

Formação de Padrões em um Modelo Presa-Predador Discreto

Luiz Alberto D. Rodrigues¹, Denilson J. Seidel² and Diomar C. Mistro³
DMA, CCNE – UFSM, Santa Maria/RS.

Resumo. Neste trabalho formula-se um modelo discreto para um sistema presa-predador com efeito Allee no crescimento das presas. O modelo proposto utiliza Redes de Mapas Acoplados, onde o tempo e o espaço são considerados discretos e a variável de estado é contínua. Através de simulações verifica-se que o modelo produz padrões espaciais heterogêneos estáveis quando a população de presas cai abaixo do limiar Allee em determinadas regiões. O tipo de padrão resultante depende diretamente da perturbação realizada em torno do estado de equilíbrio homogêneo. Além disso, mostra-se que a recolonização de regiões onde as populações tenderiam à extinção devido ao Efeito Allee depende da taxa de mobilidade das presas.

Palavras-chave: Formação de Padrões; Redes de Mapas Acoplados; Efeito Allee.

1. Introdução

Uma questão central em Biologia está relacionada com os mecanismos que podem gerar padrões espaciais e formas encontradas na natureza (Murray, 1993). Por exemplo, como podem ser gerados os padrões na pele dos animais tais como zebras, girafas e leopardos? Em Ecologia, quais são os mecanismos que fazem com que os indivíduos iniciem um processo de agregação e formem regiões com altas concentrações alternadas com regiões de baixas concentrações? Um mecanismo

¹luizdiaz@smail.ufsm.br

²denilsonjose@zipmail.com.br

³dcmistro@smail.ufsm.br

simples, proposto inicialmente por A. Turing (Turing, 1952), mostra como padrões de manchas e listras podem ser criados. Este mecanismo vem sendo explorado tanto por matemáticos quanto por biólogos em diversos sistemas de reação-difusão.

Como o conceito e a estrutura matemática dos modelos de reação-difusão são totalmente gerais, é possível conjecturar que a formação de padrões biológicos também pode ser encontrada em contextos ecológicos, particularmente em espécies que interagem e dispersam com taxas diferentes (Edelstein-Keshet, 1988).

L. A. Segel e J. L. Jackson (Segel and Jackson, 1972) foram os primeiros a demonstrar que os padrões podem ocorrer via instabilidade difusiva em Ecologia, estabelecendo uma analogia entre substâncias químicas que reagem e espécies que interagem em certos sistemas presa-predador.

Modelos populacionais com gerações discretas reproduzem os padrões dinâmicos complexos observados com frequência em populações de insetos (Hassell, 2000), na propagação de plantas anuais (Edelstein-Keshet, 1988; Mistro et al., 2005) e também em populações de vertebrados e mamíferos (Kot, 2001). A formulação de modelos com tempo discreto é feita utilizando equações a diferenças. Nestes modelos, a variável espacial pode ser incluída considerando um domínio bidimensional dividido em manchas discretas chamadas “patches”. Este tipo de formulação, que considera um sistema de equações a diferenças acopladas pela dispersão, é denominada Rede de Mapas Acoplados.

O objetivo principal deste trabalho é formular, analisar e simular um modelo discreto que representa uma interação entre duas espécies do tipo presa-predador no qual a presa apresenta Efeito Allee, e verificar se há formação de padrões espaciais.

2. Modelo presa-predador espacialmente estruturado

O modelo proposto é um reticulado de mapas acoplados (“Coupled Map Lattice”). O estado do sistema é descrito por uma matriz ou, de maneira equivalente, atribuindo valores para a densidade populacional em cada vértice de um reticulado plano. A dinâmica do modelo é composta por dois estágios distintos: uma fase de dispersão e uma fase de interação.

A cada geração, uma fração μ_N da população N e uma fração μ_P da popu-

lação P abandona seu “patch” para colonizar equitativamente os quatro “patches” mais próximos. As equações para a migração são expressas por:

$$N'_{i,j} = (1 - \mu_N)N_{i,j}^t + \sum_{(s,w) \in V_{i,j}} \frac{\mu_N}{4} N_{s,w}^t, \quad (2.1)$$

$$P'_{i,j} = (1 - \mu_P)P_{i,j}^t + \sum_{(s,w) \in V_{i,j}} \frac{\mu_P}{4} P_{s,w}^t, \quad (2.2)$$

onde $N_{i,j}^t$ e $P_{i,j}^t$ são as densidades populacionais das presas e predadores, respectivamente, no “patch” (i, j) e no instante t , $N'_{i,j}$ e $P'_{i,j}$ representam as densidades populacionais após a movimentação e $V_{i,j} = \{(i-1, j), (i+1, j), (i, j-1), (i, j+1)\}$ é a vizinhança do “patch” (i, j) .

As equações que descrevem o processo de interação entre as espécies dentro de cada “patch” são dadas pelo seguinte sistema de equações a diferenças adimensional:

$$N_{i,j}^{t+1} = \frac{r(N'_{i,j})^2}{1 + b(N'_{i,j})^2} \exp(-P'_{i,j}), \quad (2.3)$$

$$P_{i,j}^{t+1} = N'_{i,j} P'_{i,j}. \quad (2.4)$$

A dinâmica vital das presas no sistema (2.3) e (2.4), exhibe um Efeito Allee forte na ausência de predadores ($P = 0$), a qual é descrita pela função $\frac{r(N'_{i,j})^2}{1 + b(N'_{i,j})^2}$. O Efeito Allee forte introduz um limiar populacional: a população de presas precisa ultrapassar este limiar para crescer; abaixo dele, a população irá à extinção. Este efeito pode surgir de uma baixa eficiência em procurar alimentos ou parceiros em baixas densidades (Wang and Kot, 2001). O termo $\exp(-P'_{i,j})$ descreve a perda de presas devido à predação. Na equação (2.4), o crescimento da população de predadores é descrito pela Lei de Ação das Massas.

Para

$$b + 1 < r < (b + 1) \exp\left(\frac{b-1}{b+1}\right), \quad (2.5)$$

a solução de equilíbrio não trivial $(1, \ln(\frac{r}{b+1}))$ do modelo presa-predador sem dispersão, é estável. Nestas condições, o sistema (2.1) a (2.4) exhibe um estado de equilíbrio espacialmente uniforme.

A idéia de Turing é simples: na ausência da difusão e sob certas condições, N e P apresentam um estado de equilíbrio uniforme linearmente estável a pequenas perturbações. Quando a difusão está presente, o estado de equilíbrio uniforme torna-se instável a pequenas perturbações espaciais que podem conduzir a padrões espaciais heterogêneos fixos. Este mecanismo é conhecido como instabilidade difusiva.

3. Simulações

A distribuição espacial inicial dos indivíduos pode ser considerada de diferentes maneiras. A forma mais simples de distribuir os indivíduos por todo o habitat é homogeneamente. No entanto, neste caso a distribuição das espécies permanece homogênea para qualquer tempo e nenhum padrão pode emergir. Para alcançar um equilíbrio espacialmente heterogêneo, de acordo com o mecanismo de Turing (Turing, 1952), é necessário perturbar a distribuição homogênea de equilíbrio (Murray, 1993; Okubo and Levin, 2001).

Irregularidades e flutuações estocásticas no número de indivíduos ou parâmetros do ambiente podem introduzir pequenas flutuações locais no estado de equilíbrio espacialmente uniforme (Okubo and Levin, 2001). Estas perturbações aleatórias podem ser resultado das condições meteorológicas, catástrofes naturais ou uma resposta dirigida que envolve o movimento de uma espécie na direção de um estímulo (taxia), por exemplo.

Com o intuito de verificar se há formação de padrões espaciais e, em caso afirmativo, analisar qual foi o mecanismo gerador destes padrões, inicialmente opta-se por simular o modelo matemático para um habitat de 50×50 “patches”, com condições de fronteira reflexivas. A configuração inicial constitui-se da distribuição uniforme de ambas as populações correspondente ao valor de equilíbrio não-trivial sem dispersão (n^*, p^*) dado por $(1, \ln(\frac{r}{b+1}))$, acrescido de uma pequena perturbação.

Em todas as simulações, os parâmetros r e b serão fixados em $r = 3, 5$ e $b = 2$ de forma a garantir que a condição (2.5) seja satisfeita, ou seja, r e b pertencem ao domínio de estabilidade do ponto de equilíbrio positivo do modelo discreto sem dispersão. As taxas de movimentação μ_N e μ_P serão fixadas em $\mu_N = 0, 1$ e

$\mu_P = 0,9$, de modo que a movimentação do predador seja muito mais rápida do que a da presa (Holmes et al., 1994).

3.1 Perturbação aleatória de 10% do valor de equilíbrio

A Figura 1 exibe um corte transversal da densidade inicial das populações, feito na linha 25 do reticulado, (a) para as presas e (b) para os predadores. Neste caso, a perturbação realizada é de aproximadamente 10% do valor de equilíbrio.

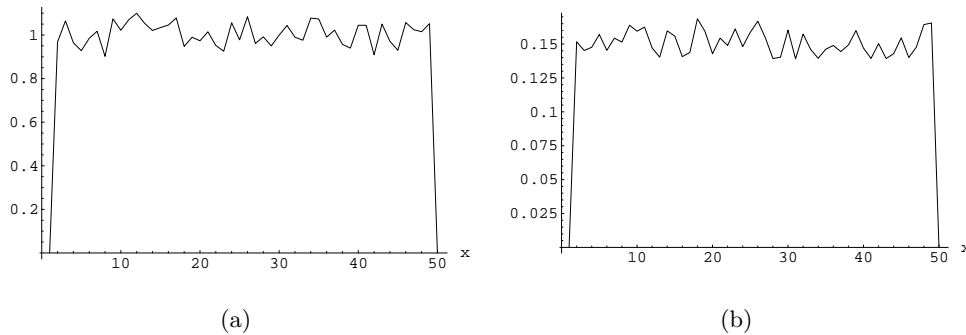


Figura 1: Corte na linha 25 da distribuição inicial (a) das presas e (b) dos predadores.

O resultado deste primeiro teste pode ser visualizado na Figura 2, a qual mostra cortes da densidade na linha 25 (a) para as presas e (b) para os predadores. É possível observar nesta figura, que as densidades das populações, em cada célula, retornam ao valor de equilíbrio e as populações assumem um padrão homogêneo.

Com os mesmos parâmetros, foi avaliado o caso no qual a perturbação inicial de 10% do valor de equilíbrio é aplicada somente para as presas. Foram encontrados resultados similares.

3.2 Densidade das presas abaixo do limiar Allee em uma pequena região do habitat

Um dos problemas ecológicos que tem atraído a atenção dos pesquisadores é a extinção de espécies. Em um ambiente heterogêneo, a distribuição de alimentos, as diferenças de umidade, de temperatura e de radiação solar entre os “patches”, por

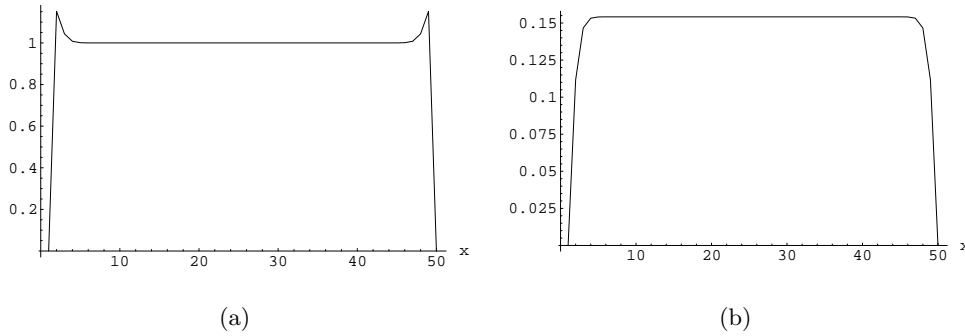


Figura 2: Corte da densidade de equilíbrio na linha 25 do domínio para a população (a) de presas e (b) de predadores.

exemplo, podem tornar em um dado instante, um “patch” mais atrativo do que os seus vizinhos para uma espécie, alterando a distribuição das populações. Assim, é razoável considerar que em pelo menos uma região do domínio, a densidade populacional das presas possa se encontrar abaixo do limiar populacional k^* .

Para analisar a dinâmica do sistema nesta situação, considera-se a distribuição inicial das presas no habitat como sendo uma perturbação aleatória de 10% do valor de equilíbrio e com uma pequena região do habitat na qual a densidade das presas encontra-se abaixo do limiar Allee k^* (Ver Figura 3). Os predadores inicialmente, estão homogeneamente distribuídos na densidade de equilíbrio.

A evolução temporal da densidade populacional em uma linha do domínio é ilustrada na Figura 4 de acordo com a tonalidade de cinza. O tom mais claro representa a distribuição inicial e os tons intermediários ilustram gradativamente tempos subsequentes. O sistema evolui até atingir um estado no qual não há mudanças com o tempo (curva em vermelho).

Observa-se que com a evolução no tempo, na região com baixa densidade de presas, os indivíduos (tanto da população das presas quanto dos predadores) estabeleceram-se em uma densidade muito baixa.

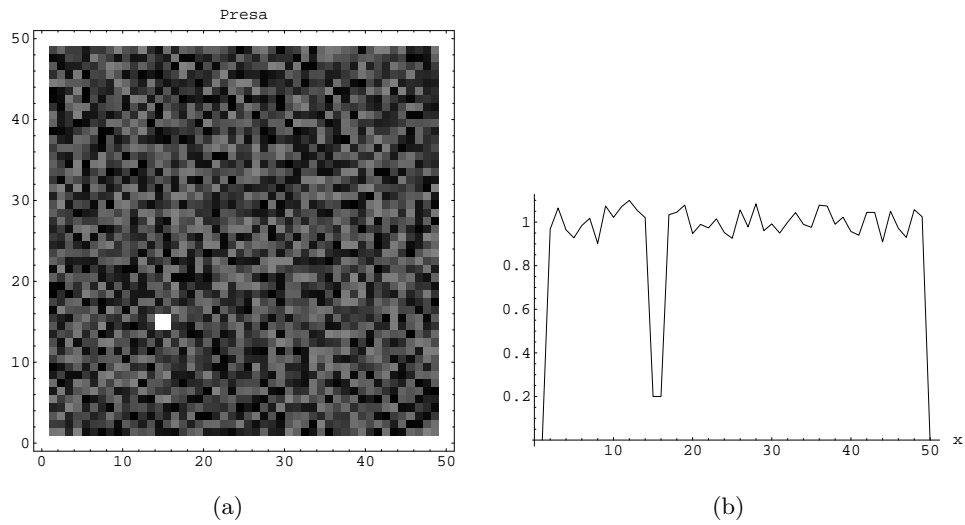


Figura 3: (a) Distribuição espacial inicial das presas com quatro “patches” ((15, 15),(15, 16),(16, 15),(16, 16)) onde a densidade populacional encontra-se abaixo do valor $k^* = 0,3596$. (b) Corte da densidade inicial das presas na linha 15 do domínio.

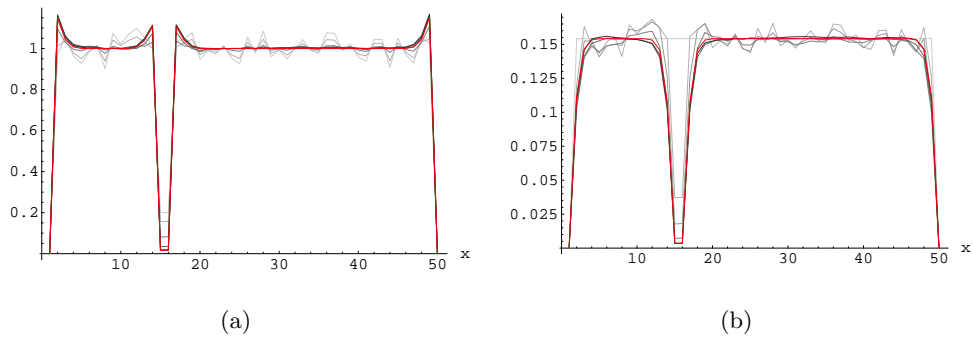


Figura 4: Evolução no tempo da densidade populacional na linha 15 do ambiente (a) para as presas e (b) para os predadores. A linha vermelha representa a última iteração realizada, isto é, 200.

3.3 Recolonização de áreas com baixa densidade populacional

Neste contexto, busca-se conhecer os fatores que poderiam levar à recolonização de áreas com baixa densidade populacional. Um destes fatores pode estar

relacionado à taxa de movimentação das presas. Um aumento da mobilidade das presas ocasiona mudanças significativas na dinâmica do sistema, como pode ser observado na Figura 5. Quando o mesmo cenário da simulação anterior é mantido, exceto pelo aumento da mobilidade das presas de $\mu_N = 0,1$ para $\mu_N = 0,2$, a área com densidade abaixo do limiar Allee é recolonizada e o equilíbrio uniforme é restabelecido.

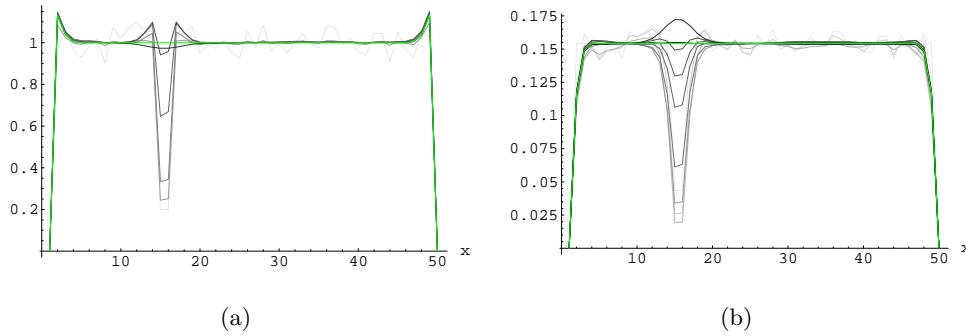


Figura 5: Evolução no tempo da densidade populacional na linha 15 do ambiente (a) para as presas e (b) para os predadores. A curva verde corresponde à resposta após 200 intervalos de tempo.

Observa-se ainda com essa figura, que o crescimento da população das presas nos “patches” com densidades populacionais abaixo do limiar, é monótono, até atingir o estado de equilíbrio. Porém, na Figura 5 (b), nos mesmos “patches”, os predadores inicialmente diminuem a sua densidade devido principalmente à falta de presas para depois retomar o crescimento. Além disso, nota-se também que a população de predadores aumenta de tal forma que chega a superar o estado de equilíbrio, retornando, finalmente, ao equilíbrio espacialmente homogêneo.

A recolonização de “patches” com densidades inferiores ao limiar Allee depende da mobilidade das presas μ_N e do valor limiar Allee k^* . No caso analisado, para valores $\mu_N > 0,2$ ocorre a recolonização. Por outro lado, para os valores de μ_N um pouco abaixo de 0,2, as populações nas regiões com densidade populacional menor tendem à extinção local. A taxa de movimentação μ_N para a qual ocorre a recolonização, depende do valor de k^* .

3.4 Baixa densidade populacional das presas em grandes extensões do habitat

Ainda dentro do problema de extinção de espécies, é possível que ocorra algum desastre natural ou uma intervenção do homem, como por exemplo, a introdução de poluentes, a captura excessiva de indivíduos ou a devastação do meio ambiente que poderiam levar à população de presas a densidades muito baixas em grandes extensões do habitat.

Sendo assim, é plausível realizar um experimento teórico com uma distribuição inicial das presas abaixo do limiar Allee k^* em 85%, 90% e 95% dos “patches” do habitat escolhidos ao acaso. A partir da Figura 6, observa-se que enquanto há predadores, a população das presas decresce. Após a extinção dos predadores há uma pequena recuperação das presas até que um novo estado de equilíbrio é alcançado. Quanto maior a porcentagem de regiões com densidade inicial abaixo do limiar Allee, menor é a população total das presas. No entanto, ainda fica garantida a persistência da espécie (Figura 6 (a)). Por outro lado, uma pequena quantidade de presas repercute negativamente na população total de predadores, causando o desaparecimento dessa espécie (Figura 6 (b)). A Figura 7 ilustra o padrão espacial heterogêneo estabelecido pelas presas quando sua densidade inicial encontra-se abaixo de $k^* = 0,3596$ em 85% (a) e 95% (b) do habitat.

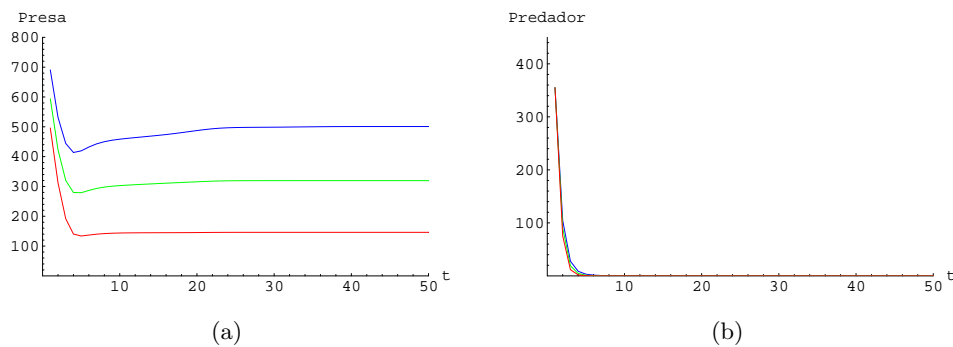


Figura 6: Evolução no tempo da população total (a) de presas e (b) de predadores para uma distribuição inicial da presa abaixo de k^* em 85% (azul), 90% (verde) e 95% (vermelho) do ambiente.

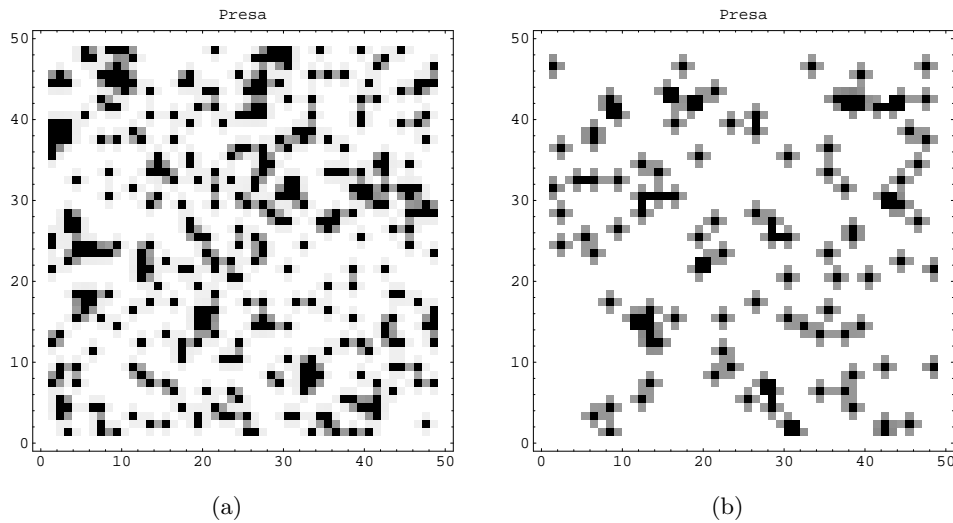


Figura 7: Padrão espacial heterogêneo estável estabelecido pela população de presas com densidade inicial abaixo do limiar Allee em (a) 85% e (b) 95% dos “patches”.

4. Conclusões

Neste trabalho, um modelo presa-predador, espacialmente estruturado, com Efeito Allee forte para as presas foi construído utilizando Redes de Mapas Acoplados. Inicialmente observou-se que o estado de equilíbrio homogêneo é estável para pequenas perturbações, isto é, a difusão não desestabiliza o equilíbrio espacialmente uniforme. Isto significa que, o mecanismo de Turing (Turing, 1952) não gera padrões espaciais heterogêneos neste modelo. Uma análise teórica deste mecanismo em modelos presa-predador permite inferir que a inclusão de um termo quadrático de mortalidade para os predadores pode gerar instabilidade difusiva e, conseqüentemente, a formação de padrões espaciais.

Por outro lado, os resultados obtidos sugerem que nos casos em que há uma redução populacional local drástica das presas (abaixo do limiar Allee), ocorre formação de padrões espaciais heterogêneos fixos. As densidades de ambas as espécies podem permanecer em níveis muito baixos ou até mesmo a extinção pode ocorrer nestes locais. Neste cenário, a mobilidade das presas é um fator determinante. Taxas de movimentação suficientemente altas para as presas permitem que

as regiões com baixas densidades possam ser recolonizadas não havendo, portanto, formação de padrões heterogêneos.

Outra conclusão relevante refere-se ao padrão final encontrado. Observou-se que a perturbação inicial imposta à população das presas determina o padrão espacial resultante. Isto reforça a conclusão de que o mecanismo gerador de padrões está relacionado ao efeito Allee e não ao mecanismo de Turing (Turing, 1952), pois, neste último, o padrão final não é determinado pelas perturbações iniciais.

Os resultados deste trabalho alertam para o perigo de extinção de espécies que apresentam efeito Allee forte. Uma redução drástica da população de presas em grandes áreas do habitat, pela degradação do meio ambiente ou caça predatória, pode confinar as presas em determinadas regiões e ocasionar a extinção de seus predadores naturais. Conseqüentemente, uma distribuição espacial heterogênea estável é observada para a população de presas.

Em trabalhos futuros, pretende-se analisar a formação de padrões via mecanismo de Turing (Turing, 1952) em modelos discretos presa-predador considerando efeito Allee para as presas e uma mortalidade quadrática para os predadores.

Referências

- Edelstein-Keshet, L. (1988). *Mathematical Models in Biology*. Random House, New York.
- Hassell, M. P. (2000). *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions*. Oxford University Press, New York.
- Holmes, E. E., Lewis, M. A., Banks, J. E., and Veit, R. R. (1994). Partial differential equations in ecology: Spatial interactions and population dynamics. *Ecology*, 75:17–29.
- Kot, M. (2001). *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mistro, D. C., Rodrigues, L. A. D., and Schmid, A. B. (2005). A mathematical model for dispersal of annual plant population with a seedbank. *Ecological Modelling*, 188:52–61.

- Murray, J. D. (1993). *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, Berlin, 2 edition.
- Okubo, A. and Levin, S. (2001). *Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives*. Springer-Verlag, New York.
- Segel, L. A. and Jackson, J. L. (1972). Dissipative structure: An explanation and an ecological example. *Journal of Theoretical Biology*, 37:545–559.
- Turing, A. M. (1952). The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, 237(B):37–72.
- Wang, M. H. and Kot, M. (2001). Speeds of invasion in a model with strong or weak allee effects. *Math. Biosci.*, 171:83–97.