

O PAPEL DO ESPAÇO EM MODELOS ECOLÓGICOS

Sabrina Borges Lino Araujo & Marcus Aloizio Martinez de Aguiar

Instituto de Física "Gleb Wataghin", Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP, 13083-970 Campinas, São Paulo, Brasil

Email: 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.

ABSTRACT

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.

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

54 modelá-lo.

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

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

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

76 O modelo de metapopulações considera os indivíduos separados em grupos, denominados
77 metapopulações ou demes, onde ocorrem as interações. A interação entre os grupos é feita através da migração
78 de uma fração dos indivíduos de cada grupo para os outros. Nesse tipo modelo as interações são aleatórias
79 apenas dentro de cada grupo, não globalmente. Embora o espaço não seja tratado explicitamente, já é
80 incorporada alguma estrutura na distribuição da população.

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

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

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

99 Neste trabalho ilustraremos o problema da escolha de modelagem com o problema de interação entre
100 duas espécies, sendo que uma espécie se comporta como presa e a outra como sua predadora. Utilizaremos o
101 modelo de campo médio e o modelo de partículas interagentes (que denominaremos simplesmente de *modelo*
102 *espacial*) e consideraremos, por simplicidade, o tempo discreto. A construção do modelo de campo médio
103 discreto terá como base o modelo contínuo para uma cadeia alimentar de três espécies proposto por Hastings e
104 Powell (Hastings & Powell, 1991, Araujo & de Aguiar 2006, Araujo & de Aguiar 2007). Este modelo mostrou-
105 se interessante pela sua simplicidade e por possuir um atrator caótico. Em seguida remodelaremos o problema
106 incluindo o espaço físico, onde os indivíduos vivem e interagem. O espaço será tratado como uma rede discreta

107 com $N \times N$ sítios, sendo que cada sítio representa uma pequena região do espaço onde podem coexistir as duas
108 espécies. O caráter local das interações será introduzido com a condição de que os predadores possam atacar
109 apenas as presas que estão dentro de uma vizinhança circular finita centrada no predador, i.e., sua dentro de sua
110 área de forrageio. A locomoção pelo espaço será modelada por uma taxa de migração para os quatro sítios mais
111 próximos ao sítio onde se localiza o indivíduo. Tanto a vizinhança de predação quanto a migração permitem a
112 interação entre os indivíduos que estão em posições diferentes do espaço.

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

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

120

121 **MODELO DE CAMPO MÉDIO**

122

123 Nesta seção apresentamos um modelo simples de campo médio e tempo discreto para um sistema de
124 presas e predadores. O número de presas e de predadores será descrito por variáveis re-escaladas x e y
125 respectivamente, medidas em unidades da capacidade de suporte do sistema. Os valores x_n e y_n indicam as
126 respectivas populações na n -ésima geração e determinam os valores destas populações na geração futura, x_{n+1} e
127 y_{n+1} , de acordo com as equações:

$$128 \quad \begin{aligned} x_{x+1} &= \frac{x_n}{x_n(1-a)+a} P_x(y_n) \\ y_{n+1} &= y_n [d + A_y(x_n)] \end{aligned} \quad (1)$$

129

130 Os parâmetros a e d estão relacionados à taxa de natalidade das presas e mortalidade dos predadores
131 respectivamente. As funções $P_x(y_n)$ e $A_y(x_n)$ descrevem a interferência de uma espécie sobre a outra e seus
132 papéis na dinâmica serão discutidos abaixo. Afim de melhor entender estas equações, vamos primeiramente
133 considerar um caso em que a população de presas está isolada, isto é, não ocorre predação. Para tanto, é
134 necessário supor que $P_x(y_n)=1$, de forma que a equação para a evolução da população de presas fique
135 independente da população de predadores. Nesta situação apenas o parâmetro a controla a dinâmica de x_n . É fácil
136 ver que o valor $x_n=1$ implica que $x_{n+1}=1$ também. Assim, $x=1$ representa uma população em equilíbrio cujo
137 número de indivíduos é igual à capacidade de suporte do sistema. Calculando a estabilidade desta solução de
138 equilíbrio (Fiedler-Ferrara & do Prado 1994, Araujo & de Aguiar 2006), chegamos a conclusão que ela é estável
139 se $|a|<1$ e instável se $|a|>1$. Nesse ultimo caso, qualquer perturbação na população causará sua extinção.
140 Trataremos aqui, apenas o caso $|a|<1$ em que a extinção não ocorre. Nesse modelo a taxa de natalidade de
141 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
142 valor de equilíbrio $x=1$.

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

148 A Figura 1 mostra as funções $P_x(y_n)$ e $A_y(x_n)$, responsáveis pela interação entre as espécies. $P_x(y_n)$
149 representa o efeito da predação sobre a população de presas e $A_y(x_n)$ o aumento populacional dos predadores
150 promovido pela presença de alimento. A função $P_x(y_n)$ é decrescente sendo que seu valor máximo é $P_x(y_n)=1$
151 quando não existem predadores. A medida que a população de predadores aumenta, as presas vão sendo
152 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
153 menor valor de $P_x(y_n)$ é 0.01 . Isto significa que a intensidade da predação varia linearmente com a densidade de
154 predadores até o ponto em que essa densidade reduz a população de presas à 10% de seu valor anterior, o que
155 ocorre quando $y_n=1.65$. A partir daí, mesmo que a população de predadores cresça além de 1.65, a intensidade da
156 predação permanece constante. Como $P_x(y_n)$ não atinge o valor zero, os predadores, mesmo quando em grande

157 quantidade, não conseguem preda todas as presas.

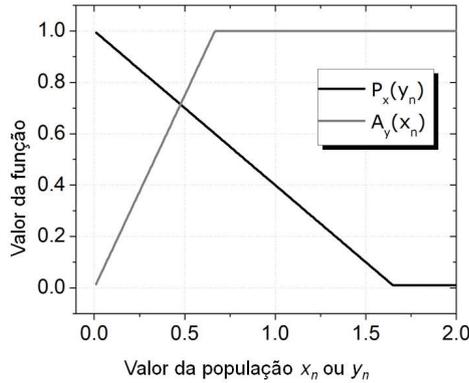


Figura1. Funções de predação e alimentação.

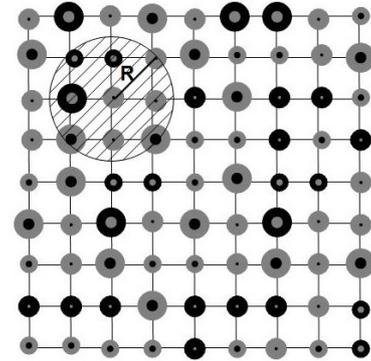


Figura 2. Rede com 81 sítios. Em cada sítio existem populações de presas (círculos pretos) e predadores (círculos cinza). A região hachurada exemplifica a vizinhança de predação de um sítio.

158

159

160 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 e 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 $d + A_y(x_n) < 1$.

162

163 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.

168

170 MODELO ESPACIAL

171

172 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 ,

177

178

179

180

181

182

183

$$x_{n+1}^{i,j} = \frac{x_n^{i,j}}{x_n^{i,j}(1-a) + a} P_x^{(R)} + M_x^{i,j} \quad (2)$$

$$y_{n+1}^{i,j} = y_n^{i,j} [d + A_y^{(R)}] + M_y^{i,j}$$

184 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

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

194
 195 **RESULTADOS**

196
 197 **MODELO DE CAMPO MÉDIO**

198
 199 Os parâmetros envolvidos na modelagem de campo médio são: a , d , $P_x(y_n)$ e $A_y(x_n)$. As funções de
 200 interação já foram definidas (Figura 1). Fixaremos o parâmetro $a=0.37$ e discutiremos o efeito da taxa de
 201 sobrevivência d dos predadores na dinâmica do sistema. Para cada valor de $0 < d < 1$, consideramos a condição
 202 inicial $x_0=0.1$, $y_0=0.1$ e deixamos o sistema evoluir por 12 mil passos de tempo.

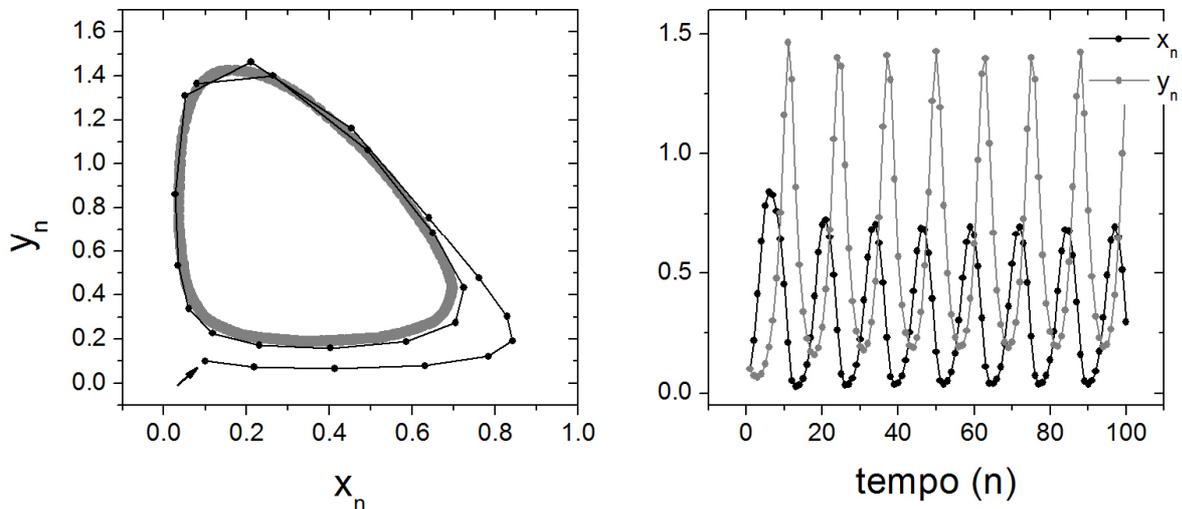


Figura 3. Gráficos obtidos via modelo de campo médio para $d=0,580$. À esquerda: Os pontos em preto mostram a evolução no espaço de fases da condição inicial, $x_0=y_0=0,1$ (indicada com uma seta). Os pontos em cinza mostram o atrator ciclo limite. À direita: Evolução temporal da população de presas,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

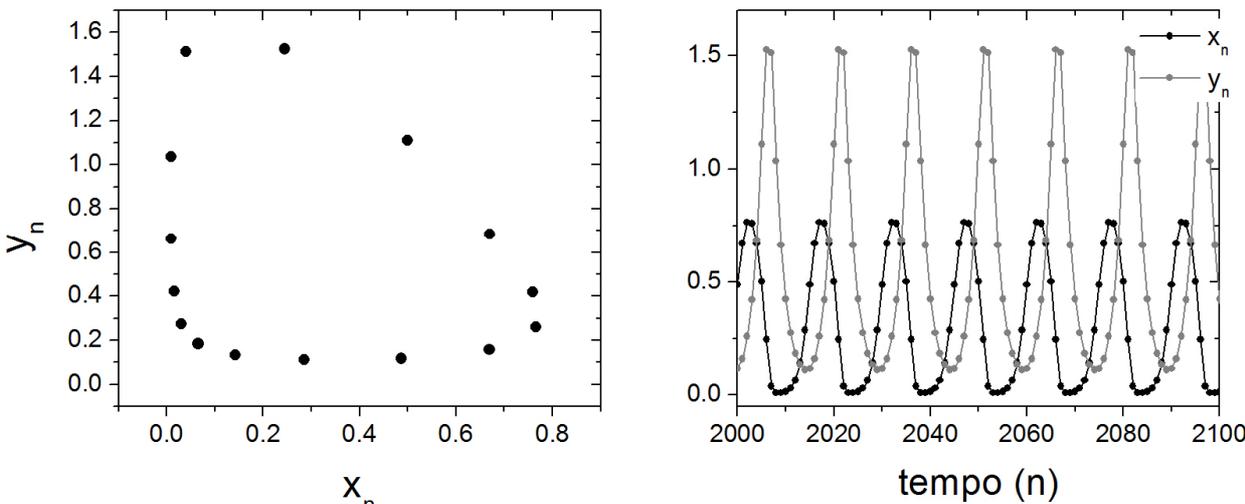


Figura 4: Gráficos obtidos via modelo de campo médio para $d=0,640$. À esquerda: Atrator órbita periódica de período 16. À direita: Evolução temporal x_n (preto) e y_n (cinza) após 2000 passos de tempo, observe que os valores de x_n e y_n se repetem a cada período de oscilação.

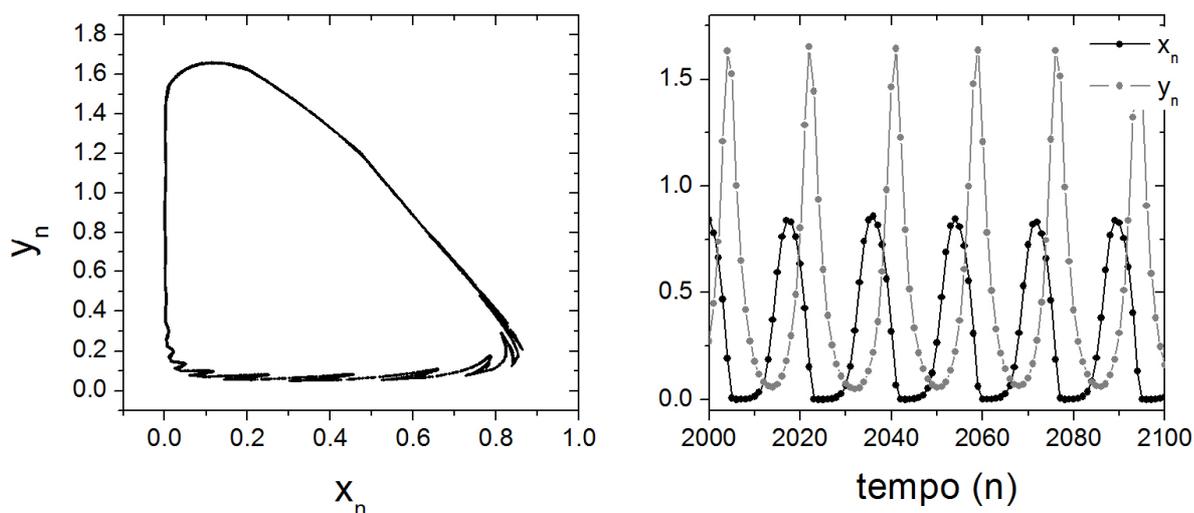


Figura 5: Gráficos obtidos via modelo de campo médio para $d=0,645$. À esquerda: Atrator caótico. À direita: Evolução temporal x_n (preto) e y_n (cinza) após 2000 passos de tempo.

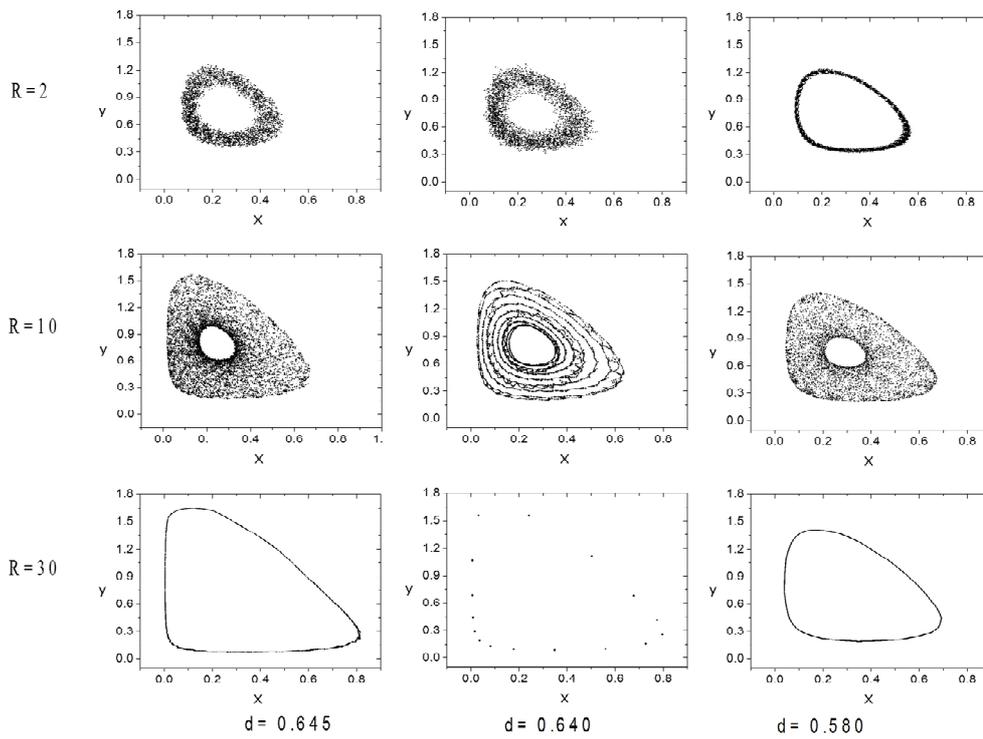
203 Observamos um rico comportamento que varia desde um ponto de equilíbrio estável a comportamento caótico
 204 quando variamos o valor de d . A Figura 3 mostra, para $d=0,580$, a população de presas versus a população de
 205 predadores para cada geração. A partir da condição inicial, os valores de x_n e y_n vão se ajustando até encontrar
 206 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
 207 do tempo, para a mesma simulação.

208 A Figura 4 exemplifica um caso em que o atrator no espaço de fases é uma órbita periódica, isto é, os
 209 valores de x_n e y_n após atingir o atrator, ficam restritos a poucos valores, que define o período da órbita. Quando
 210 $d=0,640$, obtemos uma órbita periódica de período 16. Outras órbitas periódicas, com diferentes períodos,
 211 podem ser observadas pra outros valores de d . Órbitas de período 1, também chamadas de ponto fixo estável,
 212 são obtidas para $d \leq 0,5$. Finalmente a Figura 5 exemplifica um caso de atrator caótico com $d=0,645$. Observe que
 213 este atrator possui mais detalhes em sua forma permitindo combinações mais variadas do par (x_n, y_n) .

214
 215 Todos os atratores que observamos possuem um ciclo de eventos que ocorrem no sentido anti-horário.
 216 Para exemplificar, considere a situação em que a população de presas e predadores é mínima (canto inferior
 217 esquerdo dos atratores). Como a população de predadores é baixa, a população de presas aumenta. Devido a este
 218 aumento, a população de predadores cresce enquanto a população de presas decresce. Devido a falta de presas,
 219 a população de predadores cai bruscamente e o ciclo de eventos se repete.

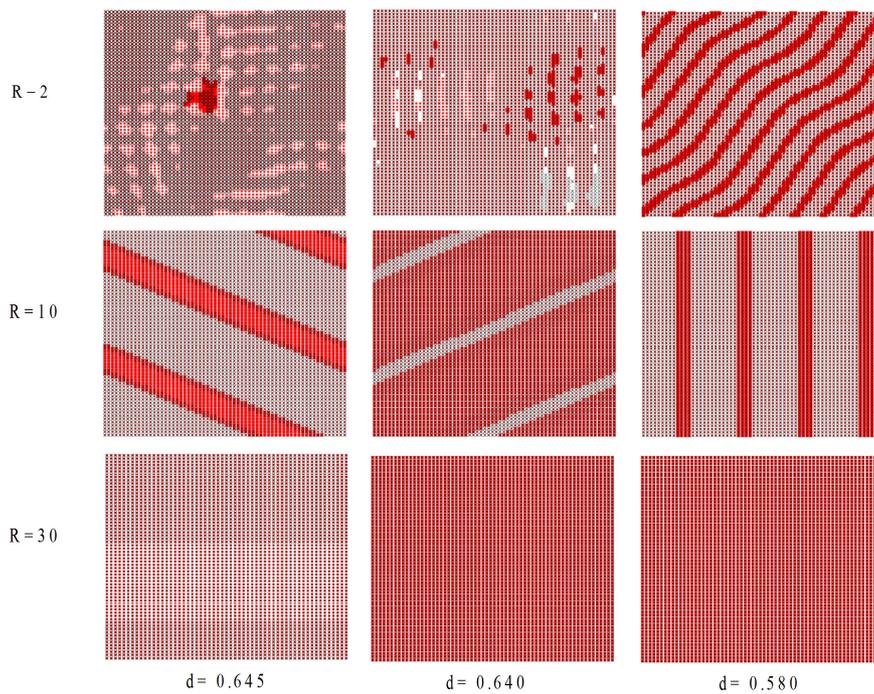
220 221 MODELO ESPACIAL

222
 223 Apresentamos agora o efeito do espaço na dinâmica. Além dos parâmetros, a , d , $P_x(y_n)$ e $A_y(x_n)$ presentes
 224 no modelo de campo médio, precisamos definir os parâmetros N , R , m_x e m_y . Fixamos o tamanho da rede em
 225 $N=64$ e, a fim de simular um espaço sem interferência de barreiras, impomos condições periódicas de contorno.
 226 Nesse caso a rede funciona como um círculo (na verdade um *toro* em duas dimensões), de forma que os
 227 indivíduos que estão na periferia da rede são primeiros vizinhos daqueles que estão na periferia oposta, como se
 228 os lados opostos estivesse *colados*. Consideramos as taxas de migração $m_x=0,01$ e $m_y=0,1$, ou seja, 1% das
 229 presas e 10% dos predadores de cada sítio migram para os quatro sítios mais próximos a cada geração.
 230 Discutimos o efeito do raio de predação na dinâmica do sistema considerando os valores $R=2$, $R=10$ e $R=30$.
 231 Afim de comparar o modelo de campo médio com o modelo espacial abordamos o modelo espacial para os
 232 mesmos valores de d utilizados anteriormente, $d=\{0,580; 0,640; 645\}$. Consideramos que no instante inicial
 233 cada sítio possui indivíduos das duas espécies em uma quantidade que equivale ao valor do ponto fixo do
 234 modelo de campo médio mais uma variação aleatória de 5% desse valor.



235
236

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



237
238
239
240
241
242

Figure 7. Padrões espaciais obtidos com modelo espacial 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.

243 Sendo assim, no passo $n=0$ todos os sítios diferem em número de indivíduos de cada espécie no máximo em
244 10%. A cada passo de tempo todos os sítios são atualizados de acordo com as equações 2. Para cada conjunto de
245 parâmetros, evoluímos o sistema por 10 mil passos de tempo.

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

250

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

252 $R=2$:

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

262

263 $R=10$:

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

267

268 $R=30$

269 Quando $R=30$, 2821 sítios estão sob a vizinhança de predação, neste caso os predadores podem consumir
270 sob aproximadamente 79% dos sítios, logo um predador pode atacar da maioria das presas. Para $d=0,580$ e
271 $d=0,640$ a dinâmica do modelo espacial descreve exatamente a dinâmica do modelo de campo médio e os
272 respectivos atratores recuperam o ciclo limite e orbita periódica. Isto ocorre porque um sítio interage com
273 praticamente todos os sítios, como na idéia do modelo de campo médio. Como consequência, todos os sítios da
274 rede possuem o mesmo número de presas e predadores e o padrão espacial é homogêneo. Para $d=0,645$ é
275 possível perceber que o atrator gerado pelo modelo espacial não possui tantos detalhes quanto o atrator gerado
276 pelo modelo de campo médio. Além disso, o padrão espacial não é homogêneo, sendo formado por faixas
277 indicando uma pequena variação nas densidades populacionais. Naturalmente, quando o raio de predação
278 engloba todos os sítios da rede, o atrator passa a ser idêntico ao atrator obtido via campo médio. Assim como no
279 modelo de campo médio, os atratores do modelo espacial são percorridos no sentido anti-horário.

280

281 CONCLUSÕES

282

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

291 Calculamos a média de indivíduos por sítio no modelo espacial afim compará-lo com o modelo de
292 campo médio. A comparação destes modelos foi restrita à observação do atrator no espaço de fases, que nos
293 revela a variação da população de uma espécie em função da outra. Para interações de longo alcance o modelo
294 de campo médio descreve muito bem o ciclo de eventos do sistema predador presa. No entanto, quando a
295 predação ocorre em um área restrita, diferenças consideráveis aparecem, como ilustrado nas figuras 6 e 7.

296 O modelo espacial permite a inclusão de mais detalhes sobre o problema. Poderíamos, por exemplo,
297 incluir uma barreira, como rios e montanhas, e/ou considerar diferentes taxas de natalidade, mortalidade e
298 migração para diferentes regiões do espaço. Neste trabalho, incluímos uma única taxa de migração para todas as
299 regiões do espaço e uma vizinhança de predação fixa, caracterizada por um círculo de raio R em torno do
300 predador. Vimos que quando a interação é de curto alcance ($R=2$) os indivíduos se organizam em aglomerados,
301 “clusters” ($d=0,640$ e $d=0,645$) ou finas faixas onduladas ($d=0,580$). Quando $R=10$ as espécies se organizam
302 em faixas. Para $R=2$ e $R=10$ o atrator ocupa uma área maior no espaço de fases indicando uma maior
303 variabilidade no número de presas e predadores ao longo das gerações. A medida que R aumenta, as faixas,
304 presentes no padrão espacial, vão se alargando até que o espaço fica homogêneo e a densidade de presas e
305 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
306 persiste, mas se aumentarmos ainda mais o valor de R , é possível sincronizar todos os sítios da rede. É apenas
307 nesta situação, que os modelos de campo médio e espacial descrevem o problema predador presa exatamente da
308 mesma forma.

309 AGRDECIMENTOS

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

314 REFERENCIAS

- 315
- 316 Araujo, S. B. L. & de Aguiar, M. A. M. (2006). *Caos e formação de padrões espaciais em cadeias*
317 *alimentares de duas e três espécies*. Campinas: Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de
318 Campinas, Instituto de Física “Gleb Wataghin”.
- 319 Araujo, S. B. L. & de Aguiar M. A. M. (2007). Pattern formation, outbreaks, and synchronization in
320 food chains with two and three species. *Phys. Rev. E*, 75: 061908.
- 321 Becks, L.; Hilker, F.M.; Malchow, H.; Jurgens, K. & Arndt, H. (2005). Experimental demonstration of
322 chaos in a microbial food web. *Nature*, 435: 1226.
- 323 Dieckmann, & Law R. & Metz, A. J. (2000). *The Geometry of Ecological Interactions*. Cambridge,
324 England: Cambridge University Press.
- 325 Durrett, R. & Levin, S. (1994). The importance of being discret (and spatial). *Theoretical Population*
326 *Biology*, 46: 363.
- 327 Elton, C. S. (1924). Periodic fluctuations in the numbers of animals: Their casus and effects. *Journal*
328 *of Experimental Biology*, 2: 119.
- 329 Fiedler-Ferrara, N. & do Prado, C. P. (1994). *Caos Uma Introdução*. São paulo: Editora Afiliada.
- 330 Fussmann, G.F. & Heber, G. (2002). Food web complexity and chaotic population dynamics. *Ecology*
331 *Letters*, 5: 394.
- 332 Hastings, A.; Hom, C.L.; Ellner, S. Turchin, P. & Godfray, H. C. J. (1993). Chaos in ecology: Is
333 mother nature a strange attractor? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 24.
- 334 Hastings, A & Powell, T. (1991). Chaos in a three-species food chain. *Ecology*, 72: 896.
- 335 Ikka, A.; Hanski. & Gilpin, M. E. (1997). *Metapopulation Biology*. New York,: Academic Press.
- 336 May, R. M. (1976). Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 261: 459.
- 337 Murray, J. D. (1993). *Mathematical Biology*. Berlin: Springer.