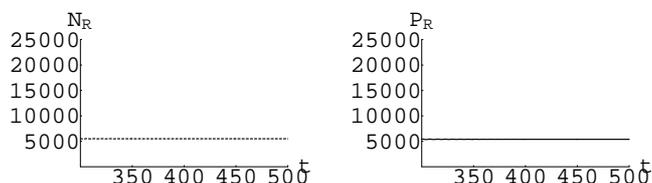
(a)



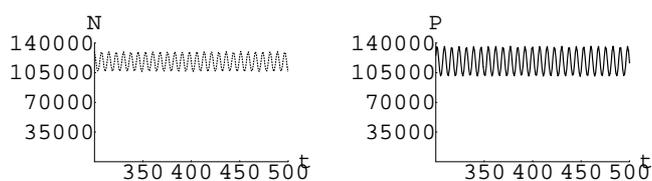
(b)



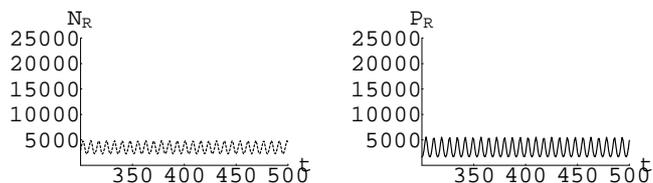
(c)



(d)

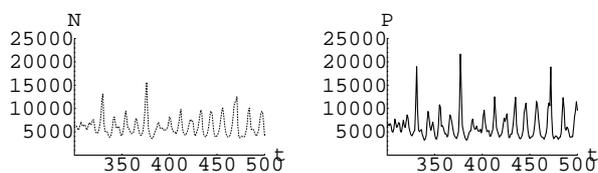


(e)

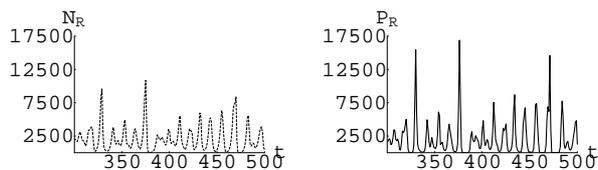


(f)

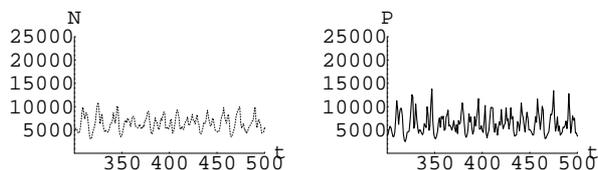
Figura 5.12: $\mu_N = 0,02$ e $\mu_P = 0,99$ (a), (c) e (e) População total de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) com: um refúgio (4×6), 6 refúgios (2×2) e 24 refúgios (1×1), respectivamente. (b), (d) e (f) séries temporais do total de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) dentro dos refúgios.



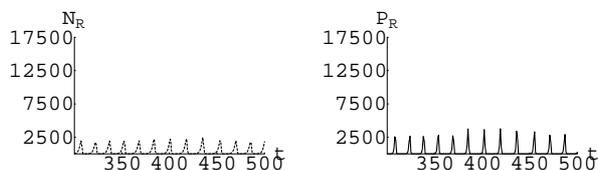
(a)



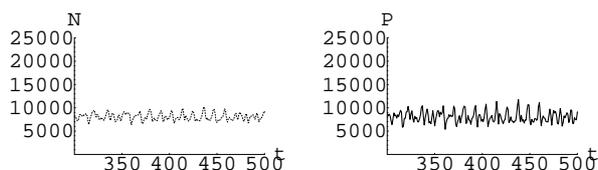
(b)



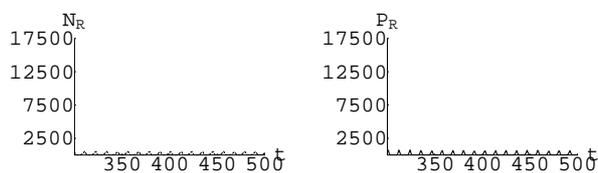
(c)



(d)



(e)



(f)

Figura 5.13: $\mu_N = 0,1$ e $\mu_P = 0,6$. (a), (c) e (e) População total de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) com: um refúgio (4×6), 6 refúgios (2×2) e 24 refúgios (1×1), respectivamente. (b), (d) e (f) séries temporais do total de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) dentro dos refúgios.

Tabela 5.5: Comparação das médias aproximadas das populações totais no reticulado com o refúgio (4×6) em relação a fragmentações distintas deste refúgio, bem como, das populações totais dentro de um dos refúgios.

Fig.	μ_N	μ_P	fragmentação	A/P	N	P	N_R	P_R
5.11	0,6	0,6	1 ref (4×6)	$24/20 = 1,2$	9000	12000	5000	6500
			6 ref (2×2)	$24/48 = 0,5$	7000	7000	400	150
			24 ref (1×1)	$24/96 = 0,25$	5000	5000	10	1
5.12	0,02	0,99	1 ref (4×6)	$24/20 = 1,2$	60000	60000	24000	23000
			6 ref (2×2)	$24/48 = 0,5$	70000	70000	6000	6000
			24 ref (1×1)	$24/96 = 0,25$	120000	120000	4000	4000
5.13	0,1	0,6	1 ref (4×6)	$24/20 = 1,2$	7000	8000	2500	3000
			6 ref (2×2)	$24/48 = 0,5$	7000	7500	1250	2000
			24 ref (1×1)	$24/96 = 0,25$	8000	8000	1250	1000

Podemos notar que, na região de rede cristalina (Fig.5.12), as médias populacionais totais de todo reticulado aumentam muito e dentro do fragmento de refúgio acontece o contrário, elas diminuem com a fragmentação do refúgio. Podemos observar também que, nesta região dos parâmetros, as populações totais ficam constantes nas primeiras situações, tanto o total em todo reticulado, quanto dentro do refúgio. Na última fragmentação as séries temporais formam ciclos, tanto para o total das populações em todo reticulado, quanto dentro do fragmento de refúgio.

No caso da região de caos (Fig.5.13), as médias populacionais totais do reticulado se mantém, aproximadamente, nos mesmos valores, mas dentro do fragmento de refúgio as médias diminuem.

5.5 AUMENTANDO A ÁREA TOTAL DE REFÚGIOS

Nesta secção, nos propomos a comparar os comportamentos das populações para 1,2 e 6 refúgios 2×2 , distribuídos no reticulado de acordo com

as Fig.5.1 (h), (i) e (c) respectivamente. Isto inclui verificar qual é a influência nas médias populacionais totais em todo reticulado e dentro do fragmento de refúgio.

Os refúgios foram constituídos da seguinte forma:

- 1 refúgio (2×2) correspondente à Fig.5.1 (h), localizado em $24 \leq i \leq 25$; $24 \leq j \leq 25$.
- 2 refúgios (2×2) correspondente à Fig.5.(i), sendo que o refúgio pesquisado em seu interior é $(25 \leq i \leq 26$ e $15 \leq j \leq 16)$.
- 6 refúgios (2×2) correspondente à Fig.5.1 (c), sendo que o refúgio pesquisado em seu interior é $(13 \leq i \leq 14$ e $11 \leq j \leq 12)$.

Tabela 5.6: Comparação das médias aproximadas das populações totais, tanto no reticulado, quanto dentro do fragmento de refúgio, quando é aumentada a área total de refúgio.

	parâmetros		tipos de	pop. total			no fragmento		
Fig.	μ_N	μ_P	refúgios	N	P	comp.	N_R	P_R	comp.
5.14	0,6	0,6	1 ref(2×2)	5500	5800	oscila	380	150	cte
			2 ref(2×2)	5800	5900	oscila	380	150	cte
			6 ref(2×2)	7000	7100	oscila	380	150	cte
5.15	0,02	0,99	1 ref(2×2)	42000	42000	oscila	5500	5400	cte
			2 ref(2×2)	48000	48000	cte	5600	5500	cte
			6 ref(2×2)	70000	70000	cte	5600	5500	cte
5.16	0,1	0,6	1 ref(2×2)	5500	5800	oscila	1200	1700	oscila
			2 ref(2×2)	5000	5800	oscila	1200	1700	oscila
			6 ref(2×2)	7000	7800	oscila	1200	1600	oscila

Nesta secção a investigação foi realizada com três pares distintos de (μ_N, μ_P) , de modo a recair em tipos distintos de padrão: espiral, rede cristalina e caos.

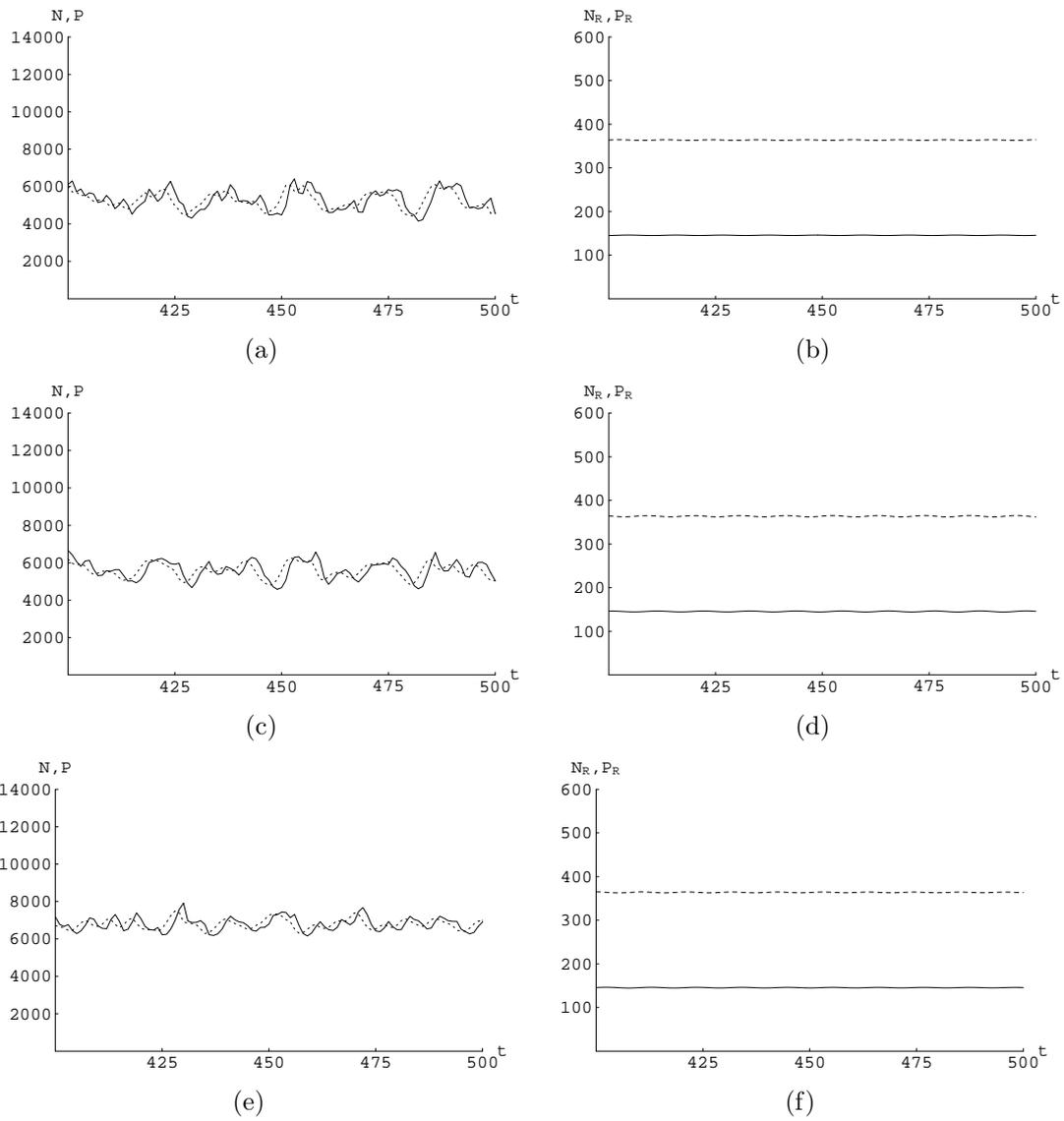


Figura 5.14: $\mu_N = 0,6$ e $\mu_P = 0,6$. Séries temporais do total das populações de hospedeiros e parasitóides em todo reticulado em (a), (c) e (e). Em (b), (d) e (f) são as populações dentro do fragmento de refúgio com 1 refúgio (2×2), com 2 refúgios (2×2) e com 6 refúgios (2×2), respectivamente.

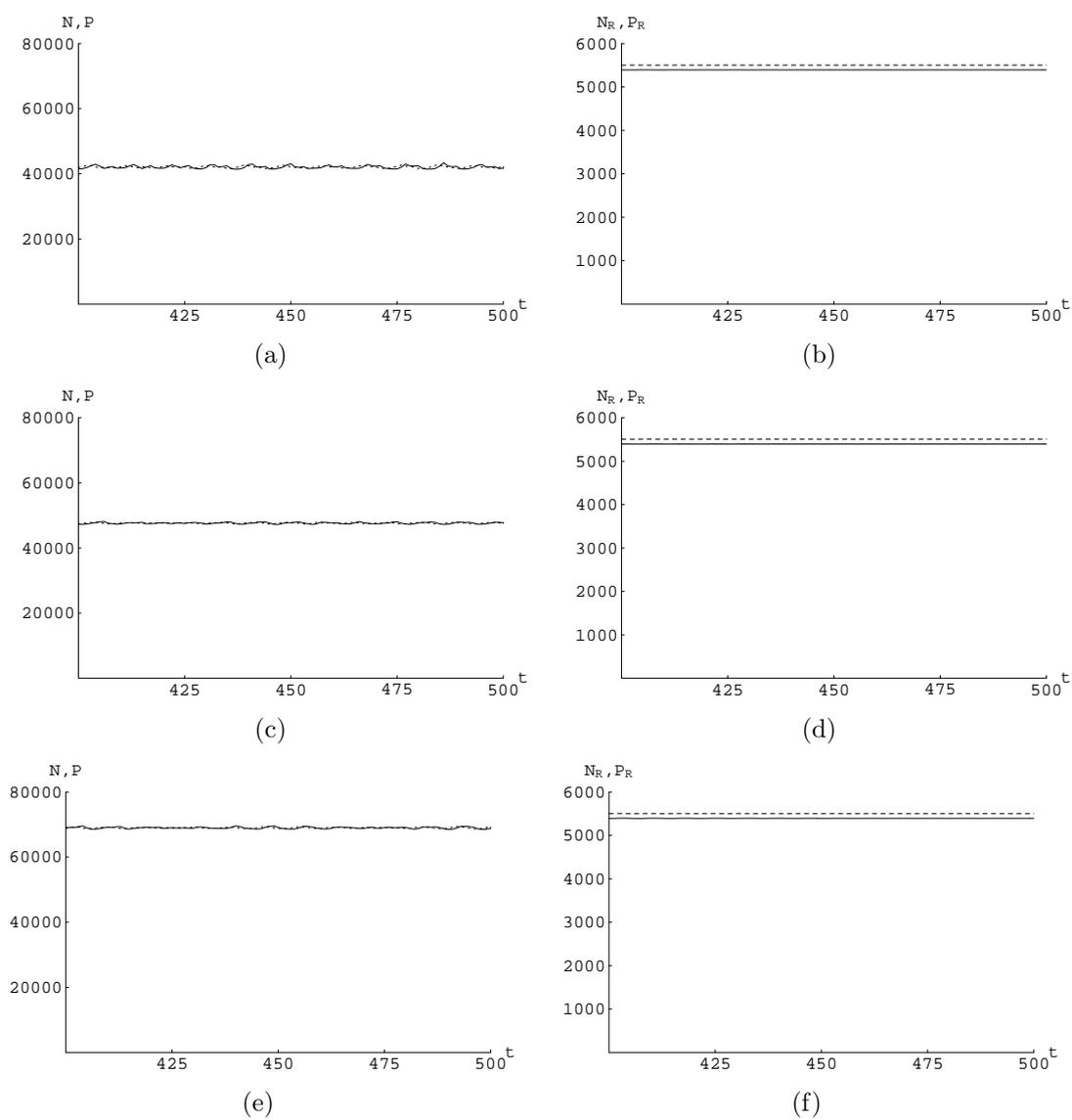


Figura 5.15: $\mu_N = 0,02$ e $\mu_P = 0,99$. Séries temporais do total das populações de hospedeiros e parasitóides em todo reticulado em (a), (c) e (e). Em (b), (d) e (f) são as populações dentro do fragmento de refúgio com 1 refúgio (2×2), com 2 refúgios (2×2) e com 6 refúgios (2×2), respectivamente.

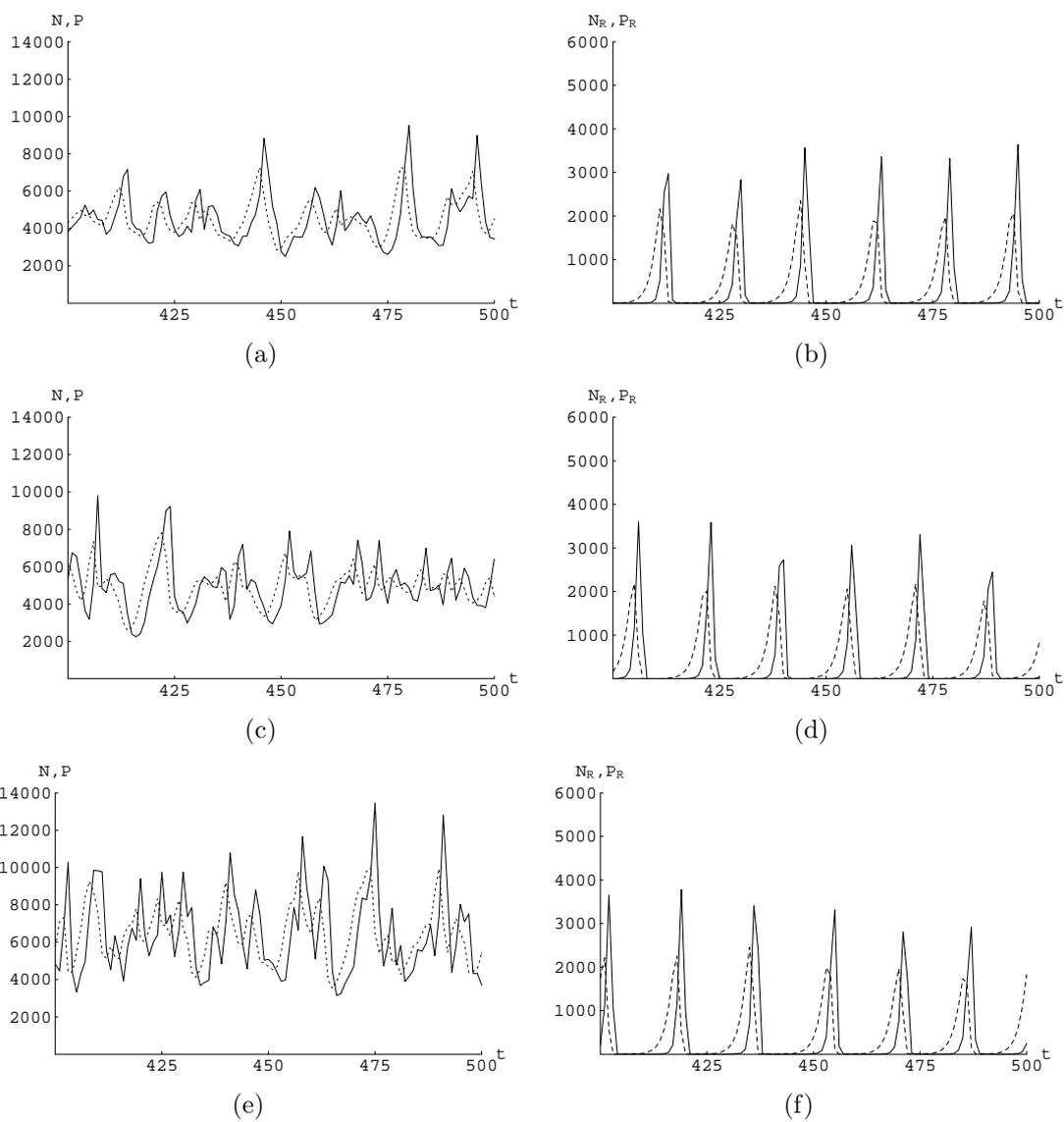


Figura 5.16: $\mu_N = 0,1$ e $\mu_P = 0,6$. Séries temporais do total das populações de hospedeiros e parasitóides em todo reticulado em (a), (c) e (e). Em (b), (d) e (f) são as populações dentro do fragmento de refúgio com 1 refúgio (2×2), com 2 refúgios (2×2) e com 6 refúgios (2×2), respectivamente.

Pela tabela 5.6 podemos observar que, nas três regiões: de espiral ($\mu_N = \mu_P = 0,6$), correspondente à Fig.5.14, de rede cristalina ($\mu_N = 0,02$; e $\mu_P = 0,99$), correspondente à Fig.5.15 e de caos ($\mu_N = 0,1$; $\mu_P = 0,6$) correspondente à Fig.5.16, as médias populacionais totais sofrem um aumento, quando a área total é aumentada e as médias populacionais dentro do fragmento de refúgio permanecem aproximadamente as mesmas, o que já era esperado pelo fato dos fragmentos serem iguais.

Comparando os gráficos correspondentes às três regiões, dentro do fragmento de refúgio, podemos observar que as séries temporais das populações constantes nas regiões de espiral e rede cristalina oscilam muito na região de caos.

Pelas Fig.5.14 a Fig.5.16 correspondentes as regiões de espiral e de caos, respectivamente, podemos observar um aumento na amplitude das oscilações na região de caos e como esperado um efeito de retardo da população total de parasitóides em relação à população total de hospedeiros em ambas as regiões.

Também tem-se observado através das simulações ao longo deste trabalho (incluindo a Fig.5.15) que, a estabilidade das populações totais em todo reticulado e dentro do fragmento de refúgio, na região de rede cristalina são fatos muito comuns. Outro fato bem comum é que a amplitude das oscilações da população de parasitóides é sempre um pouco maior que a das populações de hospedeiros.

5.6 A PERSISTÊNCIA DAS POPULAÇÕES DENTRO DE CADA REFÚGIO EM UMA FRAGMENTAÇÃO ESPECÍFICA

Nesta secção, nossa intenção é investigar em quais regiões do plano $\mu_N \times \mu_P$, ocorre a persistência da população de hospedeiros e da população de parasitóides em cada um dos fragmentos de refúgios (2×2), apresentados na Fig.5.1 (c) e cuja área total de refúgios é 24.

Para o estudo da estabilidade das populações dentro de um refúgio, foram realizadas muitas simulações, a fim de encontrar uma região do plano $\mu_N \times \mu_P$, onde as populações estabilizem dentro deste refúgio.

Depois de observar que os valores das populações em cada fragmento de refúgio variam sincronizadamente (os valores são os mesmos em cada um dos 6 fragmentos de refúgio), escolhemos o fragmento $13 \leq i \leq 14$ e $11 \leq j \leq 12$, para prosseguir nossos estudos.

Para determinar a curva que delimita, no plano $\mu_N \times \mu_P$, a região de estabilidade das populações em cada fragmento, procedemos da seguinte forma: escolhido um valor de μ_N ($0 < \mu_N < 1$) variamos μ_P ($0 < \mu_P < 1$) em intervalos de 0,01; se entre dois valores consecutivos de μ_P observássemos uma mudança de comportamento (de estabilidade para instabilidade, ou vice-versa) investigávamos o que ocorria quando μ_P estivesse situado no ponto médio do intervalo, ou seja, a 0,05 de cada extremo. Prosseguíamos desta forma subdividindo cada intervalo em μ_P , no seu ponto médio, até obter o valor de μ_P , com precisão de 4 casas decimais, tal que (μ_N, μ_P) pertencesse à curva limite procurada.

O procedimento acima descrito foi adotado para cada μ_N , variando μ_N em intervalos tão pequenos quanto necessário.

Com estas simulações foi determinada a curva separatriz apresentada na Fig.5.17, que divide o plano $\mu_N \times \mu_P$ em duas regiões: uma de estabilidade das populações dentro do refúgio (à direita da linha) e outra de não estabilidade (à esquerda da linha). Dentro desta região de não estabilidade foi possível identificar comportamentos cíclicos, cujos períodos aumentam à medida que diminuimos μ_N e tendendo a comportamentos caóticos.

Para ilustrar os comportamentos que estamos investigando, traçamos os gráficos das séries temporais para as populações totais dos hospedeiros e dos parasitóides em todo reticulado e também para as populações dentro do fragmento de refúgio, em 10 pontos do plano $\mu_N \times \mu_P$ identificados na Fig.5.18, sendo

4 deles na região de estabilidade e os outros 6 fora dela. A síntese dos resultados destas simulações está apresentada na tabela 5.7. Quando o comportamento das populações dentro do fragmento de refúgio é cíclico, estaremos expressando as médias populacionais.

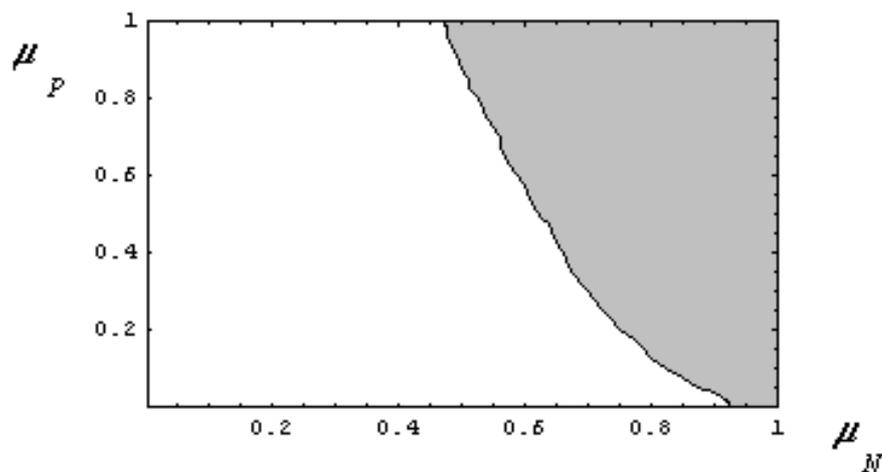


Figura 5.17: A parte sombreada representa a região do espaço dos parâmetros μ_N e μ_P , que corresponde à estabilidade das populações de hospedeiros e parasitóides dentro de um fragmento.

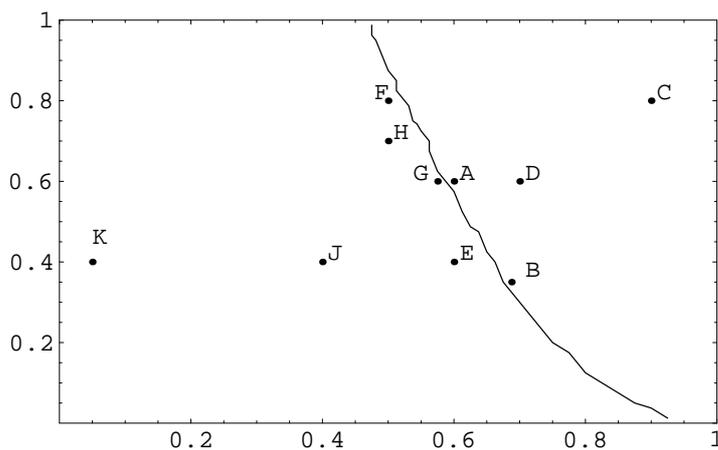
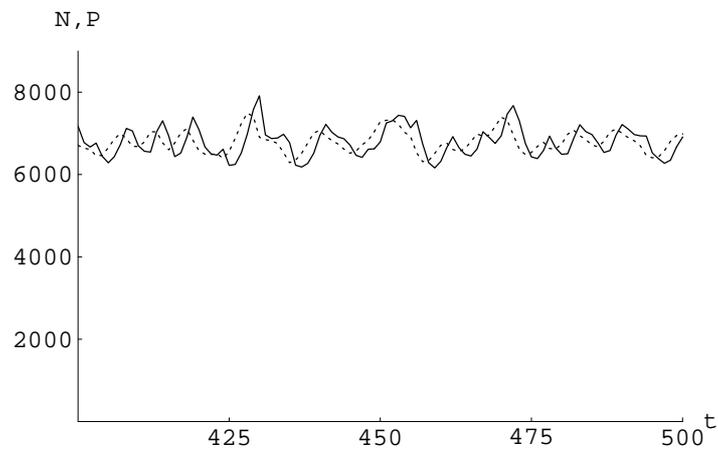
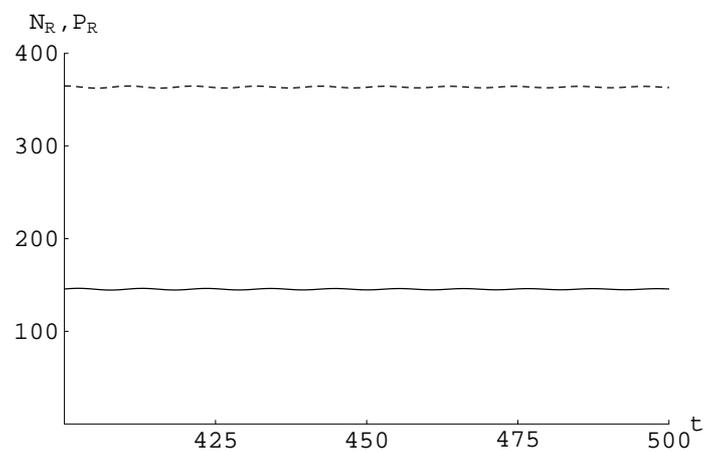


Figura 5.18: Pontos (μ_N, μ_P) que correspondem aos comportamentos discriminados na tabela 5.7.

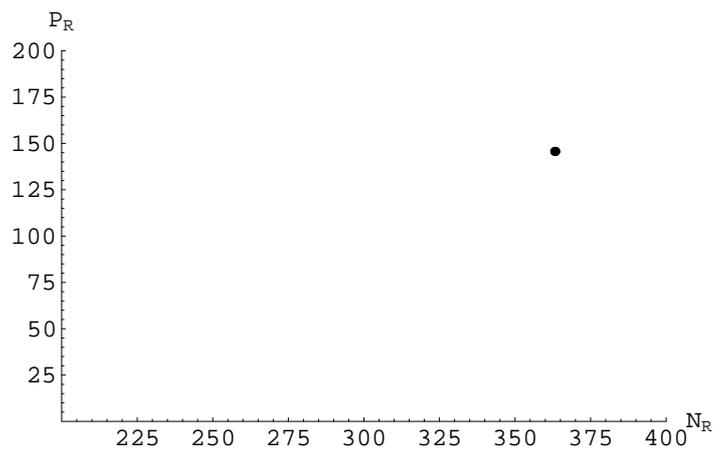
Todos os gráficos (a) das Fig.5.19 a Fig.5.28 são as séries temporais das populações de hospedeiros (pontilhada) e de parasitóides (contínua) no reticulado.



(a)



(b)



(c)

Figura 5.19: $\mu_N = 0,6$ e $\mu_P = 0,6$ e correspondem ao ponto A da Fig.5.18. Séries temporais dos totais das populações de hospedeiros (pontilhada) e parasitóides (contínua), (a) em todo reticulado, em (b) dentro do fragmento de refúgio e (c) a evolução temporal no plano de fase do fragmento para as últimas 20 iterações.

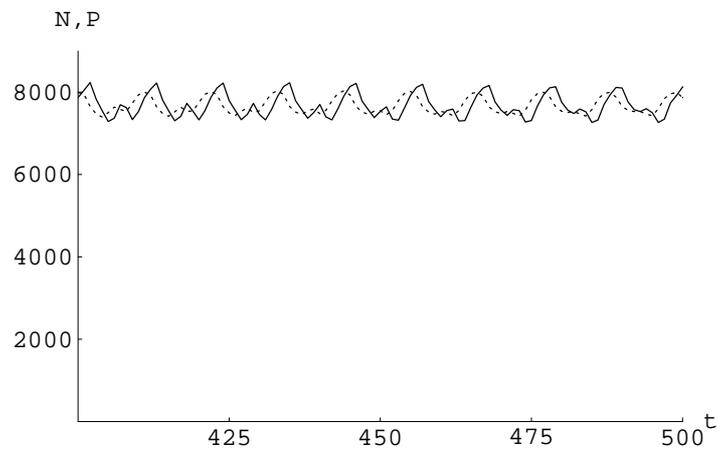
Tabela 5.7: Médias aproximadas N e P das populações totais, no reticulado, e valores de N_R e P_R das populações dentro do fragmento de refúgio, bem como o comportamento das populações de acordo com os valores de μ_N e μ_P dentro do fragmento de refúgio. Quando as populações têm comportamento cíclico serão expressas as médias dentro do fragmento de refúgio.

Fig.	Parâmetros		Pop. totais em todo reticulado		pop. e comportamento dentro do fragmento			pontos
	μ_N	μ_P	N	P	N_R	P_R	comportamento	
5.19	0,6	0,6	6500	6500	360	150	constante	A
5.20	0,6875	0,35	7800	7800	340	110	constante	B
5.21	0,9	0,8	6500	6500	340	100	constante	C
5.22	0,7	0,6	6000	6000	170	20	constante	D
5.23	0,6	0,4	7000	7000	400	200	ciclo	E
5.24	0,5	0,8	7000	7000	400	230	ciclo	F
5.25	0,575	0,6	6500	6500	350	150	ciclo	G
5.26	0,5	0,7	7500	7500	400	250	oscila	H
5.27	0,4	0,4	7100	7100	500	550	oscila	J
5.28	0,05	0,4	7500	7600	900	1300	oscila	K

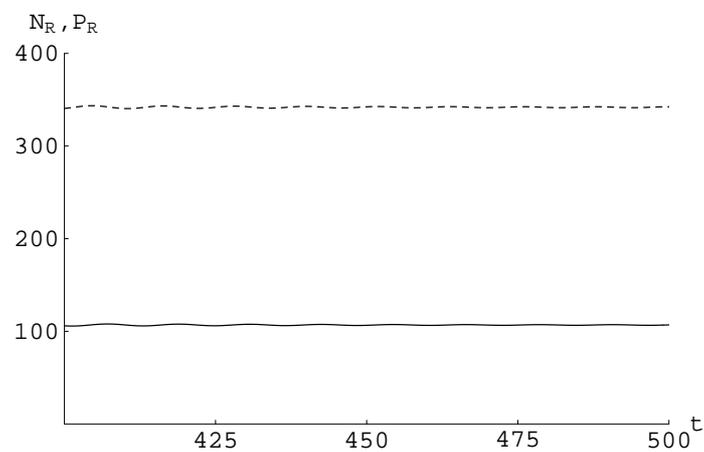
Em todos os gráficos (a) e (b), t varia de 400 a 500, isto é, deixamos passar os transientes. Todos os gráficos (b) das mesmas figuras, são as séries temporais das populações dentro do fragmento de refúgio e todos os gráficos (c) são os planos de fase $N_R \times P_R$ correspondentes às populações dentro do fragmento, para $480 \leq t \leq 500$ e sempre que dentro do fragmento as populações são constantes, a evolução no plano de fase reduz-se a um ponto.

Pelas Fig.5.19 a Fig.5.22, que representam pontos na região de estabilidade e pela tabela 5.7, observamos que as médias das populações totais no reticulado não variam muito. Além disso, dentro do fragmento de refúgio as populações estabilizam.

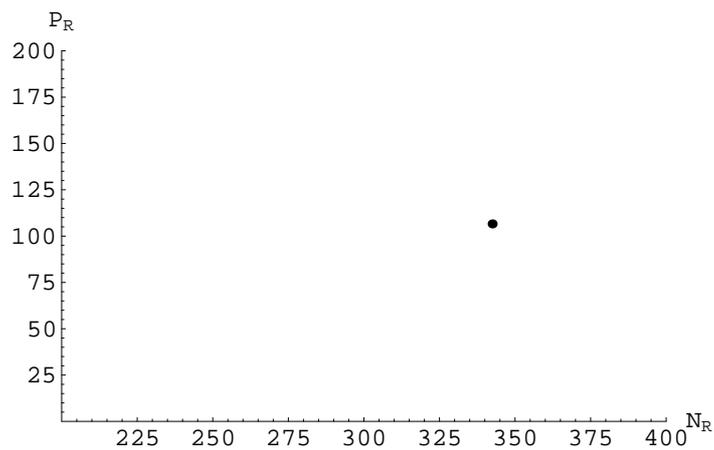
Numa mesma linha horizontal (do ponto D para o ponto A), isto é, caracterizada por $\mu_P = 0,6$, observamos que, enquanto estamos na região de estabilidade, a população de hospedeiros e de parasitóides dentro do fragmento aumentam consideravelmente, à medida que μ_N diminui (da Fig.5.22 para a Fig.5.19).



(a)

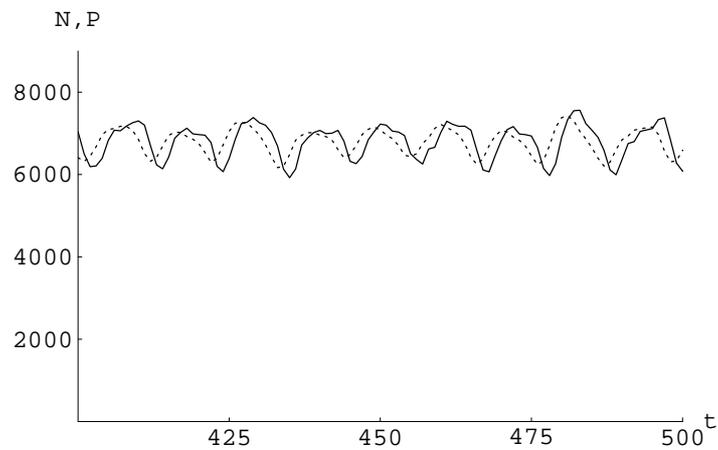


(b)

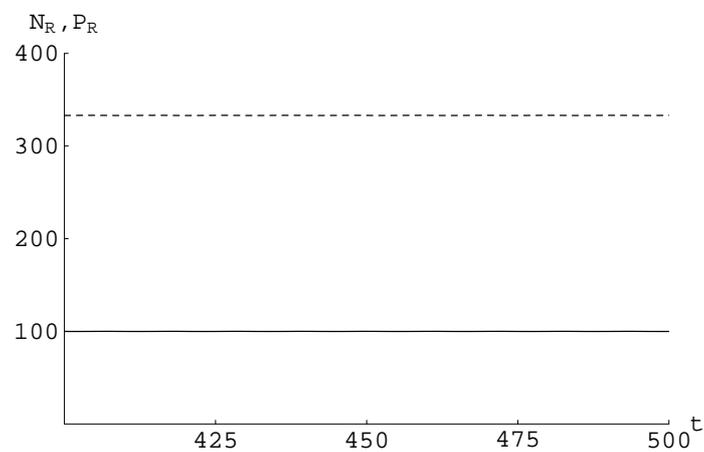


(c)

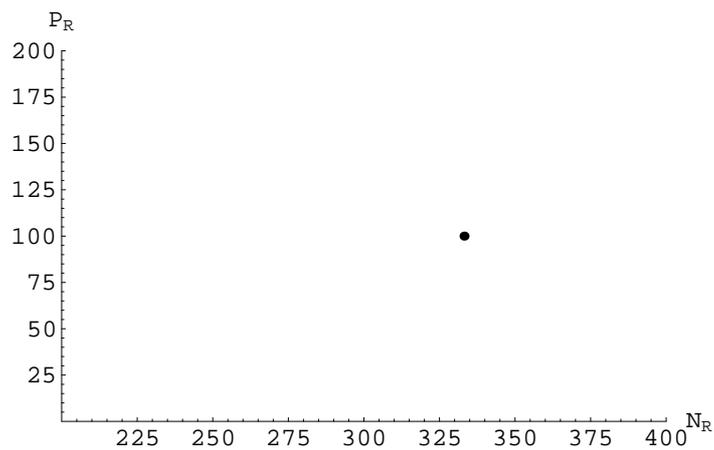
Figura 5.20: $\mu_N = 0,6875$ e $\mu_P = 0,35$ e correspondem ao ponto B da Fig.5.18. Séries temporais dos totais das populações de hospedeiros (pontilhada) e parasitóides (contínua), (a) em todo reticulado, em (b) dentro do fragmento de refúgio e (c) a evolução temporal no plano de fase do fragmento para as últimas 20 iterações.



(a)

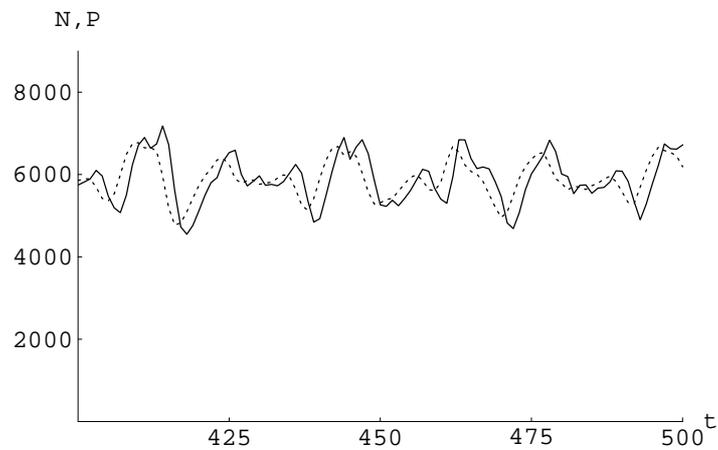


(b)

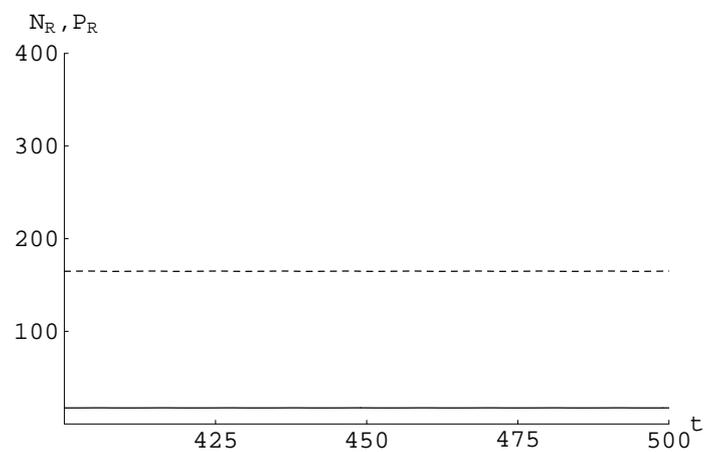


(c)

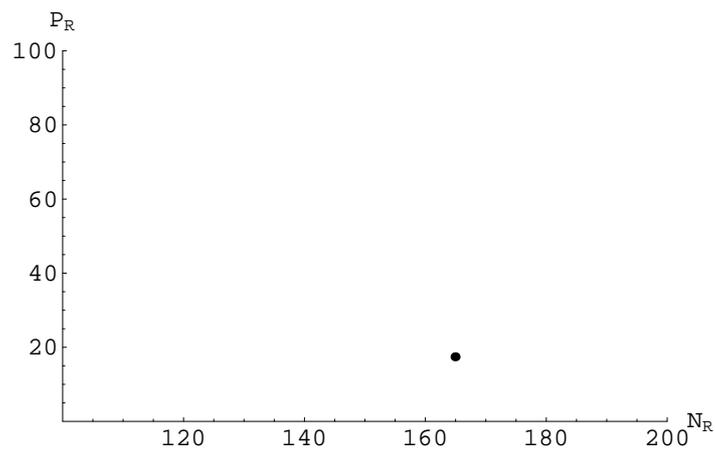
Figura 5.21: $\mu_N = 0,9$ e $\mu_P = 0,8$ e correspondem ao ponto C da Fig.5.18. Séries temporais dos totais das populações de hospedeiros (pontilhada) e parasitóides (contínua), (a) em todo reticulado, em (b) dentro do fragmento de refúgio e (c) a evolução temporal no plano de fase do fragmento para as últimas 20 iterações.



(a)

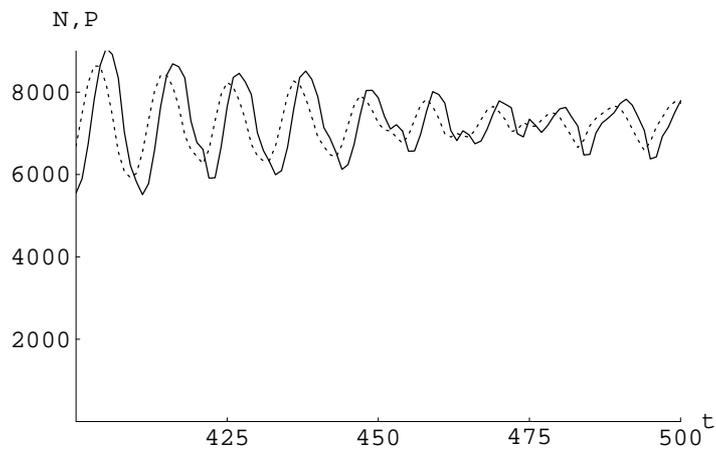


(b)

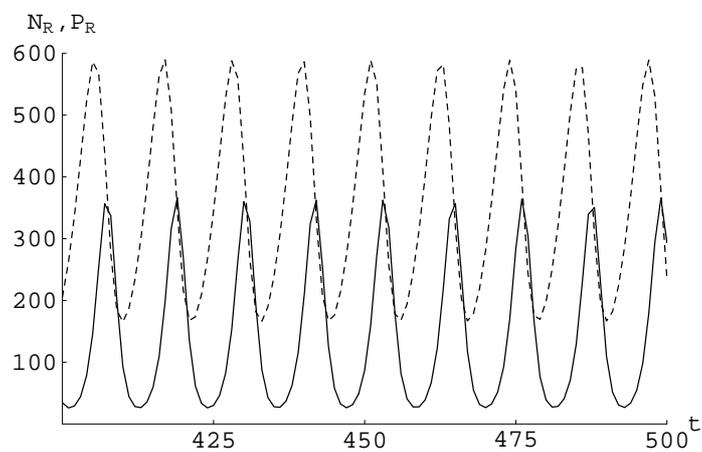


(c)

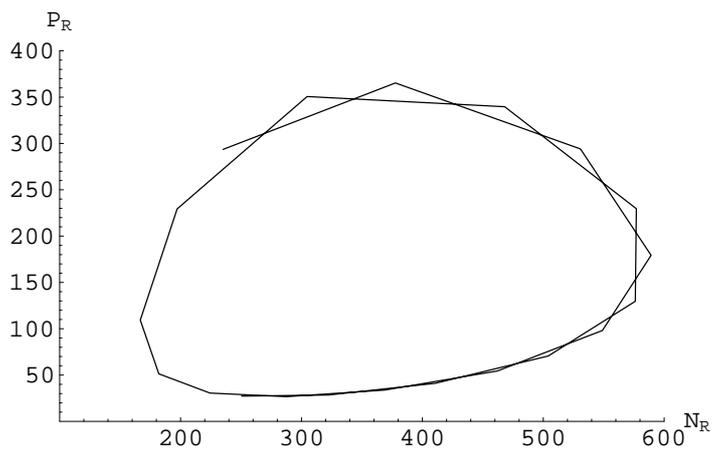
Figura 5.22: $\mu_N = 0,7$ e $\mu_P = 0,6$ e correspondem ao ponto D da Fig.5.18. Séries temporais dos totais das populações de hospedeiros (pontilhada) e parasitóides (contínua), (a) em todo reticulado, em (b) dentro do fragmento de refúgio e (c) a evolução temporal no plano de fase do fragmento para as últimas 20 iterações.



(a)

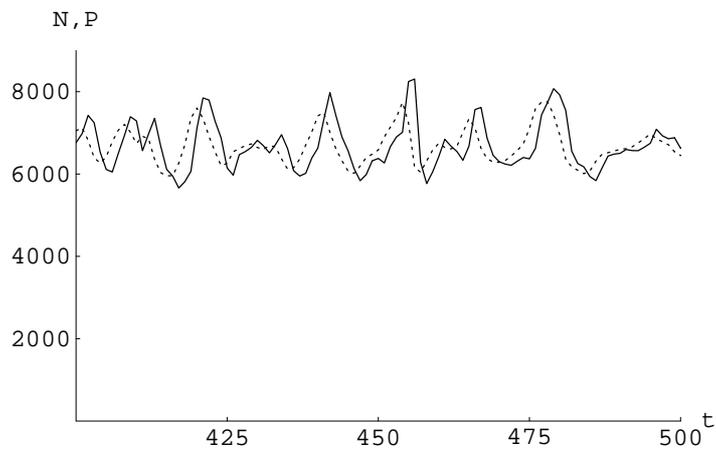


(b)

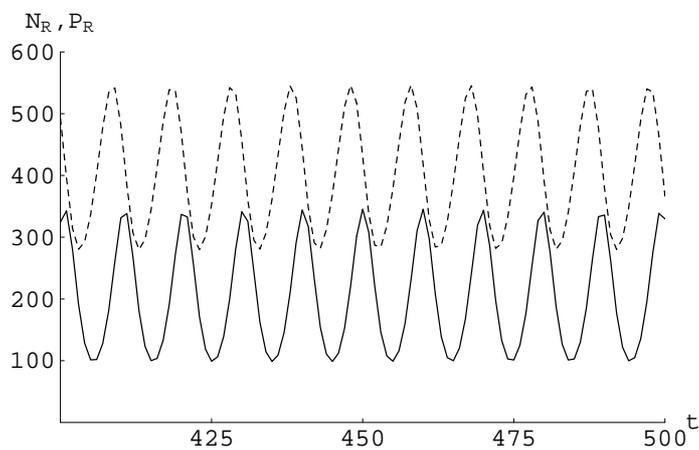


(c)

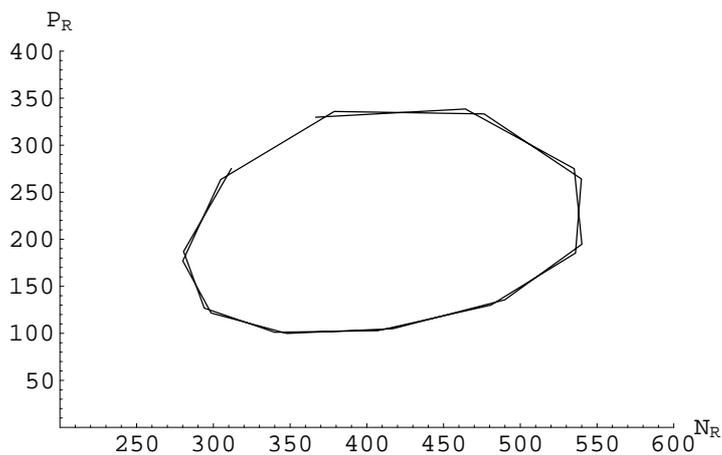
Figura 5.23: $\mu_N = 0,6$ e $\mu_P = 0,4$ e correspondem ao ponto E da Fig.5.18. Séries temporais dos totais das populações de hospedeiros (pontilhada) e parasitóides (contínua), (a) em todo reticulado, em (b) dentro do fragmento de refúgio e (c) a evolução temporal no plano de fase do fragmento para as últimas 20 iterações.



(a)

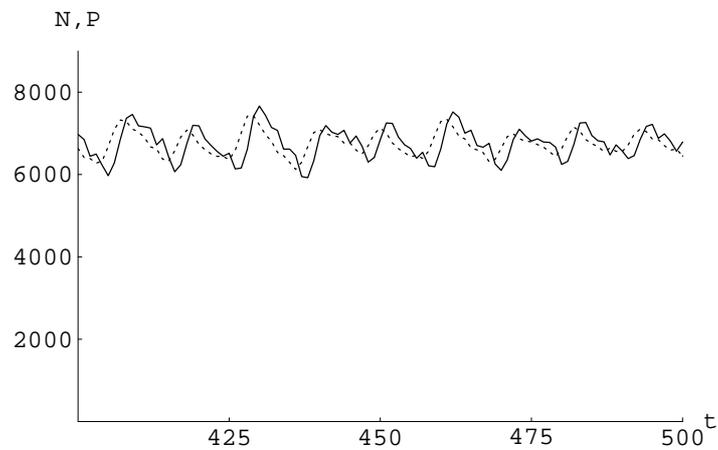


(b)

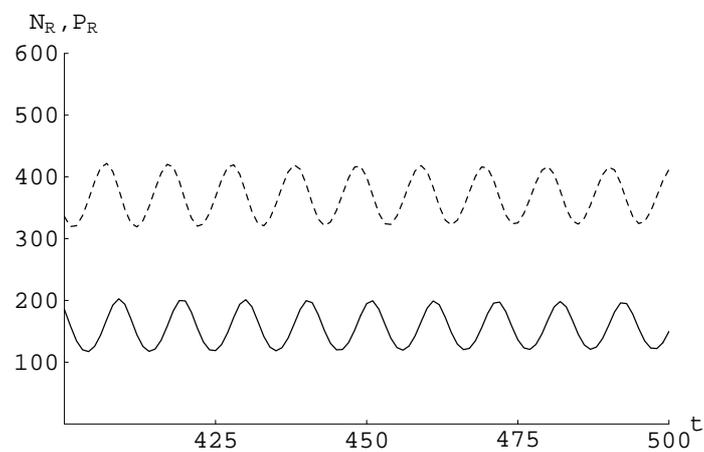


(c)

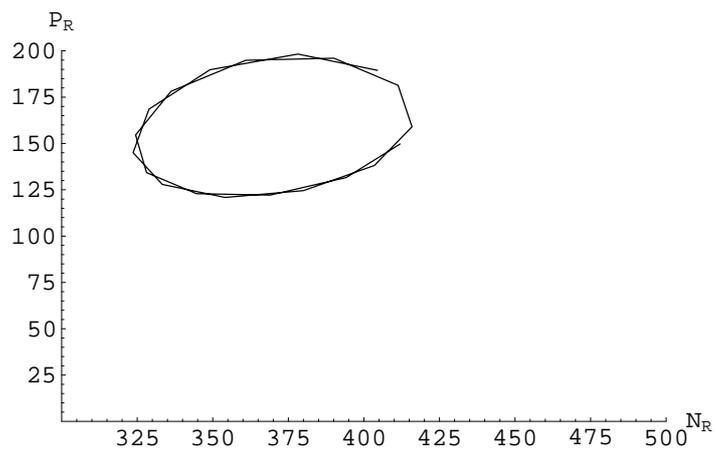
Figura 5.24: $\mu_N = 0,5$ e $\mu_P = 0,8$ e correspondem ao ponto F da Fig.5.18. Séries temporais dos totais das populações de hospedeiros (pontilhada) e parasitóides (contínua), (a) em todo reticulado, em (b) dentro do fragmento de refúgio e (c) a evolução temporal no plano de fase do fragmento para as últimas 20 iterações.



(a)

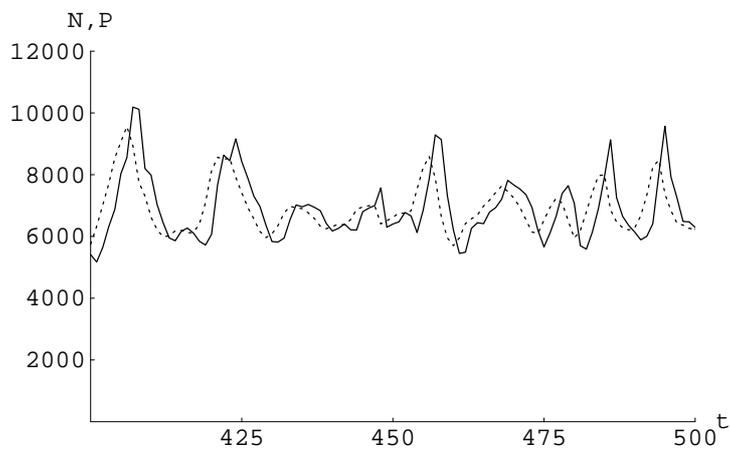


(b)

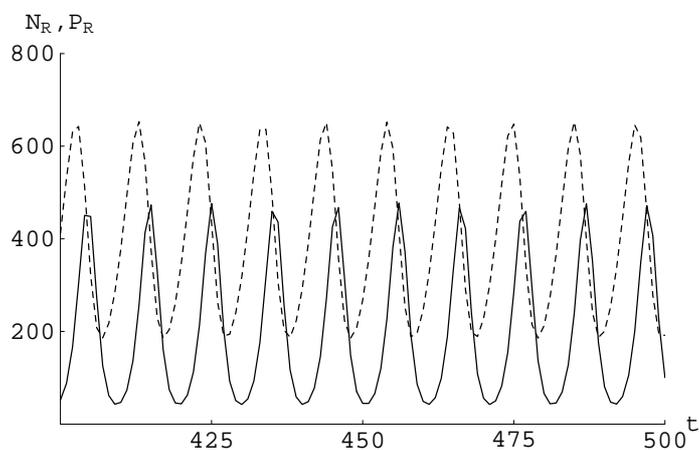


(c)

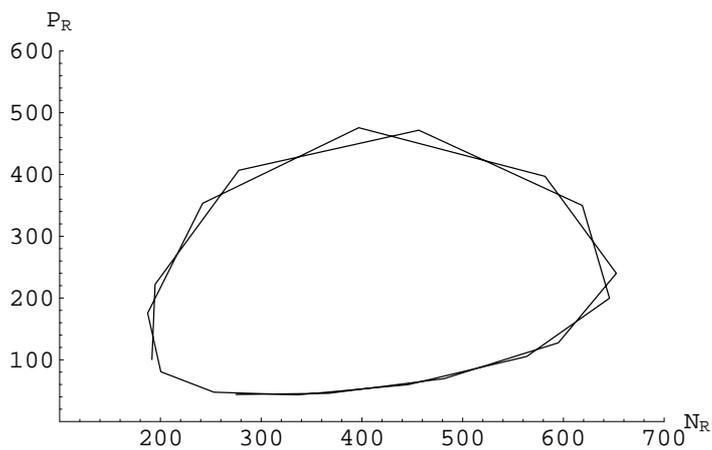
Figura 5.25: $\mu_N = 0,575$ e $\mu_P = 0,6$ e correspondem ao ponto G da Fig.5.18. Séries temporais dos totais das populações de hospedeiros (pontilhada) e parasitoides (contínua), (a) em todo reticulado, em (b) dentro do fragmento de refúgio e (c) a evolução temporal no plano de fase do fragmento para as últimas 20 iterações.



(a)

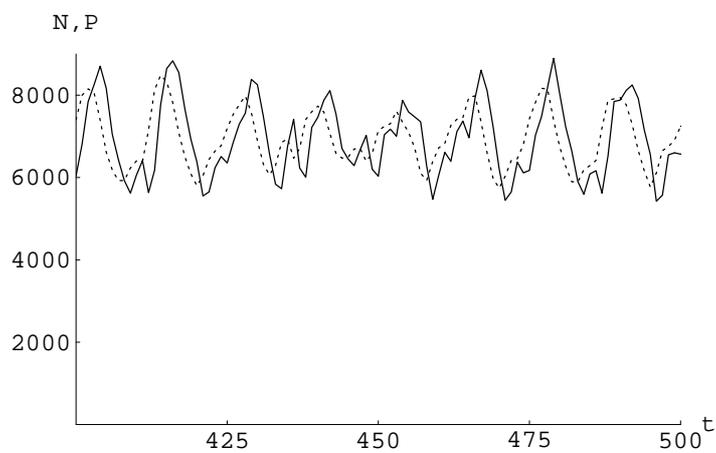


(b)

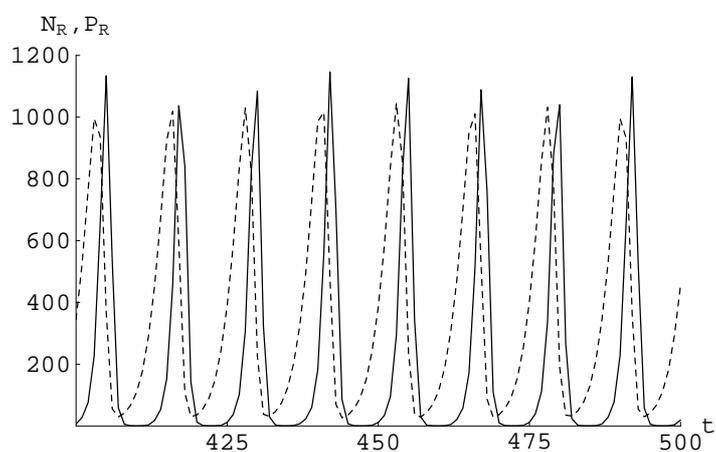


(c)

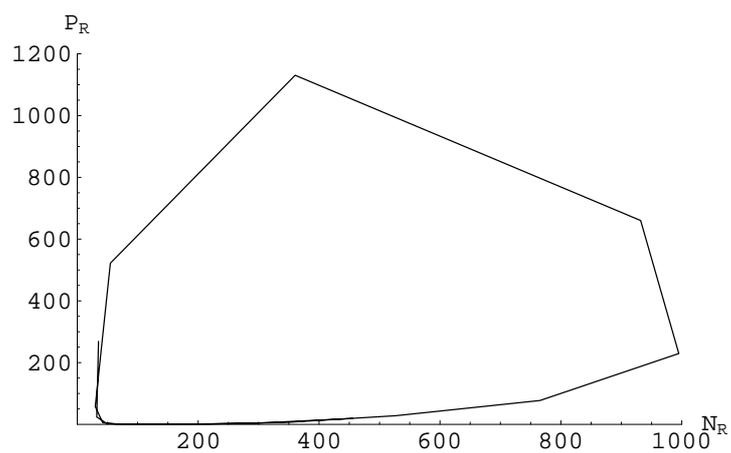
Figura 5.26: $\mu_N = 0,5$ e $\mu_P = 0,7$ e correspondem ao ponto H da Fig.5.18. Séries temporais dos totais das populações de hospedeiros (pontilhada) e parasitóides (contínua), (a) em todo reticulado, em (b) dentro do fragmento de refúgio e (c) a evolução temporal no plano de fase do fragmento para as últimas 20 iterações. $\mu_N = 0,5$ e $\mu_P = 0,7$ e correspondem ao ponto H da Fig.5.18.



(a)

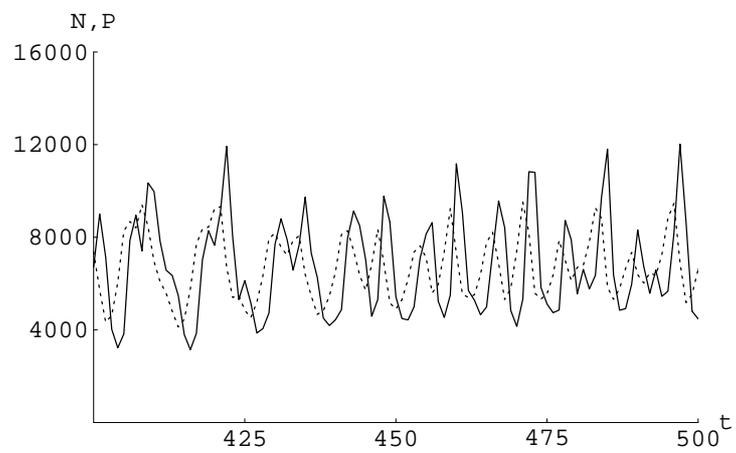


(b)

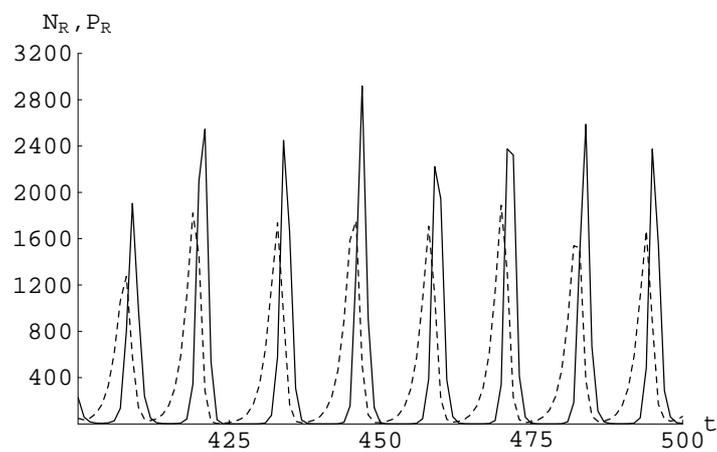


(c)

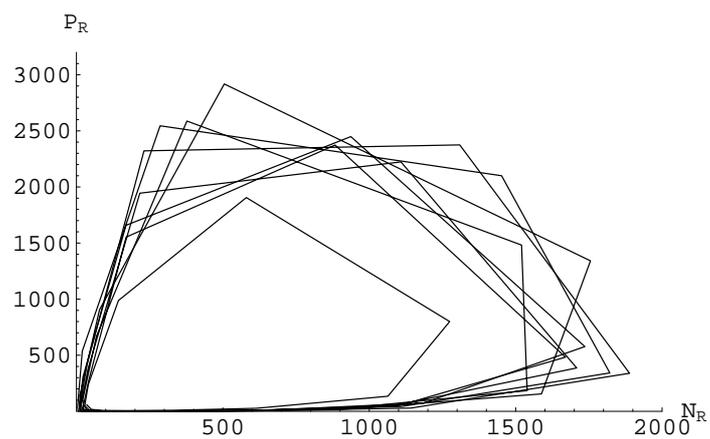
Figura 5.27: $\mu_N = 0,4$ e $\mu_P = 0,4$ e correspondem ao ponto J da Fig.5.18. Séries temporais dos totais das populações de hospedeiros (pontilhada) e parasitóides (contínua), (a) em todo reticulado, em (b) dentro do fragmento de refúgio e (c) a evolução temporal no plano de fase do fragmento para as últimas 20 iterações.



(a)



(b)



(c)

Figura 5.28: $\mu_N = 0,05$ e $\mu_P = 0,4$ e correspondem ao ponto K da Fig.5.18. Séries temporais dos totais das populações de hospedeiros (pontilhada) e parasitóides (contínua), (a) em todo reticulado, em (b) dentro do fragmento de refúgio e (c) a evolução temporal no plano de fase do fragmento para as últimas 20 iterações.

E quando passamos sob a mesma linha para a região de instabilidade (ponto G), temos um ciclo (Fig.5.25) cujos valores médios são aproximadamente os mesmos valores de N_R e de P_R , antes constantes.

Por outro lado, vindo do ponto A para o ponto E , numa mesma linha vertical, isto é, caracterizado por um mesmo valor de μ_N ($\mu_N = 0,6$), observamos que as populações N_R e P_R , que eram constantes em A transformaram-se em ciclo composto por oscilações cujos valores médios são um pouco maiores que os valores antes constantes (da Fig.5.19 para a Fig.5.23).

Podemos também tecer alguns comentários com relação ao que ocorre ao diminuir μ_P , com μ_N mais ou menos constante, tal como, vindo de D para B . Observamos que as populações totais têm médias aumentadas à medida que diminuimos μ_P (da Fig.5.22 para a Fig.5.20). Também podemos observar que em B as amplitudes são mais regulares e menores quando comparados com as do ponto D . Da mesma forma, dentro do fragmento, ambas as populações são constantes, mas maiores quanto menor for μ_P .

Podemos também comparar dois pontos fora da região de estabilidade com mesmo μ_N (F e H) e observamos que diminuindo μ_P , nas populações totais obtemos maiores amplitudes nas oscilações, bem como maiores populações totais. Dentro do fragmento obtemos maiores amplitudes nas oscilações e também maiores médias para a população de parasitóides (da Fig.5.24 para a Fig.5.26).

Comparamos também o ponto C dentro da região de estabilidade com o ponto F , fora da região de estabilidade e próximo da curva separatiz, mantendo o mesmo valor de μ_P ($\mu_P = 0,8$). Observamos que em todo reticulado, as médias populacionais aumentam à medida que μ_N diminui (da Fig.5.21 para a Fig.5.24). Quanto às populações dentro do fragmento de refúgio, ao passar da região de estabilidade (C) para a região de instabilidade (F) em vez de valores constantes de N_R e de P_R passamos a ter oscilações, as quais têm por população média valores maiores do que os que antes eram constantes.

Analisamos também, os pontos J e K (Fig.5.27 e Fig.5.28), mais distante da região de estabilidade e percebemos que a média das populações dentro do fragmento aumenta em relação aos anteriores.

De forma geral, observamos que, aumentando μ_N para um mesmo valor de μ_P (aproximando-se da região de estabilidade), obtemos uma redução nas médias populacionais totais e nas médias dentro do fragmento de refúgio.

Outro aspecto já observado anteriormente, é o efeito de retardo da população de parasitóides em relação à população de hospedeiros que podemos observar em todos os gráficos das populações totais das Fig.5.19 a Fig.5.28 (a) e também nas populações dentro do fragmento de refúgio nas Fig.5.23 a Fig.5.28 (b).

5.7 TIPOS DE PADRÕES ESPACIAIS PARA UMA FRAGMENTAÇÃO DE REFÚGIO ESPECÍFICA

Observamos nas simulações desenvolvidas ao longo deste trabalho, que a presença de refúgios espaciais pode, em algumas situações, alterar o padrão espacial encontrado na ausência de refúgios. Hassell et al. (1991) estabeleceram as regiões no plano $\mu_N \times \mu_P$, em sua Fig.3, em que espirais, redes cristalinas e caos ocorrem (capítulo 4). Podemos determinar figuras análogas, cada uma correspondendo a uma configuração de refúgio pré-fixada.

Para determinar regiões no plano $\mu_N \times \mu_P$ para diferentes tipos de padrão com a inclusão de 6 refúgios (2×2) correspondente a fragmentação específica da Fig.5.1 (c), adotamos um procedimento semelhante ao usado para investigar a estabilidade apresentado na secção anterior. Desta forma, delimitamos dependendo da relação entre os parâmetros de dispersão μ_N e μ_P , quatro regiões do plano destes parâmetros, as quais estão apresentadas na Fig.5.29.

Observamos o padrão do tipo rede cristalina, na região que denominamos região I , na região II o padrão caótico, na região III o padrão de espiral,

e ainda existe a região *IV*, na qual observamos o surgimento de ondas de altas densidades de hospedeiros e de parasitóides, que se formam a partir dos refúgios.

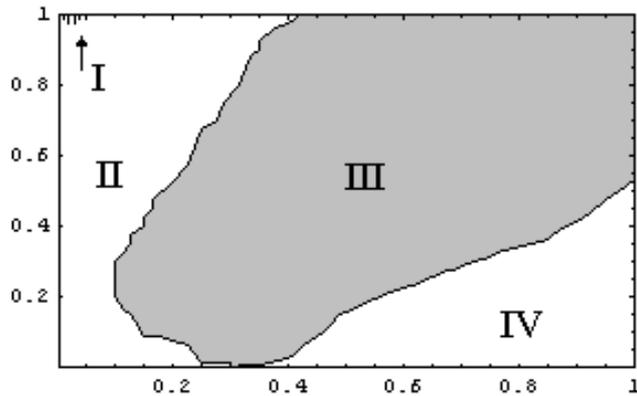


Figura 5.29: Regiões no plano $\mu_N \times \mu_P$ caracterizados pelos diferentes padrões espaciais: *I*- rede cristalina, *II*- padrão caótico, *III*- padrão espiral (região sombreada) e *IV*- região onde não há padrão definido.

É importante lembrar aqui, as características de cada um dos padrões.

- O padrão rede cristalina se caracteriza pelo aspecto estático (o padrão se mantém com o tempo) na distribuição espacial. Nesta região, há uma tendência à estabilidade das populações totais em todo reticulado e também dentro do fragmento de refúgio.
- O padrão caótico se caracteriza por populações flutuantes de hospedeiros e de parasitóides, de patch para patch, com organização espacial de pouca duração. O padrão “caos espacial” é um padrão espacialmente irregular ou errático, mudando de geração em geração, de forma aparentemente imprevisível.
- O padrão espiral se caracteriza por densidades de população que formam ondas espirais que giram movendo-se em cada uma das quatro direções em torno de pontos focais quase imóveis.
- A região IV acontece quando há grande dispersão de hospedeiros e pequena de parasitóides e se caracteriza por ondas que se formam a partir dos refúgios.

Depois de escolher um total de 11 pontos (conforme Fig.5.30), sendo 3 deles na região de rede cristalina, 3 pontos na região do padrão caótico, 3

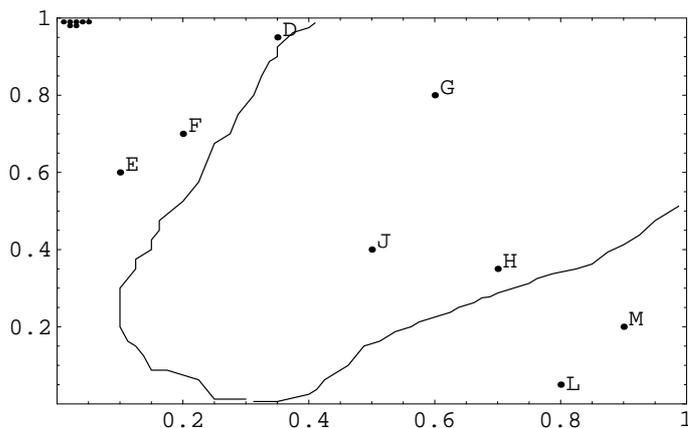


Figura 5.30: Pontos do plano $\mu_N \times \mu_P$ que correspondem aos padrões discriminados na tabela 5.8.

pontos na região espiral, e 2 na região onde ocorrem ondas, tais como na tabela 5.8, construímos para cada um destes pontos correspondentes, as partes (a) das Fig.5.31 a Fig.5.41, as séries temporais das populações totais de hospedeiros e de parasitóides para t de 300 a 500. Todas as partes (b) destas mesmas figuras, mostram o tipo de padrão (ou não) obtidos na iteração nº 500. Todas as partes (c) são as séries temporais das populações de hospedeiros e de parasitóides N_R e P_R dentro do fragmento de refúgio.

Comparando as Fig.5.31 a Fig.5.33, correspondentes à região de rede cristalina (pontos A , B e C), com as Fig.5.34 a Fig.5.36, correspondentes à região de caos (pontos D , E e F) e pela tabela 5.8, podemos observar uma grande queda nas médias das populações totais em todo reticulado, bem como nas médias das populações dentro do fragmento de refúgio. Percebemos ainda que, as séries temporais correspondentes as populações de todo reticulado e também no fragmento de refúgio, quase constantes na região de rede cristalina, sofrem oscilações com grandes amplitudes na região de caos.

Comparando as Fig.5.34 a Fig.36, correspondentes à região de caos (pontos D , E e F) com as Fig.5.37 a Fig.5.39, correspondentes à região de espiral (pontos G , H e J), podemos observar que as médias das populações totais em todo reticulado se mantém aproximadamente as mesmas, mas para as populações

de hospedeiros N_R e parasitóides P_R dentro do fragmento de refúgio reduzem bastante, tendendo a ficar constantes na região de espiral, o que já foi observado na região de rede cristalina. No caso da Fig.5.39, correspondendo ao ponto J já aparece um ciclo dentro do fragmento de refúgio, mas mesmo assim, temos um padrão de espiral na distribuição espacial da população total. Portanto podemos observar que o padrão espacial não está relacionado com a dinâmica temporal.

Tabela 5.8: Médias aproximadas e comportamentos das populações totais, tanto no reticulado, quanto dentro do fragmento de refúgio, nas distintas regiões definidas pelos padrões. Quando as séries formam ciclos ou oscilam, indicamos as médias populacionais.

Fig.	ponto	parâmetros		no reticulado				dentro do fragmento		
		μ_N	μ_P	N	P	padrão*	comp.	N_R	P_R	comp.
5.31	A	0,02	0,99	70000	70000	rede c	cte	5500	5500	cte
5.32	B	0,03	0,99	50000	50000	rede c	cte	4000	4200	cte
5.33	C	0,05	0,99	35000	35000	rede c	cte	2900	2700	cte
5.34	D	0,35	0,95	7000	7000	caos	oscila	500	500	ciclo
5.35	E	0,1	0,6	7000	7500	caos	oscila	1500	1800	oscila
5.36	F	0,2	0,7	7000	7200	caos	oscila	600	900	oscila
5.37	G	0,6	0,8	7000	7000	espiral	oscila	370	150	cte
5.38	H	0,7	0,35	7500	7500	espiral	ciclo	340	100	cte
5.39	J	0,5	0,4	7000	7000	espiral	oscila	350	350	ciclo
5.40	L	0,8	0,05	70000	75000	ondas	oscila	400	120	ciclo
5.41	M	0,9	0,2	30000	35000	ondas	oscila	250	40	cte

* rede c = rede cristalina.

Observando agora, as Fig.5.40 e Fig.5.41 (a) podemos notar que as médias para as populações totais do reticulado são altas novamente e podem ser comparadas com as médias das populações totais do reticulado, na região de rede cristalina. Já dentro do fragmento de refúgio as médias das populações N_R e P_R podem ser comparadas com as da região de espiral, só que agora podem surgir ciclos.

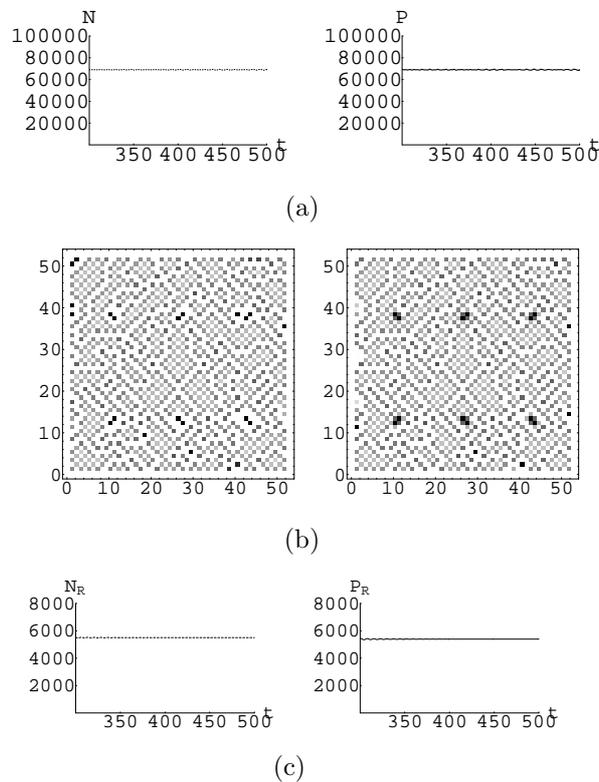
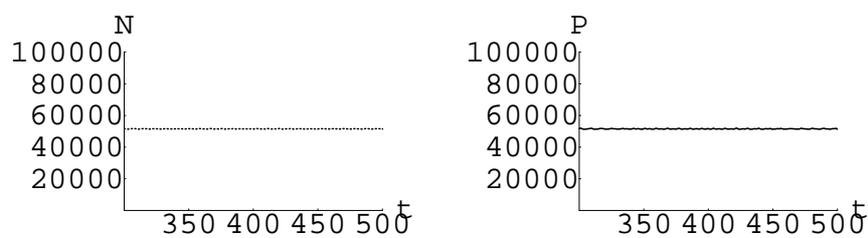


Figura 5.31: $\mu_N = 0,02$ e $\mu_P = 0,99$, correspondendo ao ponto A da Fig.5.29. (a) Séries temporais das populações totais $N(t)$ e $P(t)$, (b) distribuição espacial de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em $t = 500$. (c) a evolução temporal das populações $N_R(t)$ e $P_R(t)$, dentro do fragmento, para $300 \leq t \leq 500$, para as últimas 200 iterações.

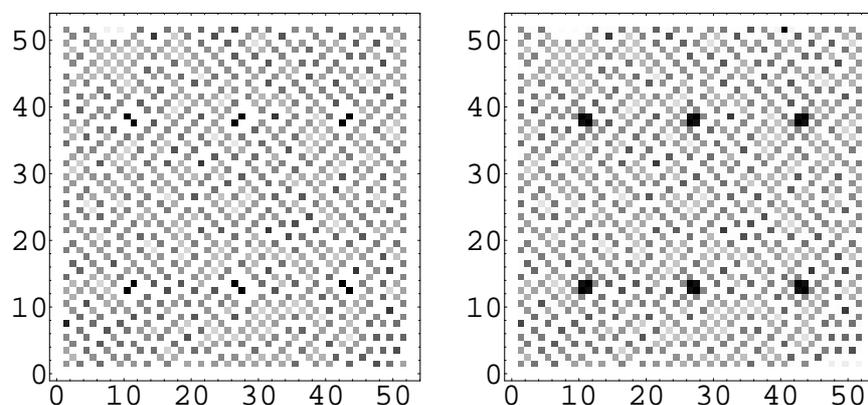
Podemos ainda comparar os gráficos das Fig.4.13 (simulação com o modelo de Hassell et al.) e a Fig.5.38 (simulação com o modelo de Hassell et al. incluindo refúgios), cujos valores de μ_N e μ_P são aproximadamente os mesmos.

Nestes gráficos podemos observar um aumento nas médias populacionais em todo reticulado, na presença de refúgios e a formação de ciclo em ambos os casos.

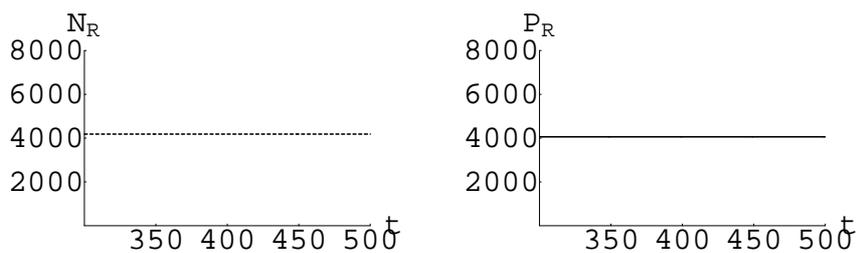
Outro aspecto importante é que nas proximidades das linhas que dividem as regiões na Fig.5.29, começam a surgir ciclos de períodos cada vez maiores, tendendo a um comportamento caótico (à esquerda) e perdendo o aspecto de espiral (à direita).



(a)

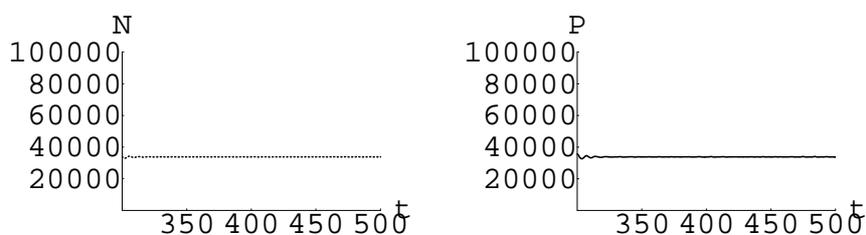


(b)

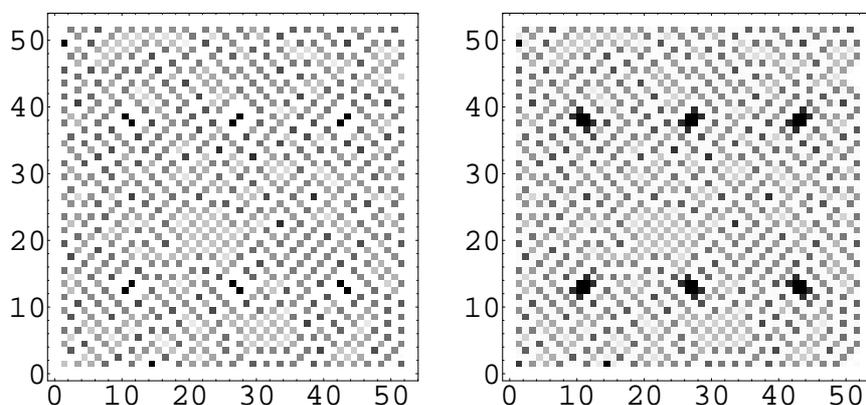


(c)

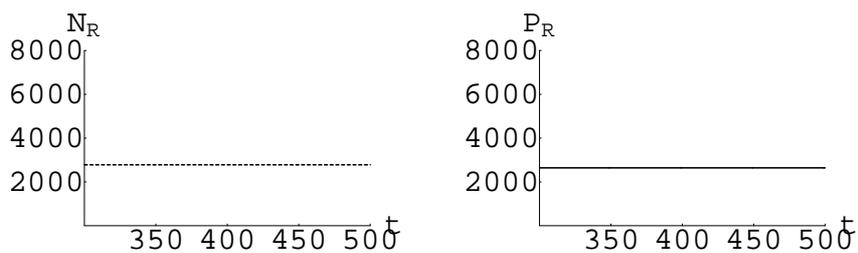
Figura 5.32: $\mu_N = 0,03$ e $\mu_P = 0,99$ e corresponde ao ponto B . da Fig.5.29. da Fig.5.29. (a) Séries temporais das populações totais $N(t)$ e $P(t)$, (b) distribuição espacial de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em $t = 500$. (c) a evolução temporal das populações $N_R(t)$ e $P_R(t)$, dentro do fragmento, para $300 \leq t \leq 500$, para as últimas 200 iterações.



(a)



(b)



(c)

Figura 5.33: $\mu_N = 0,05$ e $\mu_P = 0,99$ e corresponde ao ponto C da Fig.5.29. (a) Séries temporais das populações totais $N(t)$ e $P(t)$, (b) distribuição espacial de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em $t = 500$. (c) a evolução temporal das populações $N_R(t)$ e $P_R(t)$, dentro do fragmento, para $300 \leq t \leq 500$, para as últimas 200 iterações.

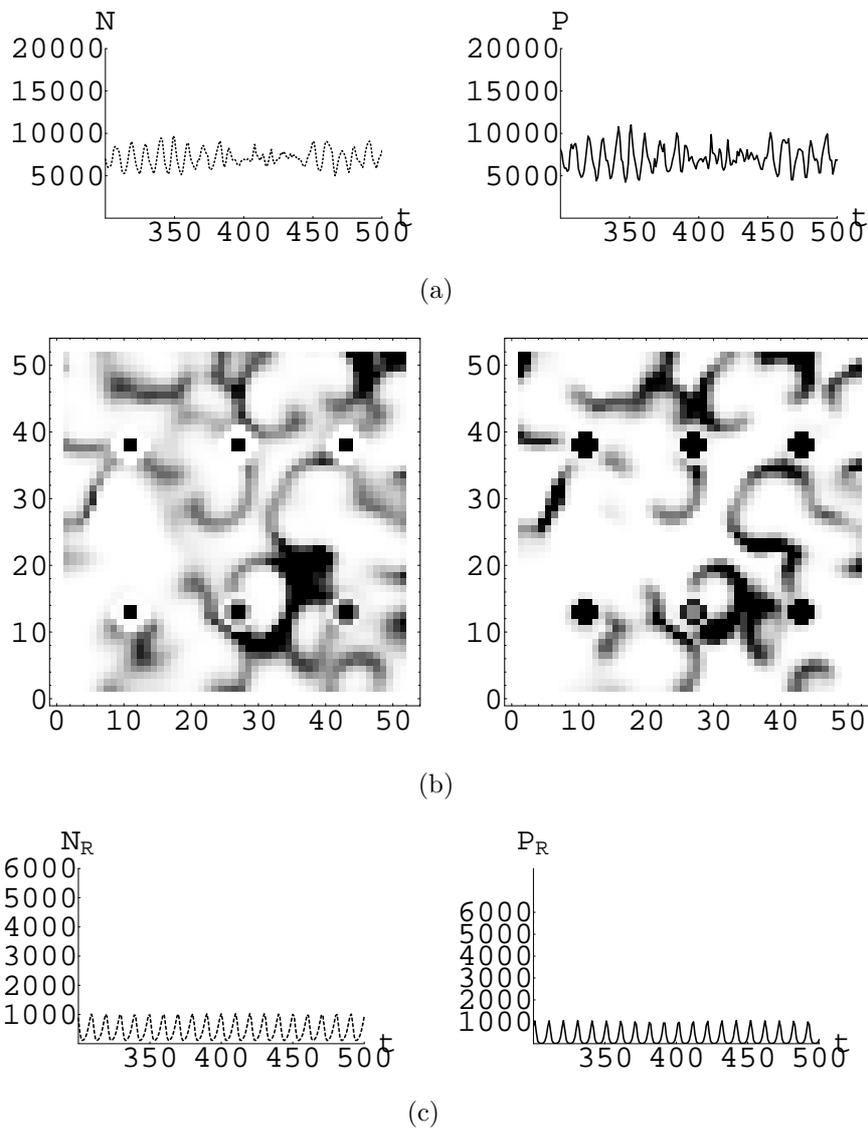
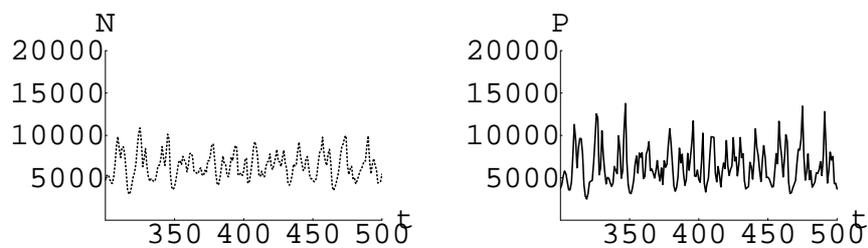
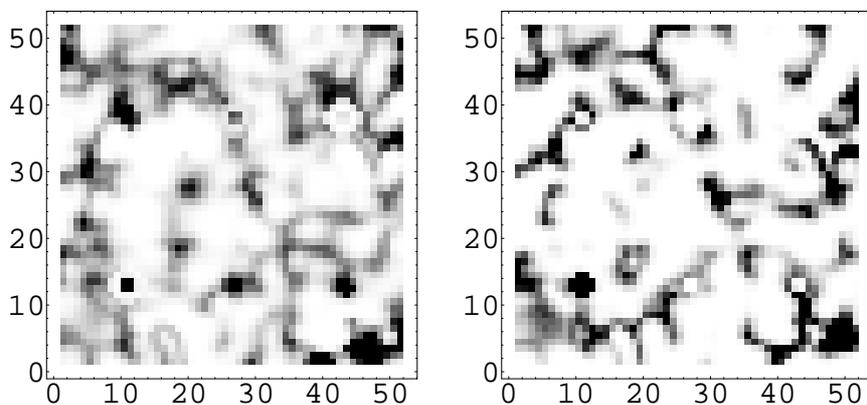


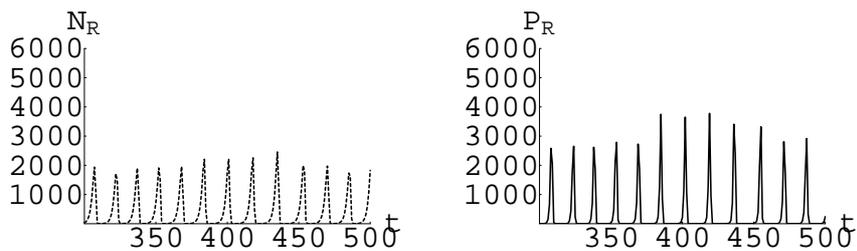
Figura 5.34: $\mu_N = 0,35$ e $\mu_P = 0,95$ e corresponde ao ponto D da Fig.5.29. (a) Séries temporais das populações totais $N(t)$ e $P(t)$, (b) distribuição espacial de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em $t = 500$. (c) a evolução temporal das populações $N_R(t)$ e $P_R(t)$, dentro do fragmento, para $300 \leq t \leq 500$, para as últimas 200 iterações.



(a)

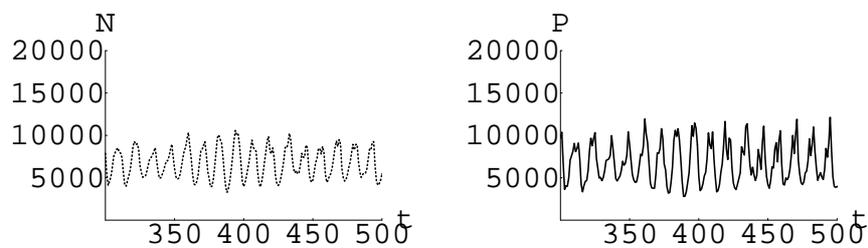


(b)

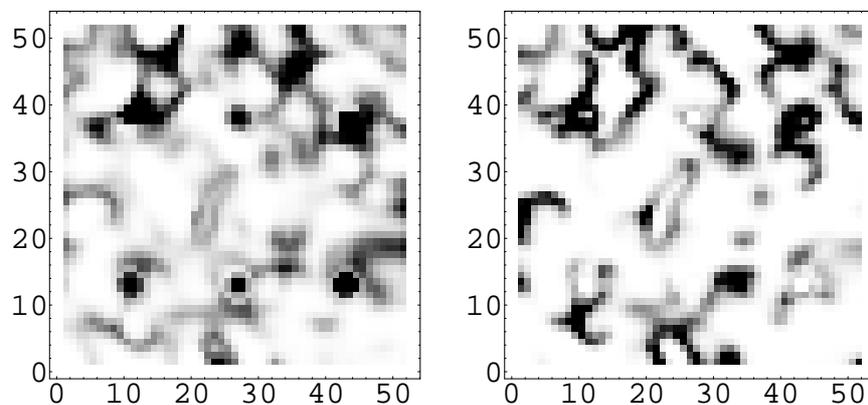


(c)

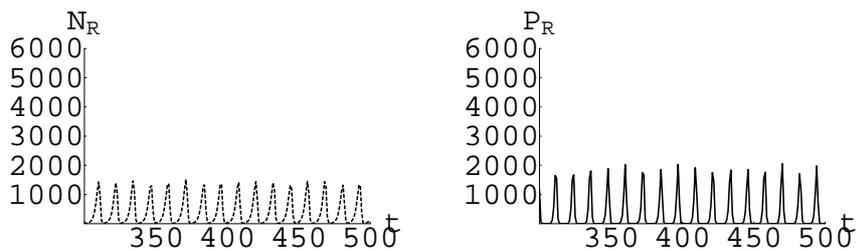
Figura 5.35: $\mu_N = 0,1$ e $\mu_P = 0,6$ e corresponde ao ponto E . da Fig.5.29. da Fig.5.29. (a) Séries temporais das populações totais $N(t)$ e $P(t)$, (b) distribuição espacial de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em $t = 500$. (c) a evolução temporal das populações $N_R(t)$ e $P_R(t)$, dentro do fragmento, para $300 \leq t \leq 500$, para as últimas 200 iterações.



(a)

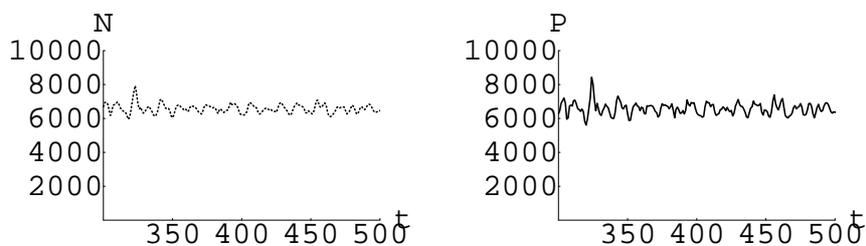


(b)

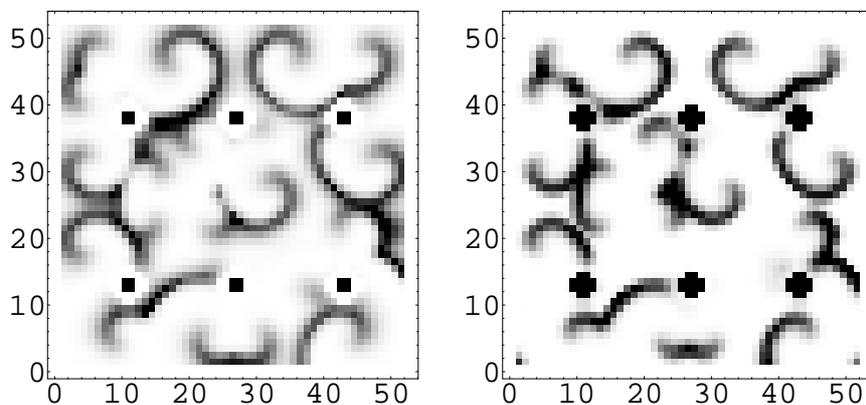


(c)

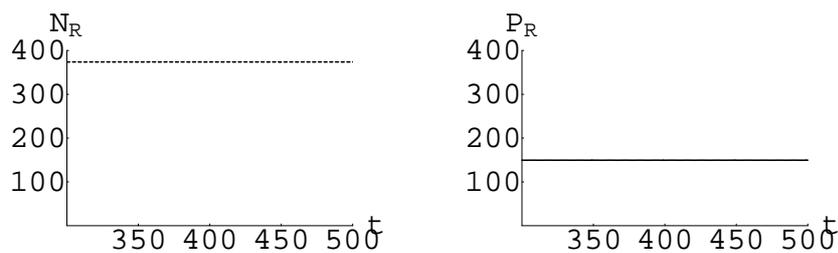
Figura 5.36: $\mu_N = 0,2$ e $\mu_P = 0,7$ e corresponde ao ponto F da Fig.5.29. (a) Séries temporais das populações totais $N(t)$ e $P(t)$, (b) distribuição espacial de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em $t = 500$. (c) a evolução temporal das populações $N_R(t)$ e $P_R(t)$, dentro do fragmento, para $300 \leq t \leq 500$, para as últimas 200 iterações.



(a)



(b)



(c)

Figura 5.37: $\mu_N = 0,6$ e $\mu_P = 0,8$ e corresponde ao ponto G da Fig.5.29. (a) Séries temporais das populações totais $N(t)$ e $P(t)$, (b) distribuição espacial de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em $t = 500$. (c) a evolução temporal das populações $N_R(t)$ e $P_R(t)$, dentro do fragmento, para $300 \leq t \leq 500$, para as últimas 200 iterações.

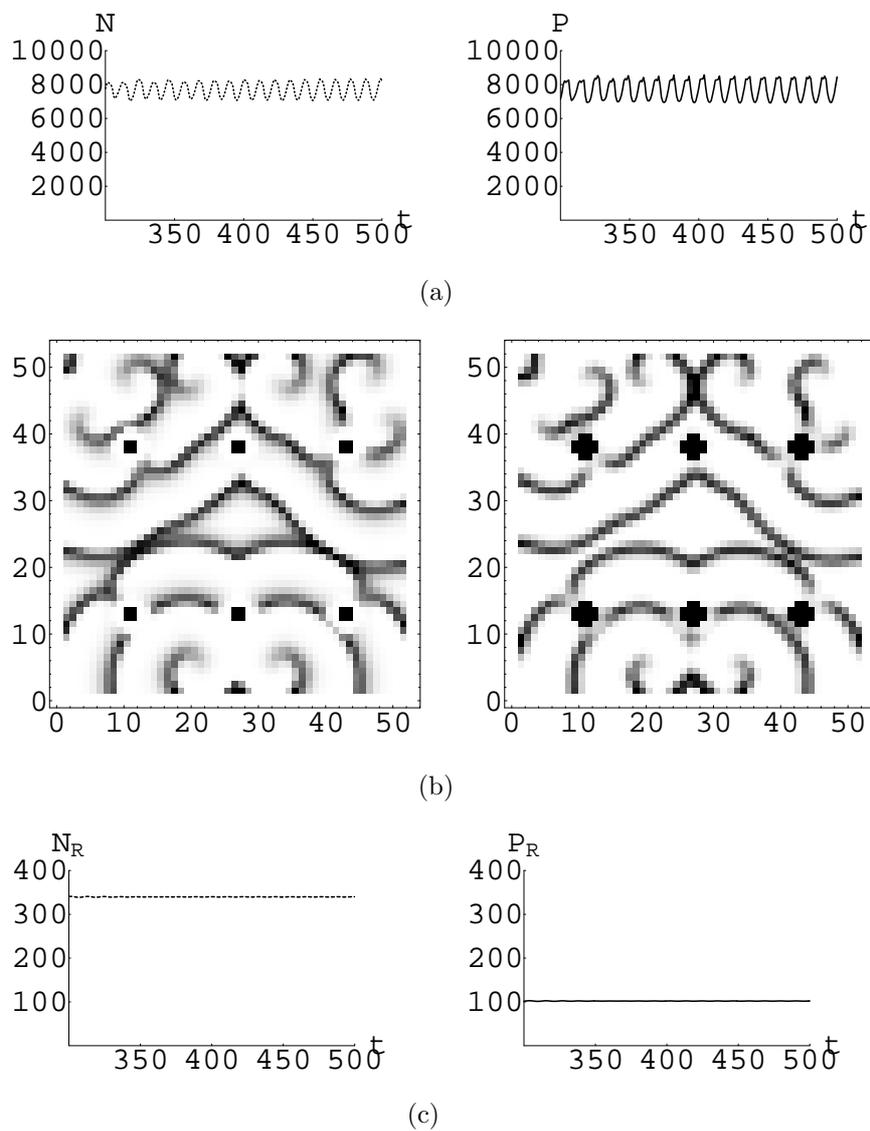
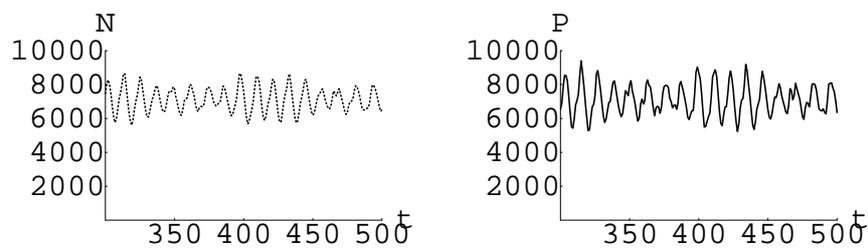
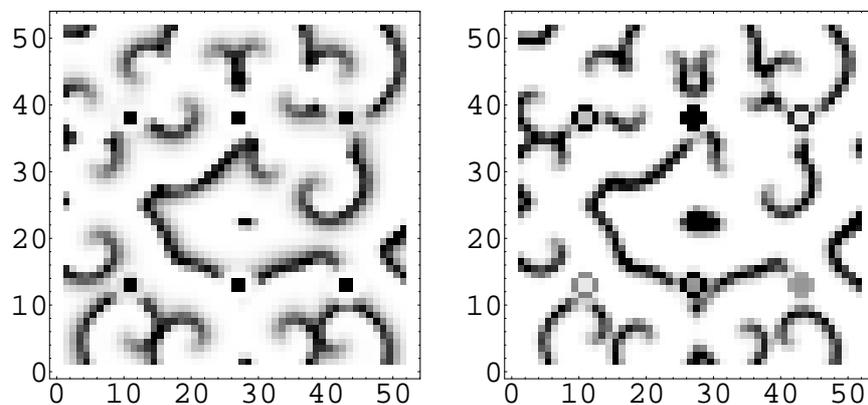


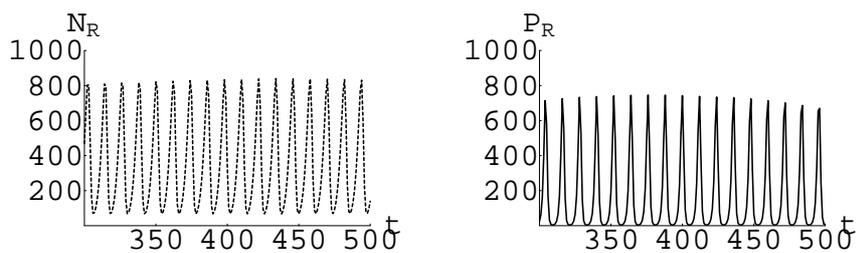
Figura 5.38: $\mu_N = 0,7$ e $\mu_P = 0,35$ e corresponde ao ponto H da Fig.5.29. (a) Séries temporais das populações totais $N(t)$ e $P(t)$, (b) distribuição espacial de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em $t = 500$. (c) a evolução temporal das populações $N_R(t)$ e $P_R(t)$, dentro do fragmento, para $300 \leq t \leq 500$, para as últimas 200 iterações.



(a)

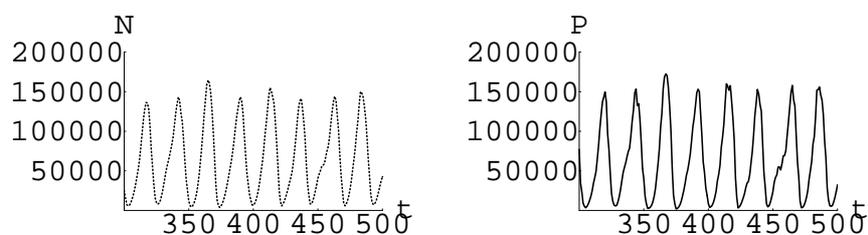


(b)

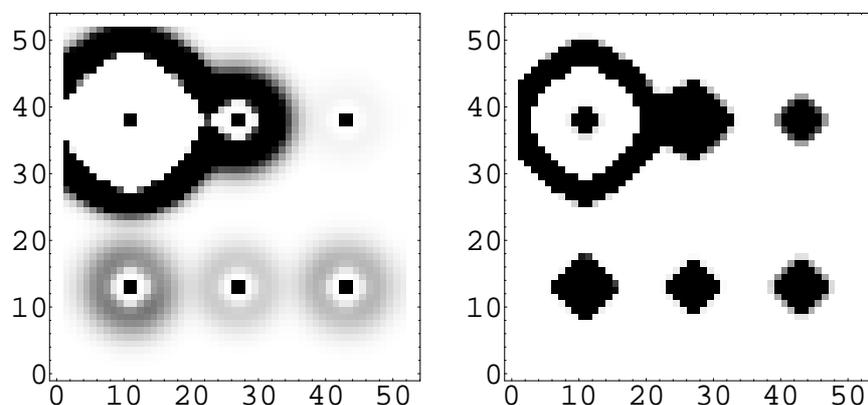


(c)

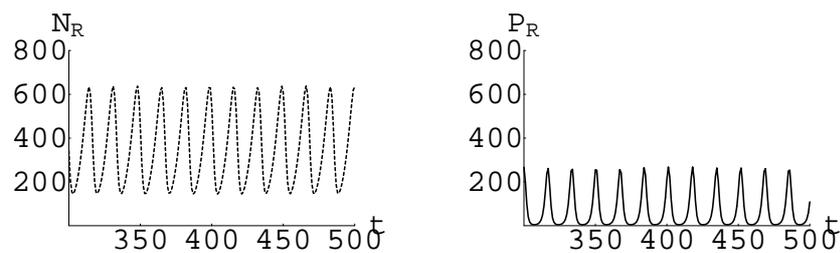
Figura 5.39: $\mu_N = 0,5$ e $\mu_P = 0,4$ e corresponde ao ponto J da Fig.5.29. (a) Séries temporais das populações totais $N(t)$ e $P(t)$, (b) distribuição espacial de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em $t = 500$. (c) a evolução temporal das populações $N_R(t)$ e $P_R(t)$, dentro do fragmento, para $300 \leq t \leq 500$, para as últimas 200 iterações.



(a)



(b)



(c)

Figura 5.40: $\mu_N = 0,8$ e $\mu_P = 0,05$ e corresponde ao ponto L da Fig.5.29. (a) Séries temporais das populações totais $N(t)$ e $P(t)$, (b) distribuição espacial de hospedeiros (à esquerda) e de parasitoides (à direita) em $t = 500$. (c) a evolução temporal das populações $N_R(t)$ e $P_R(t)$, dentro do fragmento, para $300 \leq t \leq 500$, para as últimas 200 iterações.

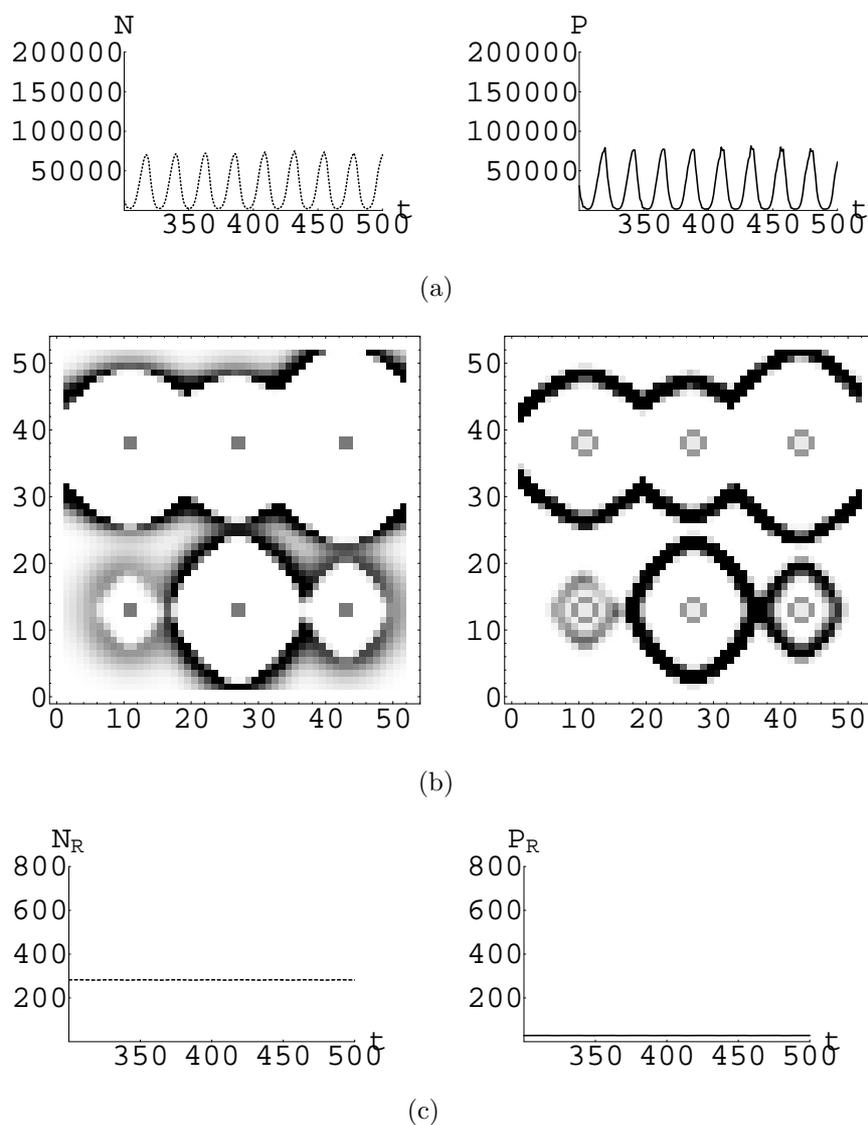


Figura 5.41: $\mu_N = 0,9$ e $\mu_P = 0,2$ e corresponde ao ponto M da Fig.5.29. (a) Séries temporais das populações totais $N(t)$ e $P(t)$, (b) distribuição espacial de hospedeiros (à esquerda) e de parasitóides (à direita) em $t = 500$. (c) a evolução temporal das populações $N_R(t)$ e $P_R(t)$, dentro do fragmento, para $300 \leq t \leq 500$, para as últimas 200 iterações.

6 CONCLUSÃO

Os modelos do tipo parasitóide-hospedeiro, que estudamos neste trabalho, tratam da interação entre duas espécies, onde uma (parasitóide) explora a outra (hospedeiro) levando-a à morte e gerando novos parasitóides na geração seguinte [Kot, 2001]. Apenas hospedeiros que não foram parasitados poderão gerar novos hospedeiros para a geração seguinte.

Neste trabalho começamos por estudar o sistema parasitóide-hospedeiro do tipo Nicholson-Bailey (1935) [Edelstein-Keshet,1988]. O modelo, descrito por meio de um sistema de equações a diferenças, supõe que não haja sobreposição de gerações sucessivas e que o meio ambiente seja homogêneo, isto é, considera apenas as densidades das populações em cada geração.

Através de cálculos analíticos e de simulações computacionais, concluímos que o modelo de Nicholson-Bailey original possui dois equilíbrios, o de extinção de ambas as espécies (2.11), que é estável quando o fator de reprodução dos hospedeiros for maior que zero e menor que um, e o de coexistência (2.12), que existe quando o fator de reprodução dos hospedeiros for maior que um, mas é sempre instável. Portanto, o modelo de Nicholson-Bailey original não prevê nenhum equilíbrio estável com persistência das espécies.

Como na natureza são observados exemplos de sistemas ecológicos do tipo parasitóide-hospedeiro, onde ambas as espécies persistem, algumas modificações do modelo original foram estudadas com o propósito de estabelecer condições de persistência das populações e estabilidade dos equilíbrios.

Na primeira modificação do modelo de Nicholson-Bailey, baseada em considerar a existência de uma capacidade de suporte de hospedeiros, o sistema é descrito pelas equações (3.5)-(3.6). O novo modelo exibe três equilíbrios: o de extinção das espécies (3.9), que é instável, o equilíbrio de coexistência (3.13), que é estável numa região do espaço de parâmetros, e o equilíbrio de persistência apenas

da população de hospedeiros (3.11), que também é estável em uma certa região dos parâmetros. Portanto, o fato de considerar uma capacidade de suporte para a população de hospedeiros, fornece a possibilidade de existência de um equilíbrio estável com persistência das espécies.

Na segunda modificação do modelo de Nicholson-Bailey (3.39)-(3.40) que se baseia em considerar que a eficiência do parasitóide (que era constante no modelo original), seja função de sua densidade, obtemos dois equilíbrios, o de extinção das espécies (3.43) e o equilíbrio de coexistência das espécies (3.45) cuja existência e estabilidade dependem dos parâmetros. Portanto, esta modificação também contempla a existência de um equilíbrio estável de persistência das espécies em uma região dos parâmetros.

A terceira modificação do modelo de Nicholson-Bailey original (3.55)-(3.56), se baseia na existência de refúgios em que uma fração de hospedeiros pode refugiar-se do ataque dos parasitóides. Este modelo também possui dois equilíbrios, o de extinção das espécies (3.59) e o equilíbrio de coexistência das espécies (3.65), cuja estabilidade ocorre em determinadas regiões do espaço dos parâmetros.

Portanto, qualquer uma das três modificações do modelo de Nicholson-Bailey original estudadas, contempla a existência de um equilíbrio estável com persistência das espécies.

Todos os modelos acima descritos são do tipo sistemas de equações a diferenças, com uma variável independente discreta t . No entanto, estudamos também a dinâmica parasitóide-hospedeiro em um modelo espacialmente estruturado do tipo Rede de Mapas Acoplados [Hassell et al., 1991]. Neste modelo, o espaço é considerado explicitamente e o meio ambiente é dividido em patches (células), entre os quais as populações podem se movimentar.

O modelo de Hassell et al. (1991) é composto por duas etapas, uma de movimentação (entre os 4 vizinhos mais próximos) e outra de reprodução (descrita pelo modelo de Nicholson-Bailey original), sendo que a primeira ocorre na geração

t e a segunda relaciona a geração t com a $t + 1$. Constatou-se que a dispersão local difusiva (movimentação de frações iguais de hospedeiros (parasitóides) para cada um dos vizinhos mais próximos) contribui para a persistência das espécies, dando origem a padrões espaciais, do tipo rede cristalina, caos ou espiral, dependendo dos valores dos parâmetros de movimentação μ_N e μ_P . Verificamos que, na região do plano $\mu_N \times \mu_P$ correspondente ao padrão tipo rede cristalina, cada uma das populações totais de hospedeiros e de parasitóides atingem um equilíbrio (constante).

A partir daí, propusemos incluir a existência de refúgios no modelo de Hassell et al. (1991). Os refúgios foram considerados como locais físicos (*patches*) pré-fixados, onde a eficiência do parasitóide em encontrar hospedeiros é muito menor do que nas demais regiões do hábitat.

Através de simulações numéricas, analisamos os efeitos de algumas características dos refúgios (sua forma, fragmentação e área) na dinâmica parasitóide-hospedeiro. A flexibilidade deste tipo de modelo permite analisar um número ilimitado de situações e possibilidades. Nos restringimos a analisar formas retangulares e algumas distribuições específicas de refúgios. A seguir, relacionamos os resultados observados em nossas simulações:

- a) como esperado, as médias populacionais totais subiram com a existência de refúgios e a amplitude das oscilações de ambas as populações diminuíram (secção 5.1);
- b) foi constatado que, mantendo a área total de refúgio, quanto maior o perímetro, maiores serão as médias populacionais no reticulado e dentro do refúgio, com exceção da região de espiral (secção 5.2);
- c) a posição do refúgio dentro do reticulado não influi nas médias populacionais no reticulado nem na média populacional dentro do refúgio (secção 5.3);
- d) a fragmentação de um refúgio em vários refúgios menores (fragmentos) leva a um aumento na média das populações totais em todo reticulado, nas regiões onde

o padrão espacial é de espiral e de caos. Dentro do fragmento de refúgio, as médias diminuíram com a fragmentação. Ainda para a região de caos, a fragmentação leva a uma redução na amplitude das oscilações (secção 5.4);

e) com um aumento na área total de refúgio percebemos que as médias populacionais em todo reticulado aumentaram e dentro do fragmento de refúgio as médias permaneceram aproximadamente as mesmas. Também observamos um aumento na amplitude das oscilações para as populações totais. Dentro do fragmento de refúgio, as séries temporais, que antes eram constantes, oscilam nas regiões cujo padrão é de caos (secção 5.5);

f) constatou-se que existe uma região do plano $\mu_N \times \mu_P$, na qual as populações estabilizam dentro do fragmento de refúgio (2×2) e à medida que nos afastamos desta região as séries temporais formam ciclos com períodos cada vez maiores tendendo a um comportamento caótico (secção 5.6);

g) Percebeu-se que, da mesma forma que sem a presença de refúgio, o plano $\mu_N \times \mu_P$ é composto por quatro regiões, nas quais diferentes padrões espaciais são observados conforme Fig.5.28. Por exemplo, na região onde μ_N é muito pequeno e μ_P muito próximo de um, obtemos a região de rede cristalina; uma região com μ_N grande e μ_P pequeno se caracteriza pela ocorrência de ondas de altas densidades de hospedeiros e parasitóides. A região restante (intermediária) do plano $\mu_N \times \mu_P$ é dividida entre padrão espacial caótico e espiral.

Do ponto de vista biológico, concluímos que os refúgios beneficiam não só a população de hospedeiros como também a população de parasitóides.

Refúgios cuja razão área/perímetro (A/P) é alta, caracterizados por grandes áreas contíguas, podem explicar as explosões populacionais observadas em alguns sistemas parasitóide-hospedeiro. Por outro lado, refúgios cuja razão A/P é pequena, isto é, refúgios altamente fragmentados podem, dependendo da taxa de movimentação dos indivíduos, ter uma influência estabilizadora das densidades populacionais.

Podemos inferir, dessa forma, que a heterogeneidade do ambiente, com regiões favoráveis e desfavoráveis aos hospedeiros, intercaladas, é de grande importância para assegurar a coexistência das espécies. Isto sugere, por um lado, que a preservação de refúgios naturais é relevante para a manutenção de espécies. Por outro lado, em ambientes modificados pelo homem, como plantações, os estudos de estratégias de controle biológico de pragas devem levar em consideração a existência de refúgios para as pragas em questão.

Ao concluir este trabalho, apontamos outras direções para continuidade deste estudo, como por exemplo:

- considerar a fração f de hospedeiros não parasitados como uma função distinta daquela apresentada na equação (2.3);
- considerar uma movimentação do parasitóide como sendo de taxia, com relação ao hospedeiro - O parasitóide é atraído pela presença do hospedeiro;
- considerar uma movimentação do parasitóide como taxia concomitante com a presença de refúgios para os hospedeiros.

APÊNDICE A EQUAÇÕES A DIFERENÇAS DE PRIMEIRA ORDEM

Modelos de crescimento populacional onde a variável independente t assume valores discretos, denominados gerações, são melhor descritos por equações a diferenças. Tais modelos são adequados para descrever a dinâmica de espécies que não apresentam sobreposição de gerações (adultos morrem e são substituídos por seus descendentes). Também são bem descritos por estes modelos, as variações de populações de organismos que sofrem mudanças abruptas, ou seja, passam por uma seqüência de fases discretas durante sua vida.

Caso a população x_{t+1} da espécie, na geração $t + 1$, seja função apenas da população x_t , na geração t , teremos uma equação a diferenças de 1ª ordem autônoma:

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

para $t = 0, 1, 2, \dots$

Uma solução da equação (A.1) é uma fórmula geral que fornece x_t na geração t , para algum valor inicial x_0 especificado.

As equações a diferenças que enfocaremos neste apêndice são todas da forma (A.1).

A.1 EQUAÇÕES A DIFERENÇAS LINEARES

Uma equação a diferenças de 1ª ordem sob a forma (A.1) é dita linear se e somente se a operação sobre a função incognita x_t for linear, isto é, $f(x_t) = ax_t + b$. Nas equações a diferenças lineares de 1ª ordem enfocadas neste trabalho, b será sempre nulo.

Consideremos, então, uma equação a diferenças, de 1ª ordem linear:

$$x_{t+1} = a x_t, \quad (\text{A.2})$$

e suponhamos conhecido um valor inicial x_0 (na geração zero).

Iterando a equação (A.2), isto é, atribuindo sucessivamente os valores $0, 1, 2, \dots$ para t , podemos escrever:

$$x_1 = ax_0,$$

$$x_2 = ax_1 \Rightarrow x_2 = a^2x_0,$$

$$x_3 = ax_2 \Rightarrow x_3 = a^3x_0,$$

donde podemos concluir que a solução da equação (A.2) é:

$$x_t = a^t x_0. \quad (\text{A.3})$$

Na secção seguinte veremos como são determinados os equilíbrios, bem como, sua estabilidade referentes a equação A.1.

Nas Fig.A.1 e Fig.A.2 apresentamos o comportamento da solução (A.3) para a em intervalos distintos, sendo que $a < -1$ foi usado nas Fig.A.1(a) e (b), $-1 < a < 0$ nas Fig.A.1(c) e (d), $0 < a < 1$ nas Fig.A.2 (a) e (b) e $a > 1$ nas Fig.A.2 (c) e (d).

Se $a < -1$, temos uma seqüência oscilatória (x_t alterna seu sinal de geração em geração) divergente ($|x_t| \rightarrow \infty$ quando $t \rightarrow \infty$);

Se $-1 < a < 0$, temos uma seqüência oscilatória (x_t alterna seu sinal de geração em geração) convergente ($|x_t| \rightarrow 0$ quando $t \rightarrow \infty$);

Se $0 < a < 1$, obtemos uma seqüência monótona crescente se $x_0 < 0$, monótona decrescente se $x_0 > 0$; em ambos os casos, $|x_t| \rightarrow 0$ quando $t \rightarrow +\infty$;

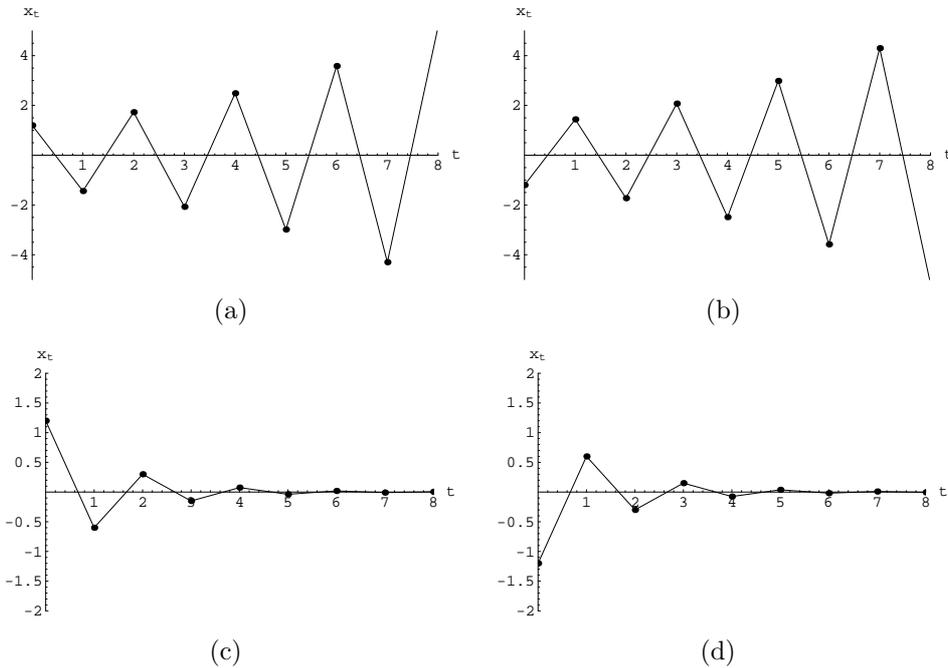


Figura A.1: Evolução temporal de $x_t = a^t x_0$. (a) $a = -1.2 < -1$ com $x_0 = 1, 2$, (b) $a = -1.2 < -1$ com $x_0 = -1, 2$, (c) $a = -0,5$, isto é, $-1 < a < 0$ com $x_0 = 1, 2$, (d) $a = -0,5$, isto é, $-1 < a < 0$ com $x_0 = -1, 2$.

Se $a > 1$, obtemos uma seqüência monótona crescente se $x_0 > 0$, com $x_t \rightarrow +\infty$ quando $t \rightarrow \infty$ ou monótona decrescente se $x_0 < 0$, com $x_t \rightarrow -\infty$ quando $t \rightarrow +\infty$.

Portanto podemos concluir que:

- se $|a| < 1$, temos uma seqüência convergente para zero, isto é, $|x_t| \rightarrow 0$, quando $t \rightarrow \infty$.
- se $|a| > 1$, temos uma seqüência divergente, isto é, $|x_t| \rightarrow \infty$, quando $t \rightarrow \infty$.

Podemos ainda complementar esta análise observando que:

- se $a = -1$, teremos a seqüência $\{x_0, -x_0, x_0, -x_0, \dots\}$ que é um ciclo de período dois (Veja Fig.A.3 (a) para $x_0 > 0$ e (b) para $x_0 < 0$).
- se $a = 0$, teremos a seqüência $\{x_0, 0, 0, 0, \dots\}$, indicando extinção de espécie (Veja Fig.A.3 (c) para $x_0 > 0$ e (d) para $x_0 < 0$).

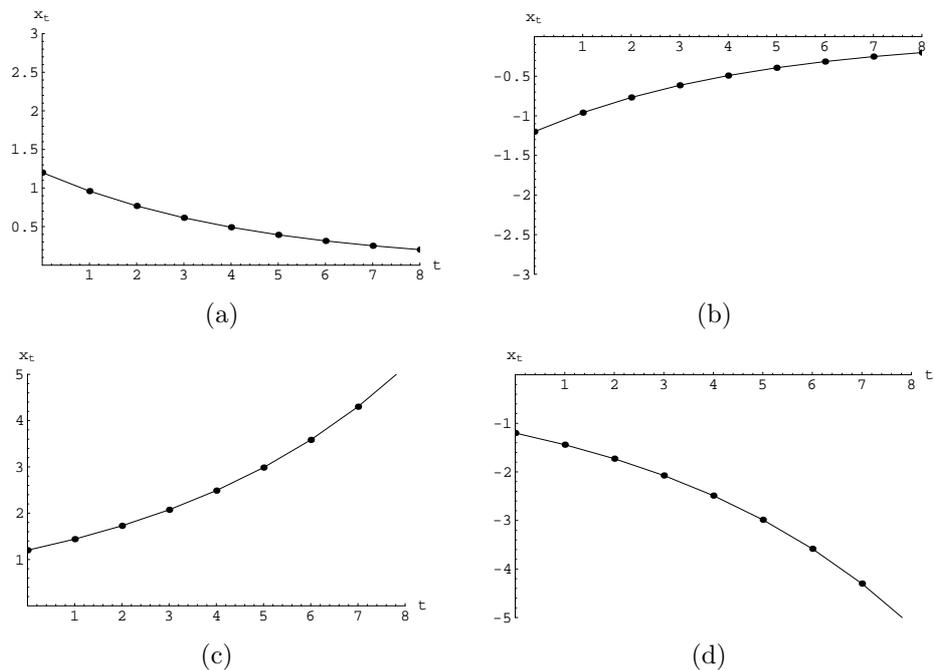


Figura A.2: Evolução temporal de $x_t = a^t x_0$. (a) $a = 0,8$, isto é, $0 < a < 1$ com $x_0 = 1,2$, (b) $a = 0,8$, isto é, $0 < a < 1$ com $x_0 = -1,2$, (c) $a = 1,2 > 1$ com $x_0 = 1,2$, e (d) $a = 1,2 > 1$ com $x_0 = -1,2$.

• se $a = 1$, teremos a seqüência $\{x_0, x_0, x_0, x_0, \dots\}$, indicando que iniciando com qualquer valor x_0 , x permanece constante (equilíbrio). Estas situações estão representadas na Fig.A.3 (e) para $x_0 > 0$ e Fig.A.3 (f) para $x_0 < 0$.

A.2 EQUAÇÕES A DIFERENÇAS NÃO-LINEARES

O estudo de equações a diferenças não-lineares faz-se necessário, pois os modelos que melhor se adaptam para descrever o comportamento de grande parte dos sistemas biológicos são não-lineares.

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

$$x_{t+1} = f(x_t), \tag{A.4}$$

onde a operação sobre a função incógnita x_t não é uma operação linear.

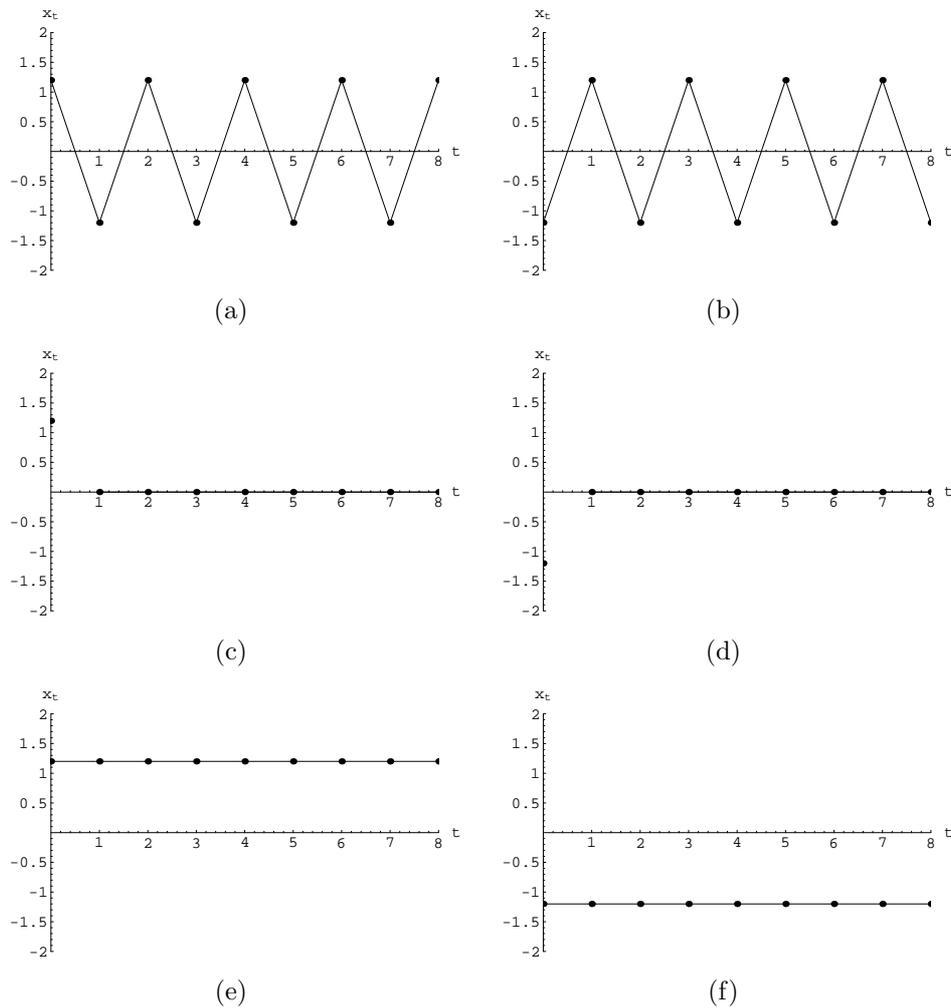


Figura A.3: Evolução temporal de $x_t = a^t x_0$. (a) $a = -1$ com $x_0 = +1,2$ (b) $a = -1$ com $x_0 = -1,2$; (c) $a = 0$; com $x_0 = +1,2$; (d) $a = 0$ com $x_0 = -1,2$ (e) $a = +1$ com $x_0 = +1,2$ (f) $a = +1$ com $x_0 = -1,2$

Em geral, não podemos obter uma solução analítica (isto é, em termos de funções elementares de t) quando a equação é não-linear. Entretanto, é possível obter informações sobre a natureza das soluções, seu comportamento qualitativo, além de efetuar iterações da referida equação, visualizá-la através de uma calculadora gráfica ou de um computador. A equação é uma solução dela própria já que é um algoritmo recursivo.

A.3 PONTOS DE EQUILÍBRIO E SUA ESTABILIDADE

Dada uma equação a diferenças de 1ª ordem:

$$x_{t+1} = f(x_t), \quad (\text{A.5})$$

uma solução de equilíbrio \bar{x} é definida como sendo o valor que satisfaz a relação:

$$x_{t+1} = x_t = \bar{x}, \quad (\text{A.6})$$

de modo que nenhuma mudança ocorra da geração t para a geração $t + 1$ [Edelstein-Kashet,1988].

Substituindo a condição (A.6) na equação (A.5), segue que

$$\bar{x} = f(\bar{x}), \quad (\text{A.7})$$

donde concluímos que \bar{x} é um ponto fixo da função f .

Para determinar a estabilidade de um equilíbrio, devemos analisar o comportamento da solução após uma pequena perturbação no equilíbrio, isto é, quando estiver em pontos próximos do equilíbrio.

Dada uma solução x_t próxima da solução de equilíbrio \bar{x} , ela se aproximará ou se afastará de \bar{x} ?

Consideramos então, que em um certo instante t , tenhamos x_t próximo do equilíbrio, isto é,

$$x_t = \bar{x} + \epsilon_t, \quad (\text{A.8})$$

onde \bar{x} é uma solução de equilíbrio e ϵ_t é uma pequena perturbação (afastamento) positiva ou negativa com relação ao equilíbrio \bar{x} . Se, com o passar do tempo, x_t se aproximar de \bar{x} (com ou sem oscilação), temos que o módulo do afastamento ϵ_t diminui, em outras palavras: quando $t \rightarrow \infty$, $x_t \rightarrow \bar{x}$ o que implica em $|\epsilon_t| \rightarrow 0$. E se x_t se afastar de \bar{x} , significa que $|\epsilon_t|$ aumenta.

Para obter uma equação a diferenças para ϵ_t , substituímos (A.8) na equação (A.5), donde escrevemos: $\bar{x} + \epsilon_{t+1} = f(\bar{x} + \epsilon_t)$, isto é,

$$\epsilon_{t+1} = f(\bar{x} + \epsilon_t) - \bar{x}. \quad (\text{A.9})$$

Explorando o fato de que, em A.8, ϵ_t é muito pequeno, expandimos a função f em uma série de Taylor em potências de ϵ_t , o que fornece:

$$f(\bar{x} + \epsilon_t) = f(\bar{x}) + f'(\bar{x})\epsilon_t + O(\epsilon_t^2).$$

Desprezando os termos quadráticos e de ordem superior em ϵ_t (muito pequenos), obtemos: $f(\bar{x} + \epsilon_t) \simeq f(\bar{x}) + f'(\bar{x})\epsilon_t$ que, substituindo em (A.9), e usando a condição (A.7), fornece:

$$\epsilon_{t+1} \simeq f'(\bar{x})\epsilon_t. \quad (\text{A.10})$$

Observamos que (A.10) é uma equação a diferenças linear de 1ª ordem, autônoma, do tipo (A.2) que tem como solução, conhecido o valor de ϵ_0 :

$$\epsilon_t \simeq [f'(\bar{x})]^t \epsilon_0. \quad (\text{A.11})$$

Observamos, portanto, que, embora os métodos utilizados para equações lineares não possam ser aplicados diretamente para as equações a diferenças não-lineares, serão úteis para analisar o comportamento de algumas soluções. Examinando cuidadosamente o que acontece próximo a um ponto de equilíbrio, podemos compreender em parte o comportamento de um sistema.

Fazendo uso destas considerações colocadas no final da secção A.1, concluímos que:

Se $|f'(\bar{x})| < 1$, a perturbação ϵ_t irá decrescer em módulo e o ponto de equilíbrio será linearmente estável ($|\epsilon_t| \rightarrow 0$ quando $t \rightarrow \infty$). Por outro lado, se $|f'(\bar{x})| > 1$, a perturbação ϵ_t diverge e o ponto de equilíbrio é instável ($|\epsilon_t| \rightarrow \infty$ quando $t \rightarrow \infty$).

Graficamente, os pontos de equilíbrio de uma equação a diferenças podem ser determinados através da intersecção das curvas $x_{t+1} = f(x_t)$ e $x_{t+1} = x_t$.

A condição de estabilidade dos pontos de equilíbrio $|f'(\bar{x})| < 1$, estabelecida anteriormente, significa que a reta tangente ao gráfico de $f(x_t)$ no ponto \bar{x} , tem inclinação em módulo menor que um.

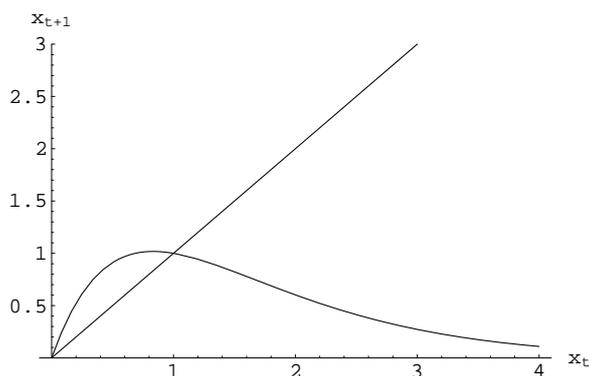


Figura A.4: Gráfico da intersecção da curva $x_t \exp r(1 - x_t)$ com a reta $x_{t+1} = x_t$.

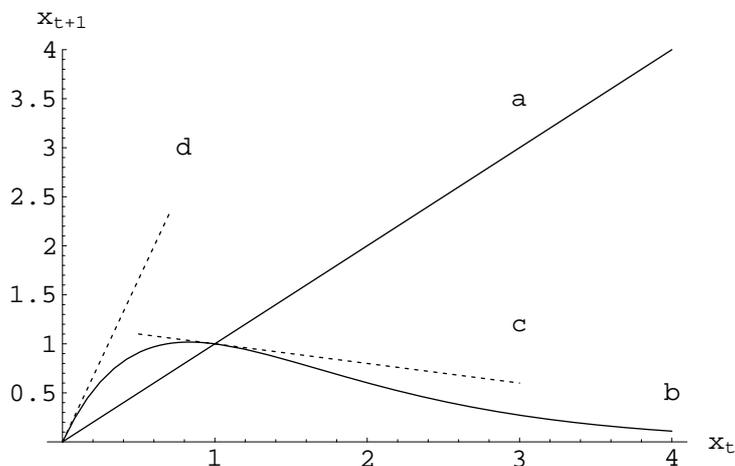


Figura A.5: Reta $x_{t+1} = x_t$, representada por “a” com a curva $x_{t+1} = x_t \exp r(1 - x_t)$ representada por “b” e as retas tangentes à curva nos pontos de equilíbrio $x_2 = 1$ e $x_1 = 0$ respectivamente representadas por “c” e “d” $x_{t+1} = -0,2x_t + 1,2$ e $x_{t+1} = 3,320116923 x_t$.

Para exemplificar, usaremos a equação a diferenças:

$$x_{t+1} = x_t \exp[r(1 - x_t)], \tag{A.12}$$

que é uma equação a diferenças não-linear.

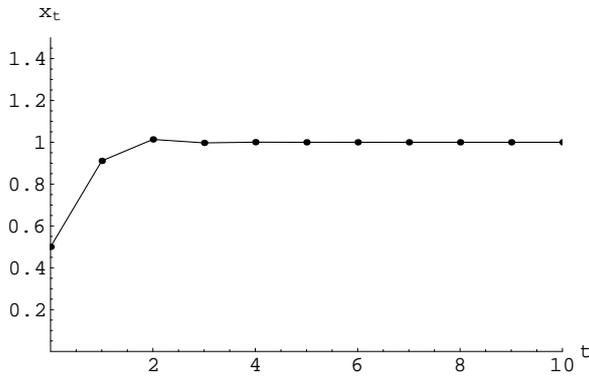


Figura A.6: Evolução temporal de $x_t \exp r(1 - x_t)$ para $r = 1,2$ e $x_0 = 0,5$.

Como visto anteriormente, os pontos de equilíbrios devem obedecer a relação: $x_{t+1} = x_t = \bar{x}$, logo (A.12) fornece: $\bar{x} = \bar{x} \exp[r(1 - \bar{x})] \Rightarrow x_1 = 0$ ou $x_2 = 1$, ou seja, a equação possui dois pontos de equilíbrio (veja Fig.A.4).

Pelos gráficos das Fig A.4 e Fig.A.5, podemos observar que $\bar{x}_1 = 0$ é um ponto de equilíbrio instável e $\bar{x}_2 = 1$ é ponto de equilíbrio linearmente estável.

Fazendo iterações com a equação $x_t \exp r(1 - x_t)$ podemos observar o que acontece nas proximidades de um ponto de equilíbrio (veja Fig.A.6).

A.4 MODELO DE RICKER

Na secção anterior, estudamos as equações a diferenças não-lineares, bem como o método para encontrar seus pontos de equilíbrio e determinar sua estabilidade.

Nesta secção, estudaremos o modelo de Ricker:

$$N_{t+1} = N_t \exp[r(1 - \frac{N_t}{k})]. \tag{A.13}$$

Trata-se de um modelo com o tempo t discreto para a dinâmica de populações de uma única espécie. É baseado na observação de que o fator de crescimento $\frac{N_{t+1}}{N_t}$ é uma função decrescente da densidade populacional. Estes efeitos devem ser originários da competição intra-espécie de indivíduos por recursos

limitados ou por outras considerações relacionadas com o meio ambiente, incluindo a predação, doenças, etc.

Na equação (A.13), r e k são constantes positivas. A quantidade $\lambda = \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{k} \right) \right]$,

é o fator de reprodução $\frac{N_{t+1}}{N_t}$, que é dependente da densidade populacional.

Na Fig.A.7, representamos a seqüência (série temporal) para $r = 1, 2$ e $k = 50$, com diferentes valores de N_0 .

Os equilíbrios deste modelo são \bar{N} tais que, $\bar{N} = \bar{N} \exp \left[r \left(1 - \frac{\bar{N}}{k} \right) \right]$, donde obtemos: $\bar{N}_1 = 0$ e $\bar{N}_2 = k$.

Dos gráficos apresentados na Fig.A.7, concluímos que $\bar{N}_1 = 0$ é um equilíbrio instável e $\bar{N}_2 = k$ é um equilíbrio linearmente estável.

Se $N_0 < k$, a população de hospedeiros cresce até $N_t = k$ (Fig.A.7 (a)); se $N_0 = k$, a população de hospedeiros permanece constante (Fig.A.7 (b)); e se $N_0 > k$, a população de hospedeiros decresce aproximando-se de k (Fig.A.7 (c)).

O estudo da representação gráfica x_t x_{t+1} e seus equilíbrios será feito com o modelo adimensional na secção A.4.2.

Antes de efetuar cálculos analíticos para determinar a estabilidade destes equilíbrios, construiremos a versão adimensional do modelo (A.13).

A.4.1 VERSÃO ADIMENSIONAL

Definimos uma nova variável dependente adimensional x_t , através de $\frac{N_t}{k} \equiv x_t$, que substituída na equação (A.13), fornece: $k x_{t+1} = x_t k \exp[r(1 - x_t)]$,

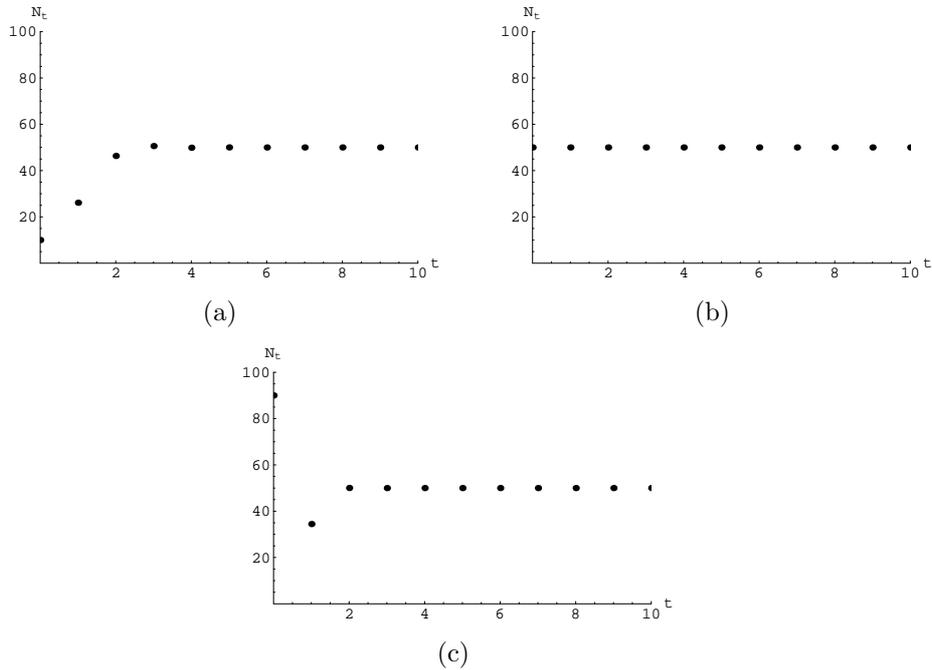


Figura A.7: Evolução temporal da população em um modelo de Ricker, com capacidade de suporte $k = 50$. e $r = 1, 2$. (a) $N_0 = 10 < k$ (b) $N_0 = 50 = k$ (c) $N_0 = 90 > k$.

donde obtemos a versão adimensional do modelo de Ricker (A.14), a qual envolve apenas um parâmetro r , que é, portanto o único parâmetro relevante do modelo.

$$x_{t+1} = x_t \exp[r(1 - x_t)]. \tag{A.14}$$

Apresentamos na Fig.A.8, gráficos $x_{t+1} \times x_t$ correspondentes a diversos valores de r , juntamente com a reta $x_{t+1} = x_t$.

A.4.2 PONTOS DE EQUILÍBRIO E ESTABILIDADE

Da equação (A.14), obtemos dois equilíbrios: $\bar{x}_1 = 0$, que significa extinção de espécie e $\bar{x}_2 = 1$, com persistência da população.

Como a equação (A.14) é não-linear, a condição de estabilidade linear é: $|f'(\bar{x})| < 1$, onde $f(\bar{x}) = \bar{x} \exp[r(1 - \bar{x})]$.

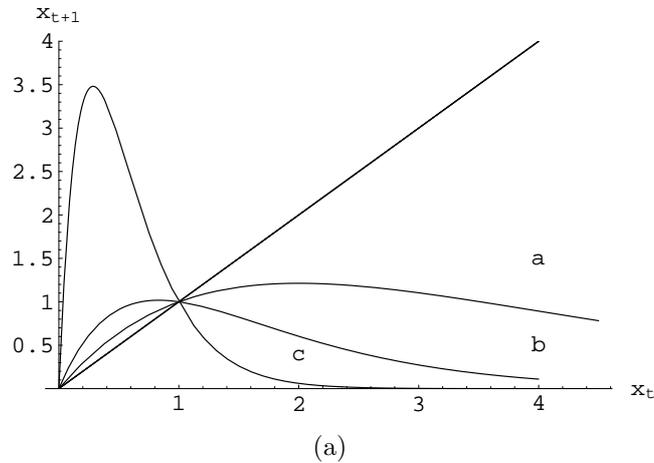


Figura A.8: Gráfico da curva $x_{t+1} = x_t \exp[r(1 - x_t)]$ e da reta $x_{t+1} = x_t$ para diferentes valores de r : curva “a” para $r = 0,5$; curva “b” para $r = 1,2$ e curva “c” para $r = 3,5$.

Calculando a derivada da função f , obtemos:

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

donde

$$f'(\bar{x}_1) = \exp[r] > 1, \quad \forall r > 0 \quad \text{e} \quad f'(\bar{x}_2) = 1 - r.$$

Então, $\bar{x}_1 = 0$ é equilíbrio instável, $\forall r > 0$ e $\bar{x}_2 = 1$ é equilíbrio linearmente estável, se $|1 - r| < 1$, isto é, se $0 < r < 2$ ($x_t \rightarrow 1$ monotonicamente se $0 < r < 1$, como mostrado na Fig.A.9 e com oscilações se $1 < r < 2$, como mostrado na Fig.A.10).

Os gráficos das Fig.A.9 e Fig.A.10 (a) e (c), chamados diagramas tipo teia de aranha (“cobweb”), são gráficos que apresentam em um mesmo sistema de coordenadas a curva $x_{t+1} = f(x_t)$, bem como a evolução de valores da variável dependente a partir de um valor inicial x_0 , construída a partir desta curva, juntamente com a reta $x_{t+1} = x_t$.

Dado x_0 sobre o eixo horizontal, traçamos uma reta paralela ao eixo das ordenadas até a curva $x_{t+1} = f(x_t)$; a ordenada $f(x_0)$ correspondente é o valor x_1 . Com o objetivo de trazer este valor para o eixo horizontal, fazemos uso da reta

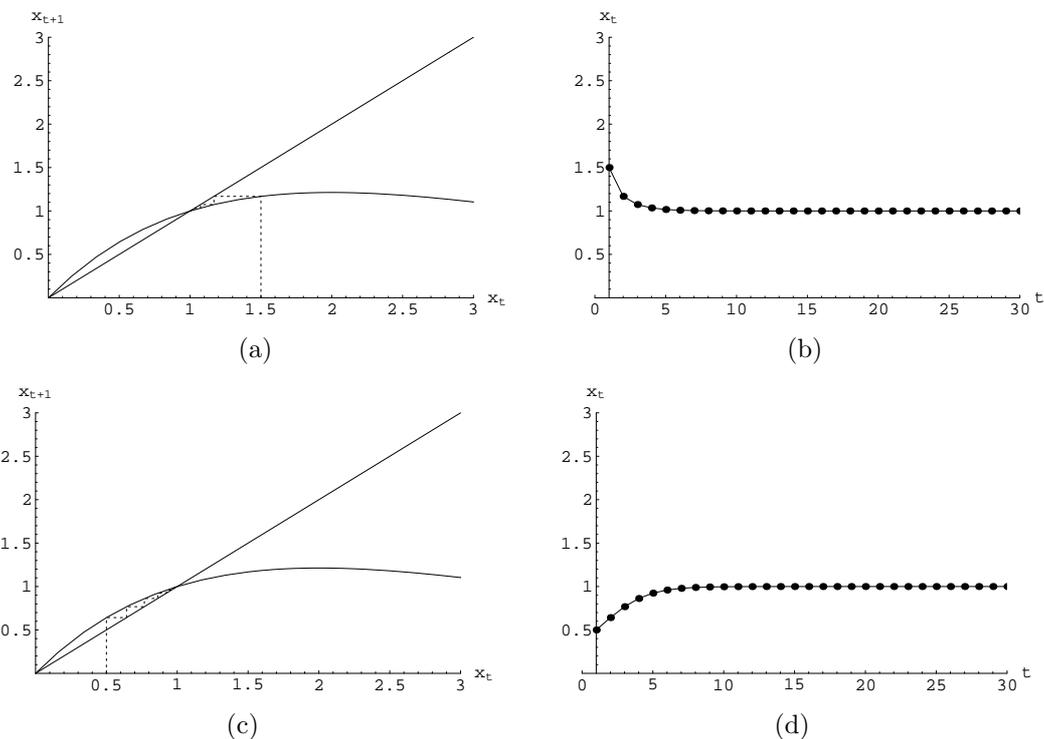


Figura A.9: Os equilíbrios e a série temporal do modelo adimensional de Ricker com $r = 0,5$, isto é, $0 < r < 1$. (a) e (b) com $x_0 = 1,5$. (c) e (d) com $x_0 = 0,5$.

bissetriz do primeiro quadrante. A partir deste valor de x_1 , repete-se o procedimento acima para determinar o valor de x_2 , e assim por diante. Na prática, traça-se apenas o que está pontilhado nas figuras em questão.

Nas situações apresentadas em ambas as figuras Fig.A.9 e Fig.A.10, podemos observar que os pontos se aproximam do equilíbrio linearmente estável $\bar{x}_2 = 1$. Na Fig.A.9, esta aproximação é monotônica ($0 < r < 1$) e na Fig.A.10, de maneira oscilatória ($1 < r < 2$).

O que ocorre com a série temporal em um modelo de Ricker adimensional se $r > 2$? Neste caso, já sabemos que nem o equilíbrio $\bar{x}_1 = 0$ nem $\bar{x}_2 = 1$ é linearmente estável. Iterando a equação a diferenças do modelo se $r = 2,2$, obtemos os gráficos apresentados na Fig.A.12, onde observamos que, passados os transientes, a série temporal exibe um comportamento de ciclo de período dois, isto

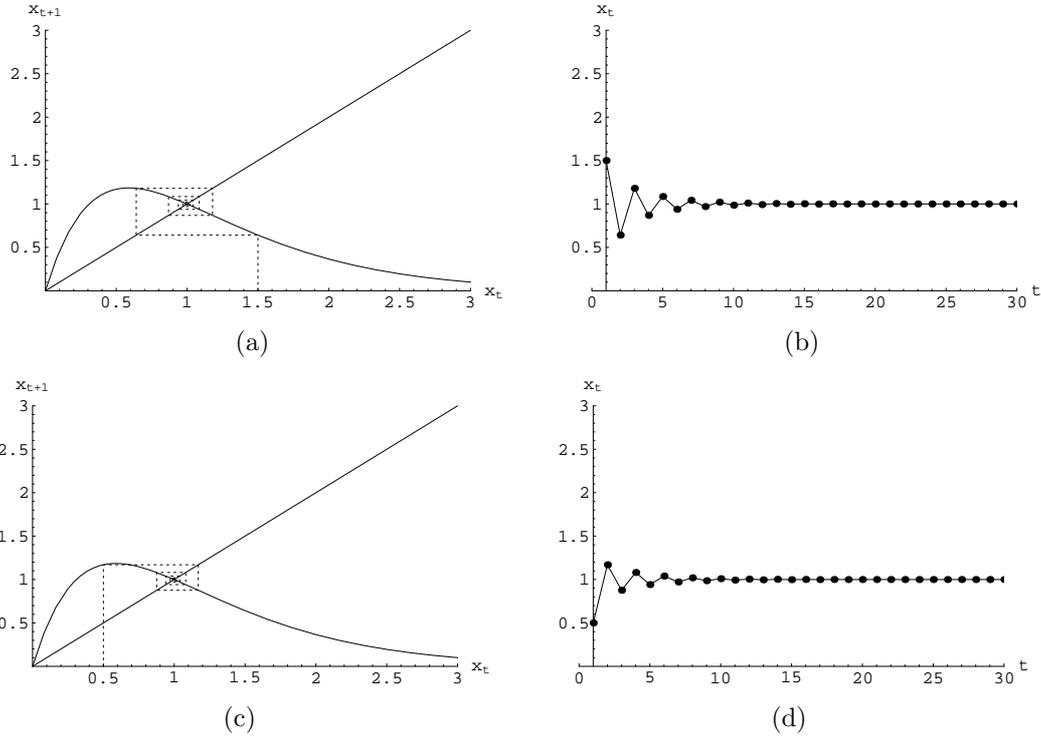


Figura A.10: O equilíbrio e a série temporal do modelo adimensional de Ricker com $r = 1,7$, isto é, $1 < r < 2$. (a) e (b) $x_0 = 1,5$; (c) e (d) $x_0 = 0,5$.

é, existem 2 valores x_3 e x_4 que se alternam indefinidamente. Estes valores podem ser determinados a partir da condição:

$x_{t+2} = x_t$, isto é, $f(x_{t+1}) = x_t$, ou ainda $f[f(x_t)] = x_t$, donde observamos que \bar{x}_i são pontos fixos da função composta f^2 .

Para o modelo de Ricker adimensional (A.14) teremos:

$$x_{t+2} = x_{t+1} \exp[r(1 - x_{t+1})] = x_t. \quad (\text{A.15})$$

Substituindo $x_{t+1} = x_t \exp[r(1 - x_t)]$ em (A.15) obtemos:

$$x_{t+2} = x_t \exp \left[-r \left(-2 + x_t + x_t \cdot \exp[r(1 - x_t)] \right) \right] = x_t, \quad (\text{A.16})$$

onde

$$x_t \exp \left[-r \left(-2 + x_t + x_t \cdot \exp[r(1 - x_t)] \right) \right] = f^2(x_t), \quad (\text{A.17})$$

cujos pontos de equilíbrio para $r = 2,2$ são: $\bar{x}_1 = 0$, $\bar{x}_2 = 1$, $\bar{x}_3 = 0,497059$ e $\bar{x}_4 = 1,50294$ (veja Fig.A.11), obtidos através da intersecção das curvas $x_{t+2} = f^2(x_t)$ e $x_{t+2} = x_t$.

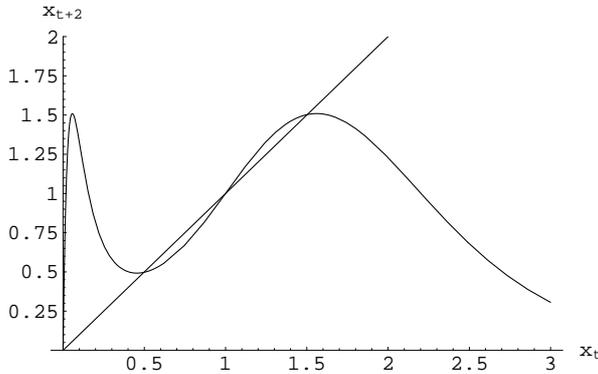


Figura A.11: Gráfico da curva $x_{t+2} = x_t \exp \left[-r \left(-2 + x_t + x_t \cdot \exp[r(1 - x_t)] \right) \right]$ e da reta $x_{t+2} = x_t$ para $r = 2,2$.

Para que os pontos de equilíbrio $\bar{x}_3 = 0,497059$ e $\bar{x}_4 = 1,50294$ sejam estáveis devemos ter $\left| \left(\frac{d}{dx} f^2 \right) \Big|_{\bar{x}_i} \right| < 1$ para $i = 3,4$ e $2 < r < r^*$, isto significa que:

$$\left| \frac{d}{dx} f^2(\bar{x}_3) \right| = \left| \frac{d}{dx} f^2(0,497059) \right| = 0,215724 < 1$$

e

$$\left| \frac{d}{dx} f^2(\bar{x}_4) \right| = \left| \frac{d}{dx} f^2(1,50294) \right| = 0,2157248 < 1.$$

Quando $r > r^* \simeq 2,6772$, nenhum dos pontos \bar{x}_i , com $i = 1,2,3,4$ será equilíbrio linearmente estável da função f^2 , aparecendo então ciclos de períodos maiores, ($2^n, n \in \mathbb{Z}_+, n > 1$). O valor de r^* é calculado a partir da condição de $|\bar{x}_i| = 1$. Teremos então uma seqüência de duplicação de período, até chegar em um regime caótico.

Na Fig.A.12 aparece um ciclo de período 2, isto é, dois valores que se alternam indefinidamente.

Na Fig.A.13 aparece um ciclo de período quatro, isto é, quatro valores que se alternam indefinidamente. Na Fig.A.14, já podemos perceber a tendência ao caos.

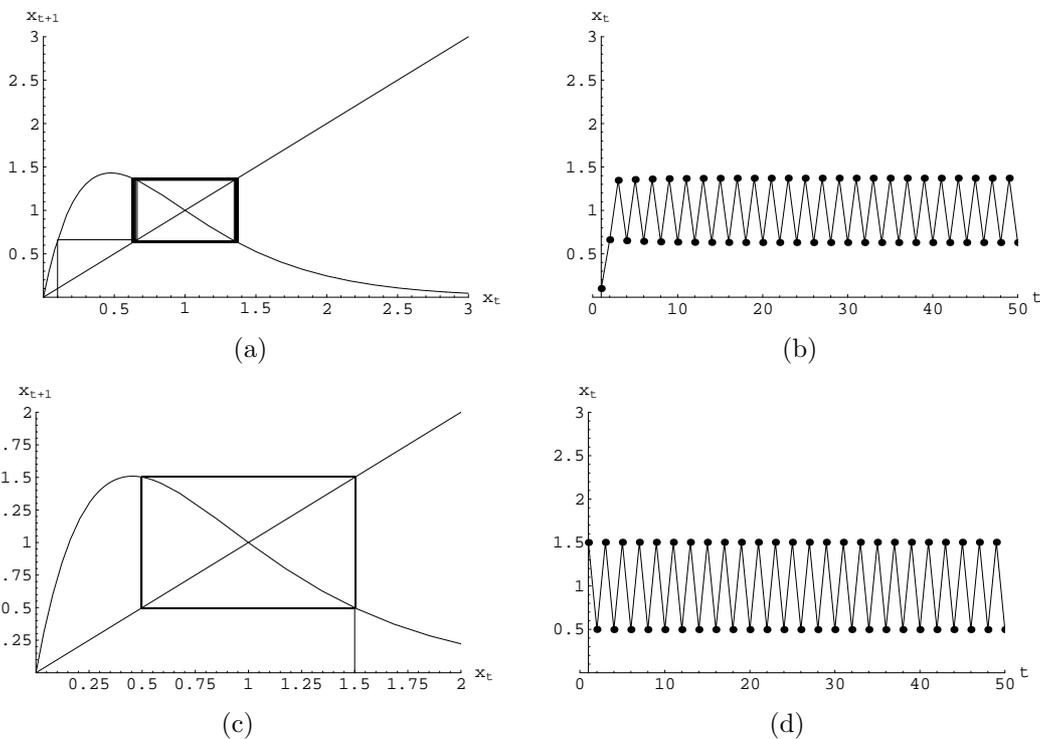


Figura A.12: Os equilíbrios e a série temporal do modelo adimensional de Ricker com $r = 2,2$, isto é, $r > 2$. (a) e (b): $x_0 = 0, 1$. (c) e (d): $x_0 = 1, 5$.

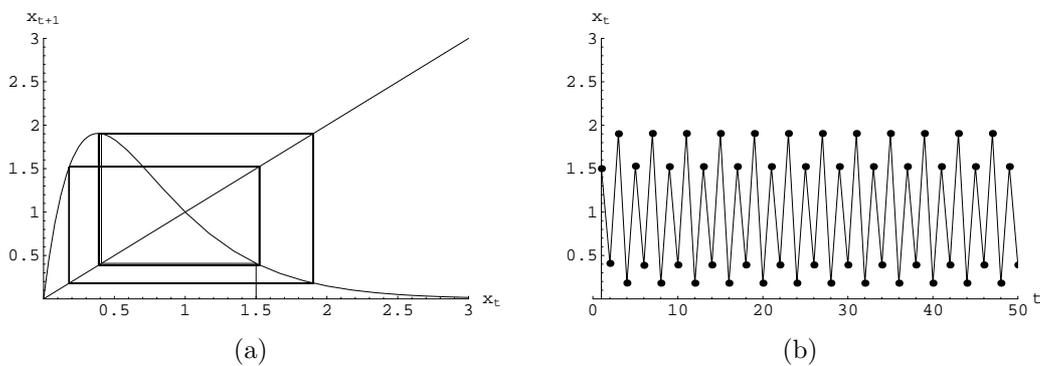


Figura A.13: Os equilíbrios e a série temporal do modelo adimensional de Ricker com $r = 2,6$, isto é, $r > 2$ com $x_0 = 1, 5$.

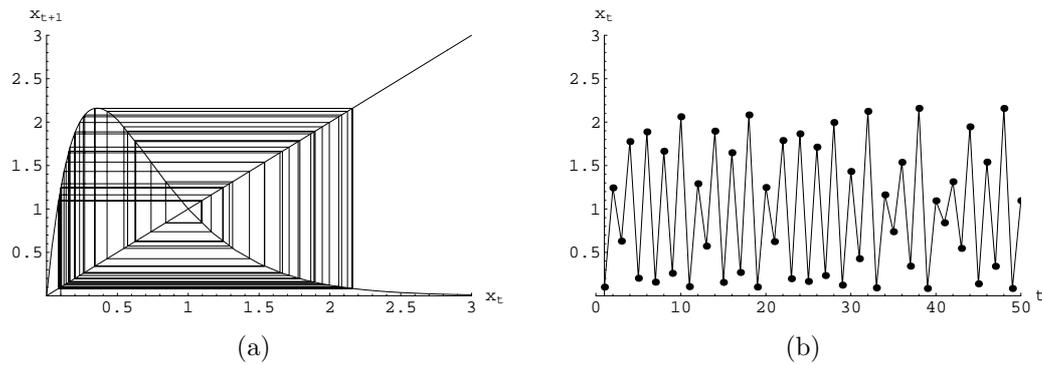


Figura A.14: Os equilíbrios e a série temporal do modelo adimensional de Ricker com $r = 2,8$, isto é, $r > 2$, com $x_0 = 1,5$.

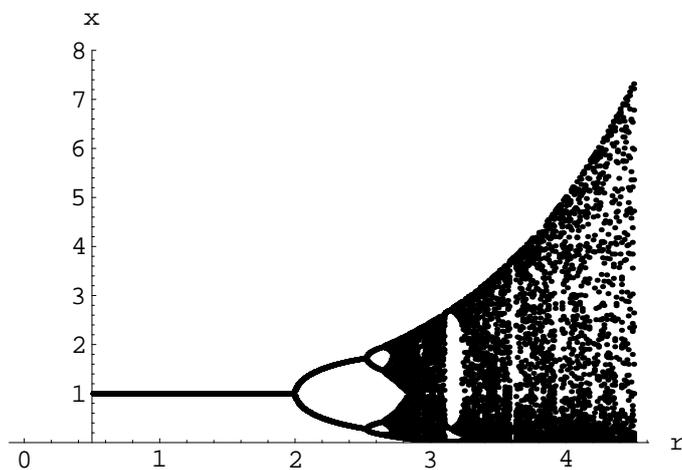


Figura A.15: Diagrama de bifurcação do modelo de Ricker adimensional com seus equilíbrios.

Uma síntese deste estudo é mostrado pelo diagrama de bifurcação, representado pela Fig.A.15. O gráfico representa os efeitos da variação do parâmetro r sobre a existência e estabilidade das soluções de equilíbrio.

A Fig.A.15 foi obtida iterando (300 iterações) a equação (A.14), para diferentes valores de r no intervalo $[0; \frac{9}{2}]$ e marcando para diferentes valores de r o(s) valor(es) resultante(s) das iterações 200 a 300. Os pontos são, portanto, os valores assintóticos de x_t .

Como mostrado anteriormente observamos que o equilíbrio $\bar{x}_2 = 1$ é estável para $0 < r < 2$; para $2 < r < r^* = 2,6772$, teremos ciclo de período

2 e para maiores valores de r , poderemos encontrar ciclos de período 2^n , com $n = 2, 3, \dots$, bem como atratores caóticos. Os valores de r para os quais há uma mudança de comportamento do sistema são chamados *pontos de bifurcação*.

APÊNDICE B SISTEMAS DE DUAS EQUAÇÕES A DIFERENÇAS LINEARES AUTÔNOMAS DE PRIMEIRA ORDEM

Um sistema de duas equações a diferenças lineares autônomas, de 1ª ordem pode ser escrito sob forma vetorial,

$$\mathbf{u}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{u}_t, \quad (\text{B.1})$$

onde :

$$\mathbf{u}_t \equiv \begin{pmatrix} x_t \\ y_t \end{pmatrix}$$

e

$$\mathbf{A} \equiv \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}.$$

Antes de procurar a forma da solução geral do sistema acima, observamos que ele tem um único equilíbrio:

$$\mathbf{u}_{t+1} = \mathbf{u}_t = \bar{\mathbf{u}} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Procurando soluções do sistema (B.1) sob a forma:

$$\mathbf{u}_t \equiv \lambda^t \mathbf{v}, \quad (\text{B.2})$$

onde λ é um escalar, que iremos determinar, substituímos (B.2) no sistema (B.1), donde obtemos:

$$\lambda^{t+1} \mathbf{v} = \mathbf{A} \lambda^t \mathbf{v}. \quad (\text{B.3})$$

Como $\lambda \neq 0$, podemos dividir as equações do sistema por λ^t , o que fornece:

$$\mathbf{A} \mathbf{v} = \lambda \mathbf{v}. \quad (\text{B.4})$$

Portanto, concluímos que o λ procurado é um autovalor da matriz \mathbf{A} , tendo \mathbf{v} como o autovetor correspondente.

A equação característica é:

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \gamma = 0, \quad (\text{B.5})$$

onde $\beta \equiv a_{11} + a_{22}$ (traço da matriz \mathbf{A}), $\gamma \equiv a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$ (determinante da matriz \mathbf{A}), que tem como soluções, os autovalores da matriz \mathbf{A} dos coeficientes:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}. \quad (\text{B.6})$$

Podemos verificar, no quadro resumo, as diversas possibilidades para os autovalores.

$\Delta = \beta^2 - 4\gamma$	autovalores
$\Delta = 0$	reais e iguais a $\frac{\beta}{2}$
$\Delta > 0$	reais e distintos
$\Delta < 0$	complexos com parte imaginária diferente de zero

Supondo $\lambda_1 \neq \lambda_2$ e usando o princípio da superposição de soluções, podemos escrever a solução geral do sistema (B.1) sob a forma:

$$\mathbf{u}_t = c_1 \lambda_1^t \mathbf{v}_1 + c_2 \lambda_2^t \mathbf{v}_2 = \sum_{i=1}^2 c_i \lambda_i^t \mathbf{v}_i, \quad (\text{B.7})$$

onde \mathbf{v}_i ($i = 1, 2$) são autovetores constantes correspondentes aos autovalores λ_i ($i = 1, 2$).

Os autovetores são determinados a menos de uma constante multiplicativa, isto é, de (B.4) temos:

$$\mathbf{A}\mathbf{v}_i = \lambda_i\mathbf{v}_i \quad (i = 1, 2), \quad (\text{B.8})$$

onde

$$\mathbf{v}_i = \begin{pmatrix} x_i \\ y_i \end{pmatrix} = c \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{\lambda_i - a_{11}}{a_{12}} \end{pmatrix}, \quad (\text{B.9})$$

é o autovetor correspondente a λ_i , desde que $a_{12} \neq 0$.

Portanto, a solução geral de (B.7) é dada por:

$$\mathbf{u}_t = \begin{pmatrix} x_t \\ y_t \end{pmatrix} = d_1 \lambda_1^t \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{\lambda_1 - a_{11}}{a_{12}} \end{pmatrix} + d_2 \lambda_2^t \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{\lambda_2 - a_{11}}{a_{12}} \end{pmatrix}, \quad (\text{B.10})$$

onde d_1 e d_2 são constantes que devem ser determinadas de modo a satisfazer as condições iniciais, isto é:

$$\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} = d_1 \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{\lambda_1 - a_{11}}{a_{12}} \end{pmatrix} + d_2 \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{\lambda_2 - a_{11}}{a_{12}} \end{pmatrix},$$

donde obtem-se:

$$d_1 = \frac{x_0(\lambda_2 - a_{11}) - y_0 a_{12}}{\lambda_2 - \lambda_1} \quad (\text{B.11})$$

e

$$d_2 = \frac{y_0 a_{12} - x_0(\lambda_1 - a_{11})}{\lambda_2 - \lambda_1}. \quad (\text{B.12})$$

Portanto, podemos concluir que: $\mathbf{u}_t \rightarrow 0$ se $|\lambda_i| < 1$ para $i = 1, 2$.

ou seja, $x_t \rightarrow 0$ e $y_t \rightarrow 0$ se:

$$\left| \frac{\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} \right| < 1, \quad (\text{B.13})$$

além de que $\beta^2 > 4\gamma$. Caso, para algum $i = 1, 2$, tivermos $|\lambda_i| > 1$ teremos: $|x_t|$ e $|y_t| \rightarrow \infty$ quando $t \rightarrow \infty$.

Se $\beta^2 < 4\gamma$, as raízes da equação característica serão complexas, isto é, $\lambda_1 = a + bi$ e $\lambda_2 = a - bi$. Escrevendo $\lambda_{1,2} = a \pm bi$ na forma polar temos: $a \pm bi = r(\cos\theta \pm i\sin\theta)$, onde $a = r\cos\theta$, $b = r\sin\theta$, $\theta = \arctg\left(\frac{a}{b}\right)$ e $r = |\lambda_{1,2}| = (a^2 + b^2)^{\frac{1}{2}}$. Os equilíbrios serão estáveis se $(a^2 + b^2)^{\frac{1}{2}} < 1$.

Tomando $a = \frac{\beta}{2}$ e $b = \frac{\sqrt{4\gamma - \beta^2}}{2}$, o caso de raízes complexas fica incluído na condição de estabilidade quando as raízes são reais.

A seguir, veremos as condições de estabilidade quando as raízes da equação característica são reais.

Para que as raízes da equação característica, λ_1 e λ_2 , dada em (B.10) sejam reais ($\beta^2 > 4\gamma$) e tenham $|\lambda_{1,2}| < 1$, devem satisfazer $\frac{|\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}|}{2} < 1$, além de $\beta^2 > 4\gamma$, isto é:

$$\gamma < \frac{\beta^2}{4}. \quad (\text{B.14})$$

Mostraremos, a seguir, que (B.13) e (B.14) implica em

$$|\beta| - 1 < \gamma < 1, \quad (\text{B.15})$$

onde β e γ são o traço e o determinante da matriz **A**. Para mostrar este fato, temos da desigualdade (B.13):

$$-1 < \frac{\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < 1.$$

Analisando separadamente λ_1 e λ_2 devemos ter:

$$\lambda_1 \equiv \frac{\beta}{2} - \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} > -1 \quad (\text{B.16})$$

e

$$\lambda_2 \equiv \frac{\beta}{2} + \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < 1. \quad (\text{B.17})$$

Para $\beta > 0$, $\lambda_2 < 1$ implica em $\lambda_1 > -1$. Assim, $1 > \frac{\beta + \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} \Rightarrow 1 - \frac{\beta}{2} > \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}$, mas como $\beta = |\beta|$, temos:

$$1 - \frac{|\beta|}{2} > \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}. \quad (\text{B.18})$$

Para $\beta < 0$ temos: $1 > -\left(\frac{\beta}{2} - \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}\right) \Rightarrow 1 + \frac{\beta}{2} > \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}$.

Logo, $\lambda_1 > -1$ implica em $\lambda_2 < 1$, e como $\beta = -|\beta|$ temos:

$$1 - \frac{|\beta|}{2} > \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}. \quad (\text{B.19})$$

Portanto, tanto para $\beta > 0$ quanto para $\beta < 0$, temos a mesma condição:

$$1 - \frac{|\beta|}{2} > \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}, \quad \forall \beta. \quad (\text{B.20})$$

De (B.19) obtém-se (elevando ao quadrado ambos os membros):

$$1 - |\beta| + \frac{|\beta|^2}{4} > \frac{\beta^2 - 4\gamma}{4} \Rightarrow 1 - |\beta| > -\gamma,$$

ou seja,

$$|\beta| < \gamma + 1, \quad (\text{B.21})$$

isto é:

$|\beta| - 1 < \gamma$, que é o lado esquerdo de (B.15).

Como $\frac{\beta}{2}$ é ponto médio entre λ_1 e λ_2 temos que $|\lambda| < 1$ implica em: $\left|\frac{\beta}{2}\right| < 1$ donde obtemos: $\frac{\beta^2}{4} < 1$, que com (B.14) fornece:

$$\gamma < \frac{\beta^2}{4} < 1 \Rightarrow \gamma < 1, \quad (\text{B.22})$$

que é o lado direito de (B.15).

Assim, obtemos: $|\beta| - 1 < \gamma < 1$.

Esta é a condição para que todas as soluções do sistema (B.1) tendam a $(\bar{x}, \bar{y}) = (0, 0)$, quando $t \rightarrow \infty$, isto é, o equilíbrio $(0, 0)$ é estável.

No caso de termos mais de duas equações, existe outro critério para a estabilidade dos equilíbrios, chamado Jury Test [Edelstein-Keshet, 1988].

APÊNDICE C SISTEMAS DE DUAS EQUAÇÕES A DIFERENÇAS NÃO-LINEARES

Seja o sistema de equações a diferenças:

$$\mathbf{u}_{t+1} = F(\mathbf{u}_t), \quad (\text{C.1})$$

onde a função

$F(\mathbf{u}_t) \equiv \begin{pmatrix} f(x_t, y_t) \\ g(x_t, y_t) \end{pmatrix}$, e $\mathbf{u}_t \equiv \begin{pmatrix} x_t \\ y_t \end{pmatrix}$, sendo f e g funções não-lineares de x_t e de y_t , e seja $\bar{\mathbf{u}}$ um ponto de equilíbrio do sistema, isto é, $\mathbf{u}_{t+1} = \mathbf{u}_t = \bar{\mathbf{u}} =$

$$\begin{pmatrix} \bar{x} \\ \bar{y} \end{pmatrix}.$$

Substituindo esta condição em (C.1) obtemos:

$$\bar{\mathbf{u}} = F(\bar{\mathbf{u}}). \quad (\text{C.2})$$

Para analisar a estabilidade linear desse estado de equilíbrio, introduzimos uma pequena perturbação \mathbf{w}_t tal que:

$$\mathbf{u}_t = \bar{\mathbf{u}} + \mathbf{w}_t, \quad (\text{C.3})$$

onde

$$\mathbf{w}_t = \begin{pmatrix} \epsilon_t \\ \eta_t \end{pmatrix}.$$

O equilíbrio $\bar{\mathbf{u}}$ é dito linearmente estável se e somente se $\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbf{w}_t = 0$. Caso contrário, \mathbf{u}_t se afasta de $\bar{\mathbf{u}}$ quando $t \rightarrow \infty$ e o ponto de equilíbrio é instável.

Substituindo a equação (C.3) em (C.1), obtemos:

$$\bar{\mathbf{u}} + \mathbf{w}_{t+1} = F(\bar{\mathbf{u}} + \mathbf{w}_t). \quad (\text{C.4})$$

Expandimos

$$F(\bar{\mathbf{u}} + \mathbf{w}) = \begin{pmatrix} f(\bar{x} + \epsilon_t, \bar{y} + \eta_t) \\ g(\bar{x} + \epsilon_t, \bar{y} + \eta_t) \end{pmatrix}, \quad (\text{C.5})$$

em série de Taylor em potências de ϵ_t e η_t , em torno do ponto de equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) , como segue:

$$\begin{pmatrix} f(\bar{x} + \epsilon_t, \bar{y} + \eta_t) \\ g(\bar{x} + \epsilon_t, \bar{y} + \eta_t) \end{pmatrix} \simeq \begin{pmatrix} f(\bar{x}, \bar{y}) + f_x(\bar{x}, \bar{y})\epsilon_t + f_y(\bar{x}, \bar{y})\eta_t \\ g(\bar{x}, \bar{y}) + g_x(\bar{x}, \bar{y})\epsilon_t + g_y(\bar{x}, \bar{y})\eta_t \end{pmatrix}, \quad (\text{C.6})$$

onde desprezamos termos quadráticos ou de ordem superior em ϵ_t e η_t (muito pequenos).

Substituindo (C.6) em (C.4), fornecerá a aproximação linear do sistema de equações a diferenças para ϵ_t e η_t :

$$\begin{pmatrix} \bar{x} + \epsilon_{t+1} \\ \bar{y} + \eta_{t+1} \end{pmatrix} \simeq \begin{pmatrix} f(\bar{x}, \bar{y}) + f_x(\bar{x}, \bar{y})\epsilon_t + f_y(\bar{x}, \bar{y})\eta_t \\ g(\bar{x}, \bar{y}) + g_x(\bar{x}, \bar{y})\epsilon_t + g_y(\bar{x}, \bar{y})\eta_t \end{pmatrix}, \quad (\text{C.7})$$

que, usando (C.2) fornece:

$$\begin{pmatrix} \epsilon_{t+1} \\ \eta_{t+1} \end{pmatrix} \simeq \begin{pmatrix} f_x(\bar{x}, \bar{y}) + f_y(\bar{x}, \bar{y}) \\ g_x(\bar{x}, \bar{y}) + g_y(\bar{x}, \bar{y}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \epsilon_t \\ \eta_t \end{pmatrix} \quad (\text{C.8})$$

ou seja, o afastamento \mathbf{w}_t de \mathbf{u}_t com relação ao equilíbrio $\bar{\mathbf{u}}$ satisfaz aproximadamente o sistema:

$$\mathbf{w}_{t+1} \simeq \mathbf{J}\mathbf{w}_t, \quad (\text{C.9})$$

onde definimos:

$$\mathbf{J} \equiv \begin{pmatrix} f_x(\bar{x}, \bar{y}) & f_y(\bar{x}, \bar{y}) \\ g_x(\bar{x}, \bar{y}) & g_y(\bar{x}, \bar{y}) \end{pmatrix}, \quad (\text{C.10})$$

denominada matriz Jacobiana do sistema de equações não lineares (B.1) calculada no equilíbrio $\bar{\mathbf{u}}$.

O sistema linear (C.9) cuja estabilidade do equilíbrio $(0, 0)$ (que implica em estabilidade linear do equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) de (C.1)) queremos analisar, segue o que apresentamos no Apêndice B, a saber:

Dado um afastamento inicial $\begin{pmatrix} \epsilon_0 \\ \eta_0 \end{pmatrix}$,

sua solução por (B.10), (B.11) e (B.12) é $\mathbf{w}_{t+1} = \begin{pmatrix} \epsilon_t \\ \eta_t \end{pmatrix}$, tal que:

$$\mathbf{w}_{t+1} = \left(\frac{\epsilon_0(\lambda_2 - a_{11}) - \eta_0 a_{12}}{\lambda_2 - \lambda_1} \right) \lambda_1^t \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{\lambda_1 - a_{11}}{a_{12}} \end{pmatrix} + \left(\frac{\eta_0 a_{12} - \epsilon_0(\lambda_1 - a_{11})}{\lambda_2 - \lambda_1} \right) \lambda_2^t \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{\lambda_2 - a_{11}}{a_{12}} \end{pmatrix}. \quad (\text{C.11})$$

Além disso de (B.15), temos que $|\epsilon_t| \rightarrow 0$ e $|\eta_t| \rightarrow 0$, isto é, $x_t \rightarrow \bar{x}$ e $y_t \rightarrow \bar{y}$ quando $t \rightarrow \infty$, se $|\beta| < 1 + \gamma < 2$, onde β é o traço da matriz Jacobiana J e γ é o determinante da matriz Jacobiana. Estas são as condições para a estabilidade linear do equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) .

REFERÊNCIAS

- [1] EDELSTEIN-KESHET, L., *Mathematical Models in Biology.*, Random House, New York, 1988.
- [2] COMINS, H.N.; HASSELL, M.P.and MAY, R.M., *The Spatial Dynamics of Host-Parasitoid Systems.*, Journal of Animal Ecology, (1992).
- [3] HASSELL, M. P.; COMINS, H. N. and MAY, R. M., *Spatial Structure and Chaos in Insect Populations Dynamics.*, Nature, Lond. V.353, 255-256, (1991).
- [4] HASSELL, M.P., *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions.*, Imperial College, Silwood Park, New York, 2000.
- [5] KOT, M., *Elements of Mathematical Ecology.* Cambridge, 2001.
- [6] HASSELL, M. P., GODFRAY, H. C. J., and COMINS, H. N. *Effects of Global Change on the Dynamics of Insect Host-Parasitoid Interactions.* In KAREIVA, P.M, KINGSOLVER, J.G, and HUEY, R. B, eds., *Biotic Interactions and Global Change.*, 402-423. Sunderland, Mass.: Sinauer, 1993.
- [7] NICHOLSON A.J. and BAILEY V.A, *The balance of animal populations.* Part1. Proceedings of the Zoological Society of London, 3,551-598, 1935.
- [8] MURDOCH, W.W., LUCK, R.F., SWARBRICK, S.L., WALDE, S., YU, D.S. and REEVE, J.D., *Regulation of an Insect Population Under Biological Control.* Ecology, 76(I), pp. 206-217, Ecological Society of America, 1995.