

RONALDO JOSÉ DA SILVA

**Modelagem de um Sistema Presa-predador em Ambientes
Heterogêneos**

RECIFE-PE – MARÇO/2014.



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOMETRIA E ESTATÍSTICA APLICADA

**Modelagem de um Sistema Presa-predador em Ambientes
Heterogêneos**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biometria e Estatística Aplicada como exigência parcial à obtenção do título de Mestre.

Área de Concentração: Modelagem Estatística e Computacional.

Orientadora: Profa. Dra. Viviane Moraes de Oliveira

RECIFE-PE – MARÇO/2014.

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOMETRIA E ESTATÍSTICA APLICADA

Modelagem de um sistema presa-predador em ambientes heterogêneos

Ronaldo José da Silva

Dissertação julgada adequada para
obtenção do título de Mestre em Biometria
e Estatística Aplicada, defendida e
aprovada por unanimidade em 07/03/2014
pela Banca Examinadora.

Orientadora:

Prof(a). Dra. Viviane Moraes de Oliveira
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Borko D. Stosic
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof(a). Dr(a). Tatijana Stosic
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof. Dr. Pedro Hugo de Figueirêdo
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Agradecimentos

Agradeço primeiramente à Deus, por me conceder a vida, e por me guiar em todos os passos da minha caminhada e por estar sempre ao meu lado.

Aos meus pais, José Maria da Silva e Maria Imaculada da Silva, por todo apoio ao longo da minha vida, por todo o amor, carinho, dedicação, e por sempre me incentivarem a estudar.

À minha noiva, Leandra Tamiris de Oliveira Lira, por todo o seu apoio e por toda a sua compreensão.

À minha orientadora, Professora Viviane Moraes de Oliveira, pela paciência, compreensão, por todos os ensinamentos, e por todo o seu profissionalismo, que me ajudaram bastante no desenvolvimento desta dissertação.

Aos meus familiares, por todo o apoio.

À todos os alunos e colegas do curso, por toda a amizade e experiências compartilhadas. Aos colegas Carlos Augusto Melo de Souza e Raphael Jorge de Andrade Galvão Vieira, por toda a amizade e por todos os conhecimentos compartilhados.

À todos os alunos do Departamento de Física, pela amizade e pela acolhida durante todo o processo de elaboração deste trabalho.

À todos os Professores do curso, por todos os ensinamentos e pelo incentivo, que me cativaram a prosseguir com a minha formação no curso.

À todos os funcionários do Departamento.

Ao secretário Marco Antônio dos Santos, por todo o seu profissionalismo.

À agência de fomento para a formação de pessoal de nível superior no Brasil, CAPES (Coordenação de aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), pelo suporte financeiro à esta pesquisa.

À todos aqueles que de alguma forma contribuíram para a minha formação, e que contribuíram para a conclusão de mais uma etapa da minha vida.

“A maravilhosa disposição e harmonia do universo só pode ter tido origem segundo o plano de um Ser que tudo sabe e tudo pode. Isto fica sendo a minha última e mais elevada descoberta.”

SIR ISAAC NEWTON.

Resumo

A heterogeneidade de um ecossistema exerce grande e decisiva influência sobre a dinâmica populacional das espécies.

Nesta dissertação, tivemos como objetivo estudar a dinâmica de um sistema presa-predador, onde as duas espécies interagem em um ambiente heterogêneo espacialmente estruturado. A heterogeneidade foi incorporada através da divisão de uma rede quadrada em sub-redes com 4, 16 e 64 habitats, com distribuição diferente de recurso disponível para a presa. A análise foi realizada através de técnicas de simulações computacionais. Pudemos observar nas simulações três regimes diferentes, que são dependentes dos valores iniciais do conjunto de parâmetros adotados no modelo: coexistência da presa e do predador ao longo do tempo, extinção do predador com sobrevivência da presa e, extinção da presa, com consequente extinção do predador.

Observamos que a heterogeneidade do ambiente, da forma como introduzimos no nosso modelo, tem influência relevante apenas para uma baixa taxa de mortalidade do predador, o que diferencia a configuração dos regimes deste caso daqueles encontrados na rede homogênea com e sem recurso disponíveis para a espécie de presa presente no sistema. Verificamos a redução da região que apresenta extinção das duas espécies com o aumento da heterogeneidade do sistema. Para as demais taxas de morte do predador, os regimes encontrados na rede apresentam a mesma configuração nos casos heterogêneo e homogêneo.

Palavras-chave: Sistema presa-predador, ambientes homogêneos, heterogeneidade do ambiente

Abstract

The heterogeneity of an ecosystem has a great and decisive influence on the population dynamics of the species.

In this work, we aimed to study the dynamics of a predator-prey system where two species interact in a spatially structured heterogeneous environment. Heterogeneity was incorporated by dividing a square lattice into subregions with 4, 16 and 64 habitats, with distinct availability of resource for the prey. The analysis was performed using techniques of computational simulations. We observed three different regimes in the simulations, which are dependent on the initial values of the set of parameters adopted in the model: coexistence of prey and predator over time, extinction of the predator with the prey survival and extinction of prey with consequent extinction of predator.

We observed that the heterogeneity of the environment, in the way we introduce it in our model has significant influence only for a low death rate of the predator, which differentiates the configuration of regimes of this case from those found for homogeneous lattice with and without resource availability for the prey species present in the system. We verified the size reduction of the region which presents the extinction of both species when heterogeneity is increased. For all other values of death rate of the predator, the regimes found in the lattice have the same configuration in heterogeneous and homogeneous cases.

Keywords: Predator-prey system, homogeneous environments, heterogeneous environment

LISTA DE FIGURAS

	Página
1 Predador atacando sua presa	13
3.1 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $r_1 = 0.5, r_2 = 0.5$ e $m = 0.3$; b) Diagrama de fase.	25
3.2 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $r_1 = 0.4, r_2 = 0.2$ e $m = 0.3$; b) Diagrama de fase.	26
3.3 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $r_1 = 0.6, r_2 = 0.6$ e $m = 0.1$; b) Diagrama de fase.	26
3.4 Diagrama de fase do modelo, para taxas de mortalidade do predador $m = 0.1, m = 0.3$ e $m = 0.5$, obtidos com as simulações.	27
3.5 Diagrama de fase do modelo, para taxas de mortalidade do predador $m = 0.7$ e $m = 0.9$, obtidos com as simulações.	28
4.1 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $k_a = 0.5, r_2 = 0.3$ e $m = 0.1$; b) Diagrama de fase.	32
4.2 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $k_a = 0.5, r_2 = 0.7$ e $m = 0.1$; b) Diagrama de fase.	32
4.3 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $k_a = 0.5, r_2 = 0.3$ e $m = 0.5$; b) Diagrama de fase.	33
4.4 Diagrama de fase do modelo, para taxas de mortalidade do predador $m = 0.1, m = 0.3$ e $m = 0.5$, obtidos com as simulações.	34
4.5 Diagrama de fase do modelo, para taxas de mortalidade do predador $m = 0.7$ e $m = 0.9$, obtidos com as simulações.	35
5.1 Ilustração da divisão da rede em subregiões	37
5.2 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.3, r_2 = 0.2, m = 0.1$, em uma rede com quatro habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede.	40
5.3 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.1, r_2 = 0.1, m = 0.1$, em uma rede com dezesseis habitats; b) Diagrama de fase.	41

- 5.4 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.4, r_2 = 0.7, m = 0.1$, em uma rede com sessenta e quatro habitats; b) Diagrama de fase. 41
- 5.5 Diagrama de fase do modelo, para taxa de mortalidade do predador $m = 0.1$, obtidos com as simulações. 42
- 5.6 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.2, r_2 = 0.4, m = 0.3$, em uma rede com quatro habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede. 44
- 5.7 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.5, r_2 = 0.2, m = 0.3$, em uma rede com 16 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede. 45
- 5.8 Diagrama de fase do modelo, para taxa de mortalidade do predador $m = 0.3$, obtidos com as simulações. 46
- 5.9 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.6, r_2 = 0.6, m = 0.5$, em uma rede com 4 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede. 47
- 5.10 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.2, r_2 = 0.3, m = 0.5$, em uma rede com 16 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede. 48
- 5.11 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.1, r_2 = 0.3, m = 0.5$, em uma rede com 64 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede. 48
- 5.12 Diagrama de fase do modelo, para taxa de mortalidade do predador $m = 0.5$, obtidos com as simulações. 49
- 5.13 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.7, r_2 = 0.9, m = 0.7$, em uma rede com 16 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede. 50
- 5.14 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.3, r_2 = 0.3, m = 0.7$, em uma rede com 4 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede. 51
- 5.15 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.4, r_2 = 0.5, m = 0.7$, em uma rede com 64 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede. 51
- 5.16 Diagrama de fase do modelo, para taxa de mortalidade do predador $m = 0.7$, obtidos com as simulações. 52

- 5.17 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.2, r_2 = 0.3, m = 0.9$, em uma rede com 4 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede. 53
- 5.18 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.8, r_2 = 0.2, m = 0.9$, em uma rede com 16 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede. 54
- 5.19 Diagrama de fase do modelo, para taxa de mortalidade do predador $m = 0.9$, obtidos com as simulações. 55
- 5.20 População média em função do número de habitats para $ka = 0.5, r_2 = 0.3$ e $m = 0.1$ 57
- 5.21 População média em função do número de habitats para $ka = 0.5, r_2 = 0.7$ e $m = 0.5$ 57
- 5.22 População média em função do número de habitats para $ka = 0.5, r_2 = 0.9$ e $m = 0.7$ 58

SUMÁRIO

1	Introdução	12
2	Revisão da Literatura	15
2.1	Heterogeneidade do habitat	21
3	Modelo espacial de interação presa-predador	24
3.1	Resultados	25
4	Rede homogênea com recurso	30
4.1	Resultados	31
5	Modelo espacial com heterogeneidade	37
5.1	Resultados	39
6	Conclusão	59

1 INTRODUÇÃO

Nos diversos ecossistemas, a compreensão das características de uma população necessita do conhecimento prévio acerca das características biológicas dos indivíduos dessa população. Entre essas características, poderíamos investigar, dependendo do estudo em questão, se os indivíduos diferem de forma individual ou coletiva dos indivíduos de outras populações da mesma espécie. Com a evolução da investigação, podemos alocar desde informações e características óbvias, como tamanho, ciclo de vida, hábitos, até conhecimentos sobre a fisiologia, a constituição e padrão genéticos dos organismos da população em estudo como um todo [1].

No estudo da dinâmica de uma população, apesar das características biológicas citadas anteriormente, o principal interesse diz respeito ao número de indivíduos ou densidade de uma população. A forma como os indivíduos se distribuem espacialmente no território que ocupam também é de vital importância, uma vez que determinados padrões de dispersão populacional podem revelar, entre outras características, irregularidades no habitat [1]. Assim, a dinâmica de populações investiga, tanto a influência do ambiente sobre as populações, como também as influências de membros da população, positivas ou negativas, uns sobre os outros.

A distribuição e a abundância de uma espécie em um habitat depende de vários fatores, tais como sua história evolutiva, condições ambientais, as taxas individuais de mortalidade e natalidade, sua rede de interações e os recursos de que necessita. [2]. De acordo com Tilman [3] tudo que pode ser consumido por um organismo, e cujas quantidades podem ser reduzidas pela sua atividade são seus recursos. A radiação solar consumida por plantas verdes, a água, os nutrientes minerais os corpos de organismos utilizados com recurso alimentar, entre outros, são considerados recursos. Uma vez que um recurso é consumido por um organismo, não fica mais disponível para outro.

A heterogeneidade de um ecossistema exerce forte influência sobre a diversidade das populações que interagem em uma comunidade [4]. Os habitats que apresentam maior heterogeneidade em seu espaço, apresentam maior diversidade de espécies, uma vez que que propiciam a manutenção de microclimas, que vão

exercer fator decisivo na oferta de recursos, como também na criação de áreas de refúgio para as presas esconderem-se de seus predadores. Dessa forma, a heterogeneidade espacial permite que os indivíduos de um habitat interajam de forma mais intensa com seus vizinhos do que os indivíduos da mesma espécie, porém espacialmente mais distantes, o que pode interferir decisivamente na dinâmica das populações envolvidas [5].

Dentre os tipos de interações, destacamos a predação, que consiste no consumo de um organismo por outro. O organismo consumidor é chamado de predador, enquanto o consumido chama-se presa. Deve-se destacar que neste tipo de interação a presa deve estar viva quando o predador a alveja pela primeira vez [4]. É importante estar atento a este último aspecto para não confundir predação com o consumo de matéria orgânica morta, a qual é praticada por organismos detritívoros. Na figura 1, temos o exemplo de um predador em pleno ataque a uma presa.



Figura 1 Predador atacando sua presa. Imagem retirada de [6].

Vários modelos teóricos para análise e previsão de crescimento de uma população foram propostos ao longo do tempo. Entre eles, o modelo de Lotka-Volterra foi o primeiro a descrever a interação entre duas populações diferentes, no caso, as populações de presas e predadores. O modelo é descrito matematicamente pelo conjunto de equações diferenciais de primeira ordem [7]:

$$\frac{dx}{dt} = rx - \alpha xy, \quad (1)$$

$$\frac{dy}{dt} = -sy + \beta xy, \quad (2)$$

Onde x e y denotam as densidades populacionais de presas e predadores, respectivamente. Os termos r, s, α e β são constantes positivas. O termo $-axy$ diminui a taxa de crescimento das presas, enquanto o termo βxy incrementa a taxa de crescimento dos predadores.

O modelo para análise do sistema presa-predador, criado por Lotka e Volterra, apresenta como relevante resultado, o que se apresenta como um dos mais intrigantes padrões que encontramos na natureza: a tendência que algumas populações têm em apresentar ciclos em seu crescimento populacional [4]. E a predação aparece como fator importante na regulação da dinâmica da população das espécies predadas [8].

Diante deste contexto, realizamos nesta dissertação um estudo sobre a influência da heterogeneidade do ambiente sobre a dinâmica populacional de um sistema presa-predador. No capítulo 2, apresentamos uma revisão de Literatura, na qual apresentamos a descrição de alguns modelos de crescimento populacional, e também outros que modelam o sistema presa-predador, tanto os que utilizam equações diferenciais, como também os que utilizam modelos de rede. Apresentamos, ainda no capítulo 2, a descrição de alguns modelos que agregam heterogeneidade do espaço ao sistema presa-predador. No capítulo 3, reproduzimos os resultados de um modelo recentemente investigado para o estudo do sistema presa-predador, que considera uma distribuição espacial das espécies. Acrescentamos a este modelo, para fins de investigação, recurso disponível para a presa, comparando posteriormente os resultados obtidos em ambos os casos. Isto é feito no capítulo 4. No capítulo 5, modelamos a interação presa-predador, agregando ao modelo espacialmente estruturado elementos de heterogeneidade, os quais foram baseados na divisão da rede em sub-regiões, e também tornando a taxa de reprodução da presa dependente da quantidade de recurso à sua disposição. Para finalizar, nossas conclusões são apresentadas no capítulo 6.

2 REVISÃO DA LITERATURA

As relações que os organismos estabelecem entre si, e também as atividades que eles desempenham em seu nicho, afetam e modificam a estrutura de um ecossistema. Em Ecologia, essas relações se desenvolvem dentro de uma estrutura com níveis de organização, que seguem a seguinte hierarquia: população, quando as interações ocorrem entre indivíduos da mesma espécie, comunidade, quando espécies diferentes interagem, e ecossistema, quando as relações com o ambiente físico são consideradas [9].

Na modelagem de um sistema biológico que vise analisar a dinâmica populacional de seus organismos, a estrutura hierárquica descrita anteriormente deve ser respeitada, e o modelo proposto deve agregar tanto fatores bióticos, como crescimento, competição e demais interações, como também os abióticos, tais como fatores climáticos ou relativos ao solo [2]. Definido o modelo, ele então deve ser aplicado ao estudo da dinâmica de uma ou mais espécies.

Dentre os tipos de interações entre os indivíduos de um ecossistema, uma das mais importantes e estudadas é a do tipo presa-predador. É uma interação exploratória, na qual o predador utiliza a presa como recurso alimentar. Mais da metade das espécies do planeta sustentam-se alimentando-se de outras espécies para obter energia [4]. No que diz respeito à sua dieta, os predadores podem ser divididos em dois tipos: especialistas e generalistas. No primeiro caso, o predador tem uma preferência por um tipo específico de presa, preferência essa que é independente da disponibilidade desta presa em seu habitat. No segundo, o predador alimenta-se de vários tipos de presas que estejam em seu habitat, concentrando suas atenções na espécie que apresentar uma maior abundância no número de indivíduos, podendo desta forma mudar a sua dieta, caso seja necessário. A esse tipo de predador, dá-se o nome de generalista.

A predação tem um papel muito importante nos ecossistemas, pois pode alterar a comunidade onde a interação está inserida, uma vez que afeta a distribuição espacial e a abundância das espécies interagentes [4]. A predação pode parecer sempre nociva à população de presas. E o é, se considerarmos apenas o efeito sobre a presa consumida. Mas, para a população de presas

sobreviventes, os efeitos podem não ser tão negativos, uma vez que para esses indivíduos há compensações em suas relações intra-específicas, como por exemplo, uma redução na competição por um recurso, fato que pode ocorrer em altas densidades populacionais [2].

Um dos primeiros modelos teóricos propostos para prever padrões de crescimento populacional foi proposto por Leonardo Fibonacci, um matemático italiano, em 1202. Este modelo foi descrito em seu livro *Liber Abaci* e, em um dos seus problemas, trazia a idealização do crescimento de uma população de coelhos. O algoritmo proposto foi o seguinte: 1-Nenhum coelho morre no decorrer de um ano; 2- cada casal fica fértil depois de dois meses; 3- cada casal gera um segundo casal por mês.

Não realista do ponto de vista da Biologia, o algoritmo populacional é resolvido da seguinte forma [10]:

$$a_n = a_{n-1} + a_{n-2} \quad (3)$$

Resolvendo o algoritmo, começando com um casal imaturo sexualmente, surge a chamada sequência de Fibonacci:

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, \dots,$$

que pode ser usada não apenas na modelagem de coelhos, mas de outras espécies, desde que usada com restrições.

Um modelo para previsão do crescimento populacional foi proposto em 1798 por Thomas Robert Malthus, um economista britânico [11]. Neste modelo, Malthus supunha que a população humana crescia em uma razão geométrica, enquanto a produção de alimentos crescia em uma razão aritmética. Essas ideias foram publicadas em seu livro *Ensaio Sobre a População Humana*. O modelo malthusiano baseia-se na equação diferencial

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (4)$$

onde:

r = taxa de crescimento, ou decréscimo per capita ($r > 0$ ou $r < 0$);

N = população no instante t .

Para a aplicação deste modelo, deve-se levar em conta que a taxa de reprodução da população estudada deve ser contínua e não deve existir uma estrutura etária (os organismos são idênticos).

Este modelo considera que a população pode crescer exponencialmente, mesmo com a sua ideia de que os recursos disponíveis para a sobrevivência se tornarão limitados. Por conta disso, sofreu inúmeras críticas de cientistas e políticos. Devido as suas limitações, outros modelos de crescimento populacional foram propostos.

Em 1838, Pierre Verhulst (1804-1849), um matemático belga, modificou a equação de Malthus, corrigindo o fato de uma população crescer de forma exponencial. Ele considerou que o tamanho da população tende a alcançar um estágio de saturação, que é imposto pelo ambiente, devido a limitação de recursos ou de espaço. Substituindo, no modelo de Malthus, a taxa r pelo fator $r(1 - N/K)$, o modelo assume a forma [12]:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (5)$$

onde:

N = tamanho da população;

$r > 0$ = taxa de crescimento da população;

K = capacidade de suporte do meio.

Este modelo é conhecido como *Modelo Logístico de Verhulst*. Este modelo foi aplicado por Raymond Pearl (1879-1940), um biólogo norte-americano, em 1920, para estudar o crescimento da população dos Estados Unidos.

No estudo da dinâmica de populações, o primeiro modelo criado com o intuito de analisar o crescimento de populações através da interação de duas espécies foi o de Lotka-Volterra. Ele foi introduzido independentemente pelo matemático Vito Volterra (1860-1940), em 1925, e pelo biofísico norte-americano Alfred J. Lotka (1880-1949), em 1926 [13]. Volterra formulou o modelo ao analisar os trabalhos do zoologista Umberto D'ancona (1896-1964), que estudava as populações de tubarões

e outros peixes no Mar Adriático. Lotka publicou um modelo para analisar a interação presa-predador, e o publicou em seu livro *Elements of Physical Biology*. O Modelo de Lotka-Volterra leva em consideração que a presa tem recurso ilimitado à sua disposição, e o predador tem a presa como seu único recurso alimentar e não é levada em consideração competição entre os organismos da mesma espécie.

Na ausência de predadores, o crescimento da população de presas é exponencial, amparado pelo suprimento ilimitado de alimento, ou seja,

$$\frac{dx}{dt} = ax. \quad (6)$$

Com a ausência de presas, a população de predadores decresce a uma taxa proporcional a população, ou seja,

$$\frac{dy}{dt} = -cy. \quad (7)$$

Com as duas espécies interagindo, as presas morrem quando do encontro com o predador, e as taxas de crescimento e morte do predador são dependentes da disponibilidade de seu recurso alimentar, as presas [14]. O par de equações diferenciais que engloba esses pressupostos é,

$$\frac{dx}{dt} = ax - \alpha xy, \quad (8)$$

$$\frac{dy}{dt} = -cy + \beta xy, \quad (9)$$

onde:

x = população de presas;

y = população de predadores;

a = taxa de crescimento da presa;

c = taxa de morte do predador;

α e β = medidas do efeito da interação das duas espécies.

Existem na literatura diversas outras variações do modelo de Lotka-Volterra, que são casos particulares, com o intuito de torná-la mais realista do ponto de vista do fenômeno biológico. Como exemplo, Dubey [15] propõe um modelo matemático para estudar a influência de áreas reservadas na dinâmica da interação presa-predador. Neste modelo, é proposto um habitat dividido em duas áreas, as quais são designadas de área livre e área reservada. Não é permitido aos predadores entrarem na área reservada. No modelo, $x(t)$ denota a densidade de presas na área livre, $y(t)$ denota a densidade de presas na área reservada e $z(t)$ a densidade de predadores em qualquer tempo $t > 0$. Também são consideradas taxas de migração entre as áreas: σ_1 representa a taxa de migração da presa da área livre para a área reservada; σ_2 representa a taxa de migração da presa da área reservada para a área livre. Em ambas as áreas, supõe-se que a população de presas cresce segundo o modelo logístico. Assumidos esses pressupostos, a dinâmica do sistema é governada pelo sistema de equações diferenciais:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \sigma_1 x + \sigma_2 y - \beta_1 xz, \quad (10)$$

$$\frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{L}\right) + \sigma_1 x - \sigma_2 y, \quad (11)$$

$$\frac{dz}{dt} = Q(z) - \beta_0 z, \quad (12)$$

onde r e s representam, respectivamente, as taxas de crescimento da presa na área livre e na área reservada; K e L são suas respectivas capacidades de suporte; β_1 representa a taxa de esgotamento da presa no encontro com o predador e β_0 denota a taxa de morte do predador. No modelo $Q(z)$ representa a taxa de reprodução do predador, e é feita a análise para dois diferentes casos: no primeiro, o predador é totalmente dependente da presa; no segundo, o predador é parcialmente dependente da presa. No primeiro caso, $Q(z) = \beta_2 xz$; no segundo, $Q(z) = bz \left(1 - \frac{z}{M_0}\right) + \beta_2 xz$. No caso em que o predador é parcialmente dependente da presa, a presa localizada na área livre, com densidade $x(t)$ pode ser usada como

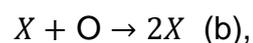
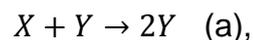
recurso alternativo para o predador. Os dois casos do modelo são analisados usando a teoria de estabilidade de equações diferenciais ordinárias.

Feitas as análises, concluiu-se o seguinte:

- 1- Na ausência do predador, a presa atinge densidade máxima em ambas as áreas.
- 2- No caso da dependência total do predador, a densidade da presa decresce em comparação com o caso anterior.
- 3- No caso em que a dependência do predador é parcial, a densidade da presa decresce em relação ao caso 1, mas ela cresce em comparação ao caso 2, como também a densidade do predador cresce em comparação ao caso 2.

Além dos modelos de dinâmica de populações baseados em equações diferenciais, podemos modelar as interações do tipo presa-predador através de outros modelos. Como exemplo, pode-se citar modelos com estratégias baseadas em indivíduos (Individual Based Models - IBM) com autômato celular [16]. Os modelos com estrutura espacial baseados em autômatos celulares são amplamente utilizados em ecologia [17].

Morita e Tainaka [18] apresentam um estudo do sistema presa-predador em um modelo de rede, objetivando demonstrar oscilações sustentáveis existentes no sistema. Neste trabalho, o modelo apresentado simula um ecossistema contendo uma espécie de presa (representada por X) e uma de predador (representado por Y). Os sítios vazios são representados por O . As interações são definidas da seguinte maneira:



O processo descrito em (a) representa que a presa é consumida pelo predador (isto acontece com taxa 1); o descrito em (b), representa a reprodução da presa no sítio vazio, o que ocorre com taxa r ; O processo (c) representa a morte do predador,

com uma taxa m . Nas simulações, são utilizados os métodos de interações na rede e também os de campo médio. No primeiro caso, as interações são locais, ou seja, apenas com os vizinhos mais próximos. No segundo, são permitidas interações entre qualquer par de sítios da rede. A dinâmica da interação local desenvolveu-se de acordo com os seguintes passos:

- 1- As espécies são distribuídas na rede quadrada;
- 2- As interações representadas em (a) e (b) acontecem de acordo com dois passos.
- 3- O passo 2 é repetido N vezes, onde N é o número total de sítios da rede;
- 4- Repete-se o passo 3 até o efeito das condições iniciais desaparecerem.

Nas simulações de campo médio, os procedimentos de interação local não mudam, exceto que qualquer par de sítios podem ser escolhidos, e não apenas os vizinhos.

Os resultados obtidos indicam que se o número total de sítios N é infinitamente grande, a dinâmica populacional obtida por ambos os métodos utilizados nas simulações aproxima-se de um ponto de equilíbrio. Por outro lado, quando N é pequeno, oscilações estáveis aparecem no sistema.

2.1 Heterogeneidade do Habitat

A diversificação dos habitats é um fator de grande importância para a manutenção da biodiversidade nos ecossistemas [4]. Os ambientes com estrutura mais heterogênea contêm maior diversidade de espécies, uma vez que apresentam uma maior variedade de nichos, micro-climas, maior oferta de recursos e, no caso da predação, pode apresentar maior número de locais disponíveis para os animais refugiarem-se, protegendo-se assim de seus predadores [2]. A heterogeneidade do habitat é capaz de causar um aumento na riqueza das espécies em um ecossistema [2].

Em Ecologia, quantificar a heterogeneidade do ambiente significa achar as relações entre os padrões ecológicos observados e as complexidades e variabilidades das funções e processos ambientais [19]. Os estudos para

desenvolver e aperfeiçoar métodos para tentar quantificar os aspectos da heterogeneidade do espaço são recentes, mas amplos e diversificados [20-25].

Com o propósito de analisar o efeito da heterogeneidade espacial sobre a dinâmica de um sistema presa-predador, Poggiale e Auger [26] propuseram um estudo onde a presa pode mover-se em dois caminhos: um dos caminhos funciona como um refúgio, e o outro contém predadores. Cada um desses caminhos possui uma estrutura homogênea. A heterogeneidade do ambiente é assegurada com a dependência dos parâmetros do modelo (taxas de crescimento, de predação e de morte) aos caminhos estabelecidos. No caminho onde pode haver encontros, a dinâmica é baseada no modelo de Lotka-Volterra. A presa pode mover-se em ambos os caminhos. O predador, por sua vez, tem seu movimento restrito ao caminho 1. Dessa forma, o caminho 2 serve como refúgio para a presa. A densidade da presa no caminho i é representada por x_i , com $i = 1,2$. A densidade do predador é representada por y . O modelo é descrito pelo conjunto com três equações diferenciais:

$$\frac{dx_1}{d\tau} = m_2x_2 - m_1x_1 + \varepsilon x_1(r_1 - ay), \quad (13)$$

$$\frac{dx_2}{d\tau} = m_1x_1 - m_2x_2 + \varepsilon x_2r_2, \quad (14)$$

$$\frac{dy}{d\tau} = \varepsilon y(bx_1 - d), \quad (15)$$

Onde m_i representa a proporção da população de presas deixando o caminho i por deslocamento por unidade de tempo; r_i representa a taxa de reprodução da presa no caminho i ; d é a taxa de morte do predador; a é a taxa de predação no caminho; bx_i é taxa de reprodução per capita do predador. $\varepsilon \ll 1$ é um pequeno parâmetro, o qual significa que os movimentos tem uma velocidade maior que aquela associada a processos de reprodução e morte.

A análise do modelo demonstrou que com o crescimento dos parâmetros a e b , as trajetórias alcançaram um rápido equilíbrio. A conclusão é de que a heterogeneidade espacial desempenhou um papel crucial na estabilização do sistema, uma vez que esta estabilização é o resultado do refúgio.

Lee [27] apresenta um estudo sobre os efeitos da heterogeneidade do ambiente sobre o sistema presa-predador. A heterogeneidade do ambiente é gerada pelo uso do modelo neutro. O modelo é baseado em uma rede quadrada com $N = 100$ sítios, na qual considera-se a condição de contorno periódica. Cada sítio da rede pode ser ocupado por uma presa, um predador, por grama, ou estar vazio. Presa e predador poderiam dividir o mesmo sítio, fato que era proibido para a grama. Um parâmetro H quantifica a heterogeneidade do sistema.

Após as análises, verificou-se que H afeta de forma positiva e negativa a sobrevivência do predador, mas seus efeitos quase não são sentidos sobre a população de presas e sobre a grama. Esses resultados podem ser interpretados pela perturbação do equilíbrio entre as densidades de presas e predadores nas áreas onde as espécies se encontram.

Souza Júnior, Ferreira e de Oliveira [28] desenvolveram um estudo para analisar o papel desempenhado pela heterogeneidade do ambiente sobre os ecossistemas. No modelo proposto, espécies competem por recursos, cada uma com habilidades diferentes. A dinâmica se desenvolve em um modelo de rede bidimensional com tamanho $A = L \times L$, apresentando condições periódicas de contorno. Nos sítios da rede existem n recursos disponíveis para as espécies, e a quantidade de cada recurso disponível é obtida de uma distribuição uniforme no intervalo $[0,1]$. A dinâmica do modelo é analisada através de simulações computacionais, com os seguintes passos: um sítio da rede é escolhido aleatoriamente. O indivíduo que ocupa o sítio sorteado morre com probabilidade m e, ocorrendo a morte, este sítio ficará vazio. Caso o indivíduo não morra e, entre seus quatro vizinhos mais próximos exista pelo menos um vazio, ele irá produzir um descendente. Se os vizinhos mais próximos estiverem ocupados por outros indivíduos, não haverá a produção de descendentes. Fixou-se uma rede de tamanho $A = 250000$ e 1000 espécies presentes no sistema. Também dividiu-se a rede em habitats diferentes, como também variou-se o número de recursos disponíveis (3 e 10) com o intuito de se analisar como o número de espécies varia com o tempo. Verificou-se, após as simulações, que um aumento no número de habitats favorece a coexistência de um grande número de espécies na rede. Os habitats com 10 recursos disponíveis, continham mais espécies do que aqueles que tinham disponíveis 3 recursos.

3 MODELO ESPACIAL DE INTERAÇÃO PRESA-PREDADOR

A diversificação das espécies, bem como os padrões de distribuição populacional em um ambiente são bastante influenciados pela estrutura do habitat e a heterogeneidade do espaço [29].

Para investigar esta temática, um modelo com estrutura espacial que descreve uma interação do tipo presa-predador foi recentemente investigado [30]. Foi utilizada simulação computacional para uma rede quadrada bidimensional, onde as espécies presentes no modelo interagem com os vizinhos mais próximos, com cada sítio da rede disponível para a ocupação de uma presa ou de um predador, e assumi-se quantidade de recurso ilimitada para a presa. A rede é composta de $N = L \times L$ sítios. O estado inicial de cada sítio é escolhido de forma aleatória, com igual probabilidade de escolha, podendo apresentar a seguinte configuração:

- 1- Vazio;
- 2- Presa;
- 3- Predador.

A rede possui condições periódicas de contorno. Dessa forma, os sítios que estão nas extremidades da rede continuam com quatro vizinhos, como se estivessem conectados. A vizinhança considerada é a de Von Neumann. Na implementação do modelo, a seguinte dinâmica foi utilizada:

- a) Um sítio da rede é escolhido aleatoriamente;
- b) Se o sítio estiver vazio (1), nada acontece e voltamos ao passo (a);
- c) Se o sítio estiver ocupado por uma presa (2), ela irá se reproduzir com probabilidade r_1 , se entre os sítios vizinhos existir pelo menos um vazio. Caso haja mais de um sítio vazio, a presa irá escolher de forma aleatória em qual irá depositar sua prole.
- d) Se o sítio contiver um predador (3), ele irá consumir uma presa que esteja em sua vizinhança com probabilidade r_2 , e depositará sua cria no sítio antes ocupado pela presa. Havendo mais de um sítio com presa em sua vizinhança,

o predador escolhe qual presa será consumida de forma aleatória. O predador morre com probabilidade m .

e) É definido um passo de tempo quando os N sítios da rede são atualizados.

3.1 RESULTADOS

Realizadas as simulações, com o conjunto de valores dos parâmetros r_1 e r_2 variando de 0,1 a 0,9 e m assumindo os valores 0,1, 0,3, 0,5, 0,7 e 0,9 com uma rede composta de $N = 40000$ sítios, três regimes diferentes são observados:

- Coexistência de presa e predador;
- Extinção do predador com sobrevivência da presa;
- Extinção da presa, com conseqüente extinção do predador.

Para a obtenção do regime predominante em cada conjunto dos parâmetros, as simulações foram realizadas dez vezes para cada conjunto, e considerando o que mais se repetiu durante o processo. Os três regimes são mostrados nas figuras 3.1, 3.2 e 3.3. Os resultados obtidos nas simulações são mostrados nas figuras 3.4 e 3.5.

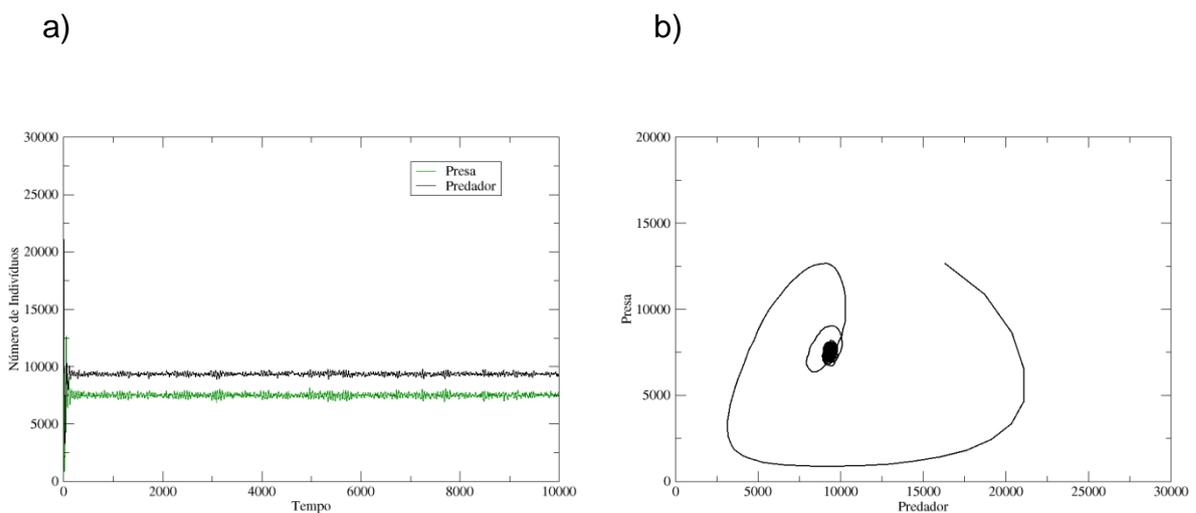


Figura 3.1 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $r_1 = 0.5, r_2 = 0.5$ e $m = 0.3$; b) Diagrama de fase.

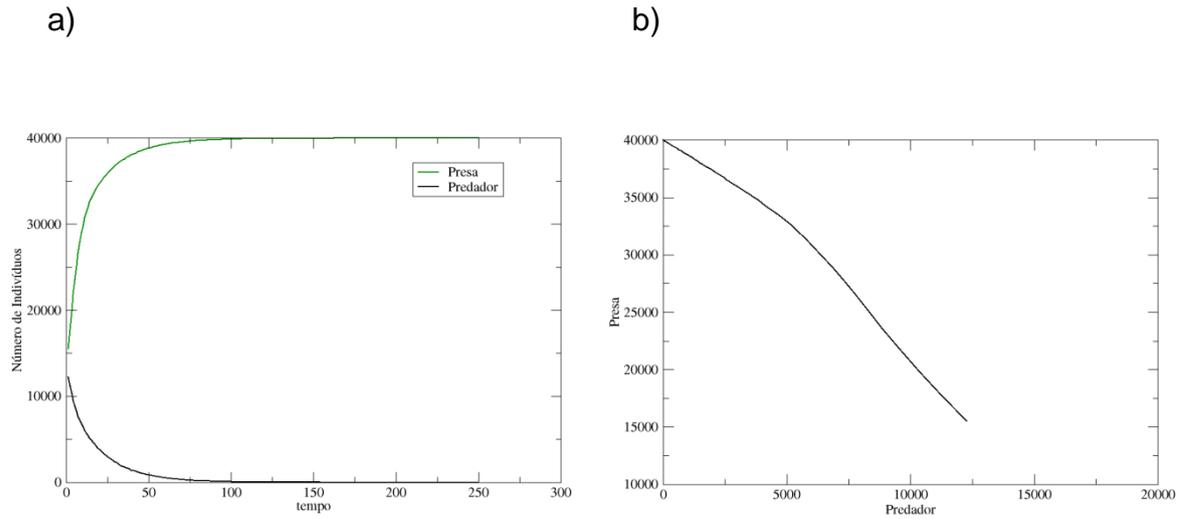


Figura 3.2 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $r_1 = 0.4, r_2 = 0.2$ e $m = 0.3$; b) Diagrama de fase.

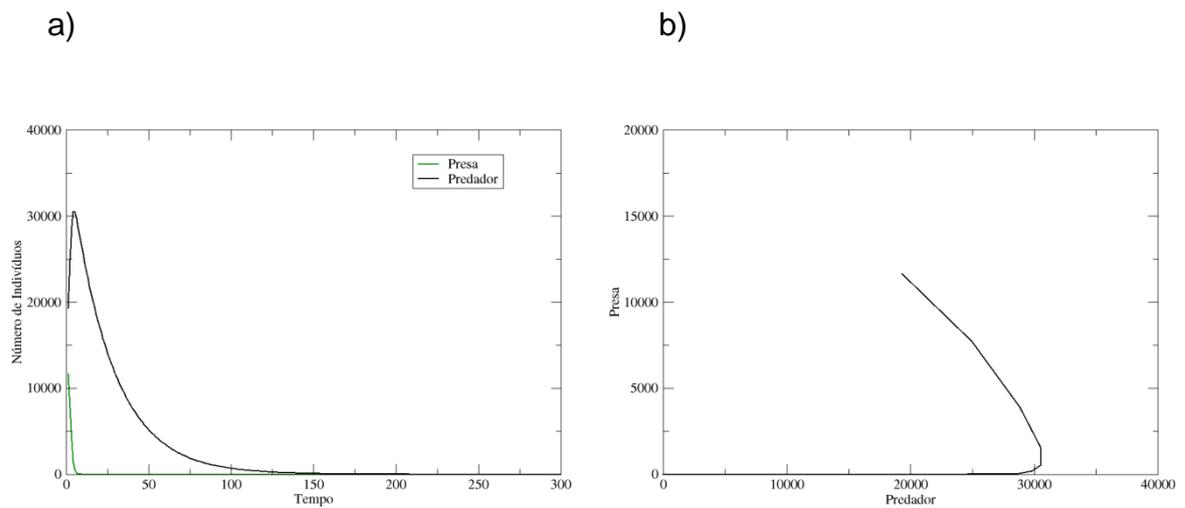


Figura 3.3 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $r_1 = 0.6, r_2 = 0.6$ e $m = 0.1$; b) Diagrama de fase.

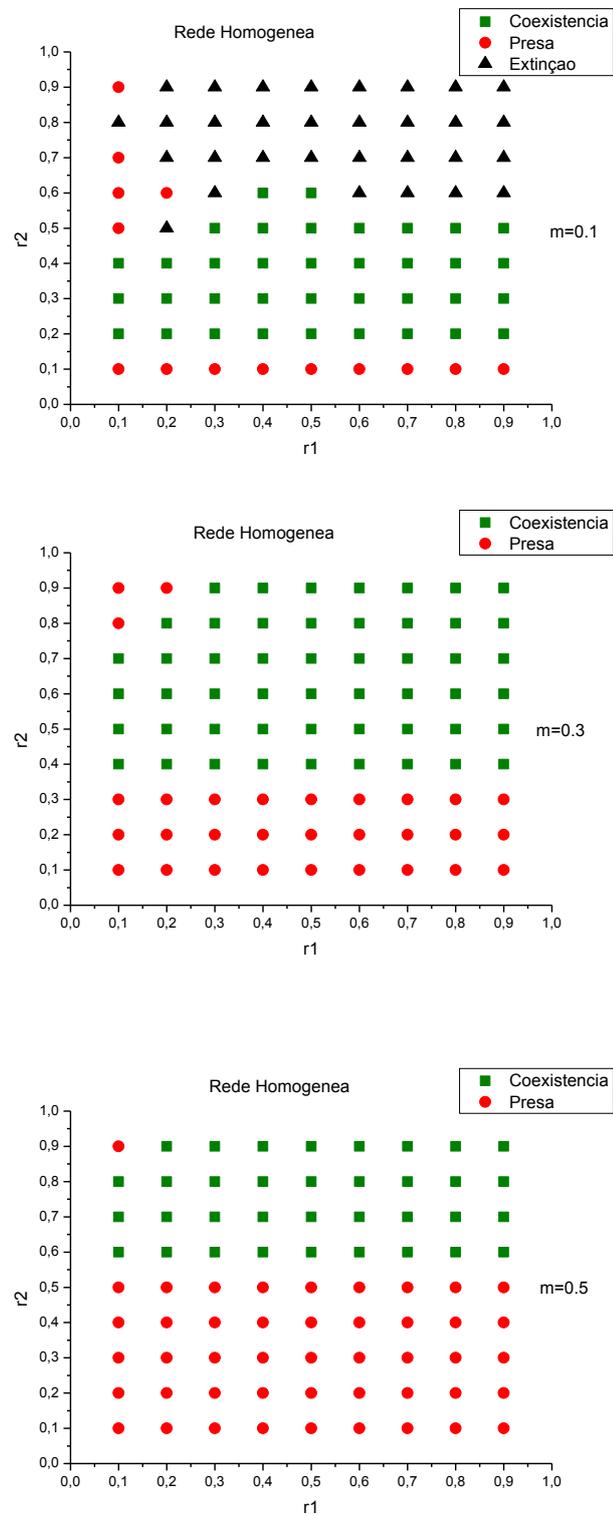


Figura 3.4 Diagrama de fase do modelo, para taxas de mortalidade do predador $m = 0.1$, $m = 0.3$ e $m = 0.5$, obtidos com as simulações.

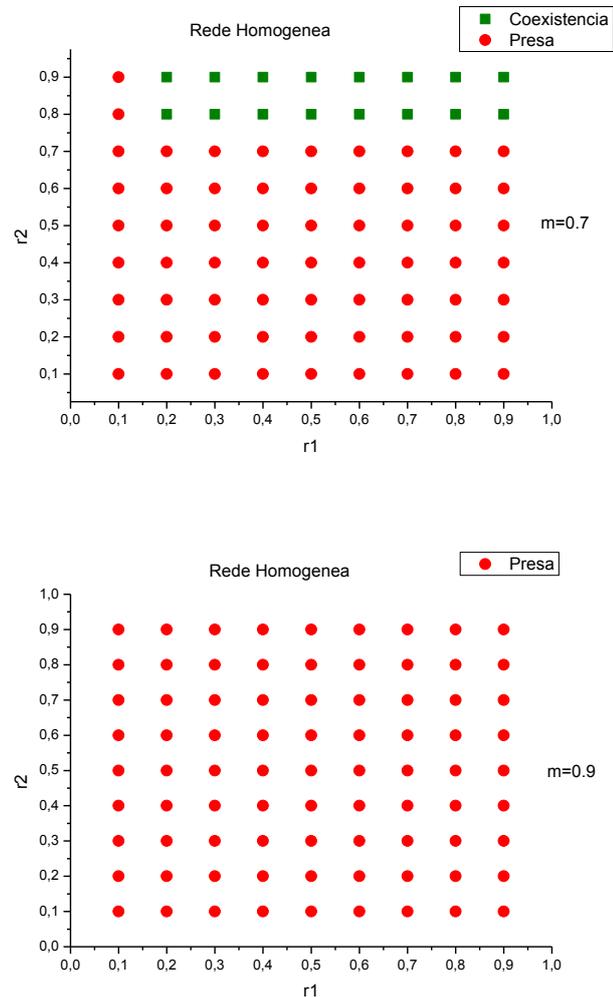


Figura 3.5 Diagrama de fase do modelo, para taxas de mortalidade do predador $m = 0.7$ e $m = 0.9$, obtidos com as simulações.

Podemos observar através dos gráficos que a extinção das duas espécies presentes no sistema ocorre somente para uma probabilidade de morte do predador igual a $m = 0.1$, fato que é justificado pela taxa de morte do predador ser baixa, e a sua taxa de reprodução ser alta, o que ocasiona o total consumo da presa, causando a morte do predador por falta de recurso alimentar. Para valores maiores da probabilidade m de morte do predador, apenas os regimes de coexistência das duas espécies ou prevalência da presa com extinção do predador são observados no sistema.

É notável que com o aumento da probabilidade m de morte do predador, as regiões de coexistência das duas espécies vão diminuindo, ao ponto de que para uma probabilidade de morte do predador igual a $m = 0.9$, apenas a prevalência da presa é observada no sistema.

4 REDE HOMOGÊNEA COM RECURSO

Agora, no modelo apresentado no capítulo anterior, não mais consideramos recursos ilimitados para a presa. Ao invés disso, alocamos recurso disponível para a presa na rede homogênea. A quantidade de recurso é obtida de uma distribuição uniforme entre 0 e 1. Dessa forma, a taxa de reprodução da presa fica dependente da quantidade de recurso disponível em cada sítio da rede, através da equação de Monod [31]:

$$r_1 = \frac{R}{k_a + R} \quad (16)$$

onde:

R = quantidade de recurso disponível;

K_a = constante de meia-saturação da presa para um dado recurso.

A constante de meia-saturação para um dado recurso representa a quantidade de recurso necessária para a presa alcançar a metade da sua taxa máxima de crescimento.

De forma análoga ao caso sem recurso, a rede é composta de $N = L \times L$ sítios. O estado inicial de cada sítio é escolhido de forma aleatória, com igual probabilidade de escolha, podendo apresentar a seguinte configuração:

- 1- Vazio;
- 2- Presa;
- 3- Predador.

A rede possui condições periódicos de contorno. Dessa forma, os sítios que estão nas extremidades da rede continuam com quatro vizinhos, como se estivessem conectados. A vizinhança considerada é a de Von Neumann. Na implementação do modelo, a seguinte dinâmica foi utilizada:

- a) Um sítio da rede é escolhido aleatoriamente;

- b) Se o sítio estiver vazio (1), nada acontece e voltamos ao passo (a);
- c) Se o sítio estiver ocupado por uma presa (2), ela irá se reproduzir com probabilidade r_1 , se entre os sítios vizinhos existir pelo menos um vazio. Caso haja mais de um sítio vazio, a presa irá escolher de forma aleatória em qual irá depositar sua prole.
- d) Se o sítio contiver um predador (3), ele irá consumir uma presa que esteja em sua vizinhança com probabilidade r_2 , e depositará sua cria no sítio antes ocupado pela presa. Havendo mais de um sítio com presa em sua vizinhança, o predador escolhe qual presa será consumida de forma aleatória. O predador morre com probabilidade m .
- e) É definido um passo de tempo quando os N sítios da rede são atualizados.

4.1 RESULTADOS

Realizadas as simulações, com o conjunto de valores dos parâmetros k_a e r_2 variando de 0,1 a 0,9 e m assumindo os valores 0,1, 0,3, 0,5, 0,7 e 0,9 com uma rede composta de $N = 40000$ sítios, três regimes diferentes são observados:

- Coexistência de presa e predador;
- Extinção do predador com sobrevivência da presa;
- Extinção da presa, com conseqüente extinção do predador.

Os regimes observados são mostrados nas figuras 4.1, 4.2 e 4.3, onde são apresentadas a evolução temporal das populações de presas e predadores. As regiões de coexistência, extinção do predador com prevalência da presa e a extinção da presa, levando o predador também a extinção são mostradas nas figuras 4.4 e 4.5.

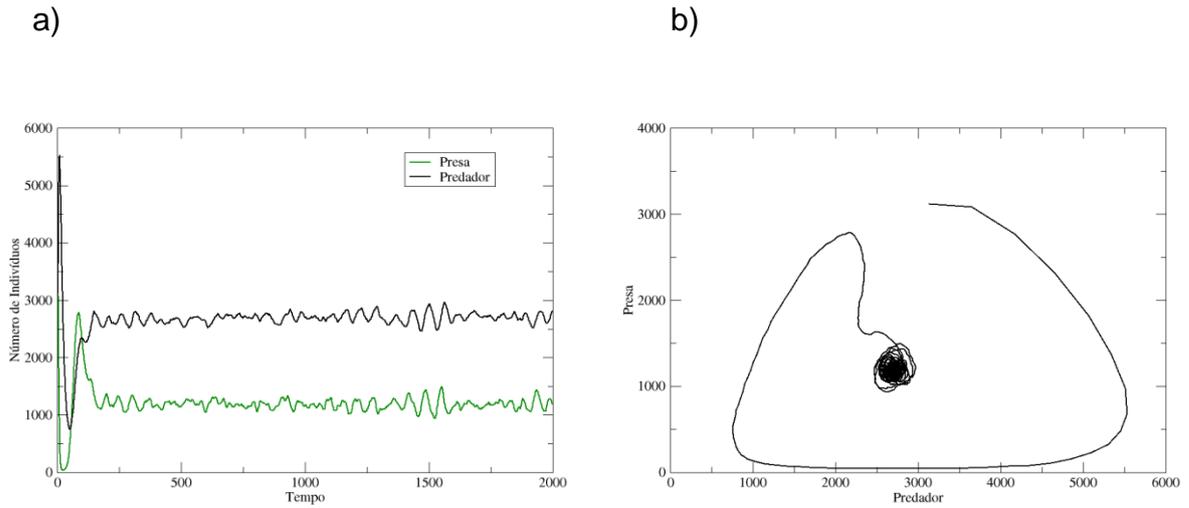


Figura 4.1 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $k_a = 0.5, r_2 = 0.3$ e $m = 0.1$; b) Diagrama de fase.

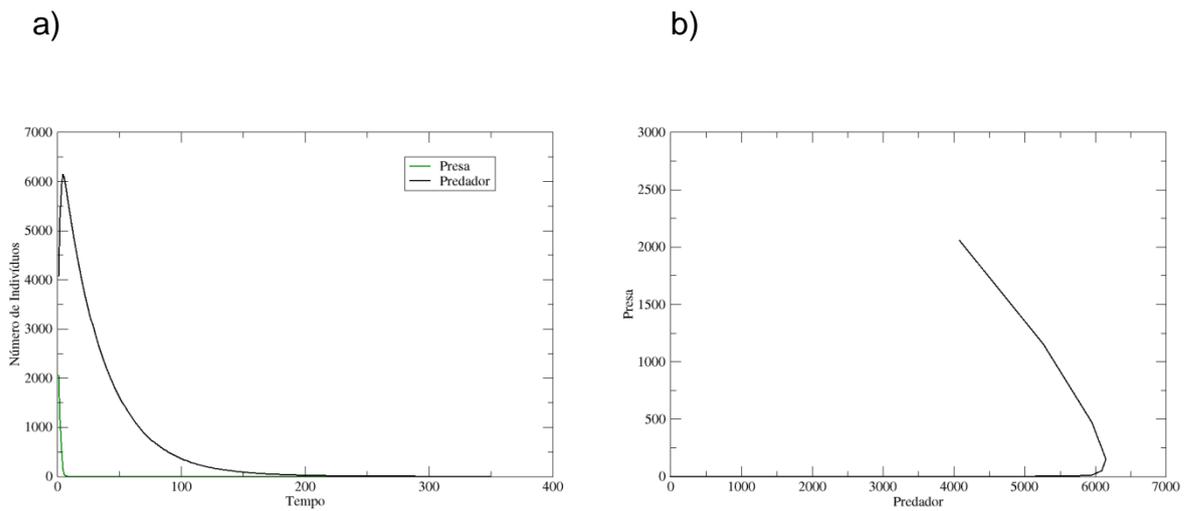


Figura 4.2 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $k_a = 0.5, r_2 = 0.7$ e $m = 0.1$; b) Diagrama de fase.

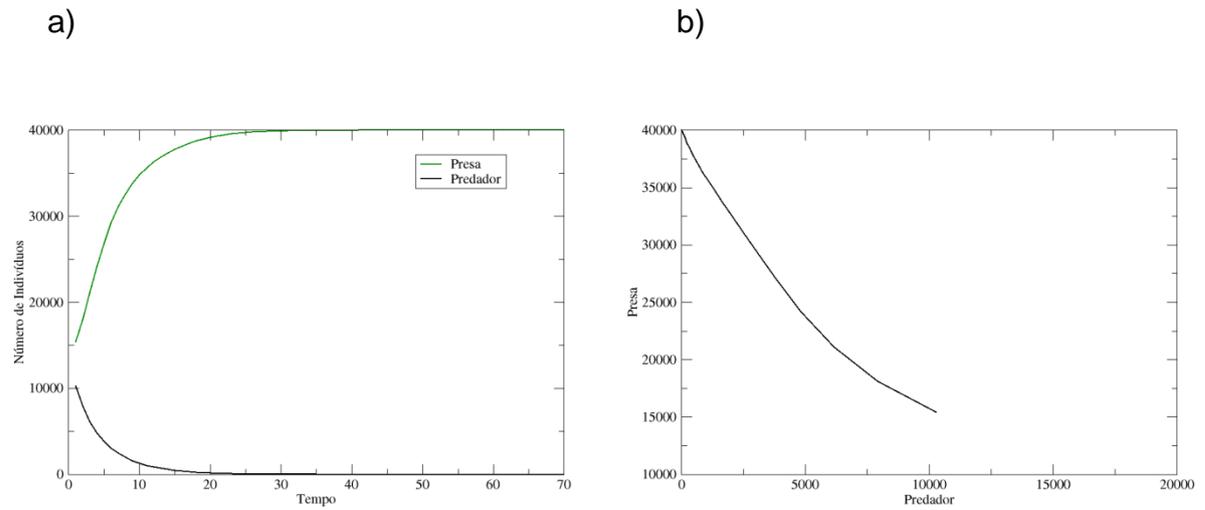


Figura 4.3 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $k_a = 0.5$, $r_2 = 0.3$ e $m = 0.5$; b) Diagrama de fase.

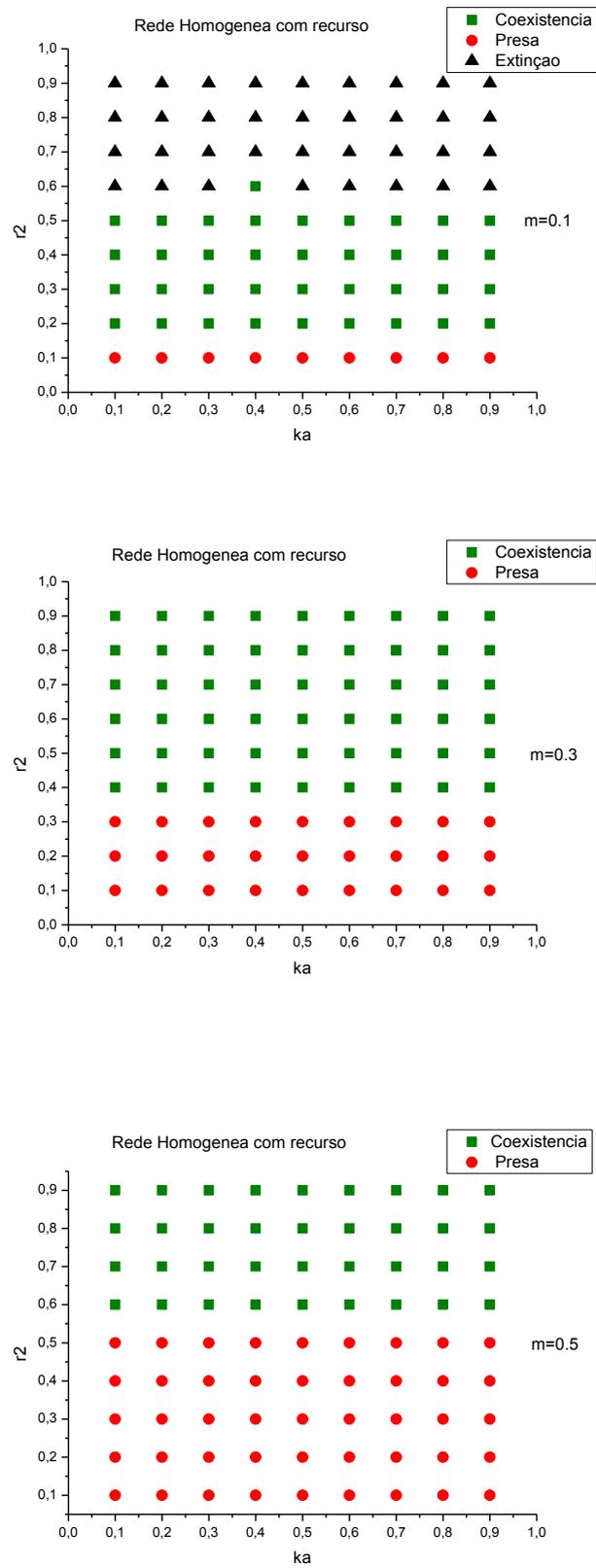


Figura 4.4 Diagrama de fase do modelo, para taxas de mortalidade do predador $m = 0.1$, $m = 0.3$ e $m = 0.5$, obtidos com as simulações.

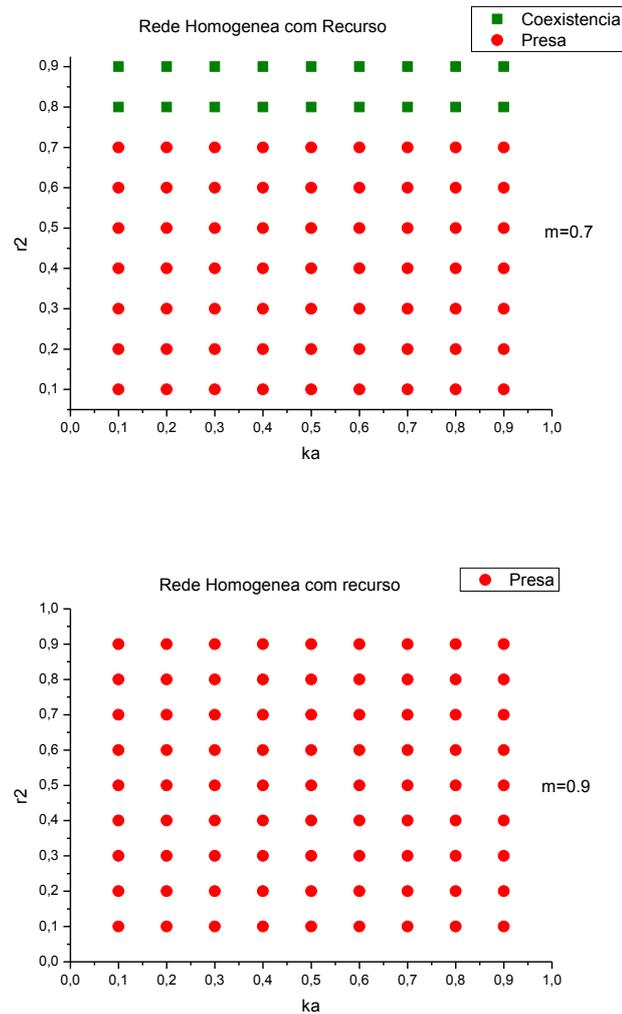


Figura 4.5 Diagrama de fase do modelo, para taxas de mortalidade do predador $m = 0.7$ e $m = 0.9$, obtidos com as simulações.

Com a introdução de recurso na rede, também são observados os três regimes no sistema. A taxa de reprodução da presa, como dito anteriormente, agora é dependente da quantidade de recurso presente na rede e também de sua constante de meia-saturação k_a . Salientamos que espécies de presa com pequeno valor de k_a apresentam alta taxa de reprodução, enquanto altos valores de k_a tornam a taxa de reprodução da presa baixa.

Verificamos que apenas para a taxa de morte do predador igual a $m = 0.1$, o regime de extinção das espécies do sistema é observado. Podemos observar isso na parte superior do gráfico da figura 4.4. Este fato é justificado pela baixa

mortalidade do predador e pela alta taxa de reprodução do predador na região considerada, o que ocasiona o total consumo da presa disponível, causando a sua extinção por falta de recurso.

As regiões de coexistência das espécies são bastante amplas para uma taxa de morte do predador igual a $m = 0.3$, e vão decaindo a medida que a taxa de morte do predador se eleva. Para uma taxa de morte $m = 0.9$, este regime não é mais observado.

As regiões de prevalência da presa aumentam gradativamente com o aumento da taxa de morte do predador, tornando-se o regime predominante para uma mortalidade igual a $m = 0.9$.

5 MODELO ESPACIAL COM HETEROGENEIDADE

A heterogeneidade ambiental apresenta-se com um fator bastante influente, não apenas na dinâmica de uma população, mas também nas estratégias de seus indivíduos de resistência às perturbações que possam atingir os ecossistemas e, no caso de uma interação presa-predador, nas estratégias das presas ao ataque dos predadores [32].

Com o propósito de analisar a influência da heterogeneidade em um ecossistema onde uma espécie de presa interage com uma espécie de predador, analisamos um modelo espacial baseado no modelo citado anteriormente [30]. A heterogeneidade é agregada ao modelo da seguinte forma:

- Dividimos a rede quadrada bidimensional ($N = 40000$ sítios) em sub-regiões distintas;
- Alocamos recurso disponível para a presa na rede, com quantidades diferentes em cada sub-região.

A rede foi subdividida em 4, 16 e 64 habitats diferentes. O grau de heterogeneidade aumenta conforme aumentamos o número de habitats.

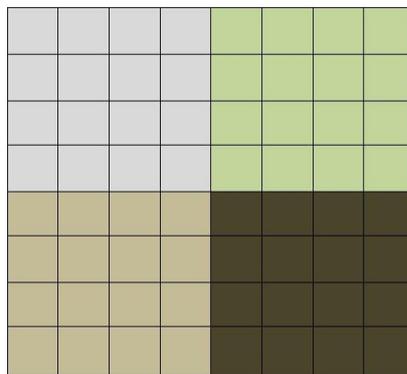


Figura 5.1 Ilustração da divisão da rede em subregiões. Aqui, está ilustrada uma rede quadrada com 8×8 sítios, dividida em quatro habitats de 4×4 sítios.

A quantidade de recurso disponível em cada região da rede é obtida de uma distribuição uniforme entre 0 e 1. A probabilidade de reprodução da presa fica dependente da quantidade de recurso disponível em cada sítio da rede, através da equação de Monod [31]:

$$r_1 = \frac{R}{k_a + R} \quad (16)$$

onde:

R = quantidade de recurso disponível;

K_a = constante de meia-saturação da presa para um dado recurso.

A constante de meia saturação para um dado recurso representa a quantidade de recurso necessária para a presa alcançar a metade da sua taxa máxima de crescimento.

Na fase de dispersão, distribuímos na rede, de forma aleatória, presas, predadores e sítios vazios. Está disponível apenas um tipo de recurso disponível para a presa, que é alocado em cada sítio, em quantidade obtida de uma distribuição uniforme, como dito anteriormente. As espécies presentes no modelo também interagem com seus vizinhos mais próximos, onde os sítios apresentam a condição de contorno periódica. Na fase de interação, a dinâmica implementada foi a seguinte:

1. Sorteia-se um sítio da rede de forma aleatória;
2. Caso o sítio esteja vazio, nada acontece e outro sítio é sorteado;
3. Se o sítio contiver uma presa, com probabilidade r_1 ela irá colocar seu filho no sítio vazio em sua vizinhança. No caso da existência de mais de um sítio vazio, a presa escolhe de forma aleatória qual sítio ela usará para se reproduzir;
4. Com a existência de um predador no sítio sorteado, ele irá comer a presa disponível em sua vizinhança com probabilidade r_2 , depositando no sítio agora disponível o seu filhote. Se existir mais de um sítio com presa em sua vizinhança, o predador escolherá de forma aleatória de qual presa ele prefere se alimentar. O predador morre com probabilidade m .
5. É definido um passo de tempo quando os N sítios da rede são atualizados.

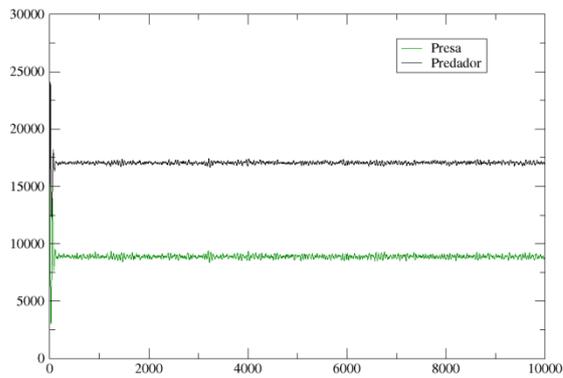
5.1 RESULTADOS

Realizamos as simulações com os parâmetros r_2 e ka variando entre 0.1 e 0.9, e a taxa de morte m do predador assumindo os valores 0.1, 0.3, 0.5, 0.7 e 0.9. Após as simulações, três regimes são observados:

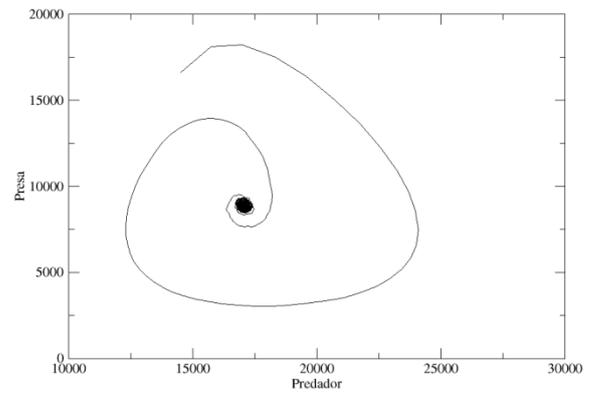
- Coexistência entre populações de presas e predadores;
- Extinção da população de predadores e prevalência da população de presas;
- Extinção da população de presas, com a consequente extinção da população de predadores por falta de recurso alimentar.

Para efeito de comparação dos resultados, agrupamos os mesmos por taxa de morte do predador, e apresentamos os resultados para cada valor de número de subregiões (heterogeneidade). Nas figuras 5.2, 5.3 e 5.4 estão expostos os regimes obtidos para a taxa de morte do predador igual a $m = 0.1$. Na figura 5.5 são apresentados os resultados obtidos nas simulações.

a)



b)



c)

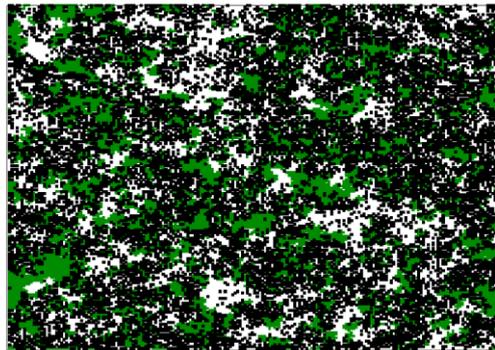


Figura 5.2 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.3, r_2 = 0.2, m = 0.1$, em uma rede com quatro habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede.

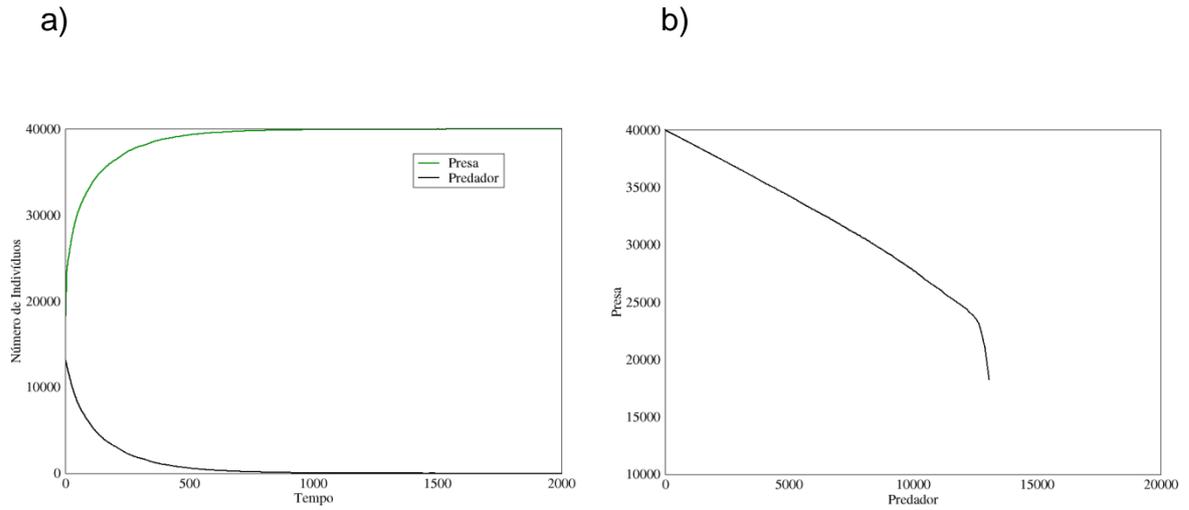


Figura 5.3 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.1, r_2 = 0.1, m = 0.1$, em uma rede com dezesseis habitats; b) Diagrama de fase.

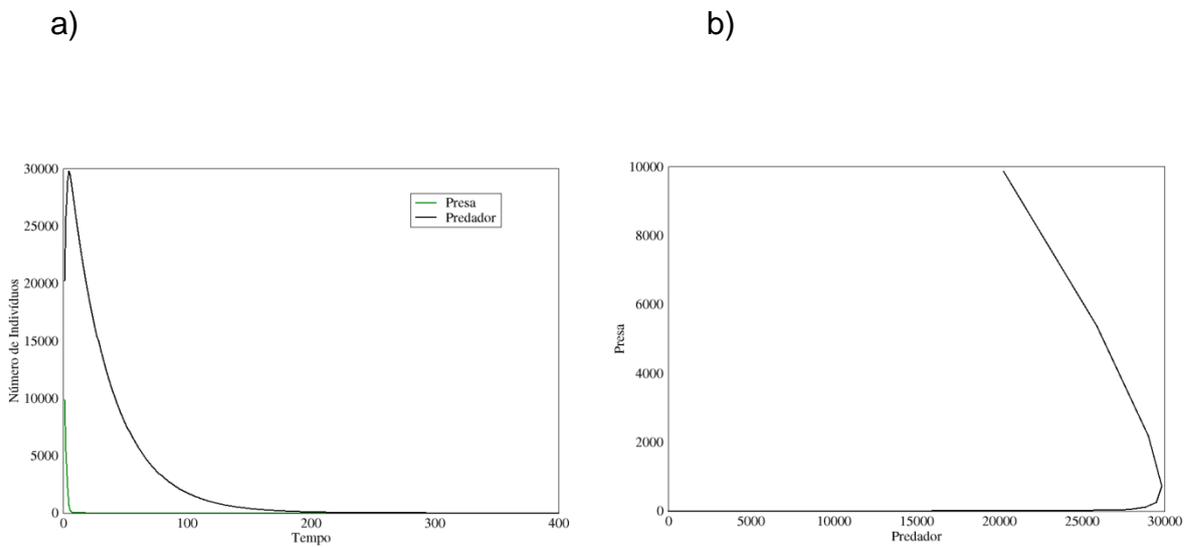


Figura 5.4 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.4, r_2 = 0.7, m = 0.1$, em uma rede com sessenta e quatro habitats; b) Diagrama de fase.

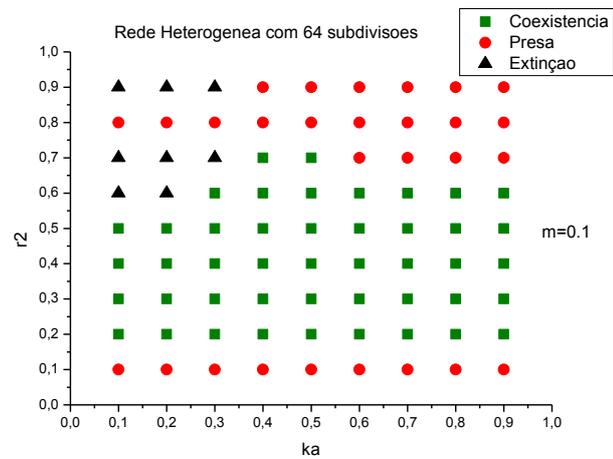
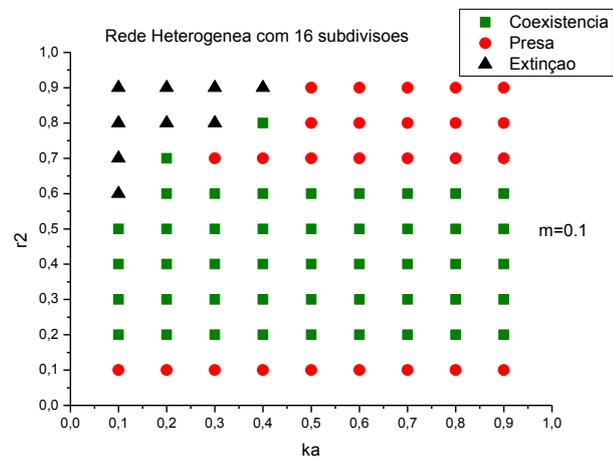
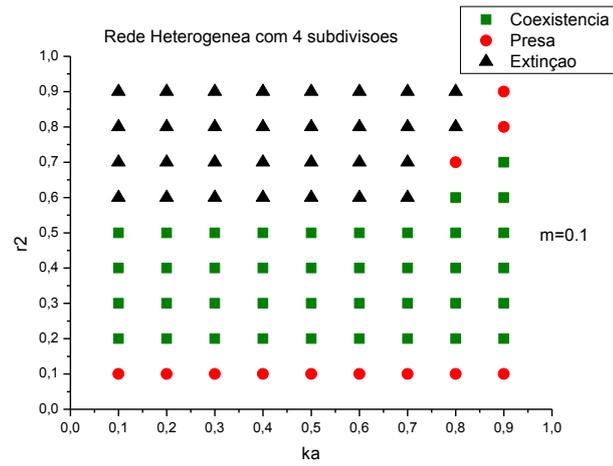


Figura 5.5 Diagrama de fase do modelo, para taxa de mortalidade do predador $m = 0.1$, obtidos com as simulações.

Para uma taxa de morte do predador igual a $m = 0.1$, os três regimes são observados no sistema. Para altas taxas de reprodução do predador, ocorre a extinção das duas espécies presentes no sistema, uma vez que o predador consome toda a presa à sua disposição e morre por falta de recurso alimentar. A extinção das espécies é observada nos três casos de subdivisão da rede (4, 16 e 64 habitats) porém, as áreas onde ocorrem este regime mudam um pouco em relação ao caso homogêneo (ver capítulo 4, figura 4.4). Na rede com 4 habitats existem poucos pontos com presença da presa. Na base da figura, a justificativa é a baixa taxa de reprodução do predador. Na parte superior da figura, a presença da presa é observada em regiões de alta taxa de reprodução do predador, porém também são regiões com alto valor da constante de meia-saturação, o que torna a taxa de reprodução da presa baixa e, também essas regiões apresentam pouca quantidade de recurso disponível para a presa. Como consequência, o predador se reproduz muito rápido, consome quase todas as presas à sua disposição (que não conseguem se reproduzir na mesma velocidade) e acaba morrendo. A presa que consegue se isolar do ataque do predador, sobrevive e povoa a rede inteira. Nos casos com 16 e 64 habitats, o cenário descrito anteriormente se repete, porém de forma mais intensa. A justificativa está no fato de existirem mais ambientes disponíveis e, nesses ambientes haver pouca oferta de recurso disponível para a presa.

Nas figuras 5.6 e 5.7 estão expostos os regimes obtidos para a taxa de morte do predador igual a $m = 0.3$. Na figura 5.8 são apresentados os resultados obtidos nas simulações.

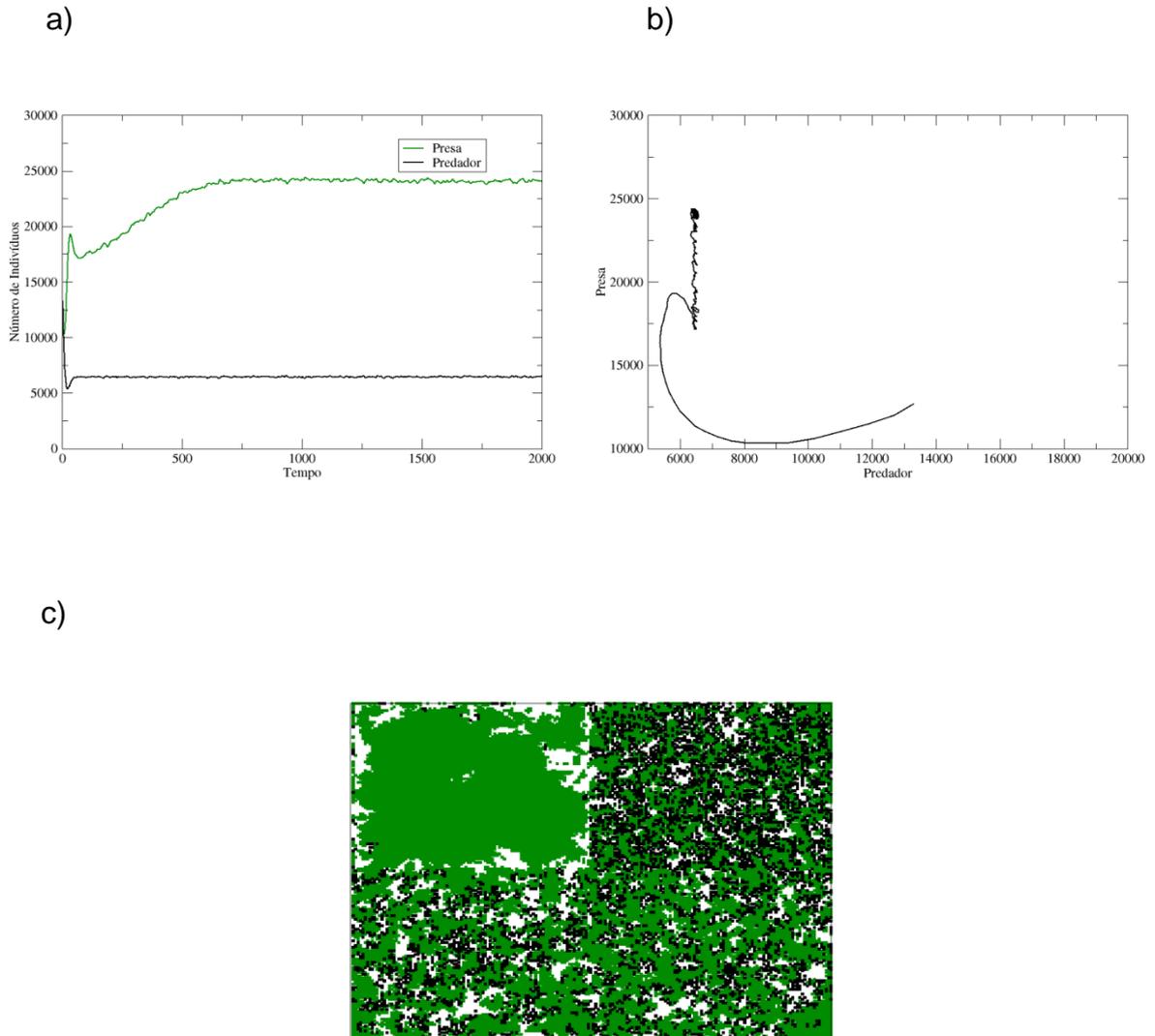


Figura 5.6 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.2$, $r_2 = 0.4$, $m = 0.3$, em uma rede com quatro habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede.

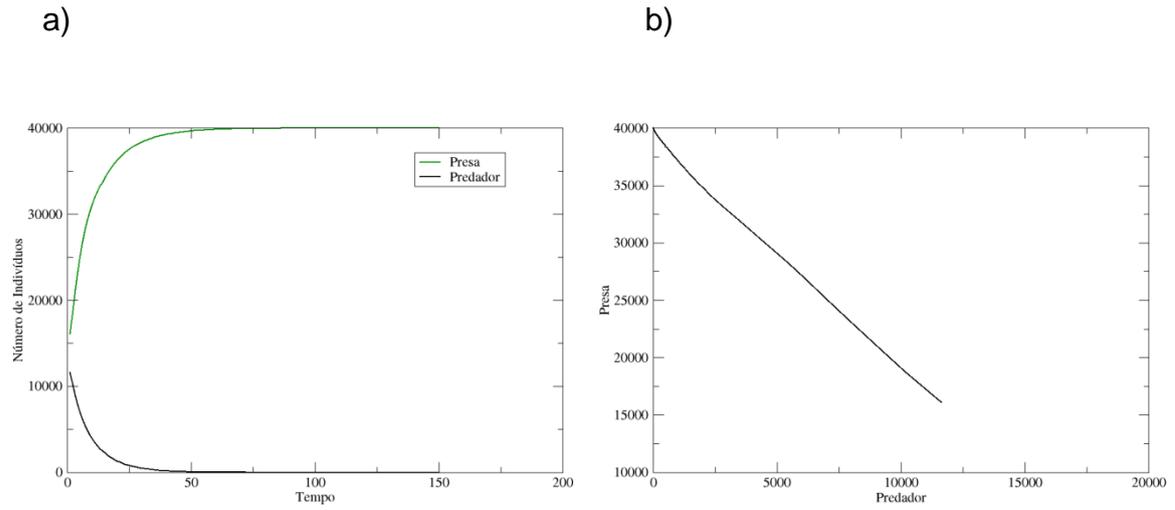


Figura 5.7 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.5, r_2 = 0.2, m = 0.3$, em uma rede com 16 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede.

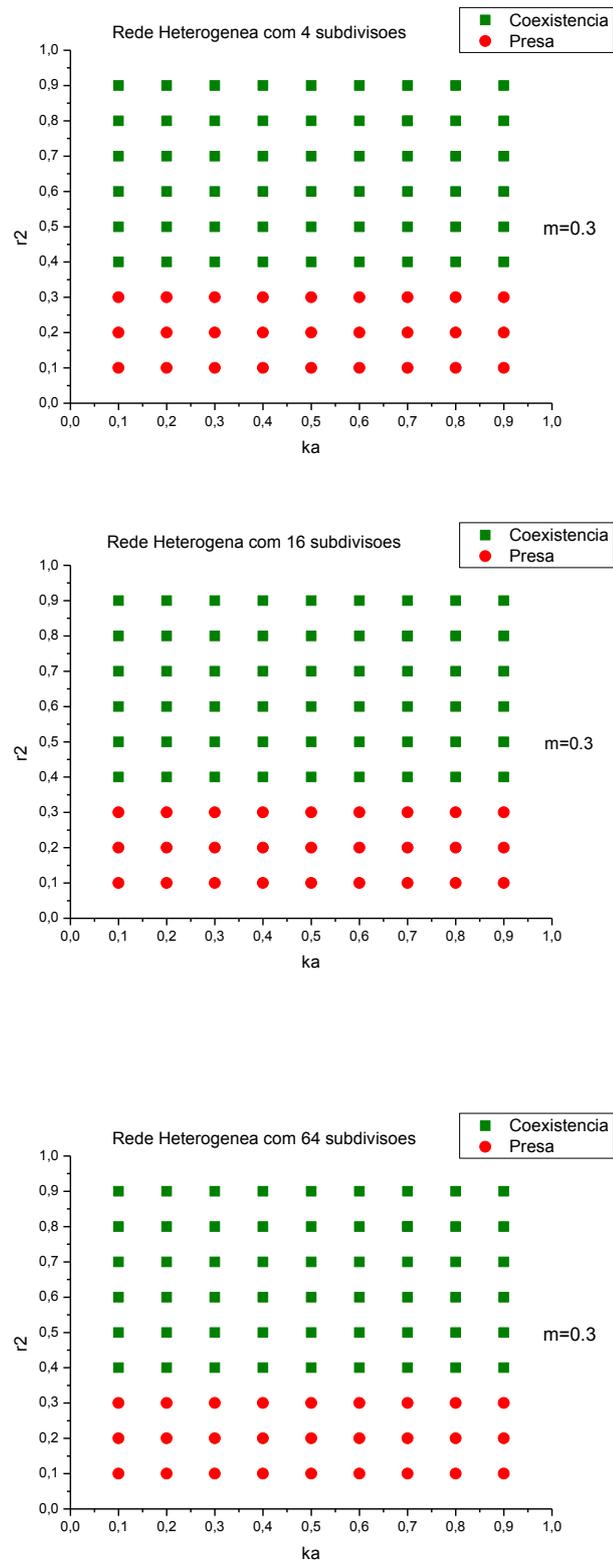


Figura 5.8 Diagrama de fase do modelo, para taxa de mortalidade do predador $m = 0.3$, obtidos com as simulações.

Para uma taxa de morte do predador igual a $m = 0.3$, apenas dois regimes são observados no sistema: coexistência das duas espécies e extinção do predador com prevalência da presa. Os três casos de subdivisão da rede (4,16 e 64) apresentam mesma configuração no que diz respeito aos regimes encontrados, com predominância da coexistência das duas espécies, o que ocorre para uma taxa de reprodução do predador igual ou superior a $r_2 = 0.4$. A mesma configuração é apresentada na rede homogênea (ver capítulo 4, figura 4.4).

Nas figuras 5.9, 5.10 e 5.11 estão expostos os regimes obtidos para a taxa de morte do predador igual a $m = 0.5$. Na figura 5.12 são apresentados os resultados obtidos nas simulações.

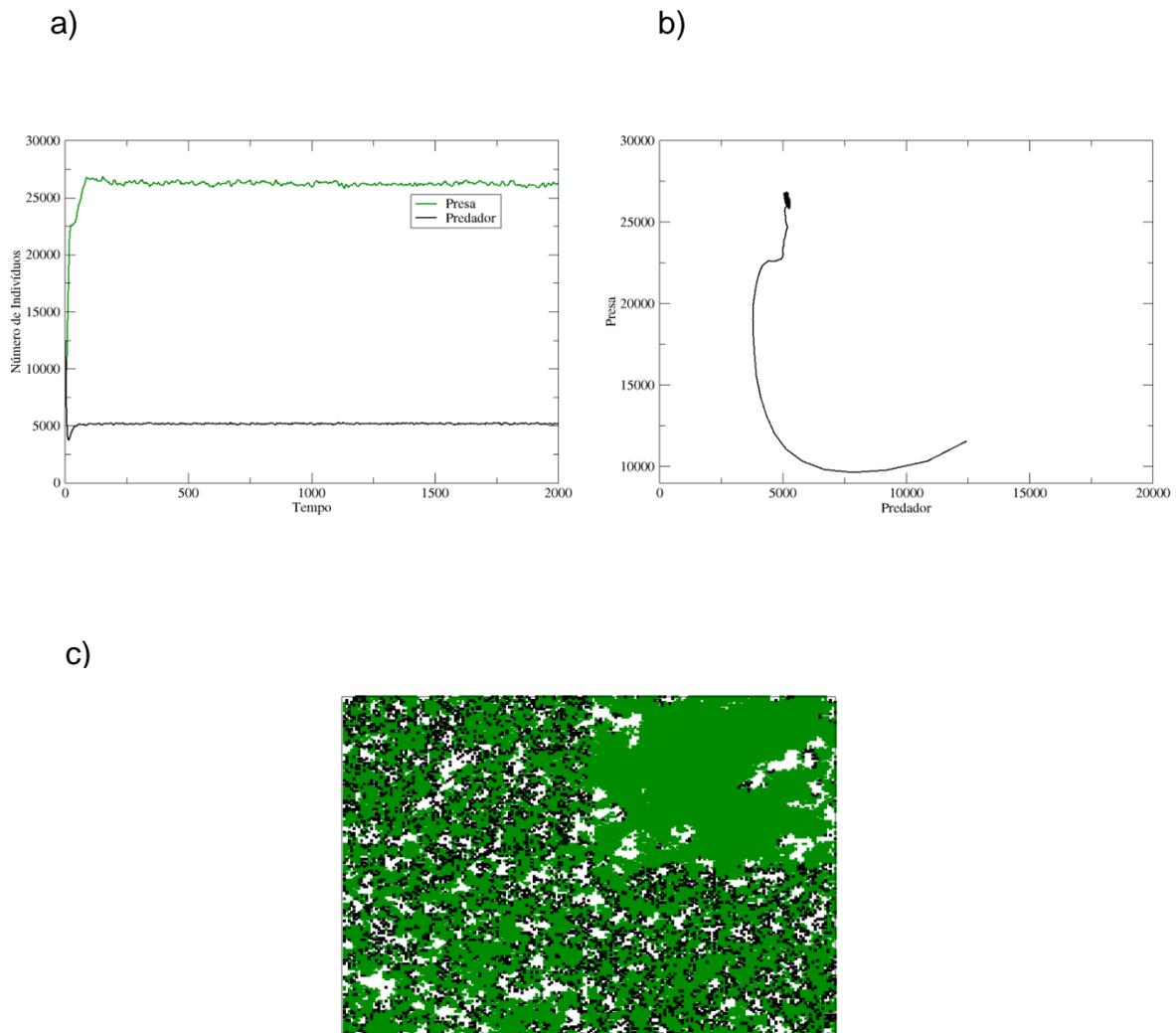


Figura 5.9 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.6, r_2 = 0.6, m = 0.5$, em uma rede com 4 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede.

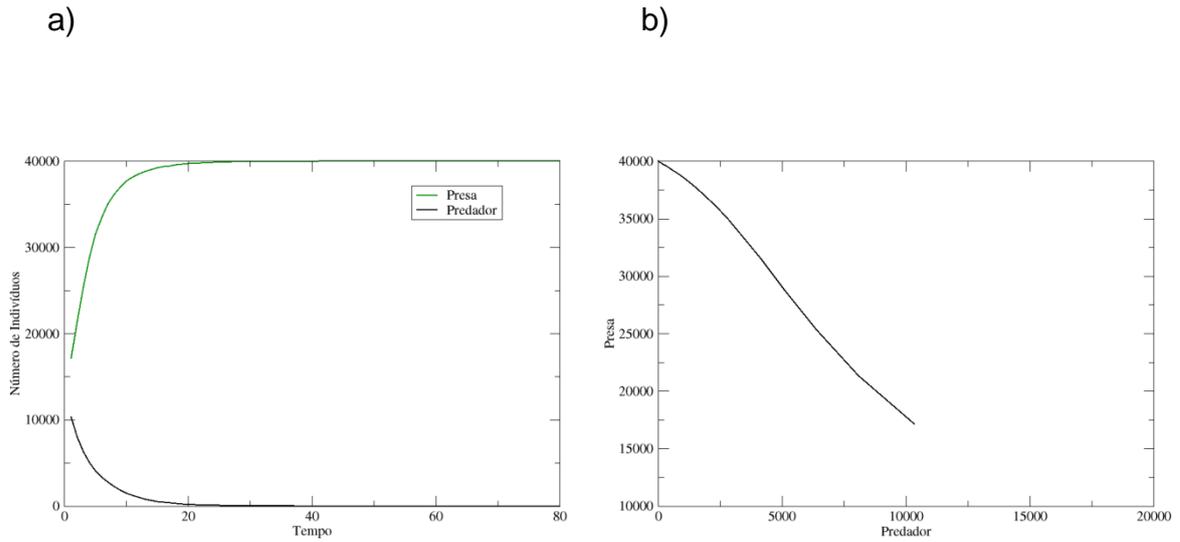


Figura 5.10 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.2, r_2 = 0.3, m = 0.5$, em uma rede com 16 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede.

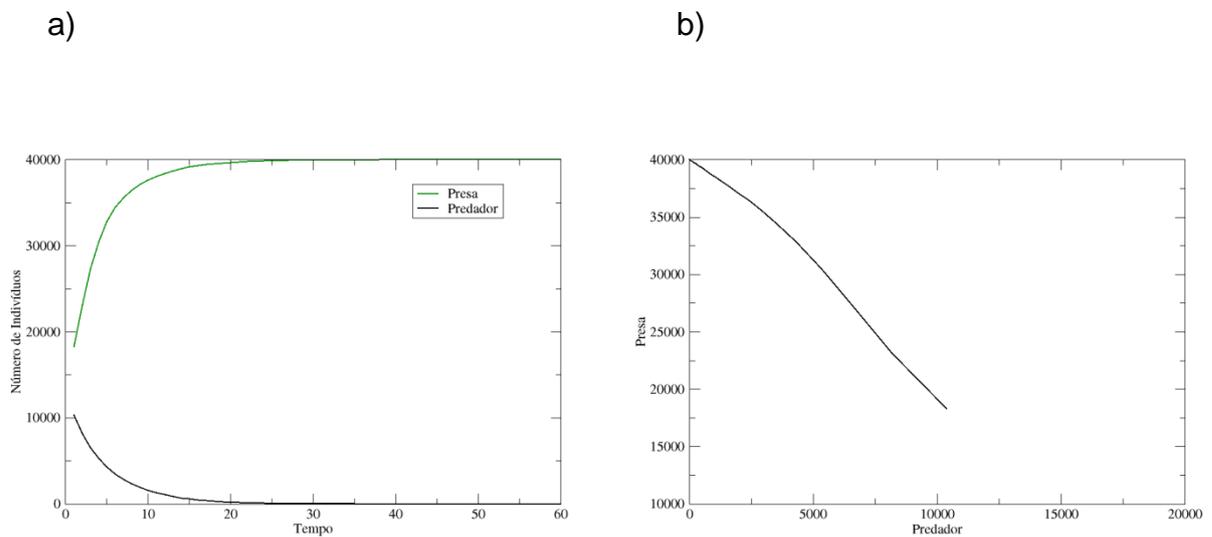


Figura 5.11 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.1, r_2 = 0.3, m = 0.5$, em uma rede com 64 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede.

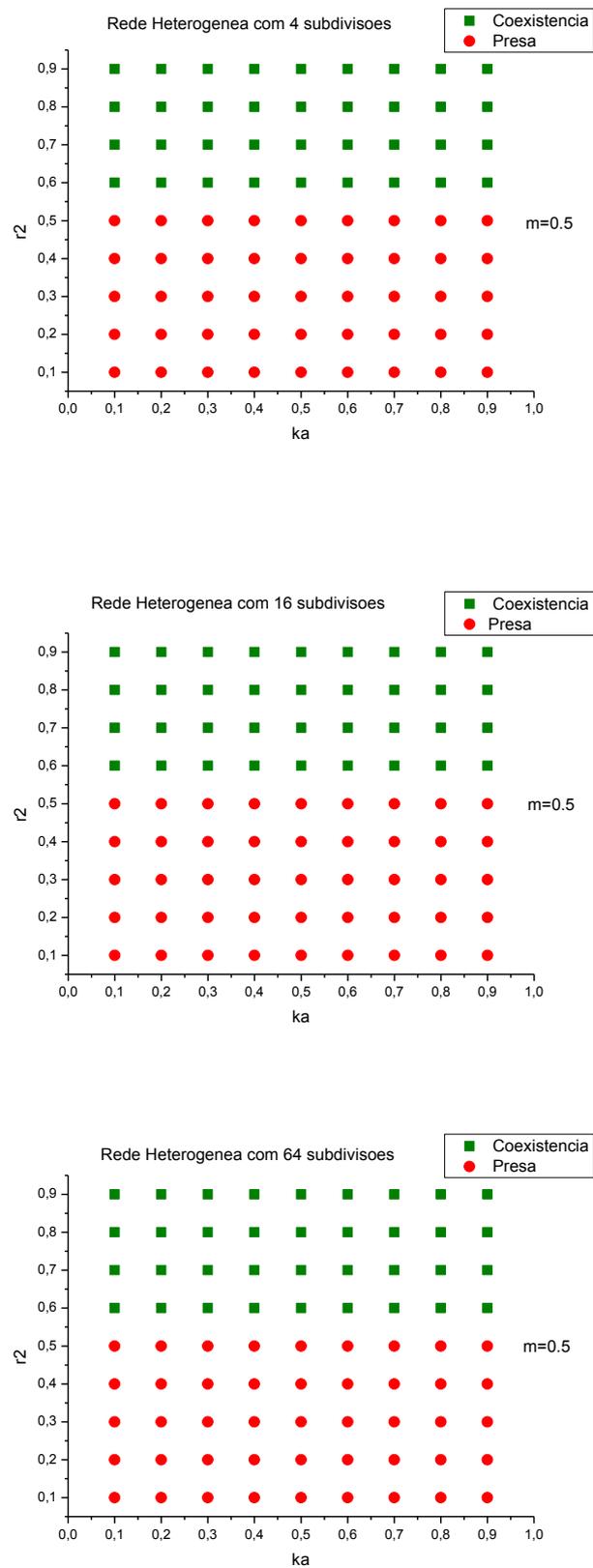


Figura 5.12 Diagrama de fase do modelo, para taxa de mortalidade do predador $m = 0.5$, obtidos com as simulações.

Para uma taxa de morte do predador igual a $m = 0.5$, também podemos observar apenas dois regimes no sistema: coexistência e morte do predador. Como no caso anterior, os três casos de subdivisão da rede também apresentam igual configuração nos regimes obtidos, porém com predominância da extinção do predador e prevalência da presa. Também na rede homogênea é observada a mesma configuração dos regimes (ver capítulo 4, figura 4.4).

Nas figuras 5.13, 5.14 e 5.15 estão expostos os regimes obtidos para a taxa de morte do predador igual a $m = 0.7$. Na figura 5.16 são apresentados os resultados obtidos nas simulações.

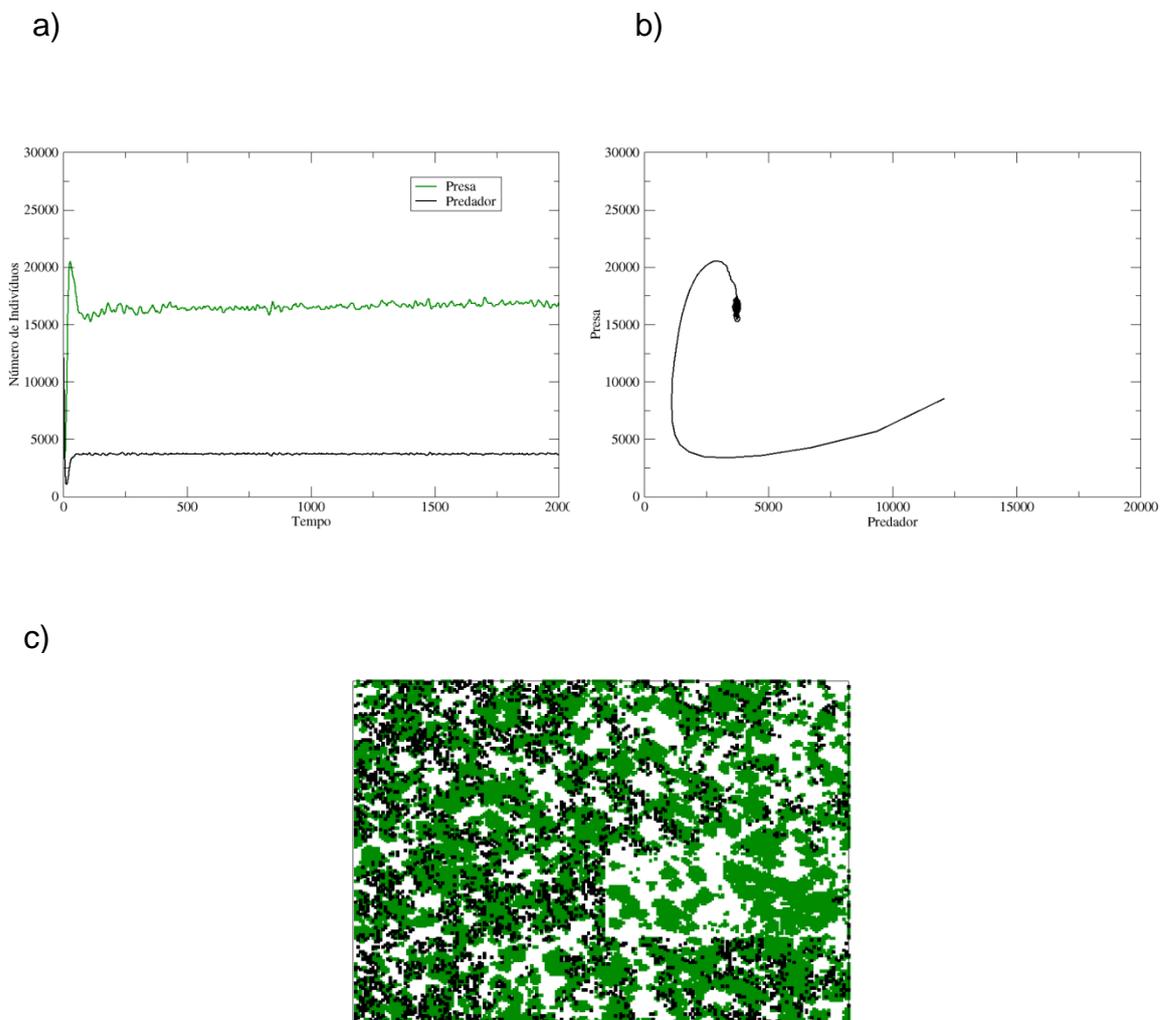


Figura 5.13 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.7, r_2 = 0.9, m = 0.7$, em uma rede com 16 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede.

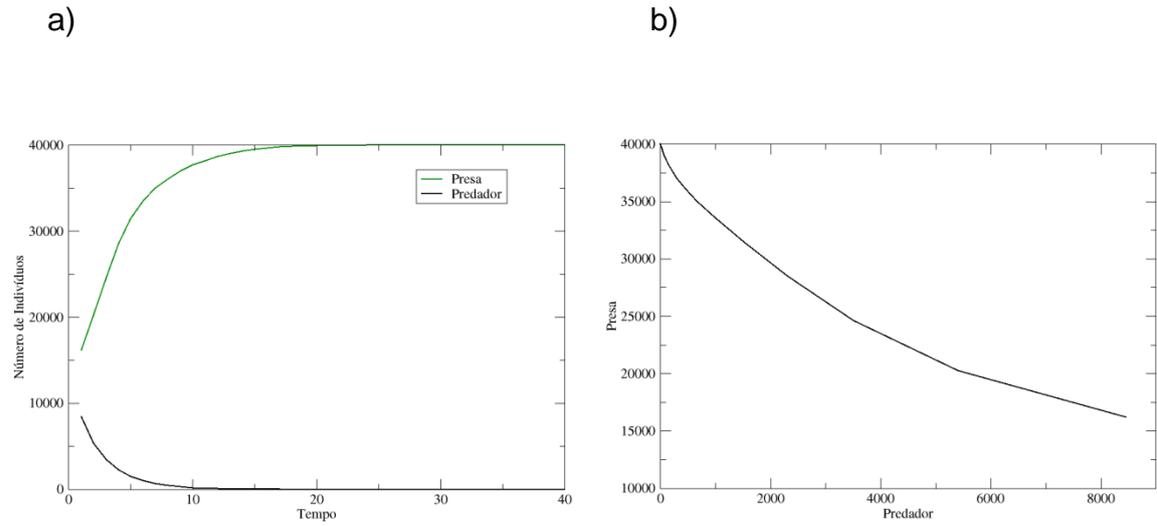


Figura 5.14 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.3, r_2 = 0.3, m = 0.7$, em uma rede com 4 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede.

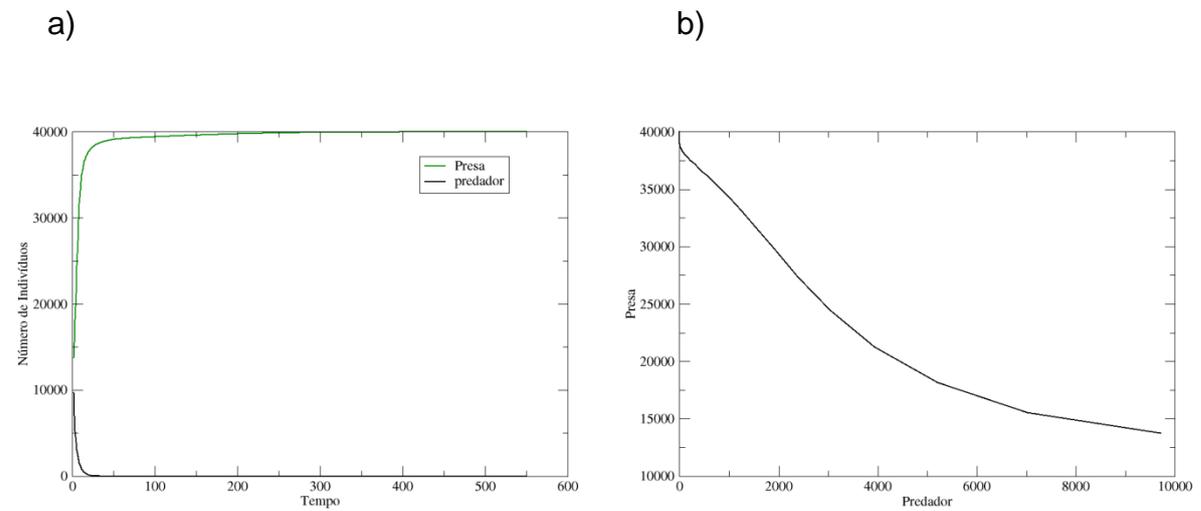


Figura 5.15 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.4, r_2 = 0.5, m = 0.7$, em uma rede com 64 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede.

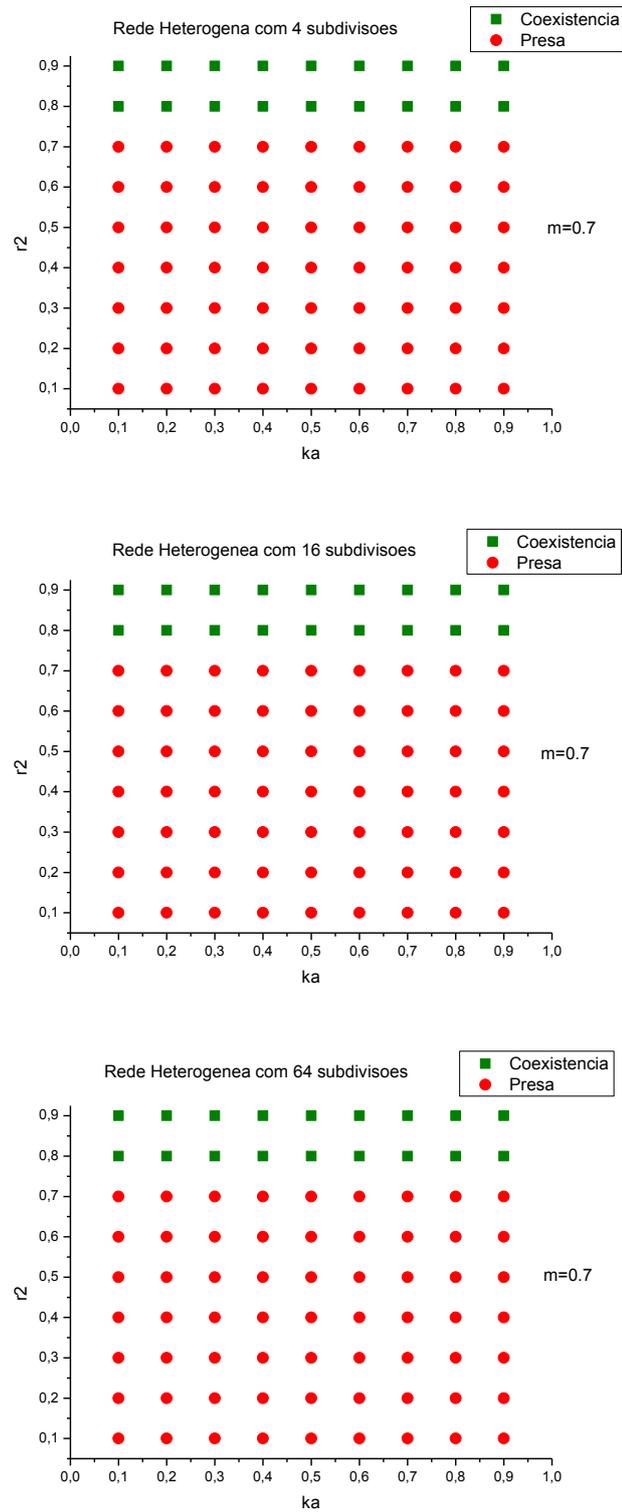


Figura 5.16 Diagrama de fase do modelo, para taxa de mortalidade do predador $m = 0.7$, obtidos com as simulações.

Para uma taxa de morte do predador igual a $m = 0.7$, coexistência das duas espécies e extinção do predador são os regimes observados no sistema, com predominância da extinção do predador e sobrevivência da presa. O fato se justifica pela alta taxa de morte do predador. A mesma configuração é apresentada na rede homogênea (ver capítulo 4, figura 4.5).

Nas figuras 5.17 e 5.18 estão expostos os regimes obtidos para a taxa de morte do predador igual a $m = 0.9$. Na figura 5.19 são apresentados os resultados obtidos nas simulações.

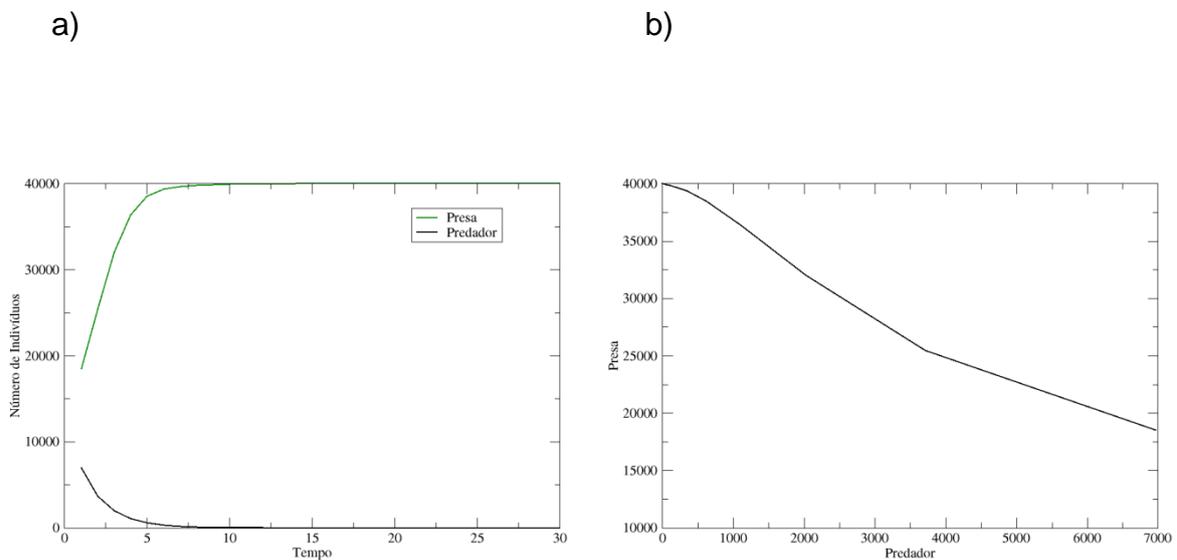
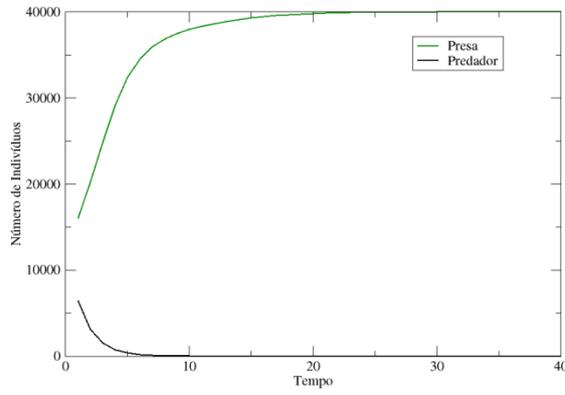


Figura 5.17 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.2, r_2 = 0.3, m = 0.9$, em uma rede com 4 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede.

a)



b)

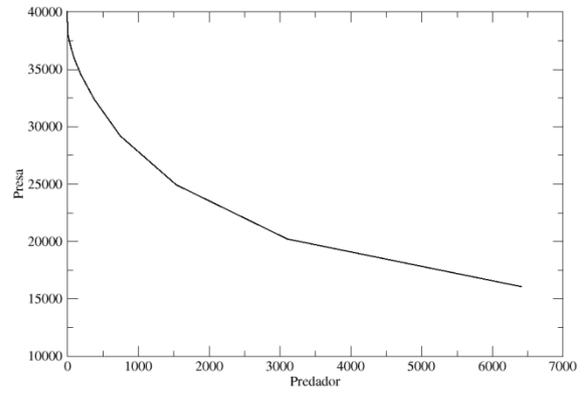


Figura 5.18 a) Evolução temporal da concentração de presas e predadores para $ka = 0.8, r_2 = 0.2, m = 0.9$, em uma rede com 16 habitats; b) Diagrama de fase; c) Estado final dos sítios da rede.

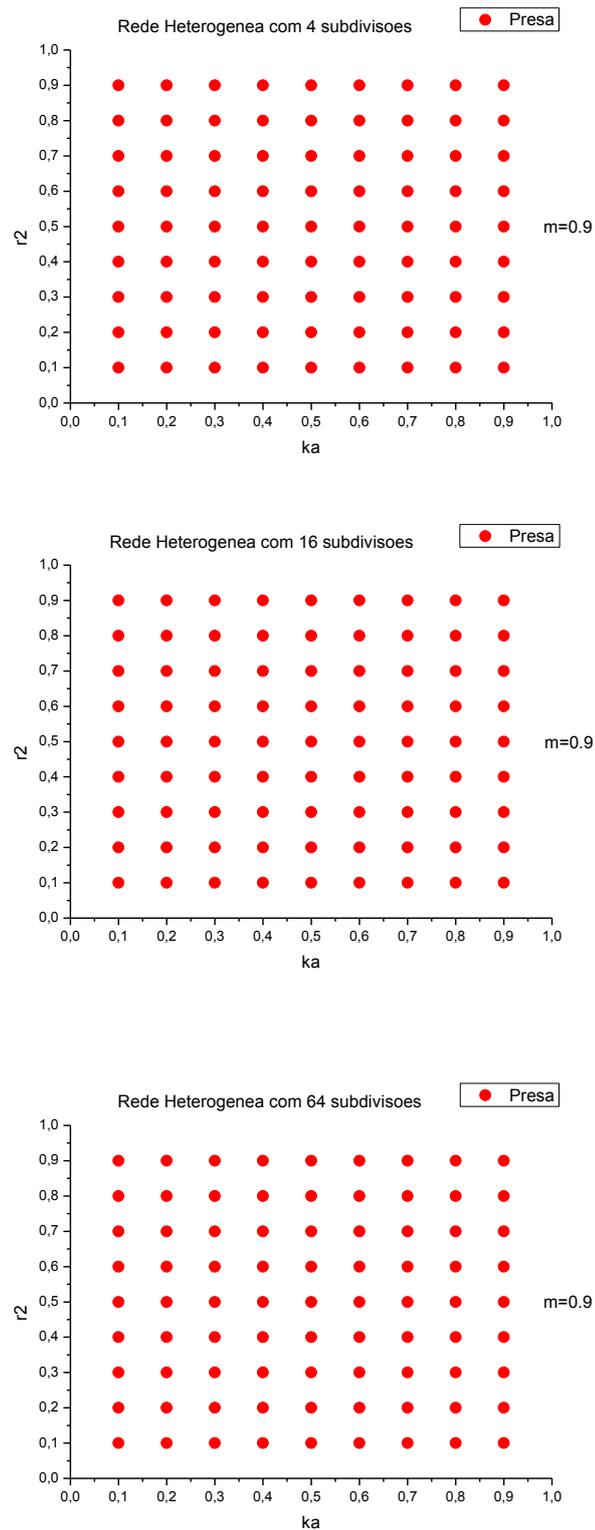


Figura 5.19 Diagrama de fase do modelo, para taxa de mortalidade do predador $m = 0.9$, obtidos com as simulações.

Para uma taxa de morte do predador igual a $m = 0.9$, apenas o regime de prevalência da presa é observado no sistema, o que é justificado pela alta taxa de mortalidade do predador.

Nas simulações, verificamos que para uma taxa de morte do predador $m = 0.1$, nos casos homogêneo e heterogêneo com 4, 16 e 64 subdivisões da rede, os três regimes são observados no sistema. Há uma mudança nas áreas com regime de extinção das duas espécies. Na rede com 4 habitats, a área com extinção é maior do que nos outros casos (16 e 64 habitats). Este fato pode ser explicado pelo fato de que com o aumento no número de habitats disponíveis, a presa pode ter encontrado ambientes com baixa quantidade de recurso, que a faz ter baixa taxa de reprodução naqueles ambientes e ficar fora do alcance do predador.

Conforme aumentamos a taxa de mortalidade do predador, as áreas de extinção das duas espécies desaparecem do sistema, permanecendo apenas as áreas com coexistência das duas espécies e prevalência da presa. As áreas com coexistência diminuem sensivelmente conforme aumentamos a taxa de morte do predador. Para esses casos, o número de habitats não exerce influência, uma vez que para taxas de morte do predador iguais ou maiores que $m = 0.3$, os regimes observados no sistema permanecem iguais para os três casos de subdivisão da rede.

Para uma taxa de morte do predador $m = 0.9$, apenas a presa é encontrada no sistema, fato que ocorre no sistema homogêneo e também nos três sistemas heterogêneos analisados (4, 16 e 64 habitats).

Na figura 5.20 é mostrado a população média em função do número de habitats na rede com recurso disponível para a presa, para uma probabilidade de morte do predador $m = 0.1$. Nas figuras 5.21 e 5.22 são mostradas as populações médias para $m = 0.5$ e $m = 0.7$, respectivamente.

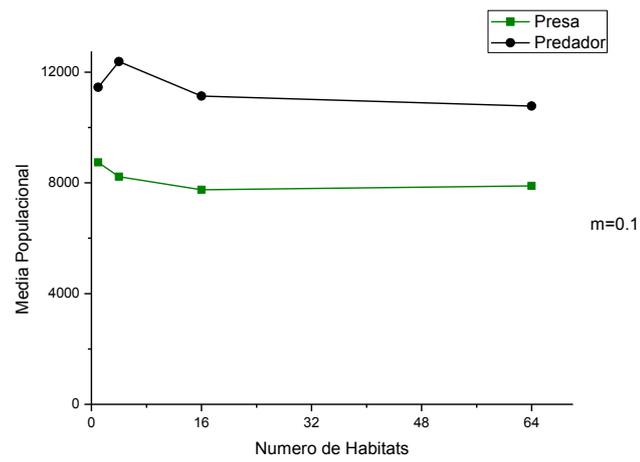


Fig 5.20 - População média em função do número de habitats para $ka = 0.5, r_2 = 0.3$ e $m = 0.1$

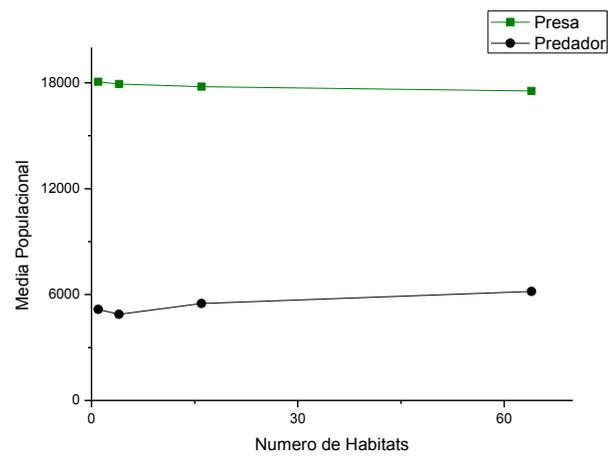


Fig 5.21 - População média em função do número de habitats para $ka = 0.5, r_2 = 0.7$ e $m = 0.5$

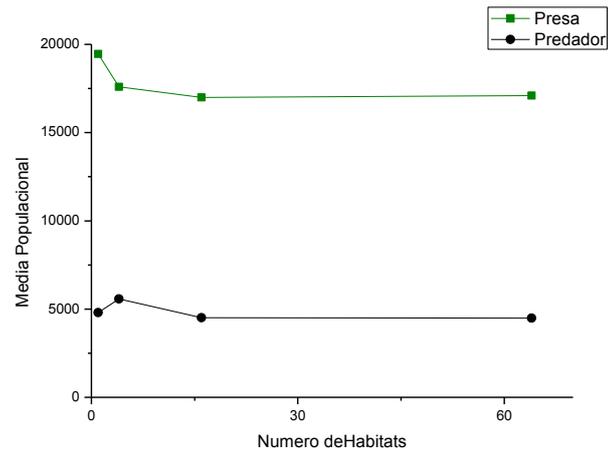


Fig 5.22 - População média em função do número de habitats para $ka = 0.5$, $r_2 = 0.9$ e $m = 0.7$

Nas figuras 5.20, 5.21 e 5.22 podemos observar como a concentração de presas e predadores evoluem nas redes com recurso disponível para a presa em função do número de habitats existentes no sistema: 1 para a rede homogênea com recurso, 4, 16 e 64.

6 CONCLUSÃO

O principal objetivo deste trabalho foi realizar um estudo para analisar os efeitos da heterogeneidade do ambiente sobre um sistema presa-predador. Como base para este estudo, fizemos uma análise preliminar em um modelo de presa-predador recém investigado que considera uma estrutura espacial em sua modelagem. A seguir, acrescentamos a este modelo, que considera homogêneo o ambiente em que ocorre a interação entre a presa e o predador, recurso disponível para a presa, e fizemos o estudo do comportamento do sistema. Feitas as simulações e obtidos os resultados, construímos os diagramas de fase com e sem recurso disponível para a presa, fazendo uma comparação para identificar o efeito causado pelo recurso disponível na concentração final de presas e predadores no sistema.

Feito o estudo considerando um ambiente homogêneo, acrescentamos ao nosso modelo características de um ambiente heterogêneo, através da divisão da rede em subregiões com quantidades diferentes de recurso disponíveis para a presa. Para as simulações, dividimos a rede em 4, 16 e 64 habitats diferentes, onde cada um deles possuía um tipo de recurso, com quantidades obtidas através de uma distribuição uniforme entre 0 e 1. Feitas as simulações e obtidos os resultados, construímos os diagramas de fase para cada regime, para cada número de habitats da rede, e fizemos uma comparação para analisar qual o efeito causado pela heterogeneidade do ambiente sobre a evolução temporal da concentração de presas e predadores no sistema.

Os resultados obtidos nas simulações mostram que os efeitos da heterogeneidade que adotamos em nossa modelagem são observados apenas para uma taxa de morte do predador igual a $m = 0.1$, efeito esse que podemos observar nos três casos de subdivisão da rede (4, 16 e 64 habitats). Essa influência é observada nas regiões onde, em relação à rede homogênea com recurso disponível, havia uma prevalência do regime de extinção das duas espécies do sistema. Nos três casos de subdivisão da rede, há uma aparição do regime de prevalência da presa em meio às áreas que prevaleciam a extinção no caso homogêneo, o que pode ser explicado pela existência de uma quantidade pequena de recurso disponível para a presa nos habitats disponíveis para as espécies, o que torna sua

taxa de reprodução pequena. Desta forma ela é quase totalmente consumida pelo predador que se reproduz de forma rápida (essas áreas apresentam alta taxa de reprodução do predador) e morre de forma lenta (sua taxa de morte é de $m = 0.1$). Uma (ou algumas) presa que conseguiu se isolar em um dos habitats disponíveis, consegue povoar a rede após a morte do predador, que não conseguiu alcançá-la.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- [1] SOLOMON, MAURICE A. **Dinâmica de Populações**. Temas de Biologia; v.3. EPU, São Paulo, 1980.
- [2] BEGON, MICHAEL, TOWNSEND, COLIN R., HARPER, JOHN L. **Ecologia: De indivíduos a Ecossistemas**. Artmed, 4ª edição, Porto Alegre, 2007.
- [3] TILMAN D. **Resource Competition and community Structure**. Princeton University Press, Princeton, NJ. 1982.
- [4] CAIN, M. L., BOWMAN, W. D., HACKER, S. D. **Ecologia**. Artmed, Porto Alegre, 2011.
- [5] KENDALL, B.E., FOX G. E. **Spatial Structure, Environmental Heterogeneity, and Population Dynamics: Analysis of the Coupled Logistic Map**. Theoretical Population Biology, 54, 11-37, 1998.
- [6] Disponível em www.ecologia.ib.usp.br. Acesso em 08/02/2014, às 23:45h.
- [7] STEWART, JAMES. **Cálculo**, Volume 2. Cengage Learning, São Paulo, 5ª ed. 2006.
- [8] MURRAY, J. D. **Mathematical Biology**. Springer-Verlag, Berlim, 2ª ed. 1993
- [9] OKUBO, A. AND LEVIN, S. **Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives**. Springer-Verlag, Nova York, 2001.
- [10] PINHEIRO, L. F. P. **Influência das Leis de Escala sobre a Dinâmica de Populações**. Dissertação de Mestrado, 2010.
- [11] MAGALHÃES, M. L. A, LEITE, N. M. G. **Equações Diferenciais aplicadas à Dinâmica Populacional**. Anais do Congresso de Matemática Aplicada e Computacional, CMAC, 2012.
- [12] MAIA, M. M. F. **Equações Diferenciais Estocásticas e Dinâmica de Populações**. Dissertação de Mestrado, 2003.
- [13] LOTKA. A. J. **Undamped Oscillations Derived from the Law of Mass Action**. 1920.
- [14] BOYCE, W. E., DIPRIMA, R. C. **Equações Diferenciais Elementares e Problemas de Valores de Contorno**. LTC, 8ª ed, Rio de Janeiro, 2006.
- [15] DUBEY, B. A. **Prey-Predator Model with a Reserved Area**. Nonlinear Analysis: Modelling and Control. Vol.12, Nº 4, 479-494, 2007.

- [16] CARDOZO. G. O. **Dinâmica de Populações em Autômatos Celulares**. Tese de Doutorado, 2006.
- [17] BASTOS, R. R. **Automatos Celulares e suas Aplicações no Meio Ambiente**. Dissertação de Mestrado, 2011.
- [18] MORITA, S. TAINAKA, K. **Umdamped Oscillations in Prey-predator Models on a Finite Size Lattice**. Population Ecology, 48: 99 – 105. 2006.
- [19] GUSTAFSON, E. J. **Quantifying Landscape Spatial Pattern: What is the State of Art?** Ecosystems, Vol.1, Nº 2, 143-156, 1998.
- [20] ROMME WH. 1982. **Fire and landscape diversity in sub-alpine forests of Yellowstone National Park**. Ecol. Monogr. 52:199-221.
- [21] KRUMMEL, J.R, GARDNER, R.H., SUGIHARA G., O'NEILL, R.V., COLEMAN, P.R. 1987. **Landscape Patterns in a Disturbed Environment**. Oikos 48:32 1-4.
- [22] O'NEILL, R.V., MILNE, B.T, TURNER, M.G. GARDNER, R.H. 1988b. **Resource Utilization Scales and Landscape Pattern**. Landscape Ecol 2: 63-9.
- [23] BAKER WL, CAI Y. 1992. **The role programs for Multiscale Analysis of Landscape Structure Using the GRASS Geographical Information System**. Landscape Ecology 7:291-302.
- [24] MCGARIGAL, K., MCCOMB, W.C. 1995. **Relationships Between Landscape Structure and Breeding Birds in the Oregon Coast Range**. Ecol. Monogr. 65:235-60.
- [25] BURROUGH, P.A. 1986. **Principles of Geographic Information Systems for Land Resources Assessment**. Oxford: Clarendon.
- [26] POGGIALE, J. C. AUGER, P. **Impact of spatial heterogeneity on a predator-prey system dynamics**. Biological modelling, 2004.
- [27] LEE, H. L. **Effects of the Heterogeneous landscape on a predator- prey System**. Physica A. 389: 259-264.2010.
- [28] SOUZA JÚNIOR, M. B. FERREIRA, F. F., OLIVEIRA, V.M. **Effects of the spatial heterogeneity on the diversity of ecosystems with resource competition**. Physica A. 393: 312-319. 2014.
- [29] CINTIA MARIA LOPES FERREIRA. **Efeitos da destruição do habitat sobre um sistema de presa-predador**. Dissertação de Mestrado, UFRPE, 2012.
- [30] CARLOS AUGUSTO MELO DE SOUZA. **Estudo de um sistema presa-predador com estrutura espacial**, UFRPE,2009.

[31] MONOD, J. (1949). **The growth of bacterial cultures**. Annual Review of Microbiology, 3, 371-394.

[32] MISAEL BATISTA DE SOUZA JÚNIOR. **Efeitos da estrutura espacial em ecossistemas com Competição por recursos**. Dissertação de Mestrado, UFRPE, 2012.