

Modelo Presa-Predador com Taxia Local

Diomar C. Mistro¹, Luiz A. D. Rodrigues²,
Depto. de Matemática, UFSM, Santa Maria/RS.

Priscila A. Silveira³,
PPGMat, UFSM, Santa Maria/RS.

Resumo. Neste trabalho temos como objetivo principal propor e analisar a dinâmica espaço-temporal de modelos presa-predador que consideram a fuga e a perseguição de uma espécie com relação à outra, supondo que os indivíduos têm percepção apenas local. Os modelos são formulados através de Redes de Mapas Acoplados, isto é, sistemas de equações a diferenças acopladas pela dispersão. As simulações foram feitas para quatro combinações de regras de movimentação: difusão para ambas as espécies, difusão para as presas e taxia para os predadores, taxia para as presas e difusão para os predadores e taxia para ambas as espécies. Concluímos que o comportamento da movimentação de presas e predadores tem um papel relevante na sua dinâmica espaço-temporal e não pode ser ignorado na modelagem destes sistemas.

Palavras-chave: presa-predador; taxia; dinâmica espaço-temporal.

1. Introdução

Muitos predadores concentram seu esforço por busca de presas em torno (ou nas vizinhanças) de uma presa capturada. Este tipo de comportamento é conhecido como “pesquisa em área restrita”. Os exemplos são numerosos e incluem espécies de pássaros, moscas, joaninhas, entre outros (Kareiva e Odell, 1987). Estudos em campos da Suécia mostram que joaninhas (*P. cupreus*) respondem à disponibilidade de suas presas movendo-se mais lentamente em áreas com altas densidades de afídeos (*R. padi*) (Bommarco et al., 2007).

Além disso, existem casos mais simples de procura não aleatória, quando o organismo responde somente a informações locais (por exemplo, através do tato ou sabor).

¹dcmistro@gmail.com

²ladiazrodrigues@gmail.com

³priscilasjn@gmail.com

Nestes casos, o organismo percebe apenas as diferenças de concentração do seu alimento (ou da sua presa) em uma escala de distância relativamente pequena. Com base nestas informações, ele se fixa ou abandona o local onde se encontra.

Com relação à movimentação das presas, há exemplos de presas cujo movimento pode ser bem aproximado pela difusão simples como afídeos *R. padi* (Bommarco et al., 2007). No entanto, o comportamento de fuga e evasão de sítios com altas densidades de predadores também é relatado (Biktashev et al., 2004).

Neste artigo, estudamos modelos presa-predador discretos, espacialmente distribuídos, descritos através de Redes de Mapas Acoplados. Consideramos que presas e/ou predadores possuem percepção limitada ao sítio em que se encontram ou adotam uma estratégia de pesquisa em área restrita. Assim, supomos que a taxa de movimentação de uma espécie depende da densidade da outra espécie. Analisamos modelos em três cenários diferentes, de acordo com o comportamento de movimentação de cada espécie.

2. Formulação do Modelo

No modelo proposto, a dinâmica consiste de dois estágios distintos: dispersão e reação.

No estágio de dispersão vamos considerar que uma ou ambas as espécies movimentam-se em resposta ao estímulo emitido pela outra. Isto é, vamos supor que presas e/ou predadores conseguem perceber a densidade da outra espécie no sítio em que se encontram, de modo que a fração de indivíduos que abandona cada sítio depende da densidade da outra espécie neste sítio.

Para estabelecermos uma função que represente o coeficiente de dispersão das presas $\mu_h(p_{x,t})$, consideramos que quanto maior (menor) a densidade de predadores em um sítio, maior (menor) será a fração de presas que abandona este sítio, a cada geração. Desse modo, para descrever a taxa negativa das presas com relação aos predadores vamos considerar o coeficiente de dispersão das presas como função crescente da densidade de predadores.

No caso do coeficiente de dispersão dos predadores $\mu_p(h_{x,t})$, quanto maior (menor) a densidade de presas em um sítio, menor (maior) será a fração de predadores que deixa este sítio, a cada geração. Para representar a taxa dos predadores com relação às presas, o coeficiente de dispersão dos predadores será considerado uma função decrescente da densidade de presas.

A dinâmica local do modelo considera crescimento de acordo com a equação de Ricker para as presas na ausência de predadores (Neubert et al., 1995; Ricker, 1954; Allen, 2007; Neubert e Kot, 1992) e resposta funcional Holling do tipo I. Além disso, os predadores não têm sobreposição de gerações.

Assim, o modelo presa-predador discreto espacialmente estruturado com movimentação orientada para presas e predadores será descrito por dois sistemas de equações. A fase de dispersão será dada pelo sistema:

$$\begin{cases} h'_{x,t} = (1 - \mu_h(p_{x,t}))h_{x,t} + \sum_{y \in V_x} \frac{\mu_h(p_{y,t})}{4} h_{y,t}, \\ p'_{x,t} = (1 - \mu_p(h_{x,t}))p_{x,t} + \sum_{y \in V_x} \frac{\mu_p(h_{y,t})}{4} p_{y,t}, \end{cases} \quad (2.1)$$

e a fase de interação por:

$$\begin{cases} h_{x,t+1} = (h'_{x,t} \exp(a(1 - h'_{x,t}) - p'_{x,t})), \\ p_{x,t+1} = bh'_{x,t}p'_{x,t}, \end{cases} \quad (2.2)$$

onde $h_{x,t}$ e $p_{x,t}$ são as densidades de presas e predadores no sítio x antes da dispersão; $h'_{x,t}$ e $p'_{x,t}$ são as densidades de presas e predadores no sítio x após a dispersão; $0 < \mu_h(p_{x,t}) < 1$ e $0 < \mu_p(h_{x,t}) < 1$ são os coeficientes de dispersão das presas e dos predadores, respectivamente; $V_x = \{(i, j - 1), (i - 1, j), (i, j + 1), (i + 1, j)\}$ é a vizinhança considerada para cada sítio e $a, b > 0$ são os parâmetros adimensionais da dinâmica local.

O esquema de movimentação com taxa de dispersão dependente da densidade corresponde na escala macroscópica, a uma equação diferencial parcial com fluxo composto de difusão e taxia positiva dos predadores com relação às presas e negativa das presas com relação aos predadores.

Escolhemos, para representar o coeficiente de dispersão das presas, a função:

$$\mu_h(p_{x,t}) = \frac{\bar{\mu}_h}{1 + \exp(-\beta p_{x,t})}, \quad (2.3)$$

onde $0 < \bar{\mu}_h \leq 1$ é o valor máximo que $\mu_h(p_{x,t})$ pode assumir e $\beta > 0$.

Para representar o coeficiente de dispersão dos predadores, escolhemos:

$$\mu_p(h_{x,t}) = \frac{\bar{\mu}_p}{1 + Ah_{x,t}}, \quad (2.4)$$

onde $0 < \bar{\mu}_p \leq 1$ é o valor máximo que $\mu_p(h_{x,t})$ pode assumir e $A > 0$. Note que $\frac{1}{A}$ é a densidade de presas para a qual a fração de predadores que deixa o sítio de origem cai à metade de $\bar{\mu}_p$.

Consideramos então três cenários hipotéticos para o modelo formado pelos sistemas (2.1) e (2.2), de acordo com as escolhas para μ_h e μ_p :

1) Presas dispersam-se por taxia local e predadores por difusão simples

Neste cenário consideramos que os predadores não adotam nenhuma estratégia de perseguição das presas e se dispersam aleatoriamente. As presas, por sua vez, se dispersam em resposta ao estímulo emitido pelos predadores. Assim, o coeficiente de dispersão dos predadores μ_p é constante neste cenário. O coeficiente de dispersão das presas é representado pela expressão (2.3).

Podemos citar como exemplo, o caso de moscas predadoras (*C. albiceps*) e moscas presas (*L. eximia*). A interação presa-predador, neste caso, é caracterizada pelo fato de que as larvas de moscas predadoras predam as larvas das moscas presas. Estudos recentes mostram que as predadoras ovipositam de forma independente da presença de larvas de presas, enquanto as presas evitam ovipositar onde já existem larvas de moscas predadoras (Gião e Godoy, 2007).

2) Presas dispersam-se por difusão simples e predadores por taxia local

Nesta situação vamos supor que o habitat está repleto de recursos para as presas. Além disso, assumimos que as presas não apresentam comportamento de defesa antipredador efetivo. Este comportamento é chamado de ingenuidade. Isto pode ocorrer por uma falta de história com um dado predador, como por exemplo, quando uma espécie predadora é introduzida em um habitat (Cox e Lima, 2006). Os predadores por sua vez, percebem a densidade de presas no sítio em que se encontram e adotam a estratégia de permanecer nos sítios com maiores densidades de presas. Neste cenário consideramos o coeficiente de dispersão das presas μ_h como sendo constante. O coeficiente de dispersão dos predadores é representado pela expressão (2.4).

3) Presas e predadores dispersam-se por taxia local

Neste cenário, as presas evitam permanecer em sítios nos quais a densidade de predadores é alta, enquanto os predadores tendem a abandonar sítios nos quais a densidade de presas é baixa. Desta forma, os coeficientes de dispersão das presas e dos predadores são dados pelas expressões (2.3) e (2.4), respectivamente.

As interações presa-predador entre algumas espécies de joaninhas e afídeos podem ilustrar este cenário. As joaninhas conseguem perceber a presença de suas presas. Já os afídeos parecem ser indefesos e desamparados com relação ao ataque dos insetos. Entretanto, foi observado que diferentes espécies de afídeos têm capacidade de perceber seu predador e manifestar algum mecanismo de defesa (Dixon, 1973). Este constitui um exemplo, entre muitos, de interações onde ambas as espécies, presas e predadores adotam como estratégia abandonar ou permanecer no sítio em que se encontram, em resposta à densidade da outra espécie.

Poderíamos ainda modelar outros cenários através da taxa de movimentação dependente da densidade, como por exemplo, o caso de plantas carnívoras que predam pequenos insetos atraindo-os por meio de odores. Neste caso, o predador é imóvel ($\mu_p = 0$) e o coefi-

ciente de dispersão da presa $\mu_h(p_{x,t})$ é uma função decrescente da densidade de predadores (atração).

3. Simulações

O objetivo das simulações é examinar os efeitos das diferentes estratégias adotadas por presas e predadores em sua dinâmica espaço-temporal.

Desenvolvemos simulações do modelo aplicando os sistemas (2.1) e (2.2) para diferentes escolhas dos parâmetros da dinâmica, com as funções de movimentação percorrendo os cenários 1, 2 e 3.

Nestas simulações tomamos como condição inicial uma distribuição aleatória de ambas as espécies em uma pequena região retangular no centro do domínio. Com relação aos parâmetros envolvidos nos coeficientes de dispersão orientada das presas e dos predadores, fixamos $\beta = 10$ e $A = 10$. Nas figuras que representam a distribuição espacial, os sítios mais escuros (claros) representam densidades mais altas (baixas).

Variamos os parâmetros da dinâmica local, tomando valores dentro e fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência. Comparamos os resultados obtidos nos três cenários estabelecidos acima. Além disso, comparamos estes resultados com o caso de difusão para ambas as espécies. Esta comparação tem por objetivo fornecer subsídios para a modelagem de sistemas presa-predador. Estratégias diferentes podem representar espécies distintas ou mesmo diferentes predadores. Nestes casos, a comparação não faria sentido. No entanto, nossa idéia é avaliar os efeitos da omissão (ou consideração) das diferentes estratégias de movimentação nas previsões que podem advir dos modelos matemáticos.

Observamos, inicialmente, que os resultados podem ser significativamente distintos, dependendo dos parâmetros da dinâmica e de movimentação e das condições iniciais. Há uma região dos parâmetros da dinâmica em que os resultados do caso difusivo não são alterados pela movimentação orientada. Para valores de a e b dentro da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência da dinâmica local, os cenários 1, 2 e 3 levam à mesma distribuição espacial estável homogênea do caso difusivo para presas e predadores, desde que os parâmetros de dispersão, $\bar{\mu}_h$ e $\bar{\mu}_p$, estejam fora da região de instabilidade difusiva (Silveira, 2009).

Ao compararmos os cenários 1, 2 e 3 com o caso difusivo, escolhemos as constantes $\bar{\mu}_h$ e $\bar{\mu}_p$ em (2.3) e (2.4) correspondendo aos coeficientes de dispersão por difusão das presas e dos predadores, respectivamente.

Para $a = 0,9$ e $b = 1,75$, com $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$, isto é, na região de instabilidade difusiva do equilíbrio homogêneo de coexistência, observamos que, em comparação com o caso difusivo, a densidade total de presas aumenta e a densidade total de predadores

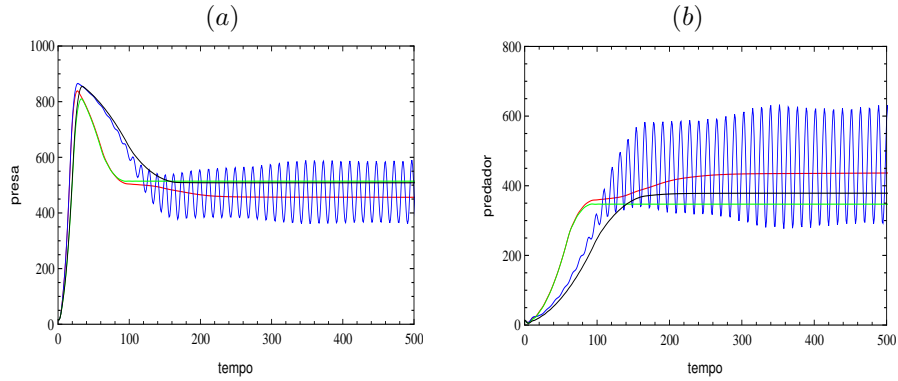


Figura 1: (a) Variação da densidade total de presas; (b) Variação da densidade total de predadores; $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$; curva vermelha (caso difusivo); curva verde (cenário 1); curva azul (cenário 2); curva preta (cenário 3).

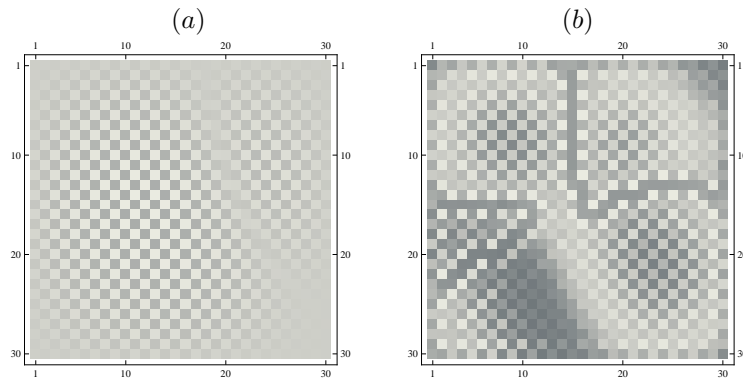


Figura 2: Distribuição espacial das presas após 1000 iterações no cenário 1 (a) e no cenário 2 (b) para $a = 0,9$, $b = 1,75$, $\bar{\mu}_h = 0,95$ e $\bar{\mu}_p = 0,05$.

diminui nos cenários 1 e 3. As densidades totais de presas e predadores assumem valores constantes no caso difusivo e nos cenários 1 e 3, enquanto no cenário 2 temos oscilações para ambas as espécies (Figura 1).

Quando as presas abandonam sítios com altas densidades de predadores, sua densidade total aumenta, enquanto a densidade dos predadores diminui. Quando apenas os predadores reagem à densidade de presas, ocorrem oscilações nas densidades totais.

Na distribuição espacial formam-se padrões heterogêneos estáveis para o caso difu-

sivo e para os cenários 1 e 3, como ilustrado na Figura 2(a), para as presas no cenário 1. No cenário 2, onde apenas os predadores utilizam taxia, a distribuição espacial heterogênea não é constante no tempo, ou seja, observamos a formação de um padrão heterogêneo dinâmico (Figura 2(b)). A distribuição espacial dos predadores apresenta comportamento semelhante em todos os casos.

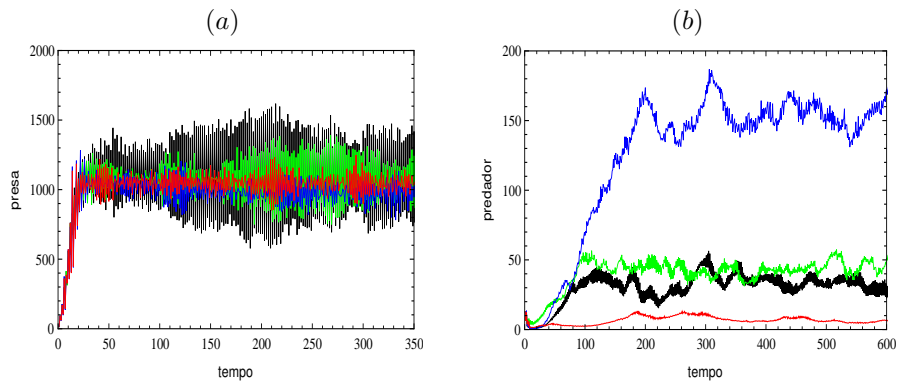


Figura 3: (a) Variação da densidade total de presas; (b) Variação da densidade total de predadores; $a = 3, 5$, $b = 1, 1$, $\bar{\mu}_h = \bar{\mu}_p = 0, 9$; curva vermelha (caso difusivo); curva verde (cenário 1); curva azul (cenário 2); curva preta (cenário 3).

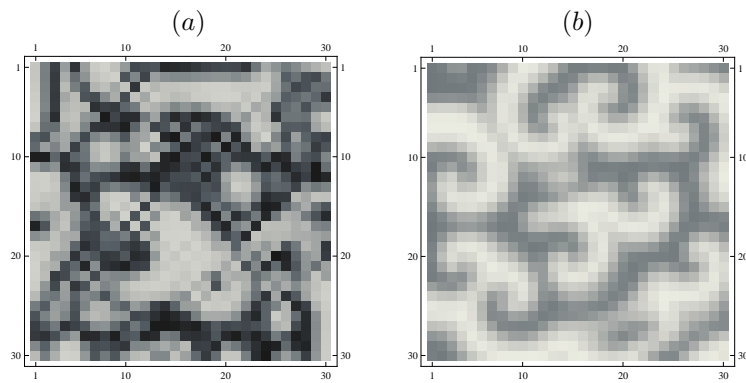


Figura 4: Distribuição espacial das presas cenário 2 para (a) $a = 3, 5$, $b = 1, 1$ e $\bar{\mu}_h = \bar{\mu}_p = 0, 9$ e (b) $a = 1, 1$, $b = 2, 5$ e $\bar{\mu}_h = 0, 2$ e $\bar{\mu}_p = 0, 4$.

Para $a = 3, 5$, $b = 1, 1$ e $\bar{\mu}_h = \bar{\mu}_p = 0, 9$, a coexistência é impossível na ausência

de difusão, a população de predadores vai à extinção. Entretanto, ao considerarmos a movimentação por difusão, as espécies passam a coexistir. Observamos que todas as estratégias (cenário 1, 2 ou 3) beneficiam os predadores e podem causar oscilações de grande amplitude para as presas (Figura 3). A estratégia que mais beneficia os predadores é a do cenário 2 (curva azul na Figura 3(b)). As oscilações das presas com maior amplitude correspondem ao cenário 3, no qual ambas as espécies se movimentam por taxa. O caos espacial prevalece em todas estas situações, como exemplificado na figura 4(a) para as presas no cenário 2.

Utilizando os mesmos parâmetros da dinâmica ($a = 3,5$ e $b = 1,1$) e mudando os parâmetros de dispersão para $\bar{\mu}_h = \bar{\mu}_p = 0,1$, podem ocorrer mudanças significativas no comportamento das soluções. Quando as presas evitam a presença dos predadores, isto é, nos cenários 1 e 3, os predadores podem ir à extinção, havendo coexistência apenas no caso difusivo ou quando os predadores têm dispersão orientada com relação às presas e estas movimentam-se por difusão.

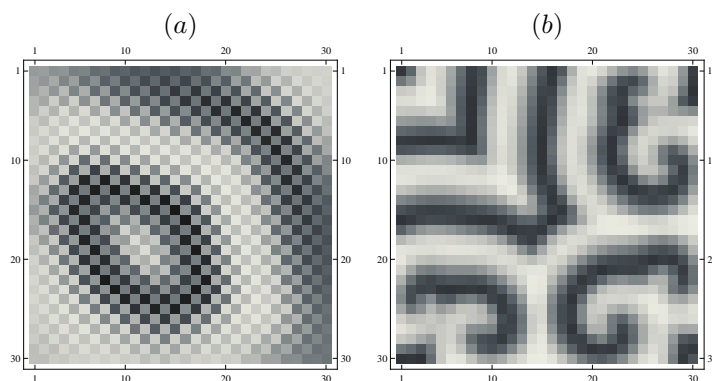


Figura 5: Distribuição espacial dos predadores, no cenário 1 (a) e no cenário 3 (b) para $a = 1,5$, $b = 2,5$, $\bar{\mu}_h = 0,2$ e $\bar{\mu}_p = 0,9$.

Ondas espirais na distribuição espacial das presas e dos predadores podem ocorrer nos cenários 1, 2 e 3. Na figura 4(b) apresentamos a distribuição espacial das presas, no cenário 2 para $a = 1,1$, $b = 2,5$, $\bar{\mu}_h = 0,2$ e $\bar{\mu}_p = 0,4$. A distribuição espacial dos predadores é semelhante. As densidades totais de presas e predadores oscilam no caso difusivo e nos três cenários.

A movimentação dependente da densidade local pode alterar a distribuição espacial das espécies. Escolhendo $a = 1,5$, $b = 2,5$, $\bar{\mu}_h = 0,2$ e $\bar{\mu}_p = 0,9$, observamos que não se formam padrões espirais no caso difusivo e no cenário 1. A Figura 5 (a) ilustra a distribuição dos predadores no cenário 1. Estes padrões aparecem apenas nos cenários 2 e

3. A Figura 5(b) mostra ondas espirais na distribuição dos predadores para o cenário 3. A distribuição espacial das presas é semelhante. As densidades totais de presas e predadores oscilam em todos estes casos.

4. Conclusões

As simulações desenvolvidas neste trabalho mostram que os resultados do modelo estudado (2.1)-(2.2) podem ser significativamente alterados pela escolha do esquema de movimentação dos indivíduos.

Mais especificamente, a taxa de movimentação dependente da densidade local desempenha um papel relevante nas previsões de modelos discretos presa-predador do tipo (2.1)-(2.2), mostrando que a estratégia de movimentação local das espécies pode ser determinante para a sua dinâmica espaço-temporal.

Entre as modificações que podem ocorrer no comportamento espaço-temporal das populações, de acordo com os processos de movimentação escolhidos, observamos que: podem ocorrer ondas de perseguição-evasão na distribuição espacial das espécies; a dispersão orientada das presas pode promover a extinção dos predadores para valores dos parâmetros em que havia coexistência no caso difusivo; a dispersão orientada dos predadores pode promover aumentos na sua densidade e queda na densidade de presas, além disso, pode promover oscilações nas populações de presas e predadores.

Não desenvolvemos condições analíticas de instabilidade para a movimentação por taxia. Entretanto, experimentos numéricos com os modelos formulados mostram que padrões espaciais heterogêneos estáveis podem ser obtidos para determinados valores dos parâmetros envolvidos nas funções de movimentação. Além disso, padrões caóticos e ondas espirais também podem ser encontrados.

Referências

- Allen, L. S. (2007). *An Introduction to Mathematical Biology*. P. Education, N. Jersey.
- Biktashev, V. N., Brindley, J., Holden, A. V., e Tsyganov, M. A. (2004). Pursuit-evasion predator-prey waves in two dimensions. *Chaos*, 14 (4):988–994.
- Bommarco, R., Firle, S. O., e Ekbom, B. (2007). Outbreak suppression by predators depends on spatial distribution of prey. *Ecological Modelling*, 201:163–170.
- Cox, J. G. e Lima, S. L. (2006). Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 21 (12):674–680.

- Dixon, A. G. (1973). *Biology of Aphids - Studies in Biology*, volume 44. Ed. Arnold.
- Gião, J. Z. e Godoy, W. C. (2007). Ovipositional behavior in predator and prey blowflies. *Journal of Insect Behavior*, 20 (1):77–86.
- Kareiva, P. e Odell, G. (1987). Swarms of predators exhibit "preytaxis" if individual predators use area-restricted search. *The American Naturalist*, 130 (2):233–270.
- Neubert, M. G. e Kot, M. (1992). The subcritical collapse of predator populations in discrete-time predator-prey models. *Mathematical Biosciences*, 110:45–66.
- Neubert, M. G., Kot, M., e Lewis, M. A. (1995). Dispersal and pattern formation in a discrete-time predator-prey model. *Theoretical Population Biology*, 48:7–43.
- Ricker, W. E. (1954). Stock and recruitment. *J. Fish Res. Board Can*, 11:559–623.
- Silveira, P. O. (2009). *Perseguição e Fuga em Modelos Presa-Predador*. Dissertação de Mestrado, PPGMat, UFSM, Santa Maria.