

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS  
SISTEMA DE BIBLIOTECAS DA UNICAMP  
REPOSITÓRIO DA PRODUÇÃO CIENTÍFICA E INTELLECTUAL DA UNICAMP

**Versão do arquivo anexado / Version of attached file:**

Versão do Editor / Published Version

**Mais informações no site da editora / Further information on publisher's website:**

<https://revistas.ufrj.br/index.php/oa/article/view/8198>

**DOI: 10.4257/oeco.2012.1601.10**

**Direitos autorais / Publisher's copyright statement:**

©2012 by Universidade Federal do Rio de Janeiro/Programa de Pós-Graduação em Ecologia. All rights reserved.

DIRETORIA DE TRATAMENTO DA INFORMAÇÃO

Cidade Universitária Zeferino Vaz Barão Geraldo

CEP 13083-970 – Campinas SP

Fone: (19) 3521-6493

<http://www.repositorio.unicamp.br>

## O PAPEL DO ESPAÇO EM MODELOS ECOLÓGICOS

*Sabrina Borges Lino Araujo<sup>1</sup> & Marcus Aloizio Martinez de Aguiar<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, Caixa Postal : 19034, CEP: 81531-990, Curitiba, PR, Brasil.

<sup>2</sup> Instituto de Física “Gleb Wataghin”, Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP, CEP: 13083-970, Campinas, São Paulo, Brasil.

Email: [araujosbl@gmail.com](mailto:araujosbl@gmail.com), [aguiar@ifi.unicamp.br](mailto:aguiar@ifi.unicamp.br)

### RESUMO

O modelo clássico de Lotka e Volterra foi proposto com o objetivo de entender o caráter oscilatório das populações de predadores e presas. Por trás da grande simplicidade deste modelo, que descreve como o número total de indivíduos de cada espécie varia com o tempo, está a hipótese de que as interações entre os indivíduos das populações são suficientemente aleatórias para que suas distribuições espaciais possam ser ignoradas. Assim, fatores como heterogeneidades ambientais, variações locais de densidade populacional e efeitos de sincronização de subpopulações, entre outros, não são levados em conta. No entanto, esses fatores podem ser relevantes para a dinâmica do sistema, e seus efeitos devem ser avaliados e compreendidos antes de se optar por uma descrição simples ou mais sofisticada do problema. Neste artigo pretendemos discutir alguns dos efeitos que surgem quando substituímos as modelagens do tipo ‘campo médio’, como a de Lotka e Volterra, por modelagens espacialmente explícitas. O ingrediente fundamental da nossa análise será a introdução de uma área de forrageio, que substitui as interações aleatórias entre indivíduos por interações locais, limitadas por um alcance espacial fixo. Mostraremos que, em algumas situações, essa modificação pode ter consequências importantes, levando a previsões distintas dos modelos de campo médio e permitindo a análise da formação de padrões espaciais de densidade e o estudo de sincronização.

**Palavras-chave:** Modelo de campo médio; modelo espacial; predador-presa; caos; sincronização.

### ABSTRACT

**THE ROLE OF SPACE IN ECOLOGICAL MODELS.** The classic Lotka-Volterra model was proposed to explain the oscillatory character of populations of predators and preys. Behind the great simplicity of this model, that describes how the total number of individuals of each species varies with time, is the hypothesis that the interactions between individuals are sufficiently random for the spatial distribution of individuals to be ignored. Therefore, factors like environmental inhomogeneities, local variations in population densities and effects of synchronization of subpopulations, among others, are not taken into account. However, these factors may be relevant for the system dynamics and their effects need to be evaluated and understood before one decides for a simple model or a more sophisticated one. In this article we will discuss some of the effects that emerge when we replace mean field models, like that of Lotka and Volterra, by spatial models. The main ingredient of our analysis is the introduction of a foraging area that replaces the random interactions by local ones, limited by a fixed spatial range. We will show that, in certain situations, this modification might have important consequences, leading to predictions that are different from those of equivalent mean field models. Moreover, this approach will allow us to investigate the formation of spatial patterns of densities and the synchronization of these patterns.

**Keywords:** Mean field model; spatial model; prey-predator; chaos; synchronization.

### RESUMEN

**EL PAPEL DEL ESPACIO EN MODELOS ECOLÓGICOS.** El modelo clásico de Lotka y Volterra fue propuesto con el objetivo de entender el carácter oscilatorio de las poblaciones de depredadores y presas.

Por detrás de la gran simplicidad de ese modelo, que describe como el número total de individuos de cada especie cambia con el tiempo, está la hipótesis de que las interacciones entre los individuos de las poblaciones son suficientemente aleatorias para que sus distribuciones espaciales puedan ser ignoradas. Así, factores como heterogeneidad ambiental, cambios locales de densidad de población y efectos de sincronización de su poblaciones, entre otros, no se tienen en cuenta. Todavía, estos factores pueden ser relevantes para la dinámica del sistema, y sus efectos deben ser evaluados y comprendidos antes de si optar por una descripción simples o más sofisticada del problema. En este artículo tenemos la intención de discutir algunos de los efectos que surgen cuando reemplazamos los modelos del tipo “campo mediano” como la de Lotka y Volterra, por modelos especialmente explícitos. El ingrediente fundamental de la nuestra análisis será la introducción de un área de alimentación, que reemplaza las interacciones aleatorias entre los individuos por interacciones locales, limitadas por un alcance espacial fijo. Mostraremos que, en algunas situaciones, esta modificación puede tener consecuencias importantes, llevando a previsiones distintas de los modelos de campo mediano y permitiendo la análisis de la formación de patrones espaciales de densidad y el estudio de sincronización.

**Palabras clave:** Modelo de campo mediano; modelo espacial; depredador-presa; caos; sincronización.

## INTRODUÇÃO

Desde o século XVIII diversas ferramentas matemáticas têm sido utilizadas para tentar entender as leis que governam o comportamento de populações de bactérias, vírus, vegetais ou animais. O interesse em modelar comportamentos populacionais surge com a necessidade de entender problemas como epidemias, organização de ecossistemas e impactos ambientais assim como a simples curiosidade de entender como funcionam as interações ecológicas (Murray 1993). Quanto maior for o nível de detalhes que se quer incluir na descrição de um sistema, mais ferramentas matemáticas serão necessárias para tratá-lo. Sendo assim, não existe uma forma ideal de tratar um problema: o próprio nível de detalhes necessário para descrevê-lo indica a melhor forma de modelá-lo.

Pesquisadores têm observado, por exemplo, que muitos fenômenos ecológicos possuem comportamento caótico (Fussmann & Heber 2002, Becks *et al.* 2005). A principal característica deste comportamento é a sensibilidade às condições iniciais (Hastings *et al.* 1993). Tal sensibilidade implica em não podermos fazer previsões de longo prazo, mesmo que nossos dados de observação sejam bastante precisos (May 1976). É possível obter comportamento caótico em sistemas simples, similares ao de Lotka e Volterra (May 1976, Hastings & Powell 1991). O interesse em utilizar modelos que tratam do espaço explicitamente surge com a necessidade compreender a relevância do caráter local das interações no comportamento médio

das espécies e seu papel na organização espacial dos indivíduos.

Um dos primeiros modelos capaz de descrever interações entre duas espécies foi proposto por Volterra (Murray 1993) com o objetivo de entender porque a densidade das populações de predadores e presas aumentava e diminuía ao longo do tempo. Volterra propôs um modelo simples, mas suficientemente completo, para constatar tal comportamento oscilatório (Elton 1924). Porém, se desejarmos comparar detalhadamente a forma e amplitude destas oscilações com dados empíricos, verificaremos que o modelo não é bom e precisa ser aprimorado. Para isso utilizamos uma hierarquia de modelos, cada vez mais completos e complexos, que podem ser classificados em termos gerais como: *modelo de campo médio*, *modelo de metapopulações*, *modelo de reação e difusão* e *modelo de partículas interagentes* (Durrett & Levin 1994, Ikka *et al.* 1997; Dieckmann *et al.* 2000).

No modelo de campo médio assume-se que os indivíduos estão distribuídos homogeneamente no espaço e interagem igualmente uns com os outros, não existindo nenhuma condição que privilegie o encontro dos indivíduos que estão mais próximos. Este modelo trata das populações como um todo, e suas variáveis referem-se apenas ao número total de indivíduos de cada espécie.

O modelo de metapopulações considera os indivíduos separados em grupos, denominados metapopulações ou demes, onde ocorrem as

interações. A interação entre os grupos é feita através da migração de uma fração dos indivíduos de cada grupo para os outros. Nesse tipo modelo as interações são aleatórias apenas dentro de cada grupo, não globalmente. Embora o espaço não seja tratado explicitamente, já é incorporada alguma estrutura na distribuição da população.

No modelo de reação e difusão os indivíduos são distribuídos continuamente no espaço, como se a população fosse um fluido. No decorrer do tempo os indivíduos migram (difundem) para os locais vizinhos. As interações, no entanto, são totalmente locais, isto é, apenas entre os indivíduos que estão na mesma posição espacial. Esse tipo de modelagem assume que a população tem um grande número de indivíduos, de forma que a aproximação por um fluido contínuo possa ser feita. As variáveis do modelo são as densidades populacionais em função da posição espacial e do tempo.

Finalmente, o modelo de partículas interagentes descreve cada membro da população explicitamente. O espaço, em geral, é tratado como uma rede bidimensional discreta onde cada sítio pode comportar um ou mais indivíduos. Uma fração dos indivíduos de cada sítio pode migrar para os sítios mais próximos e podem ocorrer interações entre indivíduos de sítios diferentes, geralmente dentro de uma vizinhança restrita. Com isso é possível controlar o alcance das interações entre indivíduos e descrever não apenas o seu número total, mas também sua distribuição espacial.

Em relação à dinâmica temporal os modelos podem ser discretos ou contínuos. Em um modelo discreto, também chamado de *mapa*, as populações são descritas a cada geração: dado o número de indivíduos de cada espécie (e sua localização espacial, se for o caso) em uma determinada geração, calcula-se o número de indivíduos na geração seguinte (e as novas posições espaciais, caso haja difusão ou migração). Um modelo de tempo contínuo, por outro lado, é descrito por equações diferenciais e, em geral, pressupõe intervalos de tempo que são longos quando comparados a uma única geração.

Neste trabalho ilustraremos o problema da escolha de modelagem com o problema de interação entre duas espécies, sendo que uma espécie se comporta como presa e a outra como sua predadora. Utilizaremos o modelo de campo médio e o modelo

de partículas interagentes (que denominaremos simplesmente de *modelo espacial*) e consideraremos, por simplicidade, o tempo discreto. A construção do modelo de campo médio discreto terá como base o modelo contínuo para uma cadeia alimentar de três espécies proposto por Hastings e Powell (Hastings & Powell 1991, Araujo & de Aguiar 2006, Araujo & de Aguiar 2007). Este modelo mostrou-se interessante pela sua simplicidade e por possuir um atrator caótico. Em seguida remodelaremos o problema incluindo o espaço físico, onde os indivíduos vivem e interagem. O espaço será tratado como uma rede discreta com  $N \times N$  sítios, sendo que cada sítio representa uma pequena região do espaço onde podem coexistir as duas espécies. O caráter local das interações será introduzido com a condição de que os predadores possam atacar apenas as presas que estão dentro de uma vizinhança circular finita centrada no predador, i.e., sua dentro de sua área de forrageio. A locomoção pelo espaço será modelada por uma taxa de migração para os quatro sítios mais próximos ao sítio onde se localiza o indivíduo. Tanto a vizinhança de predação quanto a migração permitem a interação entre os indivíduos que estão em posições diferentes do espaço.

Um dos objetivos desse trabalho é discutir as semelhanças e diferenças entre as duas modelagens para diferentes valores dos parâmetros envolvidos, particularmente o alcance das interações. Esperamos boa concordância entre as descrições no limite de longo alcance, mas resultados díspares podem ocorrer quando as interações são de curto ou médio alcance. Nessas situações o modelo espacial deve revelar uma organização espacial não trivial dos indivíduos.

Nas seções seguintes apresentamos os modelos de campo médio e espacial. Em seguida apresentamos os resultados gerados por estes modelos e finalmente nossas conclusões.

## MODELO DE CAMPO MÉDIO

Nesta seção apresentamos um modelo simples de campo médio e tempo discreto para um sistema de presas e predadores. O número de presas e de predadores será descrito por variáveis re-escaladas  $x$  e  $y$  respectivamente, medidas em unidades da capacidade de suporte do sistema. Os valores  $x_n$  e  $y_n$  indicam as respectivas populações na  $n$ -ésima geração

e determinam os valores destas populações na geração futura,  $x_{n+1}$  e  $y_{n+1}$ , de acordo com as equações:

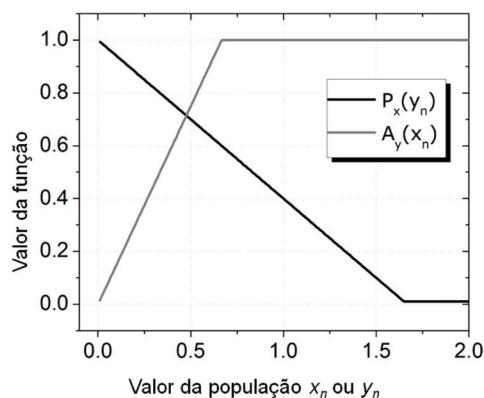
$$\begin{aligned} x_{n+1} &= \frac{x_n}{x_n(1-a) + a} P_x(y_n) \\ y_{n+1} &= y_n [d + A_y(x_n)] \end{aligned} \quad (1)$$

Os parâmetros  $a$  e  $d$  estão relacionados à taxa de natalidade das presas e mortalidade dos predadores respectivamente. As funções  $P_x(y_n)$  e  $A_y(x_n)$  descrevem a interferência de uma espécie sobre a outra e seus papéis na dinâmica serão discutidos abaixo. Afim de melhor entender estas equações, vamos primeiramente considerar um caso em que a população de presas está isolada, isto é, não ocorre predação. Para tanto, é necessário supor que  $P_x(y_n)=1$ , de forma que a equação para a evolução da população de presas fique independente da população de predadores. Nesta situação apenas o parâmetro  $a$  controla a dinâmica de  $x_n$ . É fácil ver que o valor  $x_n=1$  implica que  $x_{n+1}=1$  também. Assim,  $x=1$  representa uma população em equilíbrio cujo número de indivíduos é igual à capacidade de suporte do sistema. Calculando a estabilidade desta solução de equilíbrio (Fiedler-Ferrara & do Prado 1994, Araujo & de Aguiar 2006), chegamos a conclusão que ela é estável se  $|a|<1$  e instável se  $|a|>1$ . Nesse último caso, qualquer perturbação na população causará sua extinção. Trataremos aqui, apenas o caso  $|a|<1$  em que a extinção não ocorre. Nesse modelo a taxa de natalidade de presas,  $x_{n+1}/x_n$ , é  $1/a$  quando a população de presas é pequena e tende a 1 quando a população se aproxima do valor de equilíbrio  $x=1$ .

Consideramos agora a população de predadores isoladamente, impondo  $A_y(x_n)=0$ . Como consequência, a equação para a população de predadores fica dada por  $y_{n+1}=dy_n$ . Como estamos interessados no caso em que a população de predadores não sobrevive na ausência de presas, devemos restringir  $0<d<1$ . Assim garantimos que a densidade populacional diminua com o passar do tempo na ausência de presas. O parâmetro  $d$  é a taxa de sobrevivência dos predadores e  $1-d$  a taxa de mortalidade.

A Figura 1 mostra as funções  $P_x(y_n)$  e  $A_y(x_n)$ , responsáveis pela interação entre as espécies.  $P_x(y_n)$  representa o efeito da predação sobre a população de presas e  $A_y(x_n)$  o aumento populacional dos

predadores promovido pela presença de alimento. A função  $P_x(y_n)$  é decrescente sendo que seu valor máximo é  $P_x(y_n)=1$  quando não existem predadores. A medida que a população de predadores aumenta, as presas vão sendo predadas e, para tanto, o valor de  $P_x(y_n)$  deve diminuir. Na figura usamos  $P_x(y_n)=1-0.6y_n$ . Consideramos que o menor valor de  $P_x(y_n)$  é  $0.01$ . Isto significa que a intensidade da predação varia linearmente com a densidade de predadores até o ponto em que essa densidade reduz a população de presas à 10% de seu valor anterior, o que ocorre quando  $y_n=1.65$ . A partir daí, mesmo que a população de predadores cresça além de  $1.65$ , a intensidade da predação permanece constante. Como  $P_x(y_n)$  não atinge o valor zero, os predadores, mesmo quando em grande quantidade, não conseguem pregar todas as presas.



**Figura 1.** Funções de predação e alimentação.  
**Figure 1.** Predation and feeding functions.

O valor de  $A_y(x_n)$  é zero na ausência de presas e aumenta a medida que a população de presas aumenta. Na figura usamos  $A_y(x_n)=1.5x_n$ . Entretanto, existe um valor máximo de alimento que os predadores conseguem consumir e, portanto,  $A_y(x_n)$  deve convergir para um valor máximo. Fixamos este máximo valor em 1. Como exemplo, considere o caso ideal para os predadores em que a taxa de natalidade é máxima,  $A_y(x_n)=1$ , e a taxa de mortalidade é nula,  $d=1$ . Nesta situação a população de predadores duplica a cada geração. Em uma situação intermediária, em que a taxa de mortalidade não é nula e/ou a taxa de natalidade não é máxima, a população de predadores irá crescer somente se  $d+A_y(x_n)>1$  e diminuir se  $d+A_y(x_n)<1$ .



Existem inúmeras funções que poderiam substituir as funções  $P_x(y_n)$  e  $A_y(x_n)$ . Em um trabalho anterior, (Araujo & de Aguiar 2006, Araujo & de Aguiar 2007) discutimos quatro funções diferentes: linear, exponencial, e dois tipos de tangente hiperbólica. Mostraremos aqui apenas resultados para as funções do tipo linear, pois comportamentos caóticos foram evidenciados apenas para este tipo de função.

## MODELO ESPACIAL

Ao contrário do modelo de campo médio, o modelo espacial descreve o número de indivíduos em cada região do espaço. Caracterizamos o espaço como sendo uma rede bidimensional formada por  $N \times N$  sítios. Cada sítio da rede representa uma sub-região do espaço onde grupos de presas e predadores podem viver. Utilizamos a notação  $x_n^{i,j}$  ( $y_n^{i,j}$ ) para descrever a população de presas (predadores) de uma determinada geração  $n$  localizada no sítio com coordenadas  $i,j$ . Introduzimos também a possibilidade de migração e a existência de uma área circular de predação de raio  $R$  centrada no sítio onde vive o predador. A migração se dá entre sítios vizinhos, sendo que a cada geração uma fração das populações deve migrar para estes sítios. A área de predação delimita a região onde os predadores procuram pelo seu alimento. A Figura 2 esboça a rede espacial assim como a vizinhança de predação. As equações abaixo descrevem a evolução temporal das populações de presas e predadores que habitam o sítio  $i,j$ ,

$$\begin{aligned} x_{n+1}^{i,j} &= \frac{x_n^{i,j}}{x_n^{i,j}(1-a) + a} P_x^{(R)} + M_x^{i,j} \\ y_{n+1}^{i,j} &= y_n^{i,j} [d + A_y^{(R)}] + M_y^{i,j} \end{aligned} \quad (2)$$

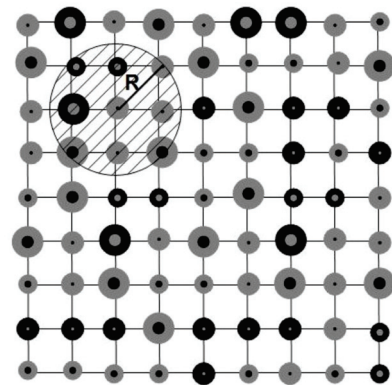
A função  $P_x^{(R)}$  refere-se a intensidade de predação no sítio  $i,j$  devido a todos os predadores que estão a uma distância menor ou igual a  $R$  deste sítio. Para calcular esta função, basta obter a média da função  $P_x(y_n)$  em todos os sítios dentro da vizinhança de interação centrada em  $i,j$ . A função  $A_y^{(R)}$  refere-se a taxa de natalidade de predadores no sítio  $i,j$  levando em conta as presas dentro da vizinhança de predação. Para calcular esta função, deve-se calcular  $A_y(\langle x \rangle)$ , sendo  $\langle x \rangle$  o número médio de presas dentro da vizinhança de predação. Observe que para cada sítio

da rede as funções de interação devem ser calculadas e podem assumir valores diferentes. Os termos  $M_x^{i,j}$  e  $M_y^{i,j}$  referem-se a migração de presas e predadores respectivamente. Assumimos que a cada geração uma fração  $m_x$  ( $m_y$ ) das presas (predadores) migram para os quatro primeiros sítios vizinhos. Dependendo da diferença entre o número de indivíduos que chegam ao sítio  $i,j$  e os indivíduos que saem deste sítio, os valores de  $M_x^{i,j}$  e  $M_y^{i,j}$  podem ser negativos, nulos ou positivos.

## RESULTADOS

### MODELO DE CAMPO MÉDIO

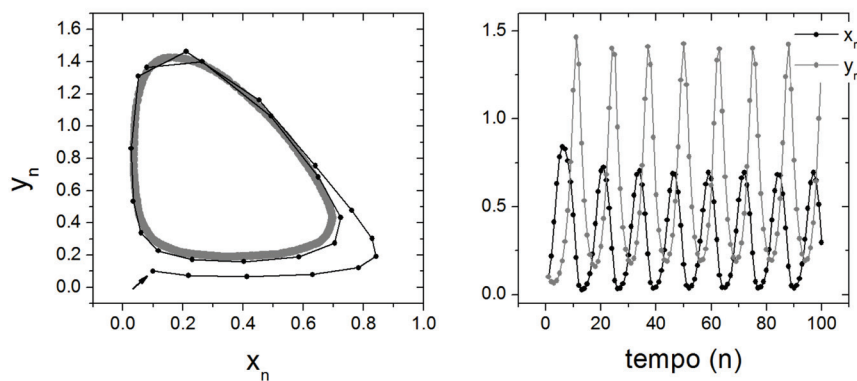
Os parâmetros envolvidos na modelagem de campo médio são:  $a$ ,  $d$ ,  $P_x(y_n)$  e  $A_y(x_n)$ . As funções de interação já foram definidas (Figura 1). Fixaremos o parâmetro  $a=0.37$  e discutiremos o efeito da taxa de sobrevivência  $d$  dos predadores na dinâmica do sistema. Para cada valor de  $0 < d < 1$ , consideramos a condição inicial  $x_0=0.1$ ,  $y_0=0.1$  e deixamos o sistema evoluir por 12 mil passos de tempo.



**Figura 2.** Rede com 81 sítios. Em cada sítio existem populações de presas (círculos pretos) e predadores (círculos cinza). A região hachurada exemplifica a vizinhança de predação de um sítio.

*Figure 2. Illustration of the spatial lattice and the predation neighborhood.*

Observamos um rico comportamento que varia desde um ponto de equilíbrio estável a comportamento caótico quando variamos o valor de  $d$ . A Figura 3 mostra, para  $d=0.580$ , a população de presas versus a população de predadores para cada geração. A partir da condição inicial, os valores de  $x_n$  e  $y_n$  vão se ajustando até encontrar uma órbita atratora, que nesse caso é um *ciclo limite*. A Figura 3 também mostra os valores de  $x_n$  e  $y_n$  em função do tempo, para a mesma simulação.

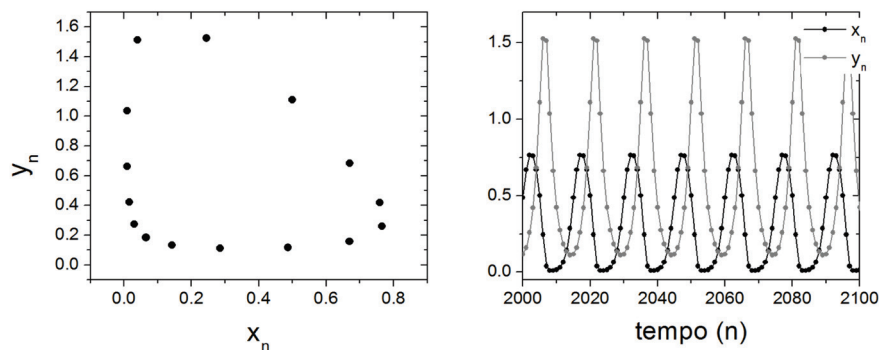


**Figura 3.** Gráficos obtidos via modelo de campo médio para  $d=0,580$ . À esquerda: Os pontos em preto mostram a evolução no espaço de fases da condição inicial,  $x_0=y_0=0,1$  (indicada com uma seta). Os pontos em cinza mostram o atrator ciclo limite. À direita: Evolução temporal da população de presas, em preto, e predadores, em cinza.

**Figure 3.** Mean field results. Left: limit cycle attractor is plotted in gray, black dots show the evolution for the initial condition  $x_0=y_0=0,1$ . Right: Temporal evolution for prey (black) and predator (gray) populations.

A Figura 4 exemplifica um caso em que o atrator no espaço de fases é uma órbita periódica, isto é, os valores de  $x_n$  e  $y_n$  após atingir o atrator, ficam restritos a poucos valores, que define o período da órbita. Quando  $d=0,640$ , obtemos uma órbita

periódica de período 16. Outras órbitas periódicas, com diferentes períodos, podem ser observadas para outros valores de  $d$ . Órbitas de período 1, também chamadas de ponto fixo estável, são obtidas para  $d \leq 0,5$ .



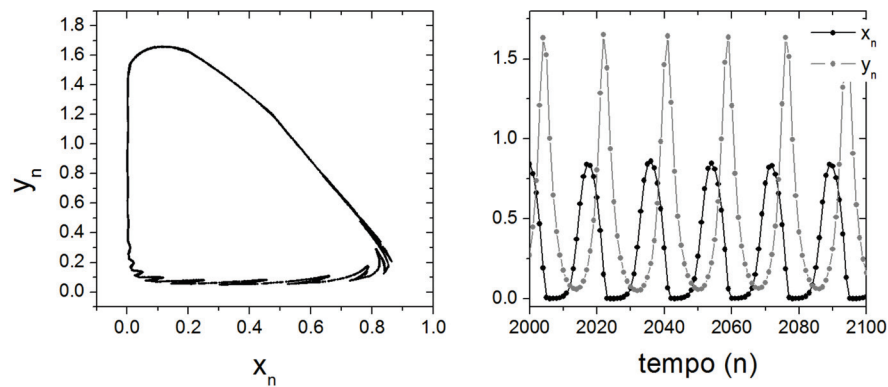
**Figura 4.** Gráficos obtidos via modelo de campo médio para  $d=0,640$ . À esquerda: Atrator órbita periódica de período 16. À direita: Evolução temporal  $x_n$  (preto) e  $y_n$  (cinza) após 2000 passos de tempo. Observe que os valores de  $x_n$  e  $y_n$  se repetem a cada período de oscilação.

**Figure 4.** Mean field results. Left: periodic orbit attractor. Right: Temporal evolution for prey (black) and predator (gray) populations.

Finalmente a Figura 5 exemplifica um caso de atrator caótico com  $d=0,645$ . Observe que este atrator possui mais detalhes em sua forma permitindo combinações mais variadas do par  $(x_n, y_n)$ .

Todos os atratores que observamos possuem um ciclo de eventos que ocorrem no sentido anti-horário. Para exemplificar, considere a situação em

que a população de presas e predadores é mínima (canto inferior esquerdo dos atratores). Como a população de predadores é baixa, a população de presas aumenta. Devido a este aumento, a população de predadores cresce enquanto a população de presas decresce. Devido a falta de presas, a população de predadores cai bruscamente e o ciclo de eventos se repete.



**Figura 5.** Gráficos obtidos via modelo de campo médio para  $d=0,645$ . À esquerda: Atrator caótico. À direita: Evolução temporal  $x_n$  (preto) e  $y_n$  (cinza) após 2000 passos de tempo.

**Figure 5.** Mean field results. Left: chaotic attractor. Right: Temporal evolution for prey (black) and predator (gray) populations.

## MODELO ESPACIAL

Apresentamos agora o efeito do espaço na dinâmica. Além dos parâmetros,  $a$ ,  $d$ ,  $P_x(y_n)$  e  $A_y(x_n)$  presentes no modelo de campo médio, precisamos definir os parâmetros  $N$ ,  $R$ ,  $m_x$  e  $m_y$ . Fixamos o tamanho da rede em  $N=64$  e, a fim de simular um espaço sem interferência de barreiras, impomos condições periódicas de contorno. Nesse caso a rede funciona como um círculo (na verdade um *toro* em duas dimensões), de forma que os indivíduos que estão na periferia da rede são primeiros vizinhos daqueles que estão na periferia oposta, como se os lados opostos estivesse *colados*. Consideramos as taxas de migração  $m_x=0,01$  e  $m_y=0,1$ , ou seja, 1% das presas e 10% dos predadores de cada sítio migram para os quatro sítios mais próximos a cada geração. Discutimos o efeito do raio de predação na dinâmica do sistema considerando os valores  $R=2$ ,  $R=10$  e  $R=30$ . Afim de comparar o modelo de campo médio com o modelo espacial abordamos o modelo espacial para os mesmos valores de  $d$  utilizados anteriormente,  $d=\{0,580; 0,640; 645\}$ . Consideramos que no instante inicial cada sítio possui indivíduos das duas espécies em uma quantidade que equivale ao valor do ponto fixo do modelo de campo médio mais uma variação aleatória de 5% desse valor.

Sendo assim, no passo  $n=0$  todos os sítios diferem em número de indivíduos de cada espécie no máximo em 10%. A cada passo de tempo todos os sítios são atualizados de acordo com as equações 2. Para cada

conjunto de parâmetros, evoluímos o sistema por 10 mil passos de tempo.

A Figura 6 mostra os atratores referentes aos últimos 4 mil passos de tempo para os três valores de  $d$  e os três valores de  $R$ . A Figura 7 mostra a forma como os indivíduos se organizam no espaço ao fim de 10 mil passos. O padrão espacial muda ao longo do tempo e, se uma região que possui uma grande densidade de indivíduos em um determinado tempo, no tempo seguinte a densidade destes indivíduos pode diminuir.

*Análise dos gráficos (Figura 6 e Figura 7):*

### **R=2**

Quando  $R=2$  os predadores predam sob 13 sítios, que equivale a aproximadamente 0,3% dos sítios da rede. Para este raio de predação o modelo espacial não é tão sensível ao parâmetro  $d$  quando no modelo de campo médio. Enquanto que no modelo de campo médio o atrator passa de caótico para periódico quando variamos  $d$  de 0,645 para 0,640, o modelo espacial parece ser robusto a tal variação, tanto quando observamos o atrator quando observamos o padrão espacial. Para estes valores de  $d$ , alguns predadores se aglomeram em áreas que são proporcionais a sua vizinhança de ataque. Quando  $d=0,580$ , o atrator ocupa uma área menor no espaço de fases e o padrão espacial mostra que os predadores se organizam em faixas de aproximadamente 3 sítios de espessura e 5 sítios distantes da próxima faixa, que



equivale aproximadamente ao diâmetro da vizinhança de predação.

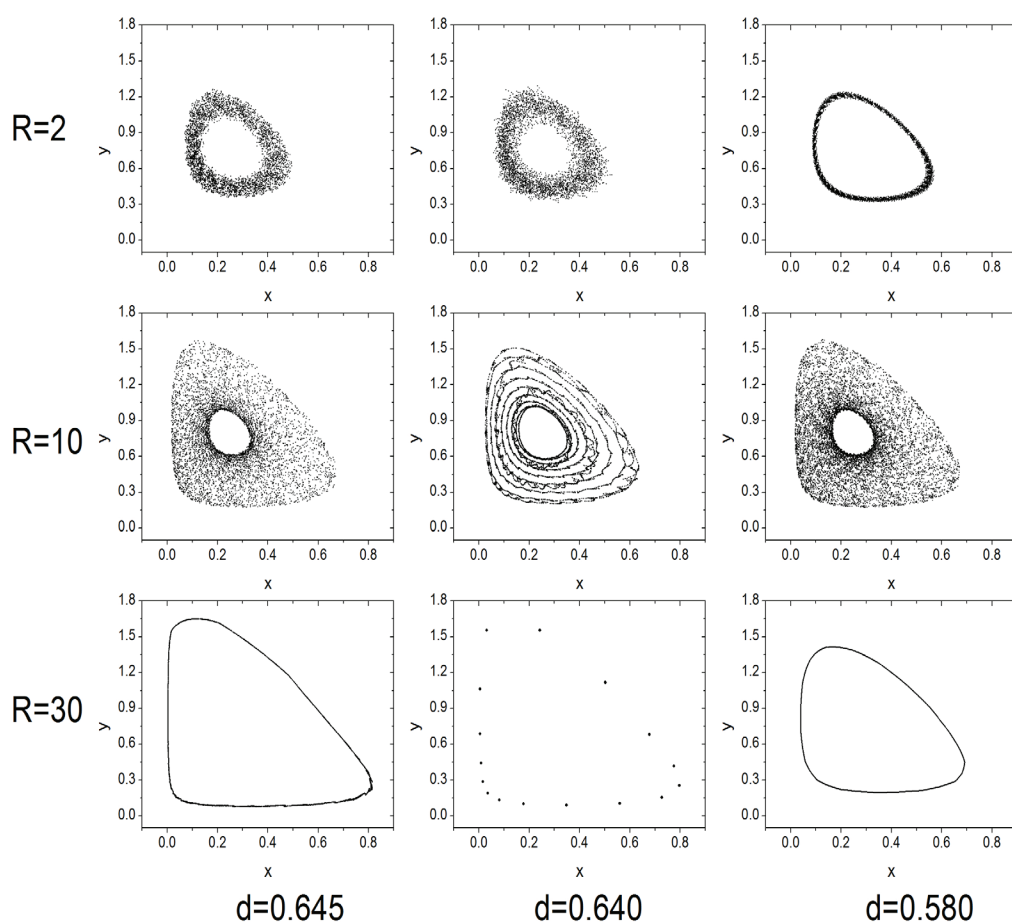
### R=10

Quando  $R=10$ , 317 sítios estão na vizinhança de predação, o que equivale a aproximadamente 7,7% dos sítios da rede. Os atratores são semelhantes para os três valores de  $d$ , sendo que os predadores e presas se organizam em faixas.

### R=30

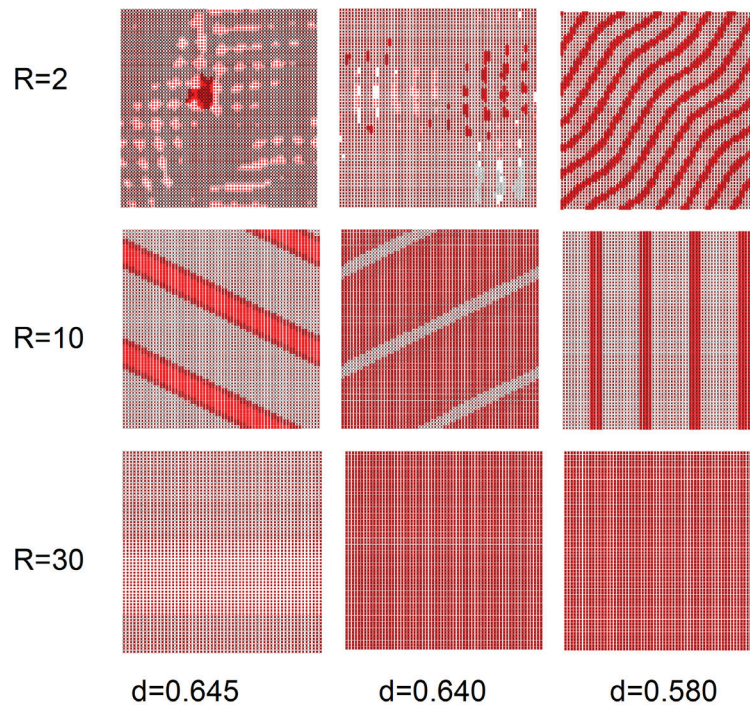
Quando  $R=30$ , 2821 sítios estão sob a vizinhança de predação, neste caso os predadores podem consumir sob aproximadamente 79% dos sítios, logo um predador pode atacar da maioria das presas. Para  $d=0,580$  e  $d=0,640$  a dinâmica do modelo espacial descreve exatamente a dinâmica do modelo de

campo médio e os respectivos atratores recuperam o ciclo limite e órbita periódica. Isto ocorre porque um sítio interage com praticamente todos os sítios, como na idéia do modelo de campo médio. Como consequência, todos os sítios da rede possuem o mesmo número de presas e predadores e o padrão espacial é homogêneo. Para  $d=0,645$  é possível perceber que o atrator gerado pelo modelo espacial não possui tantos detalhes quanto o atrator gerado pelo modelo de campo médio. Além disso, o padrão espacial não é homogêneo, sendo formado por faixas indicando uma pequena variação nas densidades populacionais. Naturalmente, quando o raio de predação engloba todos os sítios da rede, o atrator passa a ser idêntico ao atrator obtido via campo médio. Assim como no modelo de campo médio, os atratores do modelo espacial são percorridos no sentido anti-horário.



**Figure 6.** Atratores obtidos com o modelo espacial pra três valores de  $d$  e três valores de  $R$  (indicados na figura).

*Figure 6. Attractors for three values of  $d$  and  $R$  in the spatial model.*



**Figure 7.** Padrões espaciais para três valores de  $d$  e  $R$  (indicados na figura), ao fim de 10 mil passos de tempo. A espécie  $x$  está representada de preto e  $y$  de vermelho. O tamanho do símbolo é proporcional ao número de indivíduos das respectivas espécies, porém, afim de ressaltar o padrão espacial, cada gráfico possui sua própria escala para o tamanho dos símbolos.

**Figure 7.** Spatial distribution after 10000 iterations. Black represents prey and red the predators. Symbol size is proportional to the number of individuals of each species in each patch. In order to highlight the pattern each graph has its own scale.

## CONCLUSÕES

Neste trabalho apresentamos duas formas de abordar um problema do tipo predador presa. A primeira delas, conhecida como modelo de campo médio, descreve as médias das populações a cada geração. A principal limitação deste modelo é a condição que cada indivíduo pode interagir com todos os outros, independente de sua posição espacial. Esta hipótese é verdadeira se os indivíduos realmente possuem interações de longo alcance quando comparado com o tamanho do espaço disponível. No modelo espacial, por outro lado, é possível limitar a interação entre indivíduos à sub-regiões do espaço. Por possuir uma descrição mais detalhada, o modelo espacial pode descrever não só as médias das populações em função do tempo, mas também em função de sua posição no espaço.

Calculamos a média de indivíduos por sítio no modelo espacial afim compará-lo com o modelo de

campo médio. A comparação destes modelos foi restrita à observação do atrator no espaço de fases, que nos revela a variação da população de uma espécie em função da outra. Para interações de longo alcance o modelo de campo médio descreve muito bem o ciclo de eventos do sistema predador presa. No entanto, quando a predação ocorre em um área restrita, diferenças consideráveis aparecem, como ilustrado nas figuras 6 e 7.

O modelo espacial permite a inclusão de mais detalhes sobre o problema. Poderíamos, por exemplo, incluir uma barreira, como rios e montanhas, e/ou considerar diferentes taxas de natalidade, mortalidade e migração para diferentes regiões do espaço. Neste trabalho, incluímos uma única taxa de migração para todas as regiões do espaço e uma vizinhança de predação fixa, caracterizada por um círculo de raio  $R$  em torno do predador. Vimos que quando a interação é de curto alcance ( $R=2$ ) os indivíduos se organizam em aglomerados, “clusters” ( $d=0,640$  e  $d=0,645$ )

ou finas faixas onduladas ( $d=0,580$ ). Quando  $R=10$  as espécies se organizam em faixas. Para  $R=2$  e  $R=10$  o atrator ocupa uma área maior no espaço de fases indicando uma maior variabilidade no número de presas e predadores ao longo das gerações. A medida que  $R$  aumenta, as faixas, presentes no padrão espacial, vão se alargando até que o espaço fica homogêneo e a densidade de presas e predadores se torna a mesma para todos os sítios da rede. No caso em que  $d=0,645$  e  $R=30$  o padrão de faixas persiste, mas se aumentarmos ainda mais o valor de  $R$ , é possível sincronizar todos os sítios da rede. É apenas nesta situação, que os modelos de campo médio e espacial descrevem o problema predador presa exatamente da mesma forma.

**AGRADECIMENTOS:** Agradecemos aos professores Sergio Furtado dos Reis e Paulo Guimarães Júnior por sugestões e comentários que muito contribuíram na redação deste trabalho. Agradecemos também o apoio financeiro da FAPESP e do CNPq.

## REFERÊNCIAS

- ARAUJO, S.B.L. & DE AGUIAR, M.A.M. 2006. *Caos e formação de padrões espaciais em cadeias alimentares de duas e três espécies*. Campinas: Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Física “Gleb Wataghin”.
- ARAUJO, S.B.L. & DE AGUIAR, M.A.M. (2007). Pattern formation, outbreaks, and synchronization in food chains with two and three species. *Physica. Review E*, 75: 061908.
- BECKS, L.; HILKER, F.M.; MALCHOW, H.; JURGENS, K. & ARNDT, H. 2005. Experimental demonstration of chaos in a microbial food web. *Nature*, 435: 1226-1229.
- DIECKMANN, LAW R. & METZ, A. J. 2000. *The Geometry of Ecological Interactions*. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- DURRETT, R. & LEVIN, S. 1994. The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology*, 46: 363-394.
- ELTON, C. S. 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: Their causes and effects. *Journal of Experimental Biology*, 2: 119-163.
- FIEDLER-FERRARA, N & PRADO, C.P. 1994. *Caos Uma Introdução*. São paulo: Editora Afiliada.
- FUSSMANN, G.F. & HEBER, G. 2002. Food web complexity and chaotic population dynamics. *Ecology Letters*, 5: 394-401.
- HASTINGS, A.; HOM, C.L.; ELLNER, S. TURCHIN, P. & GODFRAY, H. C. J. 1993. Chaos in ecology: Is mother nature a strange attractor? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 1-33.
- HASTINGS, A & POWELL, T. 1991. Chaos in a three-species food chain. *Ecology*, 72: 896-903.
- IKKA, A.; HAMSKI, ... & GILPIN, M. E. 1997. *Metapopulation Biology*. New York,: Academic Press.
- MAY, R. M. (1976). Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 261: 459-467.
- MURRAY, J. D. 1993. *Mathematical Biology*. Berlin: Springer.

Submetido em 27/04/2010

Aceito em 19/11/2010