

Modelos Matemáticos para Formação de Padrões em Sistemas Biológicos

por

Denílson José Seidel

Dissertação de Mestrado

Ijuí, RS – Brasil

2006.

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

UNIVERSIDADE REGIONAL DO NOROESTE DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL
DEPARTAMENTO DE FÍSICA, ESTATÍSTICA E MATEMÁTICA
DEPARTAMENTO DE TECNOLOGIA

Modelos Matemáticos para Formação de Padrões em Sistemas Biológicos

por

Denílson José Seidel

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Matemática – Área de Concentração da Universidade Regional do Noroeste do Estado do Rio Grande do Sul (UNIJUI), como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Modelagem Matemática.

Ijuí, RS – Brasil

2006.

UNIVERSIDADE REGIONAL DO NOROESTE DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL
DeFEM – DEPARTAMENTO DE FÍSICA, ESTATÍSTICA E MATEMÁTICA
DeTEC – DEPARTAMENTO DE TECNOLOGIA

A Comissão Examinadora, abaixo assinada, aprova a Dissertação

**“Modelos Matemáticos para Formação de
Padrões em Sistemas Biológicos”**

elaborada por

DENÍLSON JOSÉ SEIDEL

como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências, no domínio
da Modelagem Matemática

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Luiz Alberto Díaz Rodrigues (Orientador) – UFSM

Prof. Dr. Marat Rafkov (Co-Orientador) – DeFEM

Prof. Dr. Pedro Augusto Pereira Borges – DeFEM

Prof. Dr^a. Maria Cristina Varriale – UFRGS

Ijuí, 3 de Fevereiro de 2006.

*Aos meu pais, Hiltor e Maria da Graça,
meus grandes mestres na escola da vida.*

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Hiltor e Maria da Graça, pelo incansável apoio, incentivo e acima de tudo pelo amor incondicional ao longo de minha vida.

À minha irmã Denise, que mesmo à distância sempre demonstrou apoio.

Ao Professor Dr. Luiz Alberto, pela amizade, dedicação e empenho na orientação deste trabalho.

À Professora Dr^a. Diomar Cristina Mistro pela intensa colaboração ao longo desta pesquisa.

Aos professores do Mestrado em Modelagem Matemática, pelo conhecimento transmitido, ajuda nos momentos de necessidade e pelas amizades formadas.

Ao meu amigo e colega Adriano, sempre pronto para dar seu valioso apoio e oferecer um ombro amigo.

Ao CNPq, pelo apoio financeiro através de uma bolsa de estudos.

E a todos que de alguma forma contribuíram para que este trabalho acontecesse.

*“É graça divina começar bem.
Graça maior é persistir na caminhada certa.
Mas graças das graças, é não desistir nunca.”*

D. Helder Câmara

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE TABELAS	xiii
RESUMO	xiv
ABSTRACT	xv
INTRODUÇÃO	1
1 MODELO CONTÍNUO PARA FORMAÇÃO DE PADRÕES	3
1.1 Sistemas de reação-difusão	3
1.1.1 Princípio de conservação	3
1.1.2 Fluxo difusivo	6
1.2 O Modelo de Turing	8
1.3 Interpretação das condições para instabilidade difusiva	18
1.4 Exemplo de padrões obtidos em um sistema de reação-difusão tipo Turing	21
1.5 Mecanismo de Turing em Ecologia	24
2 UM MODELO DISCRETO PRESA-PREDADOR	27
2.1 Equações a diferenças autônomas de 1 ^a ordem	27
2.1.1 Equações a Diferenças não-lineares	29
2.1.2 Sistemas de equações a diferenças	33

2.2	Efeito Allee	39
2.3	Modelo Presa-Predador com efeito Allee para as presas	47
3	FORMAÇÃO DE PADRÕES ESPACIAIS EM UM MODELO DISCRETO PRESA-PREDADOR	51
3.1	Modelos com estrutura espacial	51
3.2	Redes de Mapas Acoplados em Sistemas Biológicos de Reação-Difusão	53
3.3	Modelo presa-predador espacialmente estruturado	60
3.4	Simulações	62
	CONCLUSÕES	76
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	78

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1	Representação do movimento aleatório dos indivíduos em uma dimensão.	7
Figura 1.2	Esquema dos sistemas (a) ativador-inibidor e (b) com realimentação positiva.	19
Figura 1.3	Seqüência de distribuições espaciais da concentração da substância química b , apresentada em intervalos de 400 iterações.	22
Figura 1.4	Processo de formação de padrão espacial heterogêneo estável do exemplo bidimensional (1.59) – (1.60). Os gráficos (a) a (f) ilustram a densidade da substância química b em cada célula nos tempos: (a) 1, (b) 100, (c) 1000, (d) 2500, (e) 17000 e (f) 20000.	23
Figura 2.1	Diagrama “teia de aranha” da equação (2.11).	33
Figura 2.2	Esquema ilustrando as raízes dentro do intervalo $(-1, 1)$	38
Figura 2.3	(a) A função Allee forte tem limiar populacional k^* e satisfaz as condições (2.38) e (2.39). (b) A função Allee fraco não apresenta limiar, mas satisfaz a condição (2.38) em uma vizinhança de zero com $f'(0) > 1$	41
Figura 2.4	Fator de crescimento (2.43) para $r = 2$ e diversos valores de b	42
Figura 2.5	Gráfico da função em (2.41) fixando $b = 1$ e variando r	44
Figura 2.6	(a) Diagrama teia de aranha da equação (2.41) para $r = 1, 4$, $b = 1$ e $N_0 = 2$. (b) Solução da equação (2.41).	45
Figura 2.7	À esquerda, diagramas teia de aranha da equação (2.41) e à direita as soluções correspondentes, para $r = 2$ e $b = 1$, (a) e (b) $N_0 = 3$, (c) e (d) $N_0 = 0, 6$	46

Figura 2.8	(a), (c) e (e) Diagramas teia de aranha da equação (2.41). (b), (d) e (f) ilustram as respectivas soluções. Os parâmetros utilizados foram (a) e (b) $r = 2, 1$, $b = 1$ e $N_0 = 0, 65$, (c) e (d) $r = 2, 8$, $b = 1$ e $N_0 = 0, 6$, (e) e (f) $r = 2, 4$, $b = 1$ e $N_0 = 4$	47
Figura 2.9	Região de estabilidade do ponto de equilíbrio positivo do modelo presa-predador (2.60) – (2.61).	50
Figura 3.1	Diagrama representando um reticulado onde os indivíduos são distribuídos e a vizinhança com a qual eles podem interagir. . .	54
Figura 3.2	Malha unidimensional com 9 células. A linha vertical indica as fronteiras do domínio.	55
Figura 3.3	Esquema de movimentação local.	57
Figura 3.4	(a) Padrão espacial caótico e (b) população total de hospedeiros (contínua) e parasitóides (tracejada) para $\mu_N = 0, 2$ e $\mu_P = 0, 9$	59
Figura 3.5	(a) Espirais e (b) população total de hospedeiros (contínua) e parasitóides (tracejada) para $\mu_N = 0, 8$ e $\mu_P = 0, 4$	60
Figura 3.6	(a) Padrão heterogêneo estável (“crystal lattice”) e (b) população total de hospedeiros (contínua) e parasitóides (tracejada) para $\mu_N = 0, 05$ e $\mu_P = 1$	61
Figura 3.7	Retrato de fase do modelo adimensional sem dispersão (2.60) – (2.61) para $\alpha = 3, 5$ e $\beta = 2$ ($p^* = 0, 154151$).	63
Figura 3.8	Distribuição espacial inicial (a) das presas e (b) dos predadores.	64
Figura 3.9	Corte na linha 25 da distribuição inicial (a) das presas e (b) dos predadores.	64
Figura 3.10	Padrão espacial estacionário (a) das presas e (b) dos predadores.	65

Figura 3.11 Corte da densidade de equilíbrio na linha 25 do domínio para a população (a) de presas e (b) de predadores.	65
Figura 3.12 (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.	66
Figura 3.13 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. . .	66
Figura 3.14 Padrão espacial para a população (a) de presas e (b) de predadores. A região em branco permanece com densidades abaixo do limiar Allee.	67
Figura 3.15 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. . . .	68
Figura 3.16 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. . .	69
Figura 3.17 Padrão espacial heterogêneo estável estabelecido pela população de presas com densidade inicial abaixo do limiar Allee em (a) 85% e (b) 95% dos “patches”.	70
Figura 3.18 Corte da densidade populacional na linha 30 do habitat para a distribuição inicial (a) de presas e (b) de predadores e para a configuração final (c) de presas e (d) de predadores.	71
Figura 3.19 Padrões espaciais gerados para uma perturbação periódica na distribuição inicial (a) das presas e (b) dos predadores do tipo “listra”. . .	72

Figura 3.20	Densidade de equilíbrio (a) das presas e (b) dos predadores em cada ponto do domínio para uma perturbação inicial periódica em uma direção.	73
Figura 3.21	Evolução temporal da população total (a) de presas e (b) de predadores para uma perturbação periódica do tipo “listra”.	73
Figura 3.22	Corte da densidade populacional na linha 25 do habitat para a distribuição inicial (a) de presas e (b) de predadores e para a configuração final (c) de presas e (d) de predadores.	74
Figura 3.23	Padrões espaciais gerados para uma perturbação periódica na distribuição inicial (a) das presas e (b) dos predadores nas duas direções.	74
Figura 3.24	Densidade de equilíbrio (a) das presas e (b) dos predadores em cada ponto do domínio para uma perturbação inicial periódica nas duas direções.	75
Figura 3.25	Variação temporal da população total (a) de presas e (b) de predadores para uma perturbação periódica nas duas direções.	75

LISTA DE TABELAS

Tabela 3.1	Modelos espacialmente estruturados.	52
------------	---	----

RESUMO

Esta dissertação explora o fenômeno biológico de formação de padrões. A importância deste estudo é evidente devido à complexidade, diversidade e à beleza das formas e padrões encontrados na natureza. Inicialmente analisa-se o modelo proposto por Turing (1952) para a formação de padrões. Trata-se de um sistema de Equações Diferenciais Parciais que descreve a reação e a difusão de duas substâncias químicas. Sob condições particulares, este modelo é capaz de gerar padrões espaciais heterogêneos estacionários a partir de uma instabilidade do estado homogêneo estacionário causada pela difusão. Neste trabalho formula-se um modelo discreto para um sistema presa-predador com efeito Allee no crescimento das presas, combinando a interação e a dispersão. 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.

ABSTRACT

This dissertation explores the biological phenomenon of pattern formation. The importance of this study is evident due to the complexity, diversity and beauty of forms and patterns found in the nature. Initially the model is analyzed proposed by Turing (1952) for the pattern formation. It is a system of Partial Differential Equations that describes the reaction and the diffusion of two chemicals. Under particular conditions, this model is capable to generate stable heterogeneous spatial patterns from the instability of the stationary homogeneous state caused by the diffusion. In this work is formulated a discrete model for a prey-predator system with Allee effect in the preys growth, combining the interaction and the dispersion. The model proposed uses Coupled Map Lattices, where the time and the space are discrete and the state variable continuous. Through simulations it is verified that the model produces stable spatial patterns when the preys population falls below the Allee threshold in certain areas. The type of resulting pattern depends directly on the perturbation around the homogeneous equilibrium state. Furthermore, it is shown that the recolonization of areas would tend to extinction due to Allee effect depends on the preys mobility rate.

INTRODUÇÃO

Uma questão central em Biologia está relacionada com os mecanismos que podem gerar padrões espaciais e formas encontradas na natureza [Murray, 2003]. 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 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].

Segel e 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 e verificar se há formação de padrões espaciais.

Esta dissertação está organizada da seguinte forma: no capítulo 1 é feita uma revisão da teoria de reação-difusão e do modelo original de Turing (1952) usados para modelar a formação de padrões biológicos. No capítulo 2 apresentam-se a construção, a resolução e a análise em termos das propriedades qualitativas das soluções de um modelo presa-predador discreto. Finalmente, o capítulo 3 é dedicado à formulação de um modelo presa-predador discreto espacialmente estruturado para a formação de padrões espaciais e às simulações de vários cenários para avaliar as suas respostas, fundamentado nos resultados obtidos pelas simulações computacionais do modelo matemático em interface aos aspectos teóricos subjacentes.

1 MODELO CONTÍNUO PARA FORMAÇÃO DE PADRÕES

Neste capítulo apresentam-se os argumentos básicos na formulação do modelo de Turing (1952) e alguns conceitos matemáticos úteis que contribuem para o desenvolvimento de uma teoria acerca da formação de padrões biológicos.

Na seção 1.1 apresentam-se os conceitos básicos na formulação de modelos de reação-difusão. O modelo de Turing (1952) é descrito na seção 1.2 e as condições para instabilidade difusiva são determinadas na seção 1.3. Na seção 1.4 é apresentado um exemplo do mecanismo de Turing (1952) para sistemas de reação-difusão e, finalmente, na seção 1.5 discute-se a formação de padrões em Ecologia.

1.1 Sistemas de reação-difusão

A formulação de modelos matemáticos para representar fenômenos da natureza é uma tarefa reconhecidamente muito complexa. Em particular, quando a modelagem diz respeito à dinâmica de populações, normalmente inicia-se o estudo utilizando um princípio básico que consiste em um balanceamento entre a dinâmica vital e a migração, quaisquer que sejam as sutilezas e complexidades dos modelos ecológicos [Bassanezi e Ferreira Jr., 1988]. Os modelos que incluem estes componentes são denominados, de maneira geral, modelos de reação-difusão. Quando as variáveis envolvidas, densidade, espaço e tempo, são consideradas contínuas, estes modelos são descritos por sistemas de Equações Diferenciais Parciais.

1.1.1 Princípio de conservação

Um princípio de conservação é de extrema importância no estudo de fenômenos biológicos, servindo como ponto de referência na descrição de processos

de grande complexidade. Este princípio é basicamente uma contabilidade de como os indivíduos estão “aparecendo” e “desaparecendo” em uma região considerada.

Como hipótese inicial, considera-se aqui uma situação em que a variação do número de indivíduos ocorre em um espaço unidimensional. Na verdade, o modelo unidimensional é utilizado no estudo de processos cujas variações notáveis (em relação ao espaço) ocorrem apenas em uma direção (por exemplo, o movimento e a redistribuição contínua de animais, células e moléculas através do espaço [Edelstein-Keshet, 1988]). A generalização para dimensões maiores é intuitivamente óbvia a partir do caso unidimensional [Murray, 1993].

Se $c(x, t)$ é a função que representa a densidade de indivíduos por unidade de volume no ponto x e no instante t , o número total de indivíduos entre x e $x + \Delta x$ em qualquer instante de tempo é dado por

$$n(t) = \int_x^{x+\Delta x} c(x, t) dx. \quad (1.1)$$

A variação do número de indivíduos que se encontra em $[x, x + \Delta x]$ durante um período de tempo deve-se a: (1) fluxo de indivíduos para dentro e para fora da região através das fronteiras x e $x + \Delta x$ e, (2) processos de “aparecimento” (nascimentos, por exemplo) e “desaparecimento” (mortes, por exemplo) de indivíduos na região $(x, x + \Delta x)$. Assim, a taxa de variação da população contida em $[x, x + \Delta x]$ no instante t pode ser escrita como

$$\frac{d}{dt} \int_x^{x+\Delta x} c(x, t) dx = J(x, t) - J(x + \Delta x, t) + \int_x^{x+\Delta x} f(c) dx. \quad (1.2)$$

A função de fluxo $J(x, t)$ representa a quantidade líquida dos indivíduos que atravessam a fronteira x , no instante t , por unidade de tempo. O fluxo é definido como sendo positivo se um número maior de partículas estão atravessando de acordo com o sentido positivo de x e negativo em caso contrário. O termo

$$\int_x^{x+\Delta x} f(c) dx, \quad (1.3)$$

onde $f(c)$ é denominada função fonte, representa o número líquido de indivíduos “produzidos” no intervalo $(x, x + \Delta x)$ por unidade de tempo, no instante t .

Aplicando o Teorema Fundamental do Cálculo para os termos de fluxo e passando a derivada $\frac{d}{dt}$ para dentro da integral em (1.2), obtém-se

$$\int_x^{x+\Delta x} \left(\frac{\partial c}{\partial t} + \frac{\partial J}{\partial x} - f \right) dx = 0, \quad \text{para } \forall x. \quad (1.4)$$

Considerando o integrando contínuo e observando a arbitrariedade do intervalo $[x, x + \Delta x]$, a equação de conservação pode ser expressa na forma diferencial

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -\frac{\partial J}{\partial x} + f(c). \quad (1.5)$$

Esta equação de conservação pode ser facilmente generalizada para dimensões espaciais maiores. Por exemplo, seja Ω uma região arbitrária em \mathfrak{R}^3 cuja fronteira é $\partial\Omega$. Os indivíduos se movimentam para dentro e para fora desta região em qualquer direção. Assim, tem-se

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} c \, dV = - \int_{\partial\Omega} \vec{J} \cdot d\vec{S} + \int_{\Omega} f \, dV, \quad (1.6)$$

onde $d\vec{S}$ é o vetor elemento de superfície e \vec{J} é um vetor de fluxo.

Supondo que $c(x, y, z, t)$ seja contínua, utiliza-se o Teorema da Divergência de Gauss para converter a primeira integral à direita em uma integral

de volume, isto é,

$$\int_{\partial\Omega} \vec{J} \cdot d\vec{S} = \int_{\Omega} \nabla \cdot \vec{J} dV. \quad (1.7)$$

Assim, a equação (1.6) se reduz a

$$\int_{\Omega} \left(\frac{\partial c}{\partial t} + \nabla \cdot \vec{J} - f \right) dV = 0, \quad (1.8)$$

para qualquer região Ω .

Como a integral é nula para Ω arbitrário, é possível escrever a equação de conservação na forma diferencial

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -\nabla \cdot \vec{J} + f. \quad (1.9)$$

É relevante observar que na formulação do modelo foi assumido que f depende apenas de c . Em algumas situações pode ser necessário assumir variações espaciais e temporais para a função f .

A equação obtida do princípio de conservação é fundamental e indispensável na formulação do modelo. Entretanto, é necessário determinar como os ingredientes f e \vec{J} serão relacionados ao ingrediente básico c .

A seguir define-se a função de fluxo que será utilizada na descrição do modelo de Turing (1952).

1.1.2 Fluxo difusivo

Em muitos processos biológicos os indivíduos, durante a movimentação, descrevem trajetórias individuais (microscópicas) que podem ser interpretadas como

aleatórias. Ao longo deste trabalho o termo aleatório será usado como equiprovável. Se o interesse é descrever este processo do ponto de vista populacional, a idéia não é acompanhar a trajetória de cada indivíduo e sim construir um modelo macroscópico para o movimento coletivo, supondo um movimento aleatório de cada indivíduo.

Por simplicidade, supõe-se que os indivíduos de uma população estejam distribuídos em um espaço unidimensional. Se o movimento é aleatório, em um intervalo de tempo Δt , metade dos indivíduos que estavam na posição x atravessam a secção normal para a direita e metade dos indivíduos em $x + \Delta x$ atravessam da direita para a esquerda [Murray, 1993; Ferreira Jr., 1998], conforme a Figura 1.1.

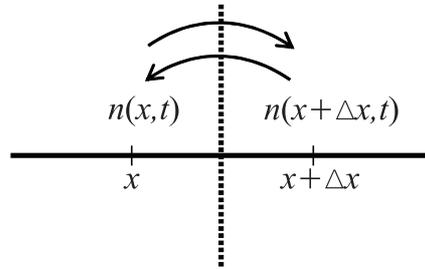


Figura 1.1: Representação do movimento aleatório dos indivíduos em uma dimensão.

Haverá fluxo nos dois sentidos e o fluxo líquido será no sentido de maior para menor concentração. Como a magnitude do fluxo depende da diferença de concentração entre o ponto x e seus pontos vizinhos, uma primeira aproximação é considerar este fluxo proporcional ao gradiente $\frac{\partial c}{\partial x}$.

Observa-se ainda que, se $c(x, t)$ for uma função crescente de x , então o fluxo deverá ser negativo, pois neste caso, haverá maior concentração quanto maior for o valor de x e, portanto mais partículas deverão passar no sentido de x decrescente do que no sentido de x crescente. Assim, o fluxo J deverá ter sinal contrário ao do gradiente $\frac{\partial c}{\partial x}$. Desta forma, a função de fluxo difusivo é definida como

$$J = -D \frac{\partial c}{\partial x}. \quad (1.10)$$

D é chamado de coeficiente de difusão e caracteriza a mobilidade dos

indivíduos em determinado meio. Em geral D é constante mas, em alguns casos, pode depender do meio ou da densidade populacional.

A equação de conservação com o fluxo difusivo (1.10) pode ser escrita em uma dimensão como

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} + f, \quad (1.11)$$

onde $D \geq 0$, constante.

O modelo difusivo clássico com D constante tem se mostrado adequado em diversos processos de dispersão populacional. Em particular, no mecanismo proposto por Turing (1952) para a formação de padrões, a difusão clássica desempenha um papel fundamental.

Uma generalização da equação (1.11) para a situação na qual há, por exemplo, n espécies interagindo em um domínio $\Omega \subset \mathfrak{R}^3$, pode ser feita da seguinte maneira:

$$\frac{\partial \vec{u}}{\partial t} = \overline{D} \nabla^2 \vec{u} + \vec{f}(\vec{u}), \quad (1.12)$$

onde cada componente do vetor $\vec{u} = (u_1, u_2, \dots, u_n)^T$ das densidades populacionais tem um respectivo coeficiente de difusão contido na matriz diagonal $\overline{D}_{n \times n}$ e interage de acordo com o vetor fonte $\vec{f} = (f_1(\vec{u}), f_2(\vec{u}), \dots, f_n(\vec{u}))^T$ [Maini, 1999].

1.2 O Modelo de Turing

O mecanismo proposto por Turing (1952) mostra como duas ou mais substâncias que se difundem sobre uma superfície e reagem entre si podem formar padrões espaciais heterogêneos estáveis tais como manchas ou listras. É importante observar que estes padrões são gerados somente pela dinâmica de interações entre

as substâncias e não por qualquer outro mecanismo externo, como por exemplo a heterogeneidade do meio. Os processos considerados por Turing (1952) foram a difusão de Fick e as interações (reações) entre as substâncias, descritas pela lei de ação das massas.

A difusão clássica (ou de Fick) é um processo no qual o movimento microscópico irregular aleatório dos indivíduos tais como células, bactérias, substâncias químicas ou animais, resulta em um movimento macroscópico regular da população a partir de regiões de altas concentrações para regiões de menores concentrações [Okubo e Levin, 2001]. Desta forma, o processo de difusão clássico de Fick é comumente relacionado a uma tendência uniformizadora que conduz a uma distribuição espacial uniforme (homogênea). Esta propriedade parece contraditória com a formação de estruturas, visto que as estruturas são caracterizadas pela manutenção de contornos e perfis bem definidos [Ferreira Jr., 1998]. Entretanto, o modelo de Turing (1952) mostrou como o comportamento difusivo de duas populações interagindo, sob algumas condições adequadas, pode reverter a tendência uniformizadora da difusão.

O processo de reação descreve a forma de interação entre as populações envolvidas através da lei de ação das massas. Em seu contexto original, essa lei diz que a taxa de colisões de duas espécies químicas em um gás ou solução diluída é proporcional ao produto das duas concentrações [Edelstein-Keshet, 1988]. Em problemas ecológicos, pressupõe-se que a taxa de encontros entre espécies interagentes diferentes seja proporcional ao produto das populações e represente a produção ou a redução destas populações.

As idéias de Turing (1952) aplicadas em Biologia têm sido desenvolvidas a partir dos trabalhos de L. A. Segel [Segel e Jackson, 1972; Segel e Levin, 1976; Levin e Segel, 1985], J. D. Murray [Murray, 1993], H. Meinhardt [Meinhardt, 1982] e muitos outros desde a década de 70. L. A. Segel e J. L. Jackson [Segel e Jackson, 1972] foram os primeiros a apresentar as bases matemáticas da instabilidade induzida pela difusão. Nos livros de L. Edelstein-Keshet [Edelstein-Keshet, 1988] e J. D.

Murray [Murray, 2003] encontra-se uma discussão teórica geral sobre a formação de padrões em Biologia. Resultados matemáticos relacionados às equações de reação-difusão estão disponíveis em P. Grindrod [Grindrod, 1996] e A. Okubo e S. A. Levin [Okubo e Levin, 2001], entre outros.

Na literatura específica sobre sistemas de reação-difusão, é usual encontrar o modelo de Turing (1952), em sua forma geral, para somente duas substâncias químicas a e b ,

$$\frac{\partial a}{\partial t} = D_a \nabla^2 a + F(a, b), \quad (1.13)$$

$$\frac{\partial b}{\partial t} = D_b \nabla^2 b + G(a, b), \quad (1.14)$$

onde D_a e D_b são os coeficientes de difusão das substâncias químicas a e b , respectivamente, e $F(a, b)$ e $G(a, b)$ são funções não-lineares responsáveis pela interação entre as substâncias.

Um indicador de um problema diferencial bem posto é a presença de condições de contorno, isto é, condições iniciais e de fronteira. Para as condições de fronteira, uma escolha típica é usar as condições de fronteira de fluxo zero. Há várias razões para isso, mas a principal delas é a certificação de que não há entrada externa das substâncias químicas a e b que poderiam influenciar no processo de formação do padrão resultante.

Matematicamente, as condições de fronteira com fluxo zero podem ser representadas por

$$\vec{n} \cdot \nabla \begin{pmatrix} a \\ b \end{pmatrix} = 0 \quad \text{em } \partial\Omega, \quad (1.15)$$

onde $\partial\Omega$ é a fronteira do domínio $\Omega \subset \mathfrak{R}^3$ e \vec{n} é um vetor normal unitário externo a $\partial\Omega$.

Já em relação às condições iniciais (quando $t = 0$), opta-se por defini-las como

$$\begin{aligned} a(\mathbf{x}, 0) &= \rho_1(\mathbf{x}), \\ b(\mathbf{x}, 0) &= \rho_2(\mathbf{x}), \end{aligned} \tag{1.16}$$

onde $\mathbf{x} \in \mathfrak{R}^3$ e ρ_1 e ρ_2 são funções escolhidas de acordo com o interesse para cada caso estudado.

Análise da Estabilidade Linear

Análise da estabilidade linear é um método usado freqüentemente para estudar a resposta de um sistema a perturbações na vizinhança de um ponto fixo. Essa análise considera somente os termos lineares e assim os resultados podem ser insuficientes para descrever as dinâmicas de sistemas não-lineares. No entanto, no contexto de modelos de reação-difusão, dentro de suas limitações o método é efetivo, predizendo a existência de uma instabilidade em torno de um estado de equilíbrio.

A análise da estabilidade linear dos casos bi e tridimensionais do sistema de reação-difusão é uma generalização imediata do caso unidimensional [Edelstein-Keshet, 1988]. Por isso, o modelo de reação-difusão utilizado para a obtenção das condições gerais para a formação de padrões é unidimensional, descrito pelas seguintes equações:

$$\frac{\partial a}{\partial t} = D_a \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} + f(a, b), \tag{1.17}$$

$$\frac{\partial b}{\partial t} = D_b \frac{\partial^2 b}{\partial x^2} + g(a, b), \tag{1.18}$$

onde $0 < x < L$ e $t > 0$.

As condições de fronteira são dadas por

$$\frac{\partial a}{\partial x} = \frac{\partial b}{\partial x} = 0 \quad \text{em } x = 0, \quad (1.19)$$

$$\frac{\partial a}{\partial x} = \frac{\partial b}{\partial x} = 0 \quad \text{em } x = L, \quad (1.20)$$

e as condições iniciais por

$$\begin{aligned} a(x, 0) &= \delta_1(x), \\ b(x, 0) &= \delta_2(x). \end{aligned} \quad (1.21)$$

Como pode ser observado no sistema (1.17) – (1.18), quando os termos de reação são nulos, ou seja, $f = 0$ e $g = 0$, o sistema se reduz a duas equações de difusão independentes. Isso quer dizer que o acoplamento é através das funções (em geral não-lineares) de reação $f(a, b)$ e $g(a, b)$.

Para realizar a análise da estabilidade linear, torna-se necessário o conhecimento de alguns conceitos importantes, como o de estado homogêneo estacionário, isto é:

Um estado homogêneo estacionário de um modelo de Equações Diferenciais Parciais é uma solução que é constante no espaço e no tempo.

Para (1.17) – (1.18),

$$\begin{aligned} a &= a_0, \\ b &= b_0, \end{aligned} \quad (1.22)$$

onde a_0 e b_0 são constantes no espaço e no tempo.

Substituindo (1.22) em (1.17) – (1.18), respectivamente, obtém-se

$$f(a_0, b_0) = g(a_0, b_0) = 0. \quad (1.23)$$

A estabilidade do estado homogêneo estacionário (a_0, b_0) pode ser analisada através do estudo do comportamento do sistema quando pequenas perturbações não homogêneas, designadas por \bar{a} e \bar{b} , são introduzidas, isto é, consideram-se soluções perturbadas da forma

$$\begin{aligned} a &= a_0 + \bar{a}, \\ b &= b_0 + \bar{b}, \end{aligned} \tag{1.24}$$

e analisa-se sua evolução temporal.

Convém ressaltar que as equações (1.17) – (1.18) são dotadas de termos não-lineares, mas o fato de \bar{a} e \bar{b} serem perturbações suficientemente pequenas permite linearizar f e g em torno do estado homogêneo estacionário (a_0, b_0) , usando uma expansão de Taylor. Isto é,

$$f(a, b) = f(a_0, b_0) + \frac{\partial f}{\partial a}(a_0, b_0) + \frac{\partial f}{\partial b}(a_0, b_0) + \text{termos de ordens superiores} \tag{1.25}$$

$$g(a, b) = g(a_0, b_0) + \frac{\partial g}{\partial a}(a_0, b_0) + \frac{\partial g}{\partial b}(a_0, b_0) + \text{termos de ordens superiores} \tag{1.26}$$

Substituindo (1.24) em (1.17) – (1.18), respectivamente, usando (1.23) e tomando a aproximação linear das expansões de Taylor para f e g , segue que

$$\frac{\partial \bar{a}}{\partial t} = D_a \frac{\partial^2 \bar{a}}{\partial x^2} + k_{11} \bar{a} + k_{12} \bar{b}, \tag{1.27}$$

$$\frac{\partial \bar{b}}{\partial t} = D_b \frac{\partial^2 \bar{b}}{\partial x^2} + k_{21} \bar{a} + k_{22} \bar{b}, \tag{1.28}$$

onde

$$\begin{aligned}
k_{11} &= \left. \frac{\partial f}{\partial a} \right|_{(a_0, b_0)}, & k_{12} &= \left. \frac{\partial f}{\partial b} \right|_{(a_0, b_0)}, \\
k_{21} &= \left. \frac{\partial g}{\partial a} \right|_{(a_0, b_0)}, & k_{22} &= \left. \frac{\partial g}{\partial b} \right|_{(a_0, b_0)}.
\end{aligned} \tag{1.29}$$

Utilizando a forma matricial, essas equações podem ser reescritas da seguinte maneira:

$$W_t = KW + D_{ab}W_{xx}, \tag{1.30}$$

onde W_t designa a derivada parcial de W em relação a t , W_{xx} a derivada parcial de segunda ordem em relação a x e

$$W = \begin{pmatrix} \bar{a} \\ \bar{b} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a - a_0 \\ b - b_0 \end{pmatrix}, \tag{1.31}$$

$$K = \begin{pmatrix} k_{11} & k_{12} \\ k_{21} & k_{22} \end{pmatrix}, \tag{1.32}$$

$$D_{ab} = \begin{pmatrix} D_a & 0 \\ 0 & D_b \end{pmatrix}. \tag{1.33}$$

O sistema (1.30) pode ser resolvido pelo método de separação de variáveis [Boyce e DiPrima, 1998; Jones e Sleeman, 2003]. Para uma análise da estabilidade linear, é suficiente assumir soluções da forma

$$W = \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \end{pmatrix} e^{\lambda t} \cos qx, \tag{1.34}$$

onde λ e q são constantes. Esta forma de solução não é a solução mais geral para (1.30). Na verdade poderia ser escolhida uma solução da forma

$$W = \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \end{pmatrix} e^{\lambda t} \text{sen } qx, \quad (1.35)$$

ou mesmo a combinação linear de tais soluções. Entretanto, qualquer escolha conduz a mesma análise e, portanto, não há perda de generalidade.

Substituindo (1.34) em (1.30) e dividindo-se as equações resultantes por $e^{\lambda t} \cos qx$ obtém-se:

$$\begin{aligned} \lambda \alpha_1 &= k_{11} \alpha_1 + k_{12} \alpha_2 - D_a q^2 \alpha_1, \\ \lambda \alpha_2 &= k_{21} \alpha_1 + k_{22} \alpha_2 - D_b q^2 \alpha_2. \end{aligned} \quad (1.36)$$

Agrupando os termos semelhantes, têm-se as seguintes equações em função de α_1 e α_2 expressas na forma matricial

$$\begin{pmatrix} \lambda - k_{11} + D_a q^2 & -k_{12} \\ -k_{21} & \lambda - k_{22} + D_b q^2 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}. \quad (1.37)$$

Como o sistema acima é homogêneo, sempre existe a solução trivial $\alpha_1 = \alpha_2 = 0$. Mas isto não é interessante pois implicaria que as perturbações \bar{a} e \bar{b} seriam identicamente nulas para todo t . Assim, uma solução não trivial existe se, e somente se,

$$\det \begin{pmatrix} \lambda - k_{11} + D_a q^2 & -k_{12} \\ -k_{21} & \lambda - k_{22} + D_b q^2 \end{pmatrix} = 0, \quad (1.38)$$

isto é,

$$\lambda^2 - \epsilon \lambda + \gamma = 0, \quad (1.39)$$

onde

$$\epsilon = -q^2(D_a + D_b) + k_{11} + k_{22}, \quad (1.40)$$

e

$$\gamma = D_a D_b (q^2)^2 - (D_a k_{22} + D_b k_{11}) q^2 + k_{11} k_{22} - k_{12} k_{21}. \quad (1.41)$$

Conforme a solução (1.34), λ determina se as perturbações não homogêneas (\bar{a}, \bar{b}) do estado homogêneo estacionário (a_0, b_0) serão ampliadas ou atenuadas. Isto é, se $Re\lambda > 0$ então a solução (1.34) cresce exponencialmente com o tempo e, portanto, é instável. Isto significa que o estado homogêneo estacionário (a_0, b_0) é instável para pequenas perturbações espacialmente não homogêneas. Por outro lado, se $Re\lambda < 0$ então o estado homogêneo estacionário (a_0, b_0) é estável para pequenas perturbações espacialmente não homogêneas.

Turing (1952) mostrou que complicados padrões espaciais podem ser gerados devido a um fenômeno conhecido como instabilidade difusiva:

A instabilidade difusiva ocorre quando um estado homogêneo estacionário é estável para pequenas perturbações espaciais na ausência de difusão, mas instável para pequenas perturbações espaciais quando a difusão está presente.

Para dar ênfase ao efeito desestabilizante da difusão proposto por Turing (1952), considera-se que na ausência da difusão o estado homogêneo estacionário é estável, ou em outras palavras, a parte real de λ_1 e λ_2 é negativa. Substituindo $D_a = D_b = 0$ em (1.39) obtém-se

$$\lambda^2 - (k_{11} + k_{22})\lambda + (k_{11}k_{22} - k_{12}k_{21}) = 0. \quad (1.42)$$

Assim, as condições de estabilidade ($Re\lambda_i < 0$, $i = 1, 2$) são:

$$k_{11} + k_{22} < 0, \quad (1.43)$$

$$k_{11}k_{22} - k_{12}k_{21} > 0. \quad (1.44)$$

Por outro lado, admitindo-se a influência da difusão ($D_a \neq 0$ e $D_b \neq 0$), pela equação (1.39) chega-se às seguintes condições para a estabilidade de (a_0, b_0) :

$$\epsilon < 0, \quad (1.45)$$

$$\gamma > 0. \quad (1.46)$$

Assim, ocorre instabilidade devido à presença de difusão (instabilidade difusiva) se uma das desigualdades acima não for satisfeita. A condição (1.45) sempre é verdadeira, partindo do pressuposto que (1.43) deve ser verificada e também observando que D_a , D_b e q^2 são grandezas positivas. Neste caso, a única opção é exigir que a condição (1.46) seja violada, isto é,

$$\gamma < 0 \quad (1.47)$$

ou

$$D_a D_b (q^2)^2 - (D_a k_{22} + D_b k_{11}) q^2 + k_{11} k_{22} - k_{12} k_{21} < 0. \quad (1.48)$$

Como $k_{11} k_{22} - k_{12} k_{21} > 0$, o termo $D_a k_{22} + D_b k_{11}$ deve ser necessariamente positivo,

$$D_a k_{22} + D_b k_{11} > 0. \quad (1.49)$$

A equação (1.41) mostra que γ é uma função quadrática de q^2 , $\gamma = H(q^2)$, cujo gráfico é uma parábola com valor mínimo para

$$q_{min}^2 = \frac{D_a k_{22} + D_b k_{11}}{2D_a D_b} \quad (1.50)$$

dado por

$$H(q_{min}^2) = -\frac{(D_a k_{22} + D_b k_{11})^2}{4D_a D_b} + k_{11} k_{22} - k_{12} k_{21}. \quad (1.51)$$

Isto posto, a condição (1.47) é satisfeita se $\gamma(q_{min}^2) < 0$ para algum $q^2 \neq 0$, isto é,

$$(D_a k_{22} + D_b k_{11})^2 - 4D_a D_b (k_{11} k_{22} - k_{12} k_{21}) > 0. \quad (1.52)$$

Portanto, as condições necessárias e suficientes para a ocorrência de instabilidade difusiva são dadas por (1.43), (1.44) e (1.52).

1.3 Interpretação das condições para instabilidade difusiva

O estudo desenvolvido até aqui serviu de base para fornecer as condições que levam à instabilidade devido aos mecanismos de reação e difusão. Todavia, ainda é possível explorar e estender estas condições por meio de sua interpretação física ou biológica.

A condição (1.43) significa que k_{11} ou k_{22} deve ser negativo. Sem perda de generalidade, supõe-se que $k_{22} < 0$. Da desigualdade (1.49) conclui-se que necessariamente $k_{11} > 0$ pois D_a e D_b são positivos. Isto significa que a substância a é ativada pela sua própria taxa de produção enquanto a substância b é inibida pela sua taxa de produção. Neste caso, a é denominado de ativador e b de inibidor.

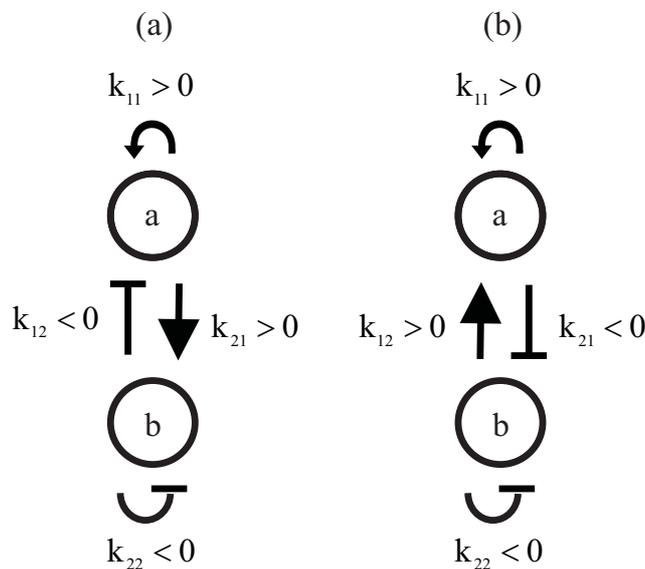
Como $k_{11}k_{22} - k_{12}k_{21} > 0$ e $k_{11}k_{22} < 0$, conclui-se que

$$k_{12}k_{21} < 0. \tag{1.53}$$

Isto significa que k_{12} e k_{21} precisam ter sinais opostos e portanto há somente duas possibilidades para os sinais dos elementos da matriz jacobiana K :

$$\begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix} \quad \text{ou} \quad \begin{pmatrix} + & + \\ - & - \end{pmatrix}. \tag{1.54}$$

Estes sistemas são conhecidos, por razões históricas, como sistema ativador-inibidor e sistema com realimentação positiva, respectivamente, os quais estão representados esquematicamente na Figura 1.2.



Fonte: Adaptado de [Miura e Maini, 2004].

Figura 1.2: Esquema dos sistemas (a) ativador-inibidor e (b) com realimentação positiva.

Para compreender melhor o significado deste esquema, utiliza-se como exemplo os sinais dos elementos da matriz jacobiana do sistema ativador-inibidor (o raciocínio é análogo para o caso de realimentação positiva).

- $k_{11} > 0$ o ativador promove a sua própria produção.
- $k_{12} < 0$ o inibidor inibe a produção do ativador.
- $k_{21} > 0$ o ativador promove a produção do inibidor.
- $k_{22} < 0$ o inibidor inibe a sua própria produção.

Além disso, a desigualdade (1.49) também pode ser empregada para fornecer informações sobre os coeficientes de difusão D_a e D_b . Dividindo-a por D_b , encontra-se

$$\frac{D_a}{D_b}k_{22} + k_{11} > 0, \quad (1.55)$$

e deste modo, $D_a \neq D_b$. Caso contrário a desigualdade (1.43) não é verdadeira. Em termos do mecanismo ativador-inibidor ($k_{11} > 0$ e $k_{22} < 0$), por exemplo, pela condição (1.49) tem-se

$$\frac{D_b}{D_a} > -\frac{k_{22}}{k_{11}} > 1, \quad (1.56)$$

pois $k_{11} + k_{22} < 0 \Rightarrow -\frac{k_{22}}{k_{11}} > 1$ ou $D_b > D_a$. Isto significa que o inibidor se difunde mais rápido do que o ativador.

Estas interpretações, aliadas ao suporte teórico fornecido, permitem ter uma visão geral de como a instabilidade difusiva é desencadeada. Entretanto, é importante observar que esta análise é válida para perturbações suficientemente pequenas pois, em caso contrário, a aproximação linear das equações (1.27) e (1.28) não é válida.

1.4 Exemplo de padrões obtidos em um sistema de reação-difusão tipo Turing

Conforme Turk (1991), o modelo de reação-difusão proposto por Turing (1952) para geração de padrões em uma dimensão é dado por

$$\Delta a_i = s(16 - a_i b_i) + D_a(a_{i+1} + a_{i-1} - 2a_i), \quad (1.57)$$

$$\Delta b_i = s(a_i b_i - b_i - \beta_i) + D_b(b_{i+1} + b_{i-1} - 2b_i). \quad (1.58)$$

Estas equações representam uma discretização de um modelo contínuo de reação-difusão, onde cada “célula” i tem como vizinhas as células de índices “ $i - 1$ ” e “ $i + 1$ ”. a_i e b_i são as concentrações das substâncias químicas a e b , respectivamente, na i -ésima célula, e D_a e D_b são as constantes de difusão de a e b , respectivamente. A quantidade $\Delta a_i = a_i^{t+1} - a_i^t$ indica a variação da concentração da substância química a no intervalo de tempo $\Delta t = 1$ (análogo para a substância química b). Os valores de β_i são fontes de pequenas irregularidades na concentração química em cada célula i .

A simulação do sistema dado pelas equações (1.57) – (1.58) foi implementada em um programa desenvolvido com o software *MatLab 6.5*. A Figura 1.3 ilustra a evolução da concentração da substância b em um domínio de 60 células com condições de fronteira reflexivas. Inicialmente as concentrações a_i e b_i foram consideradas iguais a 4 para todo i . Os parâmetros adotados são $D_a = 0,25$, $D_b = 0,0625$ e $s = 0,03125$. A perturbação β_i foi considerada aleatória, variando entre $12 \pm 0,05$. Estes valores foram escolhidos a partir das simulações realizadas por Turk (1991).

Como é possível observar na Figura 1.3 (d), após 1600 iterações, um padrão espacial heterogêneo unidimensional é estabelecido, não mudando com o tempo e apresentando uma característica peculiar de picos e vales. Este padrão de picos e vales não é alterado significativamente quando realizam-se simulações modificando a perturbação inicial β_i .

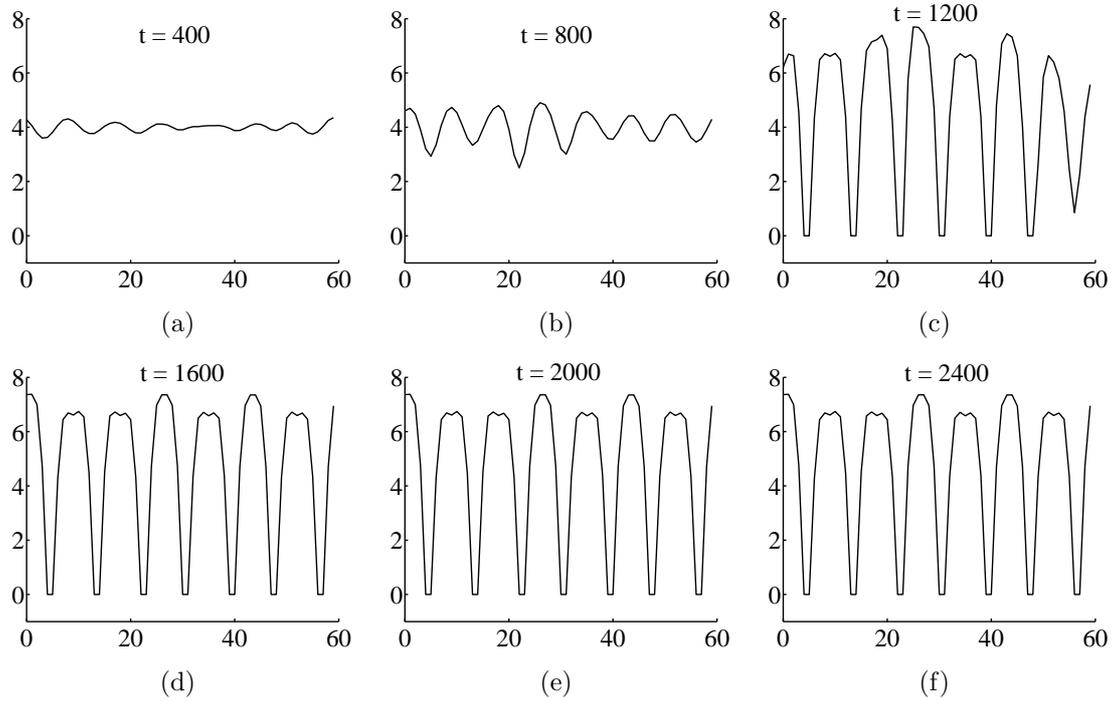


Figura 1.3: Sequência de distribuições espaciais da concentração da substância química b , apresentada em intervalos de 400 iterações.

Uma pequena modificação no sistema (1.57) – (1.58) permite considerar um domínio bidimensional, isto é, uma rede quadrada de células. O processo difusivo ocorre agora para as quatro células vizinhas mais próximas na rede.

Neste caso, o sistema de equações torna-se:

$$\Delta a_{i,j} = s(16 - a_{i,j}b_{i,j}) + D_a(a_{i+1,j} + a_{i-1,j} + a_{i,j+1} + a_{i,j-1} - 4a_{i,j}), \quad (1.59)$$

$$\Delta b_{i,j} = s(a_{i,j}b_{i,j} - b_{i,j} - \beta_{i,j}) + D_b(b_{i+1,j} + b_{i-1,j} + b_{i,j+1} + b_{i,j-1} - 4b_{i,j}) \quad (1.60)$$

A Figura 1.4 mostra o processo de formação de padrões gerado pelo sistema de equações (1.59) – (1.60) em um reticulado de 64×64 células. A distribuição inicial é uniforme e igual a 4 para as concentrações das duas substâncias químicas envolvidas. A escolha dos valores dos parâmetros foi baseada no trabalho de G. Turk [Turk, 1991]: $D_a = 0,125$; $D_b = 0,03125$; $s = 0,01$ e $\beta_{i,j} = 12 \pm 0,1$. Observa-se que os vales de concentração b que aparecem no caso unidimensional

tomam a forma de manchas em duas dimensões (cor escura na Figura 1.4 (e) e (f)). É característico deste sistema apresentar altas concentrações da substância a em regiões onde a concentração de b é baixa. A substância química a é conhecida como inibidor uma vez que altos valores de a em uma região bem definida (mancha) evita a formação de outras manchas nas proximidades.

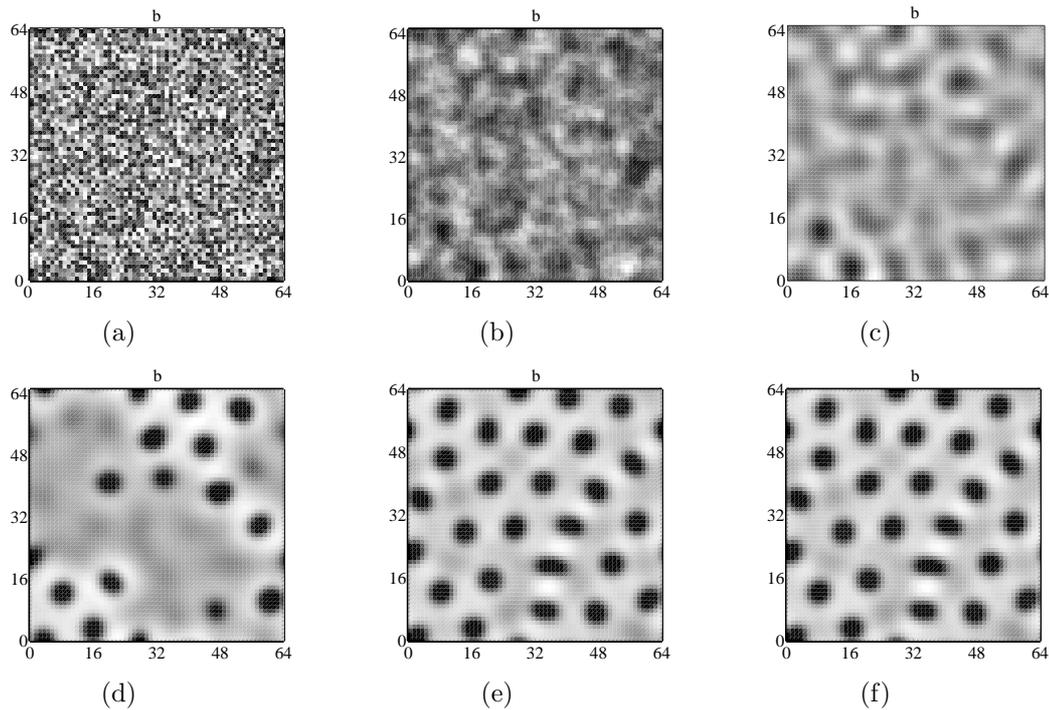


Figura 1.4: Processo de formação de padrão espacial heterogêneo estável do exemplo bidimensional (1.59) – (1.60). Os gráficos (a) a (f) ilustram a densidade da substância química b em cada célula nos tempos: (a) 1, (b) 100, (c) 1000, (d) 2500, (e) 17000 e (f) 20000.

Nesta simulação, o padrão espacial heterogêneo alcança um estado de equilíbrio após 17000 iterações. Observa-se ainda que manchas de diferentes tamanhos podem ser obtidas modificando o valor dos parâmetros. Valores pequenos de s tornam o processo de reação do sistema mais lento em relação à difusão e isto produz manchas maiores. Valores maiores de s produzem manchas menores.

1.5 Mecanismo de Turing em Ecologia

Na natureza as espécies não vivem isoladas, pelo contrário, se relacionam entre si de modo muito complexo. Estas relações complexas podem ser analisadas considerando em uma primeira instância as relações de duas espécies.

As espécies podem interagir de diferentes formas como, por exemplo, a competição, a predação e o mutualismo. A competição acontece quando vários indivíduos de uma mesma espécie (ou das duas espécies) inibem uns aos outros ou dependem dos mesmos recursos limitados. A predação é a situação na qual uma espécie (o predador) alimenta-se da outra espécie (a presa), cuja nutrição está condicionada a outra fonte de alimento. Já o mutualismo ocorre quando as espécies se beneficiam mutuamente [Guzmán, 2000].

A natureza semelhante das equações que descrevem interações ecológicas e as equações que descrevem substâncias químicas, permite prever que a formação de padrões espaciais via instabilidade difusiva pode ocorrer em sistemas presa-predador. Entretanto, é importante observar que o modelo clássico de Lotka-Volterra, acrescido de termos de difusão não apresenta instabilidade difusiva [Segel e Jackson, 1972].

Segel e Jackson (1972) propõem que as interações entre duas espécies, presa e predador, possam ocorrer de acordo com um sistema ativador-inibidor. O modelo analisado por esses autores envolve um sistema presa-predador descrito pelas equações:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = (k_0 + k_1 N)N - aNP + \mu_1 \nabla^2 N, \quad (1.61)$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = bNP - dP - cP^2 + \mu_2 \nabla^2 P, \quad (1.62)$$

onde $N(x, y, t)$ e $P(x, y, t)$ denotam as densidades populacionais de presas e predadores, respectivamente, na posição (x, y) , no tempo t e $k_0, k_1, a, b, c, d, \mu_1$ e μ_2 são todas constantes positivas.

O consumo de presas pelos predadores, e o conseqüente aumento do crescimento da população de predadores, é assumido como simplesmente proporcional ao produto das densidades populacionais (lei de ação das massas).

A taxa de crescimento específico das presas ($k_0 + k_1N$) é uma função crescente da densidade das presas (autoativação). Os autores observam que isto é adequado para densidades populacionais baixas; para densidades suficientemente altas, a taxa de crescimento deveria ser uma função decrescente da densidade das presas. No entanto, para o propósito de mostrar a ocorrência de instabilidade difusiva em um contexto ecológico é suficiente considerar uma taxa de crescimento específico crescente para densidades populacionais baixas.

A existência dos predadores está condicionada ao consumo de presas. Seu crescimento é limitado não somente pelo termo $-dP$ mas também pelo termo quadrático $-cP^2$. O termo de mortalidade dos predadores $-cP^2$, denominado termo de “combate”, mostra-se indispensável para que o modelo produza uma instabilidade difusiva. Na verdade, o termo de mortalidade $-dP$ pode ser desprezado.

Para uma melhor compreensão de como a instabilidade difusiva gera padrões em uma interação do tipo presa-predador, retoma-se neste momento a teoria de reação-difusão sobre o sistema ativador-inibidor discutido na seção 1.3, na qual as presas representam um ativador e os predadores um inibidor.

Quando não há dispersão, a ativação das presas e a inibição dos predadores se contrapõem para produzir um equilíbrio estável. Entretanto, quando a dispersão é adicionada e os predadores estão longe das densidades elevadas das presas, o sistema pode ser desestabilizado. Em particular, as densidades das presas aumentam e os predadores respondem; um pouco da inibição dos predadores é dissipada por que os predadores se difundem longe das eclosões das presas; a chave desta “dissipação” é a difusão suficientemente mais rápida do predador [Kareiva, 1990].

Assim, os ingredientes chave para a formação de padrões em uma dinâmica presa-predador são (1) o predador se dispersa mais rápido que a presa,

(2) em baixas densidades, um aumento na densidade da presa tende a aumentar a taxa de crescimento da população da presa e (3) um aumento na densidade do predador diminui o crescimento da população de presas e predadores [Holmes *et al.*, 1994].

2 UM MODELO DISCRETO PRESA-PREDADOR

Este capítulo é dedicado a uma apresentação dos modelos discretos e à formulação e análise de um modelo discreto presa-predador com efeito Allee para as presas.

Na seção 2.1 é feita uma introdução às Equações a Diferenças e sistemas de Equações a Diferenças. O conceito de efeito Allee bem como sua representação em um modelo discreto para uma espécie são apresentados na seção 2.2. Finalmente, na seção 2.3, um modelo presa-predador com efeito Allee para as presas é proposto e analisado.

2.1 Equações a diferenças autônomas de 1^a ordem

Existem fenômenos biológicos, especialmente no contexto de dinâmica populacional, onde a modelagem é mais apropriada quando feita através de modelos discretos. Isto ocorre em muitas espécies que não têm sobreposição entre gerações (isto é, os adultos morrem e são substituídos por seus descendentes em intervalos fixos de tempo) ou em dinâmicas de organismos que sofrem mudanças abruptas ou passam por uma seqüência de ciclos discretos durante a vida. Uma descrição detalhada sobre organismos que apresentam períodos regulares e bem definidos na sua reprodução encontra-se no livro de M. Kot [Kot, 2001].

Em tais casos, o modelo deve estabelecer uma dinâmica que relacione a população no tempo $t + 1$, denotada por N_{t+1} , com a população na geração t , N_t . Este cenário de variações discretas leva à construção de modelos governados por equações a diferenças, da forma

$$N_{t+1} = f(N_t), \tag{2.1}$$

onde f é uma função de N_t .

As soluções para a equação (2.1), dada uma população inicial N_0 , podem ser obtidas recursivamente, ou seja, $N_1 = f(N_0)$, $N_2 = f(N_1)$, e assim sucessivamente.

A equação a diferenças linear mais simples afirma que a população de uma espécie na geração seguinte é proporcional à população atual. Sendo N_t o número de indivíduos na geração t , segue que

$$N_{t+1} = \lambda N_t, \quad \lambda > 0. \quad (2.2)$$

O fator λ indica que cada indivíduo deixa λ descendentes antes de morrer.

Supondo inicialmente que uma população tem N_0 indivíduos, da equação (2.2), obtém-se

$$\begin{aligned} N_1 &= \lambda N_0, \\ N_2 &= \lambda N_1 = \lambda(\lambda N_0) = \lambda^2 N_0, \\ N_3 &= \lambda N_2 = \lambda(\lambda^2 N_0) = \lambda^3 N_0, \\ &\vdots \\ N_t &= \lambda^t N_0. \end{aligned}$$

Assim, para a geração t ,

$$N_t = \lambda^t N_0. \quad (2.3)$$

Portanto, a solução da equação (2.2) (isto é, a fórmula geral que rela-

ciona N_t para o estágio t e para algum valor inicial N_0) dada pela expressão (2.3) acima indica que a população cresce ou decai geometricamente. Isto é, se $\lambda > 1$, cada indivíduo deixa mais de um descendente e a população cresce geometricamente. Se $0 < \lambda < 1$, a população decresce com as gerações sucessivas. Finalmente, se $\lambda = 1$, N_t é constante nas gerações seguintes.

O modelo discreto (2.2) cuja solução é dada pela expressão (2.3) é análogo ao modelo malthusiano contínuo, o qual baseia-se na hipótese de que a taxa de nascimento ou decaimento populacional é proporcional ao número de indivíduos:

$$\frac{dN}{dt} = \alpha N, \quad \alpha \text{ constante.} \quad (2.4)$$

Para tornar esta analogia mais evidente basta considerar $\lambda = e^\alpha$. Entretanto, é oportuno lembrar que nas equações a diferenças t é uma variável discreta que assume valores inteiros.

2.1.1 Equações a Diferenças não-lineares

Uma equação a diferenças não-linear de primeira ordem é uma equação da forma

$$N_{t+1} = f(N_t), \quad (2.5)$$

onde a função f depende de combinações não-lineares de seu argumento N_t .

A importância do estudo de equações a diferenças não-lineares está relacionada ao fato de que a grande maioria dos processos biológicos são realmente não-lineares. Por exemplo, o crescimento auto-regulado de uma população ou as interações entre espécies conduzem a não linearidades.

Em geral, não é possível obter soluções analíticas para equações a diferenças não-lineares. Entretanto, é possível obter informações sobre o comportamento qualitativo das soluções com o auxílio de um computador. Do ponto de vista prático, uma vez conhecida $f(N_t)$ é possível calcular N_{t+1} e as gerações subsequentes com o uso recursivo da equação (2.5).

A análise das propriedades das soluções de equações não-lineares requer a familiarização com alguns conceitos básicos, tais como soluções de equilíbrio e estabilidade.

Equilíbrio

O conceito de estado de equilíbrio diz respeito à ausência de mudanças em um sistema com relação ao tempo. Entretanto, é oportuno questionar se estas soluções estáticas existem em situações da realidade ou ainda, quando elas existem, se são ou não interessantes, como acontece em problemas envolvendo fenômenos dinâmicos tais como crescimento, dispersão e reprodução de uma população.

Na verdade, em alguns casos estas soluções são de interesse intrínseco pois muitos organismos altamente evoluídos têm desenvolvido complicados mecanismos internos para manter temperaturas corporais e outros fatores em níveis constantes apropriados, com o propósito de assegurar a sua estabilidade fisiológica. Além de sua importância biológica, no modelo, é freqüentemente verdadeiro que examinando cuidadosamente o que acontece em um ponto de equilíbrio, é possível compreender melhor o comportamento do sistema como um todo.

Uma solução de equilíbrio N^* , no contexto de equações a diferenças, é definida como o valor que satisfaz

$$N_{t+1} = N_t = N^*, \quad (2.6)$$

de modo que há equilíbrio quando não ocorrem variações do estágio t para o estágio $t + 1$.

Estabilidade

Em algumas situações biológicas muitas vezes é significativo avaliar a estabilidade dos estados de equilíbrio pois quando estes são instáveis, grandes flutuações populacionais podem acontecer, podendo, por exemplo, levar uma população à extinção.

Desta maneira, é adequado investigar o que acontecerá com uma solução N_t próxima de N^* , isto é, se ela se aproximará ou se afastará de N^* com o passar do tempo. Assim, o conceito de estabilidade está associado à resposta de uma solução próxima à solução de equilíbrio:

$$N_t = N^* + \delta_t, \quad (2.7)$$

onde δ_t representa uma pequena perturbação do estado de equilíbrio N^* .

Neste momento, o objetivo é determinar se a perturbação δ_t tende a aumentar ou diminuir com o tempo. Assim, substituindo (2.7) na equação (2.5), obtém-se

$$N^* + \delta_{t+1} = f(N^* + \delta_t). \quad (2.8)$$

Explorando o fato que δ_t é uma quantidade pequena, é possível expandir a função f em uma série de Taylor em torno de N^* :

$$f(N^* + \delta_t) = f(N^*) + f'(N^*)\delta_t + \mathcal{O}(\delta_t^2). \quad (2.9)$$

Os termos “muito pequenos” $\mathcal{O}(\delta_t^2)$ podem ser desprezados, ao menos perto do ponto de equilíbrio. Substituindo a aproximação acima na equação (2.8) resulta a seguinte equação a diferenças linear de primeira ordem para a perturbação δ_t :

$$\delta_{t+1} = f'(N^*)\delta_t. \quad (2.10)$$

A análise que foi realizada para a solução da equação a diferenças linear (2.2) permite chegar a seguinte condição de estabilidade:

$$N^* \text{ é um ponto de equilíbrio estável da equação (2.1) } \Leftrightarrow |f'(N^*)| < 1.$$

Os pontos de equilíbrio e a análise de sua estabilidade também podem ser determinados utilizando o método gráfico conhecido como diagrama de Lamerey (ou teia de aranha). Considera-se no plano cartesiano os valores de N_t no eixo das abscissas e N_{t+1} no eixo das ordenadas. Os pontos de equilíbrio são dados pela interseção do gráfico da equação $f(N_t) = N_{t+1}$ com a reta bissetriz $N_{t+1} = N_t$. O método consiste de uma seqüência de sucessivas iterações de uma equação a diferenças, com uma condição inicial N_0 estabelecida. A partir do valor inicial N_0 no eixo horizontal do plano cartesiano (valores de N_t), é traçada uma reta vertical até interceptar f , obtendo-se assim, o valor da primeira iteração (N_1) no eixo das ordenadas (valores de N_{t+1}). Então traça-se uma reta horizontal nesse ponto até interceptar a diagonal $N_{t+1} = N_t$. Esse é o ponto a partir do qual é desenhada uma nova linha vertical até interceptar f e deste modo obter N_2 . Repetindo esse processo, geram-se tantas iterações quantas forem necessárias para responder à questão da estabilidade dos pontos de equilíbrio.

Como um exemplo ilustrativo utiliza-se a equação a diferenças logística

$$N_{t+1} = rN_t(1 - N_t), \quad r > 0, \quad (2.11)$$

cujo diagrama “teia de aranha” é mostrado na Figura 2.1 para $N_0 = 0,1$ e $r = 2,8$. A seqüência de pontos converge para o ponto de equilíbrio $N^* = 0,643$.

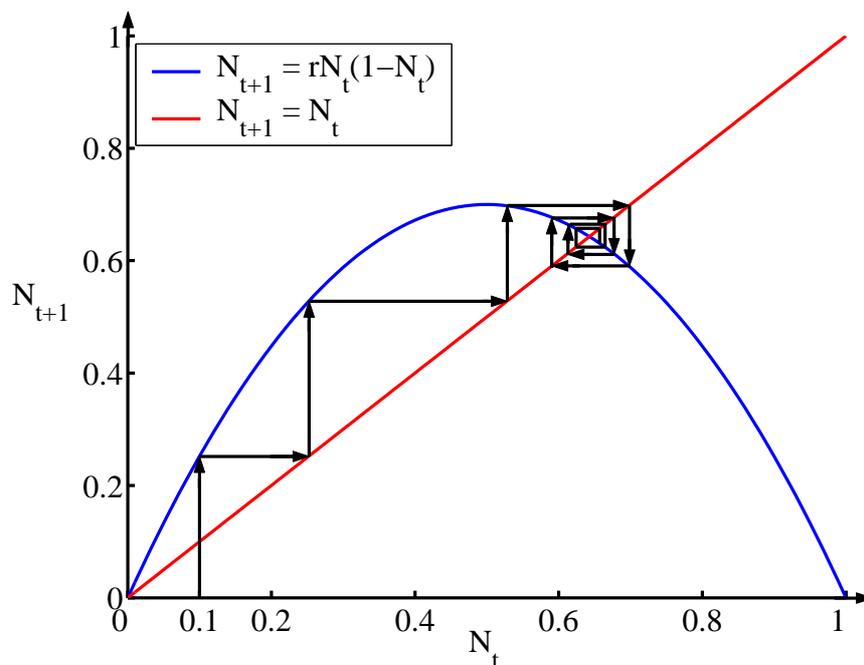


Figura 2.1: Diagrama “teia de aranha” da equação (2.11).

2.1.2 Sistemas de equações a diferenças

Quando duas espécies interagem, sua dinâmica pode ser descrita por um sistema de equações a diferenças

$$N_{t+1} = f_1(N_t, P_t), \quad (2.12)$$

$$P_{t+1} = f_2(N_t, P_t), \quad (2.13)$$

onde f_1 e f_2 são funções não-lineares que dependem de N_t e P_t .

Equilíbrio e Critério de Estabilidade

Os métodos desenvolvidos para uma única equação podem ser estendidos a sistemas de duas equações a diferenças não-lineares.

As soluções de equilíbrio N^* e P^* satisfazem

$$N^* = f_1(N^*, P^*), \quad (2.14)$$

$$P^* = f_2(N^*, P^*). \quad (2.15)$$

Agora explora-se a estabilidade desses pontos de equilíbrio analisando o que acontece com pequenas perturbações. Como antes, isto resultará em um sistema linearizado de equações para as perturbações ε_t e δ_t .

Assim, considera-se soluções próximas às soluções de equilíbrio:

$$N_t = N^* + \varepsilon_t, \quad (2.16)$$

$$P_t = P^* + \delta_t. \quad (2.17)$$

Substituindo no sistema de equações (2.12) – (2.13) obtém-se:

$$\varepsilon_{t+1} = f_1(N^* + \varepsilon_t, P^* + \delta_t) - N^*, \quad (2.18)$$

$$\delta_{t+1} = f_2(N^* + \varepsilon_t, P^* + \delta_t) - P^*. \quad (2.19)$$

Para se obter uma aproximação linear, deve-se usar séries de Taylor para as funções de duas variáveis, f_1 e f_2 . Assim,

$$f_1(N^* + \varepsilon_t, P^* + \delta_t) = f_1(N^*, P^*) + \left. \frac{\partial f_1}{\partial N} \right|_{(N^*, P^*)} \varepsilon_t + \left. \frac{\partial f_1}{\partial P} \right|_{(N^*, P^*)} \delta_t + \mathcal{O}(\varepsilon^2, \delta^2, \varepsilon_t \delta_t)$$

e analogamente para f_2 .

Substituindo estas expressões em (2.18) – (2.19) e desprezando os termos de ordem quadrática, o resultado é

$$\varepsilon_{t+1} = a_{11}\varepsilon_t + a_{12}\delta_t, \quad (2.20)$$

$$\delta_{t+1} = a_{21}\varepsilon_t + a_{22}\delta_t, \quad (2.21)$$

onde

$$a_{11} = \left. \frac{\partial f_1}{\partial N} \right|_{(N^*, P^*)}, \quad a_{12} = \left. \frac{\partial f_1}{\partial P} \right|_{(N^*, P^*)}, \quad (2.22)$$

$$a_{21} = \left. \frac{\partial f_2}{\partial N} \right|_{(N^*, P^*)}, \quad a_{22} = \left. \frac{\partial f_2}{\partial P} \right|_{(N^*, P^*)}.$$

Em notação matricial:

$$\Phi_{t+1} = A\Phi_t, \quad (2.23)$$

onde $A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix}$ é denominada matriz Jacobiana do sistema de equações (2.12) – (2.13) e $\Phi_t = \begin{bmatrix} \varepsilon_t \\ \delta_t \end{bmatrix}$.

As soluções deste sistema são da forma

$$\Phi_t = \lambda^t \nu. \quad (2.24)$$

Substituindo esta expressão na (2.23) obtém-se

$$\begin{aligned}\lambda^{t+1}\nu &= A\lambda^t\nu, \\ A\nu &= \lambda\nu, \\ (A - \lambda I)\nu &= 0.\end{aligned}$$

Uma solução para o sistema acima é sempre $\nu = 0$, mas esta é uma solução trivial pois conduz a $\Phi_t = 0$. Para se obter soluções não triviais deve-se exigir que o determinante da matriz dos coeficientes $(A - \lambda I)$ seja igual a zero, isto é,

$$\det \begin{pmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda \end{pmatrix} = 0 \quad (2.25)$$

ou

$$\lambda^2 - \tau\lambda + \Delta = 0, \quad (2.26)$$

onde

$$\tau = a_{11} + a_{22} \quad \text{é o traço da matriz } A, \quad (2.27)$$

$$\Delta = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} \quad \text{é o determinante de } A \quad \text{e} \quad (2.28)$$

$$\lambda_{1,2} = \frac{\tau \pm \sqrt{\tau^2 - 4\Delta}}{2} \quad \text{são os autovalores de } A. \quad (2.29)$$

Critério de Estabilidade para sistemas de duas equações a diferenças lineares de 1ª ordem

Inicialmente, é preciso determinar se os autovalores da matriz A têm magnitude menor do que 1. Neste caso pode-se concluir que pequenas perturbações do estado de equilíbrio decaem, isto é, o equilíbrio é estável. A seguir, mostra-se que não é necessário calcular os autovalores explicitamente para determinar suas magnitudes. É possível formular um critério de estabilidade para sistemas de equações a diferenças em termos dos coeficientes da equação característica correspondente.

A equação característica é

$$\lambda^2 - \tau\lambda + \Delta = 0, \quad (2.30)$$

cujas raízes são

$$\lambda_{1,2} = \frac{\tau \pm \sqrt{\tau^2 - 4\Delta}}{2}. \quad (2.31)$$

Para a estabilidade é necessário que

$$|\lambda_1| < 1 \quad \text{e} \quad |\lambda_2| < 1. \quad (2.32)$$

Observa-se que as raízes dadas por (2.31) são equidistantes do valor $\frac{\tau}{2}$. Assim, é necessário que este ponto médio esteja no intervalo $(-1, 1)$:

$$-1 < \frac{\tau}{2} < 1 \Leftrightarrow \left| \frac{\tau}{2} \right| < 1. \quad (2.33)$$

Além disso, é necessário que a distância de $\frac{\tau}{2}$ às raízes seja menor que

a distância até o ponto extremo do intervalo:

$$1 - \left| \frac{\tau}{2} \right| > \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\Delta}}{2}. \quad (2.34)$$

Elevando ao quadrado a desigualdade acima obtém-se:

$$|\tau| < 1 + \Delta. \quad (2.35)$$

Para raízes reais, $\Delta < \frac{\tau^2}{4}$. Como $\frac{\tau^2}{4} < 1$, $\Delta < 1$.

Portanto, o critério de estabilidade para sistemas de duas equações a diferenças lineares de primeira ordem é:

$$|\tau| < 1 + \Delta < 2. \quad (2.36)$$

A Figura 2.2 ilustra geometricamente este resultado quando a equação (2.30) tem raízes reais distintas.

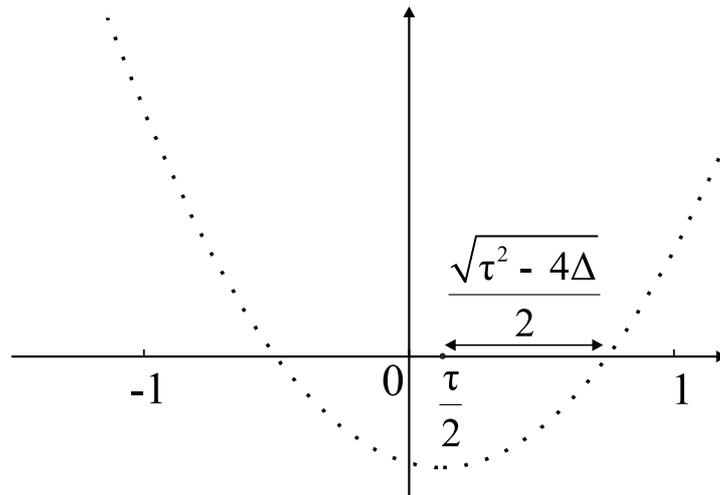


Figura 2.2: Esquema ilustrando as raízes dentro do intervalo $(-1, 1)$.

Este critério implica que ambos autovalores $|\lambda_i| < 1$ ($i = 1, 2$), isto é, o estado de equilíbrio (N^*, P^*) é estável.

2.2 Efeito Allee

Em 1931, o ecologista Warder Clyde Allee chamou a atenção para o fato de algumas populações serem afetadas por uma relação positiva entre a taxa de crescimento e a densidade populacional. Em outras palavras, à medida que o número de indivíduos de uma população aumenta, ou à medida que a densidade populacional aumenta, a sobrevivência e a taxa de reprodução também crescem [Berryman, 1999].

Os modelos discretos em dinâmica populacional, em geral, consideram o fator de crescimento como uma função decrescente do tamanho (ou densidade) da população. Esta dependência negativa da densidade justifica-se pela competição intraespecífica. No entanto, esta hipótese pode não ser adequada em determinados casos. Se a população é muito pequena não há razão para que ocorra a competição por espaço e nutrientes. Assim, é razoável considerar, para densidades populacionais muito pequenas, o fator de crescimento como uma função crescente da densidade populacional. Este mecanismo é conhecido como efeito Allee.

Na formulação de um modelo matemático que descreva a dinâmica de uma população que apresenta efeito Allee, considera-se a seguinte equação a diferenças

$$N_{t+1} = f(N_t), \quad (2.37)$$

onde N_t é o tamanho da população na geração t .

Admite-se que o mapa $f(N_t)$ tem um equilíbrio trivial e pelo menos um equilíbrio não trivial $N^* = k$. Sob estas hipóteses, uma população apresenta efeito Allee se

$$f(N_t) > f'(0)N_t, \quad (2.38)$$

para valores suficientemente pequenos de N_t .

O efeito Allee é chamado forte se

$$0 \leq f'(0) < 1. \quad (2.39)$$

Neste caso existe pelo menos outro ponto de equilíbrio entre zero e $N^* = k$.

O efeito Allee é dito fraco se

$$f'(0) > 1. \quad (2.40)$$

Uma população que exhibe um efeito Allee fraco apresenta um fator de crescimento pequeno para densidades populacionais baixas, isto é, a população cresce mais lentamente quando o número de indivíduos é pequeno. Um efeito Allee forte introduz um limiar populacional abaixo do qual a população vai para a extinção; para assegurar a manutenção da espécie, a população deve superar este limiar [Wang e Kot, 2001; Wang *et al.*, 2002]. A Figura 2.3 mostra mapas representativos dos efeitos Allee forte e fraco.

Efeitos Allee podem provir da dificuldade de encontrar parceiros ou de uma menor eficiência de alimentação em densidades populacionais muito baixas, do acasalamento de indivíduos consangüíneos ou ainda da fragmentação da população.

Uma população com flutuações periódicas e um efeito Allee forte é especialmente vulnerável à extinção pois as flutuações podem conduzir sua densidade abaixo do limiar crítico [Wang *et al.*, 2002]. Por exemplo, a combinação destes fatores têm sido utilizada para explicar a dramática extinção do pombo migratório *Ectopistes migratorius* [Schreiber, 2003].

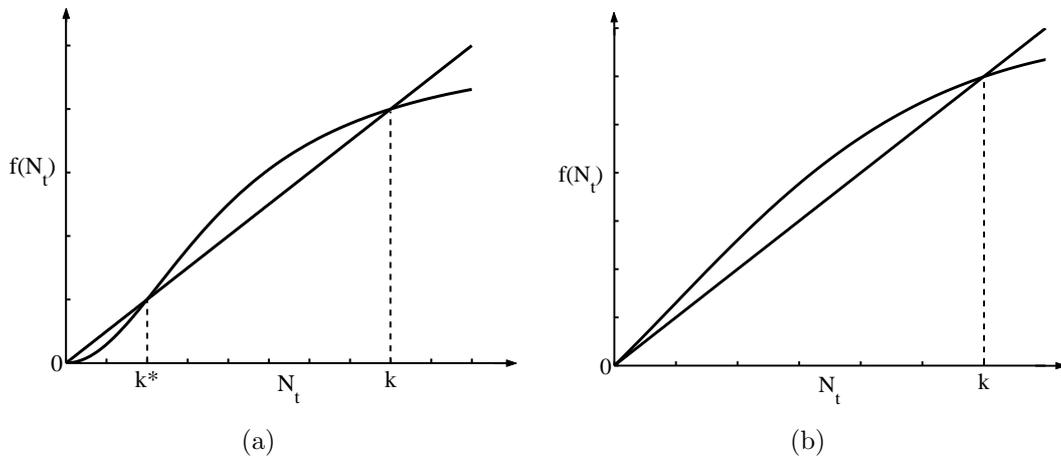


Figura 2.3: (a) A função Allee forte tem limiar populacional k^* e satisfaz as condições (2.38) e (2.39). (b) A função Allee fraco não apresenta limiar, mas satisfaz a condição (2.38) em uma vizinhança de zero com $f'(0) > 1$.

Dinâmica com efeito Allee

Nesta seção, analisa-se a dinâmica da população de uma única espécie que exibe efeito Allee. O modelo será descrito por uma equação a diferenças da forma

$$N_{t+1} = f(N_t) = \frac{rN_t^2}{1 + bN_t^2}, \quad (2.41)$$

onde r e b são constantes positivas.

O modelo (2.41), pode ser reescrito da seguinte forma:

$$N_{t+1} = F(N_t)N_t, \quad (2.42)$$

onde

$$F(N_t) = \frac{rN_t}{1 + bN_t^2} \quad (2.43)$$

é o fator de crescimento da população N , ilustrado na Figura 2.4.

A magnitude de $F(N_t)$ determina se a população cresce ou não com o

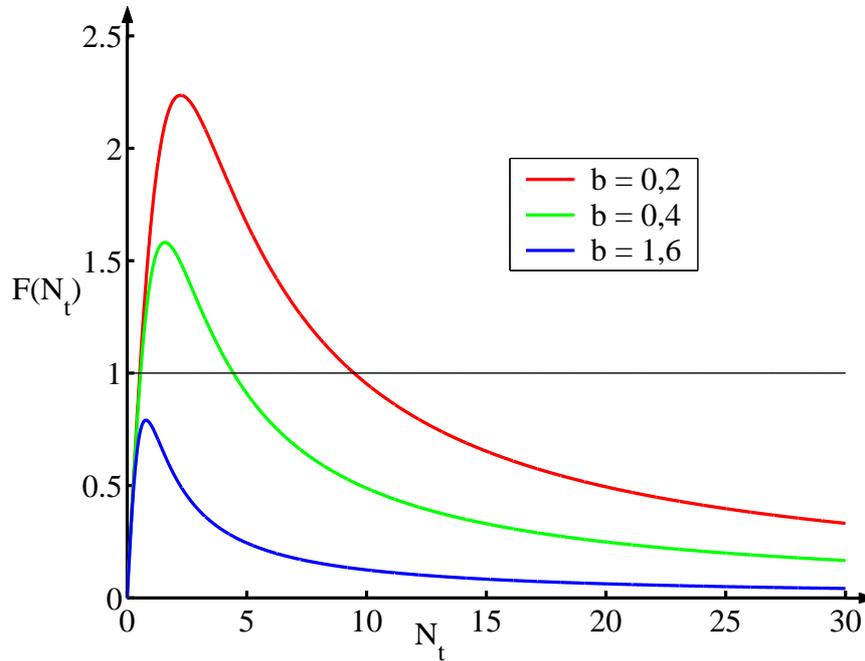


Figura 2.4: Fator de crescimento (2.43) para $r = 2$ e diversos valores de b .

tempo, isto é,

Se $|F(N_t)| > 1 \implies N_t$ cresce com as gerações sucessivas;

Se $|F(N_t)| < 1 \implies N_t$ decresce com as gerações sucessivas;

Se $F(N_t) = 1 \implies N_t$ é constante.

Para a dinâmica descrita por f , os pontos de equilíbrio são encontrados resolvendo a equação

$$N^* = \frac{r(N^*)^2}{1 + b(N^*)^2}, \quad (2.44)$$

os quais dependem diretamente dos valores escolhidos para os parâmetros r e b . Podem ocorrer três casos distintos:

- se $r^2 < 4b$, então existe um único ponto de equilíbrio, que é o trivial, isto é,

$$N_1^* = 0. \quad (2.45)$$

- se $r^2 = 4b$, então existem dois pontos de equilíbrio:

$$N_1^* = 0, \quad (2.46)$$

$$N_2^* = \frac{r}{2b}. \quad (2.47)$$

- se $r^2 > 4b$, então existem três pontos de equilíbrio:

$$N_1^* = 0, \quad (2.48)$$

$$N_2^* = \frac{r - \sqrt{r^2 - 4b}}{2b}, \quad (2.49)$$

$$N_3^* = \frac{r + \sqrt{r^2 - 4b}}{2b}. \quad (2.50)$$

A Figura 2.5 ilustra cada um destes casos, mantendo-se o parâmetro b fixo e variando o parâmetro r da equação (2.41). Observam-se três pontos de equilíbrio nas curvas vermelha e azul-escura, dois pontos de equilíbrio na curva verde e um único ponto de equilíbrio (o trivial) nas demais situações.

Derivando a função f dada em (2.41), obtém-se

$$f'(N) = \frac{2rN}{(1 + bN^2)^2}. \quad (2.51)$$

Assim, levando-se em conta que r e b são parâmetros positivos do modelo, $f'(N) > 0$ para todo $N > 0$. Portanto f é uma função monótona crescente e tende assintoticamente para o valor $\frac{r}{b}$.

Se $r^2 < 4b$, a desigualdade

$$\frac{rN^2}{(1 + bN^2)} < N \quad (2.52)$$

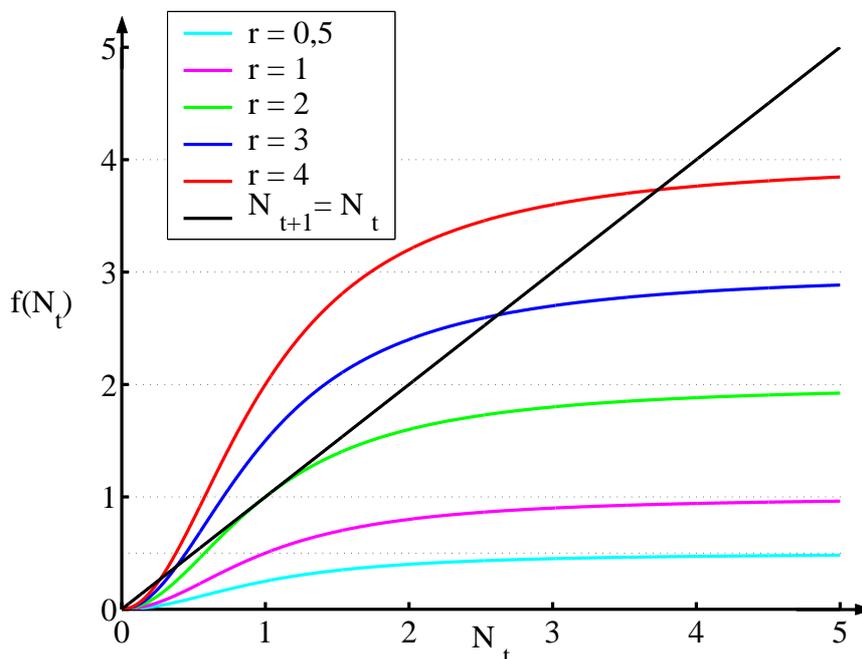


Figura 2.5: Gráfico da função em (2.41) fixando $b = 1$ e variando r .

é satisfeita para todo $N > 0$. Isto é, o gráfico da f está abaixo da diagonal $y = N$. Assim, para qualquer valor inicial $N_0 > 0$, a sucessão de iterações de f tende monotonicamente para zero (Figura 2.6).

Se $r^2 > 4b$, então a desigualdade

$$\frac{rN^2}{(1 + bN^2)} > N \quad (2.53)$$

é satisfeita para $N_2^* < N < N_3^*$, onde

$$N_2^* = \frac{r - \sqrt{r^2 - 4b}}{2b}, \quad (2.54)$$

$$N_3^* = \frac{r + \sqrt{r^2 - 4b}}{2b}. \quad (2.55)$$

Portanto, a equação (2.41) tem três pontos de equilíbrio: N_2^* , N_3^* e $N_1^* = 0$.

Finalmente, se $r^2 = 4b$, os pontos de equilíbrio não triviais coincidem e o gráfico de f tangencia a reta diagonal $N_{t+1} = N_t$.

Em todos os diagramas “teia de aranha” apresentados a seguir, a curva azul é o gráfico de f , enquanto que a reta em vermelho representa a bissetriz $N_{t+1} = N_t$ e os valores de r , b e N_0 foram escolhidos a partir dos pontos de equilíbrio. É importante observar que a evolução temporal se dá em etapas discretas de tempo. No entanto, para uma melhor visualização do comportamento da solução, utiliza-se uma curva contínua.

Se $r^2 < 4b$, a Figura 2.6 (a) mostra que para qualquer valor inicial $N_0 > 0$, a seqüência de iterações de f se aproxima monotonicamente de $N_1^* = 0$ e portanto esse ponto de equilíbrio é assintoticamente estável. Já na Figura 2.6 (b) tem-se a evolução temporal da população.

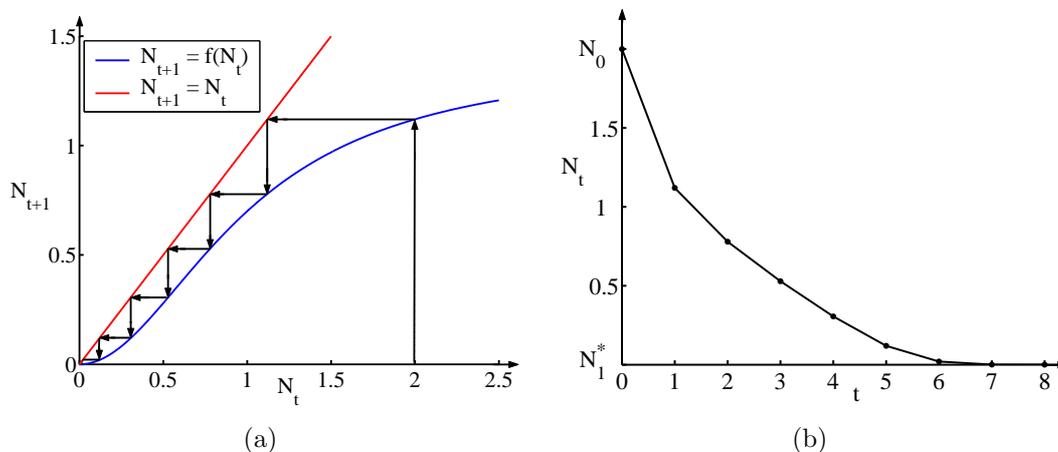


Figura 2.6: (a) Diagrama teia de aranha da equação (2.41) para $r = 1,4$, $b = 1$ e $N_0 = 2$. (b) Solução da equação (2.41).

Como pode ser visto nas Figuras 2.7 (a) e (c), se $r^2 = 4b$, a curva tangencia a reta bissetriz $N_{t+1} = N_t$ em $N_2^* = N_3^* = \frac{r}{2b}$; neste caso $r = 2$ e $b = 1$. Para os valores iniciais maiores que $\frac{r}{2b}$ ($N_0 = 3$ em (a) e (b)), as iterações tendem monotonicamente a este ponto e para $0 < N_0 < N_2^*$ ($N_0 = 0,6$ em (c) e (d)), a seqüência obtida por recorrência tende monotonicamente para zero (Figura 2.7(c)). As Figuras 2.7 (b) e (d) mostram a solução da equação (2.41) obtida recursivamente.

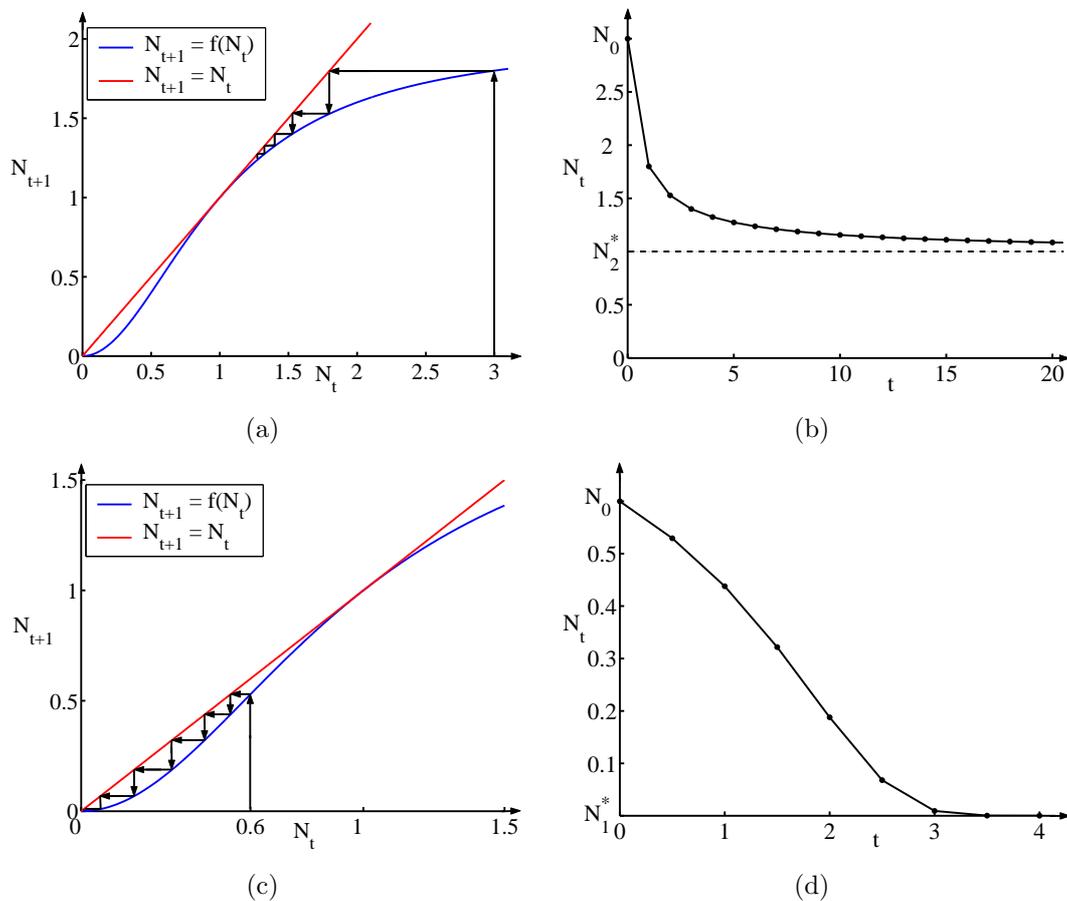


Figura 2.7: À esquerda, diagramas teia de aranha da equação (2.41) e à direita as soluções correspondentes, para $r = 2$ e $b = 1$, (a) e (b) $N_0 = 3$, (c) e (d) $N_0 = 0,6$.

Finalmente, ilustra-se o caso em que há três pontos de equilíbrio distintos, isto é, $r^2 > 4b$. A partir da análise gráfica da Figura 2.8 (a) e (b), se $N_0 < N_2^*$ então a sucessão de iterações tende a zero. Se $N_2^* < N_0 < N_3^*$ (Figura 2.8 (c) e (d)), a seqüência é crescente e tende monotonicamente a N_3^* . Portanto, N_2^* é um ponto de equilíbrio instável (repulsor). Se $N_0 > N_3^*$, (Figura 2.8 (e) e (f)) então a sucessão tende monotonicamente a N_3^* e em vista disso, N_3^* é assintoticamente estável.

Através da Figura 2.8 pode-se concluir que o crescimento da população da espécie N apresenta efeito Allee, isto é, há uma densidade crítica N_2^* abaixo da qual a população vai para a extinção e para que a população cresça é necessário superar este limiar populacional.

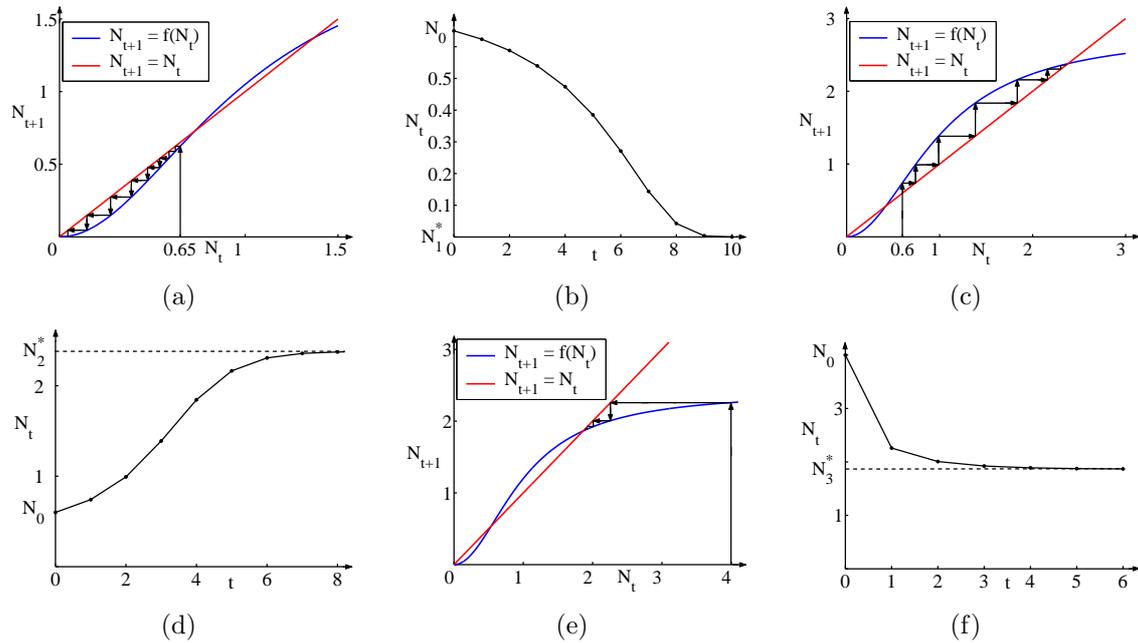


Figura 2.8: (a), (c) e (e) Diagramas teia de aranha da equação (2.41). (b), (d) e (f) ilustram as respectivas soluções. Os parâmetros utilizados foram (a) e (b) $r = 2, 1$, $b = 1$ e $N_0 = 0, 65$, (c) e (d) $r = 2, 8$, $b = 1$ e $N_0 = 0, 6$, (e) e (f) $r = 2, 4$, $b = 1$ e $N_0 = 4$.

2.3 Modelo Presa-Predador com efeito Allee para as presas

Dentro dos diferentes tipos de interação entre pares de espécies, a situação que interessa para este trabalho é a predação. Este tipo de interação entre espécies é explorado em um modelo construído sob as seguintes suposições:

- Na ausência de predadores ($P = 0$), a população de presas apresenta um efeito Allee.
- A perda de presas devido à predação é modelada pela função $\exp(-aP)$, onde o parâmetro a representa a eficiência em encontrar a presa.
- A dinâmica vital dos predadores é descrita pela lei de ação das massas, onde NP representa os encontros dos indivíduos de ambas populações.

Assim, a partir destas hipóteses, o modelo discreto que retrata esta dinâmica é governado por um sistema de equações a diferenças acopladas dado por:

$$N_{t+1} = \frac{rN_t^2}{1 + bN_t^2} \exp(-aP_t), \quad (2.56)$$

$$P_{t+1} = cN_tP_t. \quad (2.57)$$

O interesse agora, portanto, é explorar a estabilidade da solução de equilíbrio dada por (N^*, P^*) . Em virtude deste sistema ter quatro parâmetros, a análise de sua estabilidade pode ser facilitada com a redução do número de parâmetros mediante uma adimensionalização das equações (2.56) – (2.57).

Antes, porém, torna-se necessário observar a dimensão das variáveis e dos parâmetros utilizados no modelo (2.56) – (2.57):

$$[N] = \frac{\text{número de presas}}{\text{área}};$$

$$[P] = \frac{\text{número de predadores}}{\text{área}};$$

$$[a] = \frac{1}{[P]}; \quad [b] = \frac{1}{[N]^2}; \quad [c] = \frac{1}{[N]}; \quad [r] = \frac{1}{[N]}.$$

Assim, escolhem-se as variáveis adimensionais

$$n = cN, \quad (2.58)$$

$$p = aP. \quad (2.59)$$

Substituindo essas expressões em (2.56) – (2.57), obtém-se o seguinte sistema

$$n_{t+1} = \frac{\alpha n_t^2}{1 + \beta n_t^2} \exp(-p_t), \quad (2.60)$$

$$p_{t+1} = n_t p_t, \quad (2.61)$$

onde as variáveis n_t e p_t representam medidas adimensionais das populações de presas e predadores, respectivamente, e

$$\alpha = \frac{r}{c}, \quad (2.62)$$

$$\beta = \frac{b}{c^2}. \quad (2.63)$$

As soluções de equilíbrio para as populações de presas e predadores são calculadas a partir das equações (2.14) – (2.15):

$$n^* = \frac{\alpha n^{*2}}{1 + \beta n^{*2}} \exp(-p^*), \quad (2.64)$$

$$p^* = n^* p^*. \quad (2.65)$$

A solução de equilíbrio não trivial e positiva do sistema (2.60) – (2.61) é

$$n^* = 1, \quad (2.66)$$

$$p^* = \ln\left(\frac{\alpha}{1 + \beta}\right). \quad (2.67)$$

Para aplicar o critério formulado na seção 2.1.2 para a estabilidade é necessário calcular a matriz jacobiana para o ponto (2.66) – (2.67), isto é,

$$A = \begin{pmatrix} \frac{2}{1+\beta} & -1 \\ \ln\left(\frac{\alpha}{1+\beta}\right) & 1 \end{pmatrix}. \quad (2.68)$$

Assim, o traço da matriz A ($\text{Tr } A$) e o seu determinante ($\det A$) são dados respectivamente por

$$\text{Tr } A = \frac{2}{1+\beta} + 1, \quad (2.69)$$

$$\det A = \frac{2}{1+\beta} + \ln\left(\frac{\alpha}{1+\beta}\right). \quad (2.70)$$

Substituindo (2.69) – (2.70) na condição de estabilidade (2.36) resulta em:

$$(\beta + 1) \exp\left(\frac{\beta - 1}{\beta + 1}\right) > \alpha > \beta + 1. \quad (2.71)$$

Na Figura 2.9 representa-se a região de estabilidade, no espaço dos parâmetros, determinada pela condição (2.71) para o ponto de equilíbrio não trivial e positivo do sistema (2.60) – (2.61).

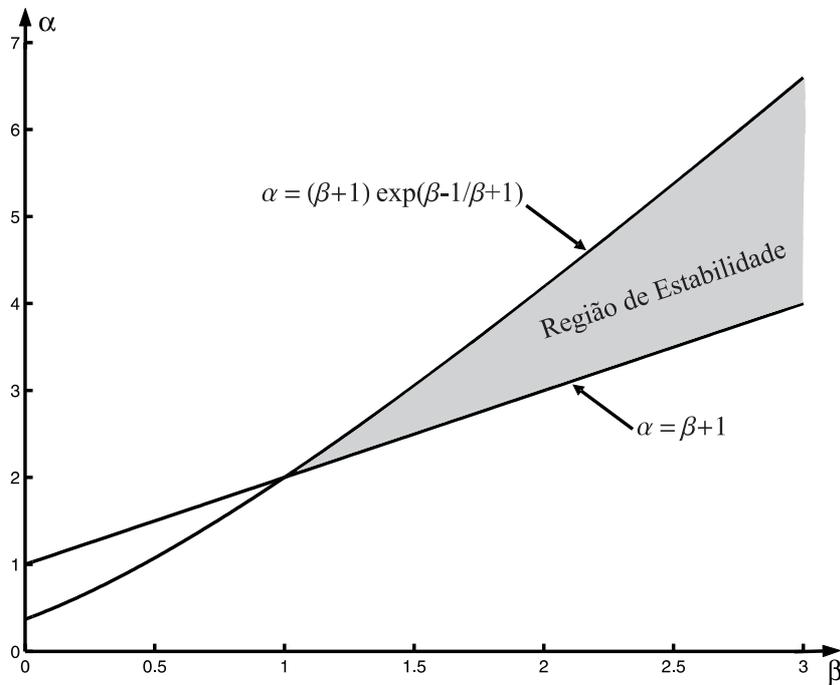


Figura 2.9: Região de estabilidade do ponto de equilíbrio positivo do modelo presa-predador (2.60) – (2.61).

3 FORMAÇÃO DE PADRÕES ESPACIAIS EM UM MODELO DISCRETO PRESA-PREDADOR

A meta deste capítulo é desenvolver e simular um modelo discreto para uma interação tipo presa-predador, no qual a reação e a difusão são os mecanismos responsáveis no processo de formação de padrões espaciais. A formulação matemática adotada para representar o espaço é recente (foi introduzida por Kaneko (1984)) e denominada “Coupled Map Lattices” ou Rede de Mapas Acoplados. A dinâmica vital é descrita por duas equações a diferenças.

Na seção 3.1 é apresentada uma introdução aos modelos espacialmente estruturados sendo que a atenção especial é dispensada às Redes de Mapas Acoplados na seção 3.2. Um modelo presa-predador espacialmente estruturado é formulado na seção 3.3. A seção 3.4 é reservada às simulações do modelo proposto.

3.1 Modelos com estrutura espacial

Em modelos de reação-difusão há basicamente três tipos de variáveis: a densidade populacional, o espaço e o tempo. Cada uma delas pode ser tratada como contínua ou discreta. Modelos que consideram o tempo discreto são apropriados para espécies que se reproduzem em intervalos fixos, enquanto tempo contínuo pode ser mais adequado para espécies que se reproduzem continuamente com sobreposição de gerações. Densidade contínua é uma idealização já que em uma população os indivíduos são de fato discretos. Para os propósitos da modelagem é conveniente transformar em uma “nuvem” uma população de indivíduos discretos e considerar sua densidade espaço-temporal.

A Tabela 3.1 mostra diferentes modelos de reação-difusão de acordo com a escolha, discreta ou contínua, de cada uma das variáveis envolvidas.

Tabela 3.1: Modelos espacialmente estruturados.

Modelo	Espaço	Tempo	Estado
Equações de Reação-Difusão	Contínuo	Contínuo	Contínuo
Modelos Metapopulacionais	Discreto	Contínuo	Contínuo
Equações a Diferenças Integrais	Contínuo	Discreto	Contínuo
Redes de Mapas Acoplados	Discreto	Discreto	Contínuo
Autômatos Celulares	Discreto	Discreto	Discreto

Modelos contínuos de reação-difusão são formulados em termos de Equações Diferenciais Parciais e têm-se mostrado uma aproximação muito eficaz para analisar dinâmicas de populações espacialmente estruturadas. No capítulo 1, foi possível verificar como as equações de reação-difusão podem ser utilizadas no estudo de formação de padrões espaciais estáveis.

Os modelos metapopulacionais resultam de uma modificação dos modelos contínuos na qual o espaço é representado por uma variável discreta. Matematicamente, os modelos metapopulacionais são descritos por sistemas de Equações Diferenciais Ordinárias. O acoplamento espacial é feito através de migrações entre as regiões discretas do espaço. Estes modelos não têm uma representação espacial explícita porque não há uma especificação da distância relativa entre os “patches”. Na verdade, todos os “patches” são igualmente acessíveis.

Para muitas espécies, o crescimento populacional ocorre em intervalos discretos de tempo e não há sobreposição de gerações. A descrição matemática apropriada é dada em termos de equações a diferenças não-lineares:

$$N_{t+1} = f(N_t). \quad (3.1)$$

Acoplando a esta dinâmica um processo de dispersão não local, obtém-se

$$N_{t+1}(x) = \int_{-\infty}^{\infty} k(x, y)f(N_t(y))dy, \quad (3.2)$$

onde $k(x, y)$ é denominado núcleo de redistribuição e representa a probabilidade de um indivíduo localizado em y migrar para x . Esta formulação, adequada para espécies que apresentam movimentação de longo alcance, é chamada Equações a Diferenças Integrais.

Uma Rede de Mapas Acoplados é um sistema dinâmico com tempo discreto, espaço discreto e variáveis de estado contínuas, descrito por um conjunto de equações a diferenças acopladas. A partir da próxima seção estes modelos serão adotados para a formulação de um modelo presa-predador. Um exemplo clássico de equações a diferenças em um reticulado é o modelo de Hassell *et al.* (1991) que será discutido na seção 3.2.

Um Autômato Celular é um reticulado de células (ou “patches”) que interagem entre si. Cada célula é caracterizada por um estado discreto, por exemplo, presença (1) ou ausência (0). A dinâmica de um modelo autômato celular é formulada especificando regras de como o estado da célula é modificado para cada etapa de tempo, dependendo do seu próprio estado e dos estados das células em uma vizinhança predeterminada.

3.2 Redes de Mapas Acoplados em Sistemas Biológicos de Reação-Difusão

Redes de Mapas Acoplados (“Coupled Map Lattices”) são modelos nos quais o espaço e o tempo são representados por variáveis discretas enquanto as variáveis de estado são descritas por densidades contínuas. Estes modelos, que representam uma poderosa ferramenta para analisar padrões espaciais e temporais resultantes de interações biológicas, constituem-se de um sistema de equações a

diferenças acopladas. Embora tais modelos possam apresentar resultados menos precisos do ponto de vista quantitativo do que os modelos contínuos de reação-difusão, eles podem ser formulados diretamente em termos das escalas espaciais e temporais dos processos envolvidos e são capazes de revelar importantes padrões qualitativos [Rodrigues, 1998].

O espaço é considerado como sendo uma malha discreta dividida em “patches” ou células. Estas regiões do espaço representam lugares físicos onde se concentram as populações em estudo, por exemplo, plantas em uma plantação nas quais se concentram insetos herbívoros. Entretanto, esta formulação pode representar somente a discretização espacial de um sistema. Isto é, no caso de uma população contínua, em cada vértice do reticulado, representa-se uma densidade média da vizinhança suficientemente pequena (ou “patch”).

A vizinhança de cada “patch” para onde os indivíduos podem migrar é outra característica importante do modelo. Neste trabalho, adota-se como padrão a vizinhança de Moore, isto é, a movimentação dos indivíduos ocorre em quatro direções: norte, sul, leste e oeste, correspondendo aos quatro vizinhos mais próximos da rede, como está representado na Figura 3.1.

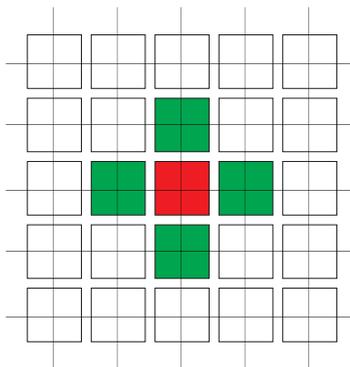


Figura 3.1: Diagrama representando um reticulado onde os indivíduos são distribuídos e a vizinhança com a qual eles podem interagir.

As condições de fronteira podem ser periódicas, reflexivas, absorventes ou fixadas em um determinado valor. Por questões de clareza de ilustração, elas são representadas em uma dimensão, como pode ser visto na Figura 3.2.

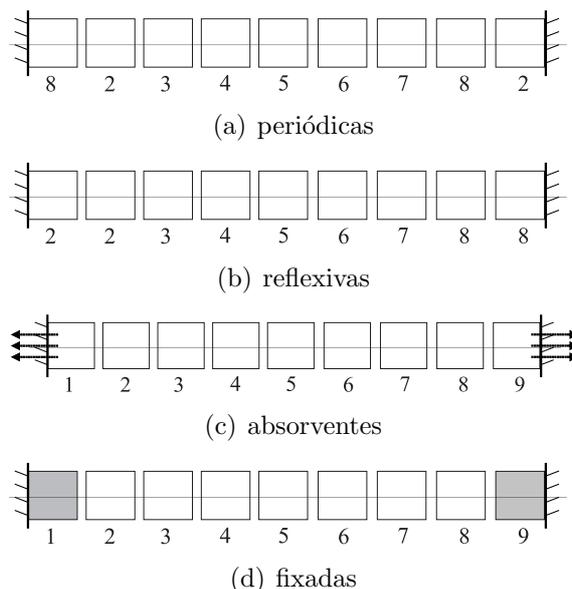


Figura 3.2: Malha unidimensional com 9 células. A linha vertical indica as fronteiras do domínio.

Um “lattice” pode ser periodicamente estendido, isto é, os limites opostos da grade podem ser definidos como adjacentes (Figura 3.2 (a)). Dessa forma, o domínio é considerado como um anel em uma dimensão e como um toro em duas dimensões. Neste caso denomina-se condição de fronteira periódica. Para definir a condição de fronteira análoga à de fluxo zero usada em modelos contínuos, considera-se uma vizinhança diferente para as células na fronteira: apenas as células no interior do domínio são consideradas vizinhas e desse modo, não há fluxo para o exterior (Figura 3.2 (b)). Quando a fronteira é absorvente (Figura 3.2 (c)), os indivíduos que estão no contorno e se movimentam para fora do domínio são perdidos. Para modelar as condições de fronteira correspondentes às do tipo Dirichlet, a densidade nas células na fronteira têm um valor prescrito fixado (Figura 3.2 (d)).

A dinâmica, em cada célula, evolui de acordo com um sistema de equações a diferenças. As equações são acopladas por meio da dispersão dos indivíduos.

Uma questão fundamental em Ecologia é a que trata da persistência (ou coexistência) de espécies em sistemas naturais. O termo persistência é utilizado aqui

para indicar simplesmente que as populações não vão para a extinção. Em muitos modelos nos quais as populações locais não persistem em um “patch” isolado, a inclusão da dispersão permite a persistência da população na escala global.

Os modelos discutidos aqui contêm basicamente duas escalas espaciais. A escala local de um “patch” e a escala global de todos os “patches” do sistema. A estabilidade na escala local representa a situação na qual a dinâmica na escala local retorna ao equilíbrio depois de uma perturbação. Se todos os “patches” são estáveis, então o sistema como um todo também é estável.

O Modelo de Hassell *et al.* (1991)

Nesta seção, apresenta-se o modelo de Hassel *et al.* (1991) para a dinâmica de hospedeiros e parasitóides em um meio espacialmente estruturado. O modelo analisa os efeitos qualitativos da movimentação espacial de parasitas e hospedeiros sobre a dinâmica do modelo clássico de Nicholson-Bailey.

O modelo de Nicholson-Bailey produz oscilações divergentes nas quais uma ou ambas as espécies vão para a extinção. Isto poderia sugerir que o modelo não é uma boa representação para as interações entre hospedeiros e seus parasitas. Entretanto, antes de descartá-lo como um modelo ineficaz, é possível explorar a sua dinâmica instável para analisar alguns mecanismos estabilizadores em dinâmicas hospedeiro-parasitóide.

Os autores consideram uma rede bidimensional de mapas acoplados na qual uma fração constante de parasitóides e outra de hospedeiros se movimentam em uma escala espacial local.

Para cada geração, a dinâmica consiste de duas fases: uma de dispersão e uma fase de reprodução. Na fase de dispersão, uma certa fração de presas, μ_N , e uma fração de predadores, μ_P , abandona sua posição (“patch”), enquanto a fração restante permanece para reproduzir-se em seu “patch” original. Neste estudo considera-se uma movimentação aleatória essencialmente local, isto é, os indivíduos

se dispersam a cada geração colonizando igualmente os quatro “patches” vizinhos mais próximos (vizinhança de Moore). Esta movimentação pode ser visualizada na Figura 3.3 , onde μ representa a fração da população (para hospedeiros μ_N , para parasitóides μ_P) que deixa seu “patch”. Os indivíduos que chegam ao “patch” (i, j) no instante $t + 1$ são uma fração $\frac{\mu}{4}$ provenientes dos quatro vizinhos mais próximos adicionados à uma fração $1 - \mu$ que permanece nesta posição.

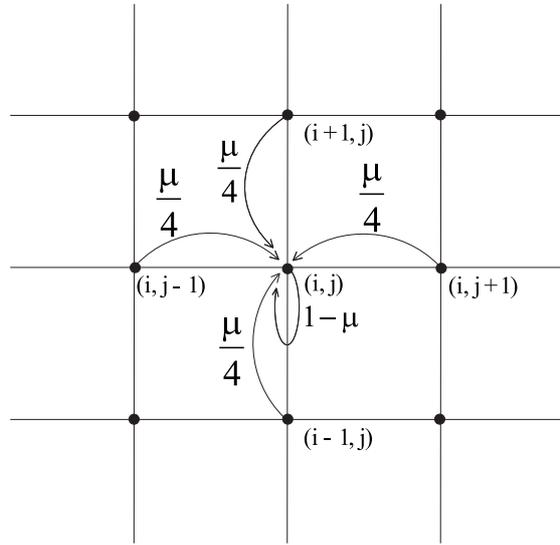


Figura 3.3: Esquema de movimentação local.

As equações para o estágio de dispersão em cada “patch” são:

$$N'_{i,j} = (1 - \mu_N)N_{i,j}^t + \frac{\mu_N}{4} \sum_{s,w \in V_{i,j}} N_{s,w}^t, \quad (3.3)$$

$$P'_{i,j} = (1 - \mu_P)P_{i,j}^t + \frac{\mu_P}{4} \sum_{s,w \in V_{i,j}} P_{s,w}^t. \quad (3.4)$$

Aqui $N_{i,j}^t$ e $P_{i,j}^t$ são as populações de hospedeiros e parasitóides antes da dispersão, no “patch” (i, j) e no instante t ; $N'_{i,j}$ e $P'_{i,j}$ são as densidades após a movimentação e $V_{i,j}$ o conjunto dos quatro “patches” mais próximos do “patch” (i, j) .

A fase de reprodução e predação é descrita em cada “patch” pelas equações de Nicholson-Bailey:

$$N_{i,j}^{t+1} = \lambda N'_{i,j} \exp(-aP'_{i,j}), \quad (3.5)$$

$$P_{i,j}^{t+1} = cN'_{i,j}[1 - \exp(-aP'_{i,j})], \quad (3.6)$$

onde λ é o fator de crescimento da população de hospedeiros, a é a eficiência do parasitóide, isto é, a fração de hospedeiros descoberta por um único parasitóide e c a eficiência de conversão de hospedeiros parasitados em parasitóides adultos na próxima geração.

Simulações

As simulações que são apresentadas aqui foram realizadas em um reticulado de 50×50 com os seguintes parâmetros $\lambda = 2$, $a = 0,5$, $c = 2$. Todas as simulações começaram com densidades iniciais de hospedeiros e parasitóides iguais a 0,8 na célula (25,25) e com todas as outras vazias. Assumem-se ainda condições reflexivas na fronteira do habitat. O uso de condições absorventes ou cíclicas não produz diferenças significativas no comportamento do modelo.

Dependendo dos parâmetros de movimentação, três tipos de dinâmicas espaciais podem surgir: caos, ondas espirais e padrões estáveis, todas apresentando persistência das populações de parasitas e hospedeiros [Hassell *et al.*, 1991; Comins *et al.*, 1992]. Hassel *et al.* (1991), estabeleceram as regiões no espaço de parâmetros em que cada um destes padrões são observados.

O padrão de caos espacial é caracterizado por flutuações das populações de hospedeiros e parasitóides de “patch” para “patch” sem uma organização espacial definida. Em alguns casos, frentes de onda são observadas, mas persistem por pouco tempo. A população total permanece limitada apresentando ocasionalmente grandes oscilações (Figura 3.4).

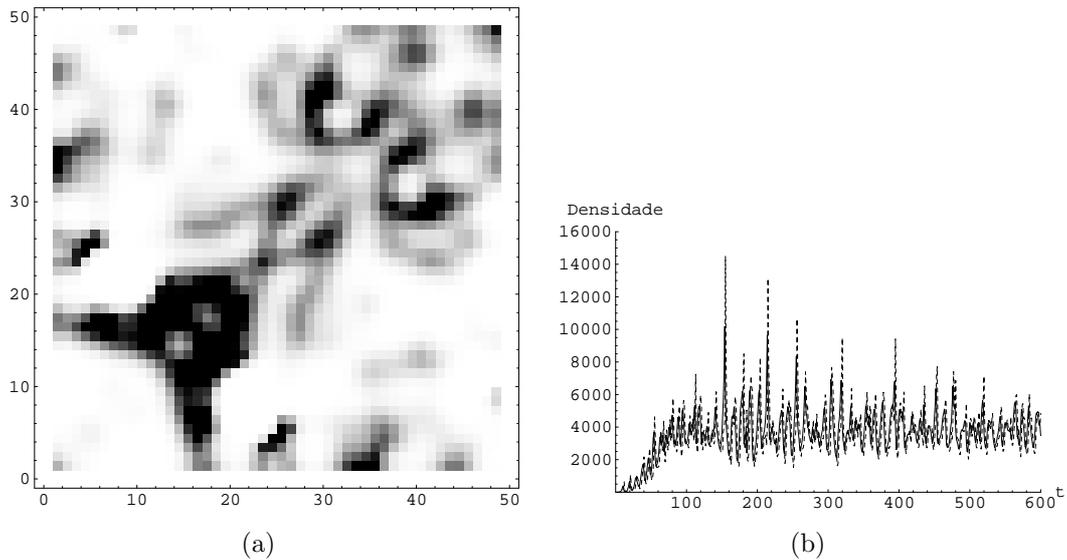


Figura 3.4: (a) Padrão espacial caótico e (b) população total de hospedeiros (contínua) e parasitóides (tracejada) para $\mu_N = 0,2$ e $\mu_P = 0,9$.

As estruturas espirais são caracterizadas por densidades populacionais locais formando ondas espirais, que giram em uma ou outra direção em torno de pontos focais quase imóveis. As ondas espirais de hospedeiros e parasitóides movimentam-se de maneira justaposta uma acompanhando o movimento da outra. A população total correspondente a esta dinâmica espacial exibe um comportamento aproximado de ciclos limite estáveis (Figura 3.5).

Finalmente, a combinação de uma dispersão muito pequena de hospedeiros com uma dispersão muito alta de parasitóides ($\mu_N = 0,05$ e $\mu_P = 1$, por exemplo) fornece padrões espaciais heterogêneos fixos, com densidades constantes dentro de cada “patch”. A população total torna-se estável (Figura 3.6).

A não persistência pode ocorrer quando a dispersão do hospedeiro for muito maior do que a dispersão do parasitóide, por exemplo, $\mu_N = 0,9$ e $\mu_P = 0,3$. Nesta situação a população de hospedeiros consegue escapar do parasitismo e cresce de maneira ilimitada. Os parasitóides por sua vez vão para a extinção. Não persistência também ocorre para algumas combinações com μ_N ou μ_P muito pequenos. Neste caso a dinâmica vital prevalece levando ambas populações para a extinção.

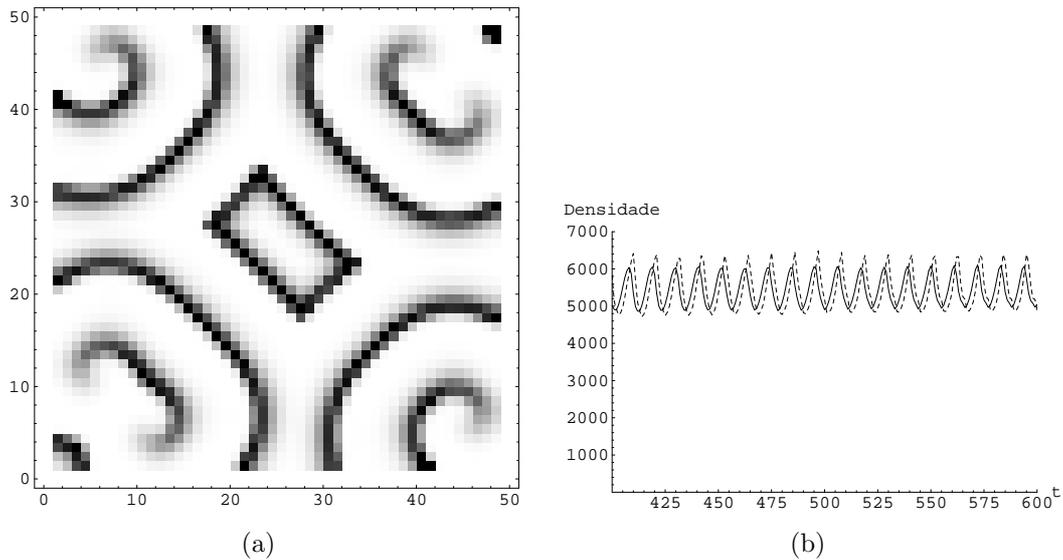


Figura 3.5: (a) Espirais e (b) população total de hospedeiros (contínua) e parasitóides (tracejada) para $\mu_N = 0,8$ e $\mu_P = 0,4$.

3.3 Modelo presa-predador espacialmente estruturado

A premissa básica desta pesquisa é estudar se há formação de padrões em um sistema ecológico combinando de maneira adequada os mecanismos de reação e difusão. Considera-se um modelo presa-predador com Efeito Allee para as presas e dispersão dos indivíduos das duas espécies por difusão simples. A dinâmica do modelo discreto com dispersão é decomposta em dois estágios distintos: uma fase de interação e uma fase de dispersão. Convém ressaltar que em um intervalo de tempo ocorrem estas duas fases e que a dinâmica é aplicada a todas as células da malha simultaneamente. O espaço é discretizado e considerado como uma rede bidimensional de mapas acoplados na qual uma fração constante de presas e outra de predadores se movimenta em uma escala espacial local.

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 cada geração, uma fração μ_N da população N e uma fração μ_P da população P abandona seu “patch” para colonizar eqüitativamente os quatro

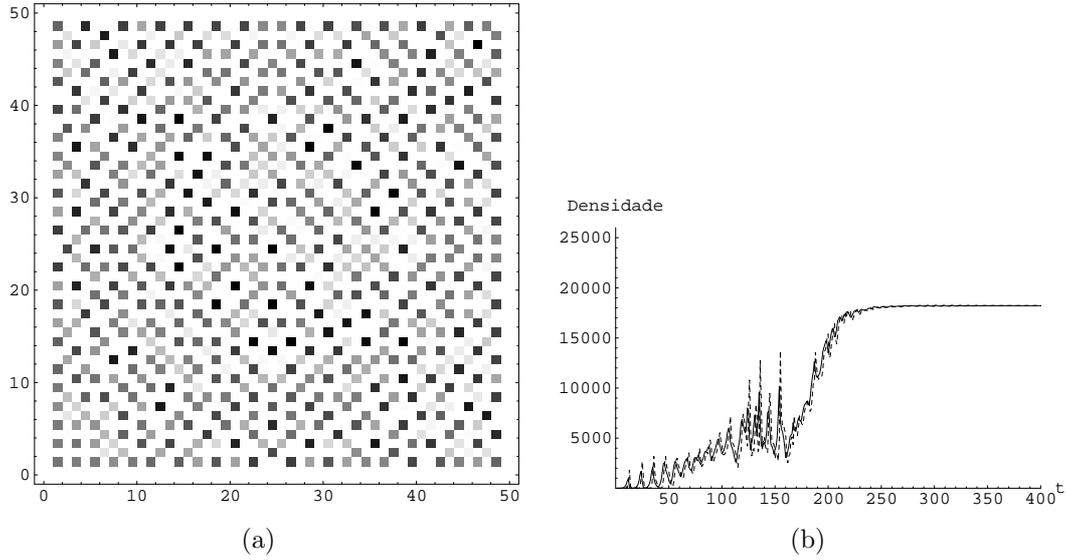


Figura 3.6: (a) Padrão heterogêneo estável (“crystal lattice”) e (b) população total de hospedeiros (contínua) e parasitóides (tracejada) para $\mu_N = 0,05$ e $\mu_P = 1$.

“patches” mais próximos. As equações para a migração são expressas por:

$$N'_{i,j} = (1 - \mu_N)N_{i,j}^t + \sum_{s,w \in V_{i,j}} \frac{\mu_N}{4} N_{s,w}^t, \quad (3.7)$$

$$P'_{i,j} = (1 - \mu_P)P_{i,j}^t + \sum_{s,w \in V_{i,j}} \frac{\mu_P}{4} P_{s,w}^t, \quad (3.8)$$

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:

$$N_{i,j}^{t+1} = \frac{r(N'_{i,j})^2}{1 + b(N'_{i,j})^2} \exp(-aP'_{i,j}), \quad (3.9)$$

$$P_{i,j}^{t+1} = cN'_{i,j}P'_{i,j}. \quad (3.10)$$

3.4 Simulações

Para simular a interação e a dispersão de presas e predadores, o modelo construído na seção anterior é implementado computacionalmente usando o software *Mathematica 4.0*. O aplicativo desenvolvido recebe como entrada as propriedades do habitat (número de “patches”), configuração inicial das populações (presas e predadores), parâmetros do modelo adimensional, condições de fronteira e o número de iterações. Como saída são gerados gráficos da evolução temporal das populações, da representação espacial da densidade populacional e corte na densidade populacional nas linhas ou colunas do domínio, os quais permitem fazer a análise dos resultados obtidos com a simulação do modelo.

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 (1952), é necessário perturbar a distribuição homogênea de equilíbrio [Medvinsky *et al.*, 2002].

Irregularidades e flutuações estocásticas no número de indivíduos ou parâmetros do ambiente podem introduzir pequenas flutuações locais no estado de equilíbrio espacialmente uniforme [Okubo e Levin, 2001]. Estas perturbações aleatórias podem ser resultado das condições meteorológicas, catástrofes naturais ou uma resposta dirigida que envolve o movimento de uma espécie para perto ou longe 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 células, 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 (2.66) – (2.67), acrescido de uma pequena perturbação. Além disso, para todas as simulações realizadas, o número de iterações é escolhido de forma a garantir que um novo estado de equilíbrio estável seja alcançado.

Em todas as simulações, os parâmetros α e β serão fixados em $\alpha = 3,5$ e $\beta = 2$ de forma a garantir que a condição (2.71) seja satisfeita, ou seja, α e β pertencem ao domínio de estabilidade do ponto de equilíbrio positivo do modelo discreto sem dispersão, como é observado no retrato de fase correspondente (Figura 3.7). As taxas de movimentação μ_N e μ_P serão fixadas em $\mu_N = 0,1$ e $\mu_P = 0,9$, de modo que o predador se disperse mais rápido do que a presa [Holmes *et. al.*, 1994].

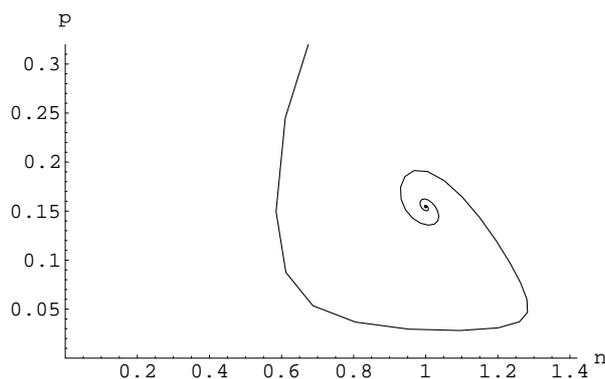


Figura 3.7: Retrato de fase do modelo adimensional sem dispersão (2.60) – (2.61) para $\alpha = 3,5$ e $\beta = 2$ ($p^* = 0,154151$).

Perturbação aleatória de 10% do valor de equilíbrio

Na Figura 3.8 é ilustrada a configuração inicial das espécies, onde as regiões mais escuras (claras) representam maiores (menores) densidades populacionais (a) para a população de presas e (b) predadores. Já a Figura 3.9 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.

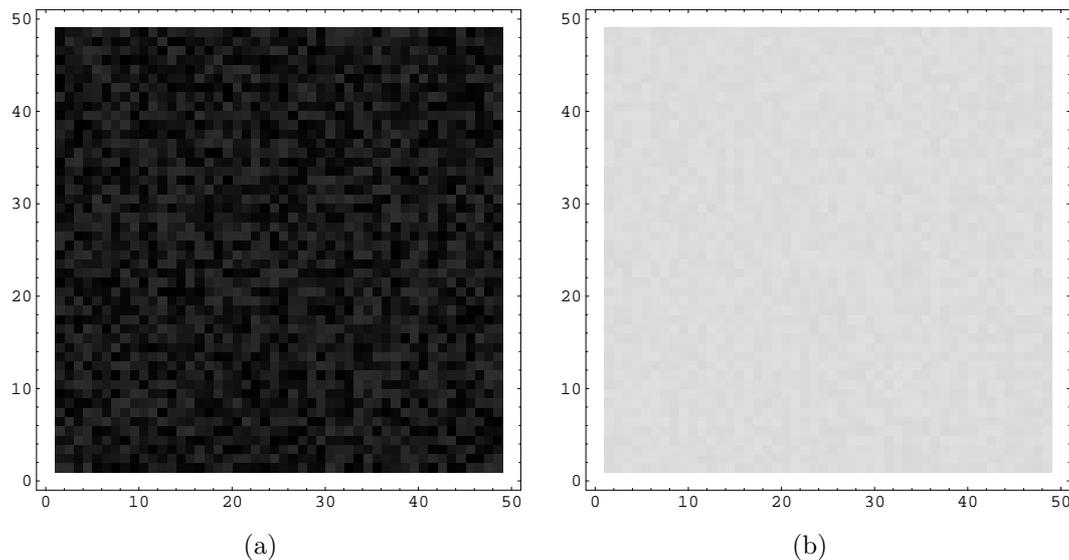


Figura 3.8: Distribuição espacial inicial (a) das presas e (b) dos predadores.

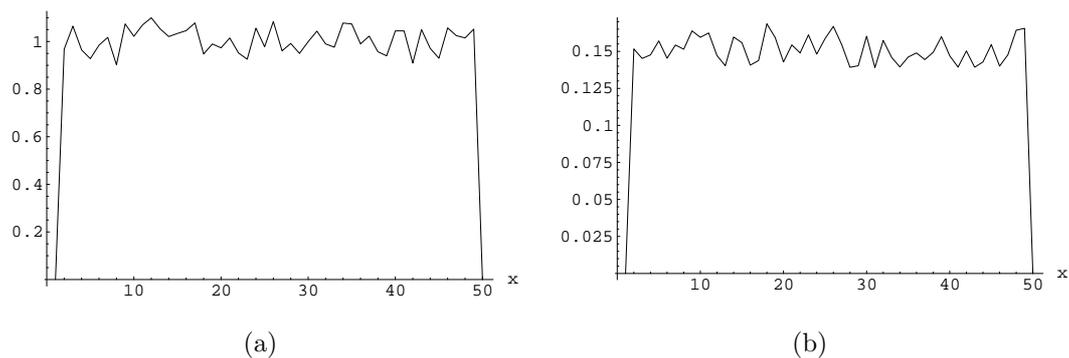


Figura 3.9: Corte na linha 25 da distribuição inicial (a) das presas e (b) dos predadores.

O resultado deste primeiro teste pode ser visualizado nas Figuras 3.10 e 3.11. A Figura 3.10 mostra (a) a densidade das presas e (b) dos predadores em cada ponto do reticulado. Na Figura 3.11 são realizados cortes da densidade na linha 25 (a) para as presas e (b) para os predadores. É possível observar nestas figuras, 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.

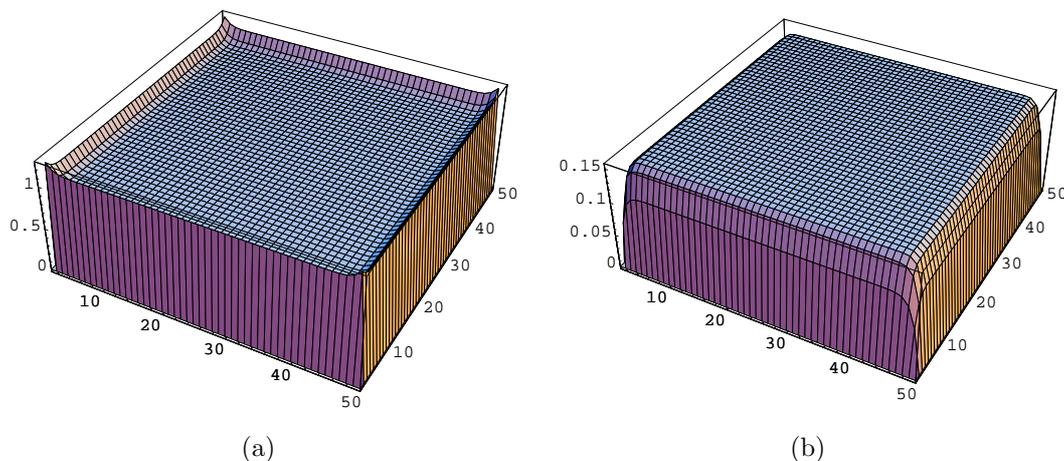


Figura 3.10: Padrão espacial estacionário (a) das presas e (b) dos predadores.

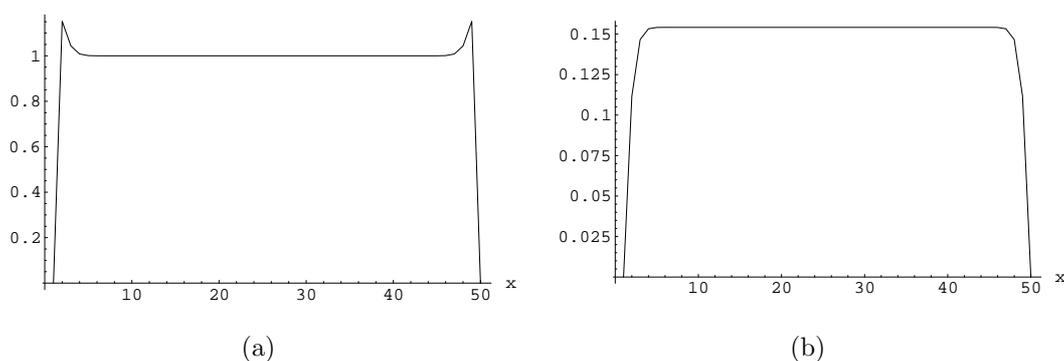


Figura 3.11: Corte da densidade de equilíbrio na linha 25 do domínio para a população (a) de presas e (b) de predadores.

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 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 3.12). Os predadores inicialmente, estão homogeneamente distribuídos na densidade de equilíbrio.

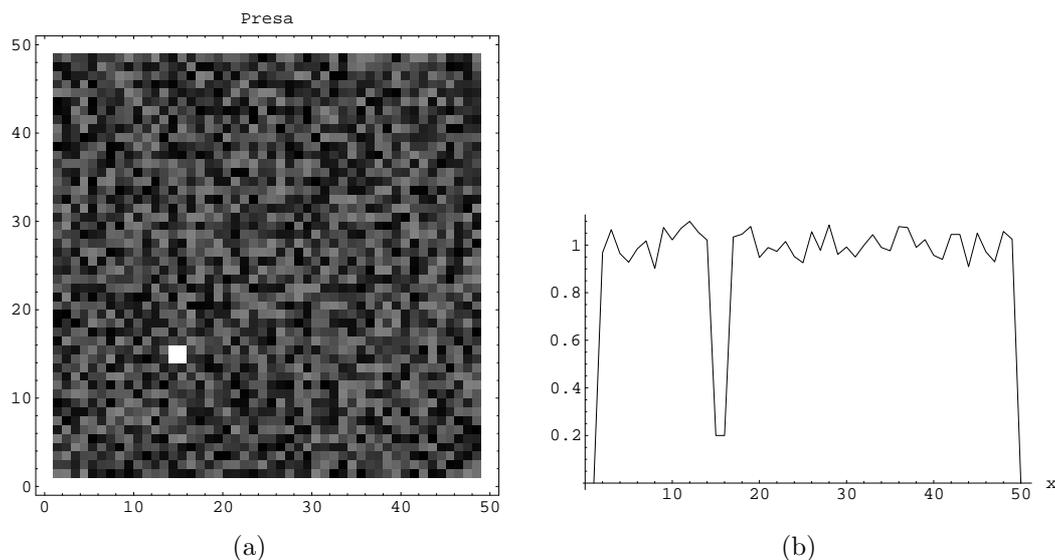


Figura 3.12: (a) Distribuição espacial inicial das presas com quatro “patches” $((15, 15), (15, 16), (16, 15), (16, 16))$ onde a densidade populacional encontra-se abaixo do valor $k^* = 0,3596$. (b) Corte da densidade inicial das presas na linha 15 do domínio.

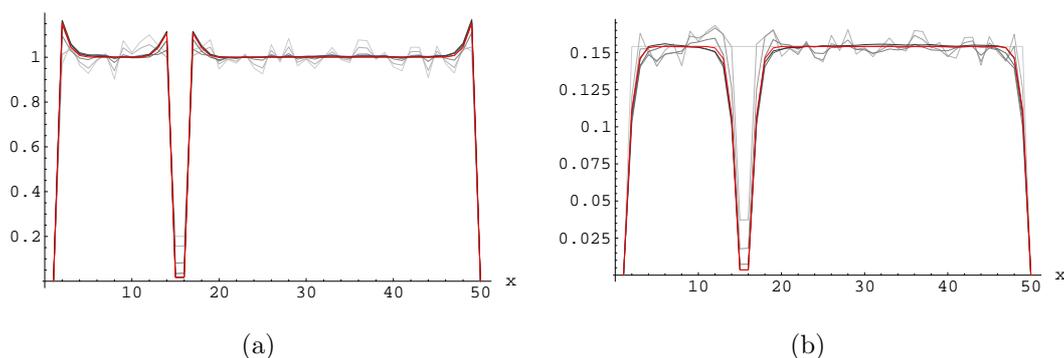


Figura 3.13: Evolução no tempo da densidade populacional na linha 15 do ambiente (a) para as presas e (b) para os predadores. A linha vermelha representa a última iteração realizada, isto é, 200.

A evolução temporal da densidade populacional em uma linha do domínio é ilustrada na Figura 3.13 de acordo com a tonalidade de cinza. O tom mais

claro representa a distribuição inicial e os tons intermediários ilustram gradativamente tempos subseqüentes. O sistema evolui até atingir um estado no qual não há mudanças com o tempo (curva em vermelho). A Figura 3.14 exhibe os padrões espaciais estáveis obtidos para presas e predadores.

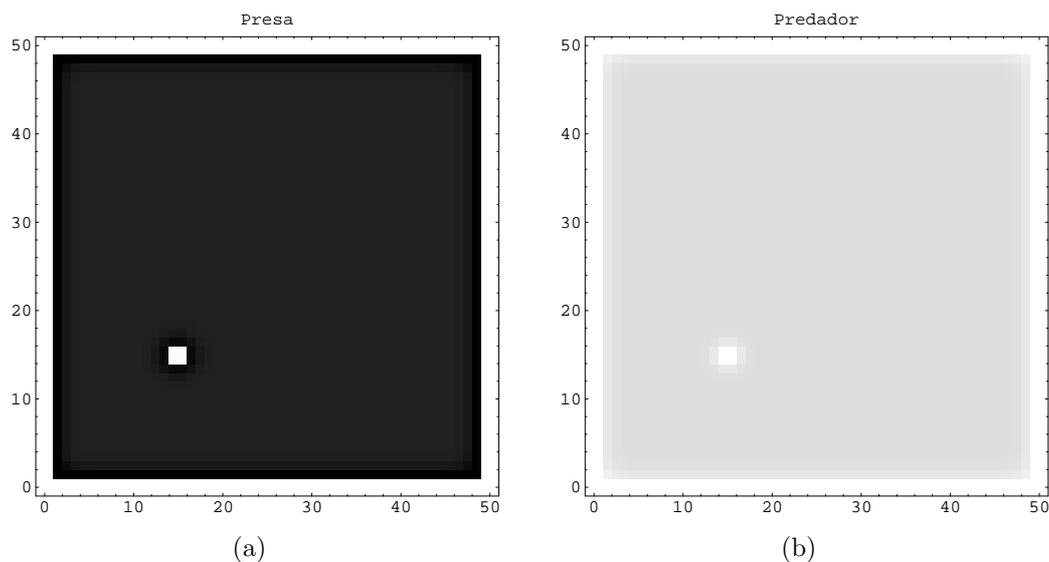


Figura 3.14: Padrão espacial para a população (a) de presas e (b) de predadores. A região em branco permanece com densidades abaixo do limiar Allee.

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.

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 3.15. 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.

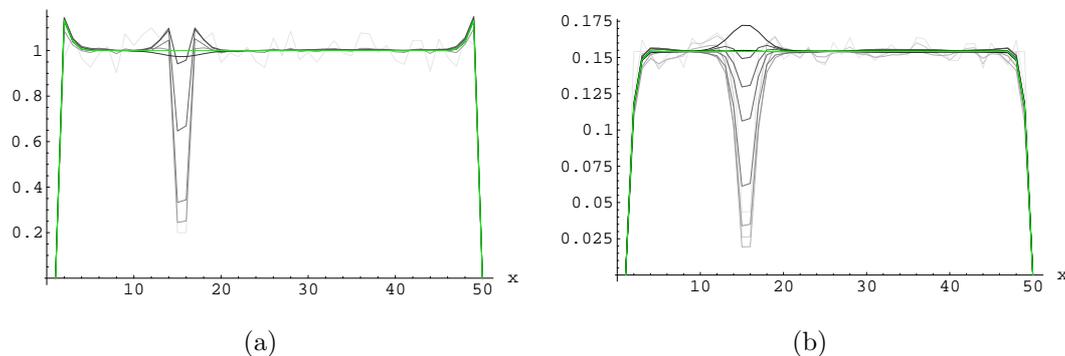


Figura 3.15: Evolução no tempo da densidade populacional na linha 15 do ambiente (a) para as presas e (b) para os predadores. A curva verde corresponde à resposta após 200 intervalos de tempo.

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 3.15 (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^* .

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 3.16, 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 3.16 (a)). Por outro lado, uma pequena quantidade de presas repercute negativamente na população total de predadores, causando o desaparecimento dessa espécie (Figura 3.16 (b)). A Figura 3.17 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.

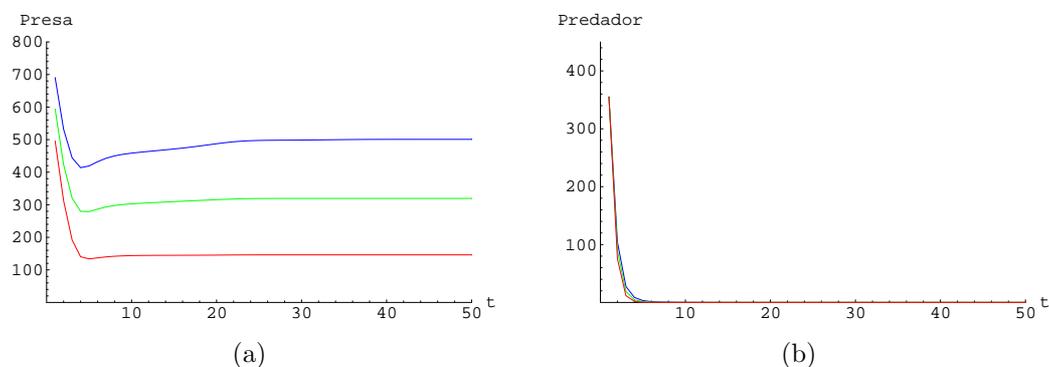


Figura 3.16: Evolução no tempo da população total (a) de presas e (b) de predadores para uma distribuição inicial da presa abaixo de k^* em 85% (azul), 90% (verde) e 95% (vermelho) do ambiente.

Perturbação periódica na distribuição inicial das presas

No próximo experimento numérico consideram-se perturbações iniciais do estado de equilíbrio periódicas somente na distribuição inicial das presas. Nestas

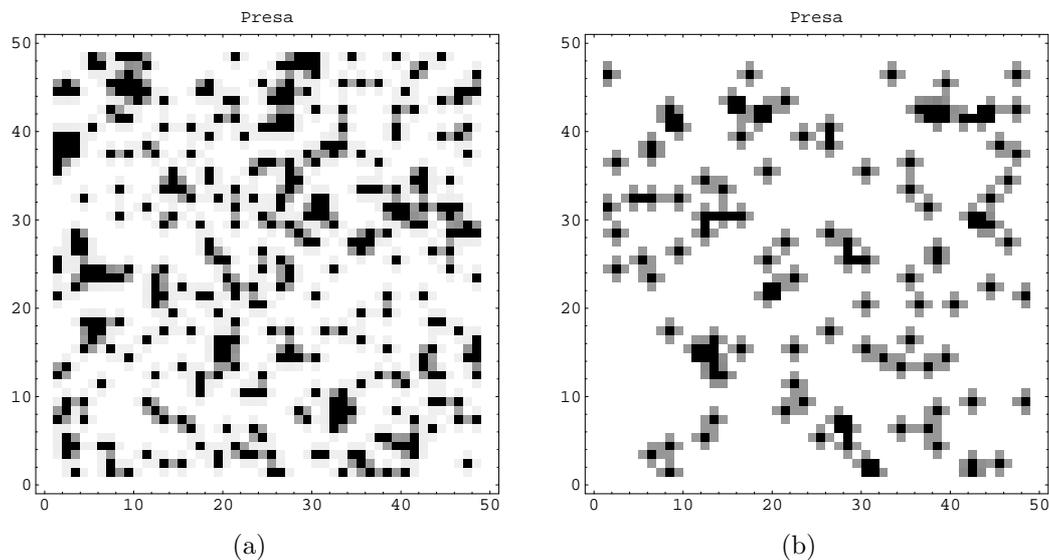


Figura 3.17: Padrão espacial heterogêneo estável estabelecido pela população de presas com densidade inicial abaixo do limiar Allee em (a) 85% e (b) 95% dos “patches”.

simulações, analisam-se duas situações: uma perturbação periódica em uma direção do habitat (“listras”) e nas duas direções (“manchas”).

Perturbação periódica em uma direção do habitat

A análise para o caso em que a perturbação é periódica em uma direção começa com a apresentação da configuração inicial e final das populações na Figura 3.18. Trata-se de um corte da densidade populacional na linha 30, para a população de presas (a) e predadores (b) no instante inicial e, após o padrão ser estabelecido (c) e (d), respectivamente, para presas e predadores.

É fácil de perceber com a Figura 3.18 (c-d) que nos “patches” onde a população das presas está inicialmente abaixo do limiar populacional k^* não há recolonização, ocasionando a extinção local. Os predadores, que inicialmente se encontravam em equilíbrio, não havendo mais presas para se alimentar, assumem a mesma configuração espacial exibida pelas presas: faixas com altas densidades intercaladas com faixas de extinção da população. O padrão espacial estabelecido pode ser observado nas Figuras 3.19 e 3.20.

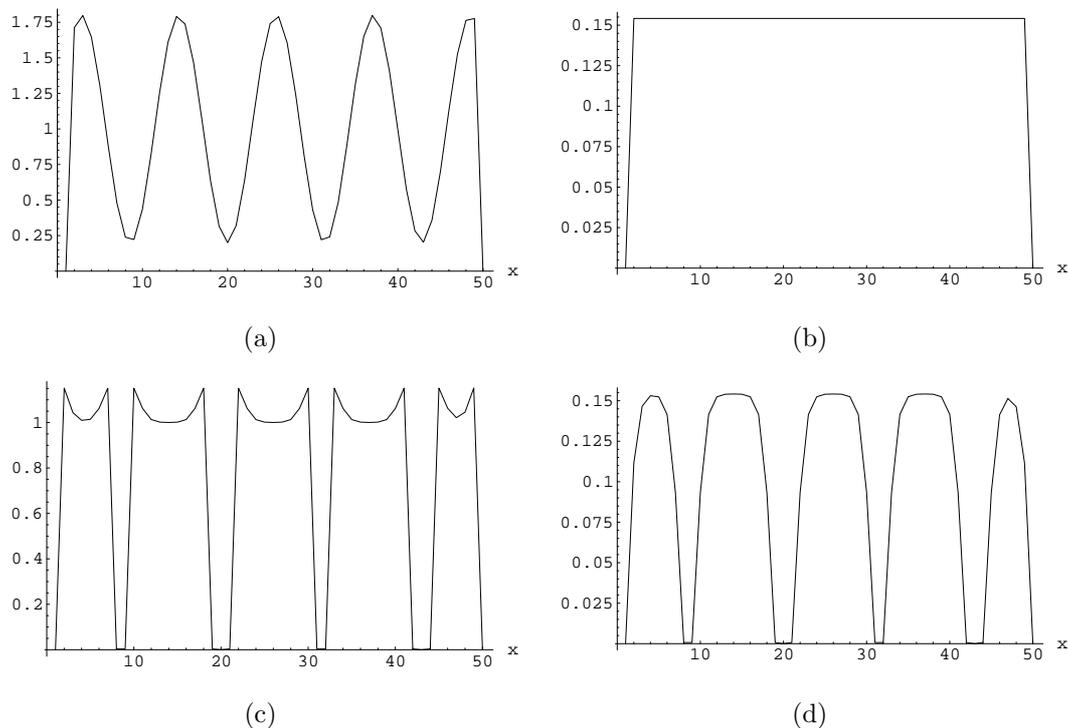


Figura 3.18: Corte da densidade populacional na linha 30 do habitat para a distribuição inicial (a) de presas e (b) de predadores e para a configuração final (c) de presas e (d) de predadores.

Observando a Figura 3.21, a qual mostra a evolução temporal das populações, nota-se uma oscilação inicial que é amortecida com o passar do tempo. Há uma pequena defasagem na resposta dos predadores em relação ao comportamento das presas.

Perturbação periódica nas duas direções do habitat

No próximo experimento computacional, considera-se que a distribuição periódica inicial é constituída de “manchas” por todo o domínio nas quais a população das presas apresenta regiões com densidades populacionais abaixo do limiar Allee.

Na Figura 3.22 (a-b) são mostrados os cortes da densidade populacional na linha 25 do domínio para $t = 0$, (a) representa presas e (b) predadores. Na Figura

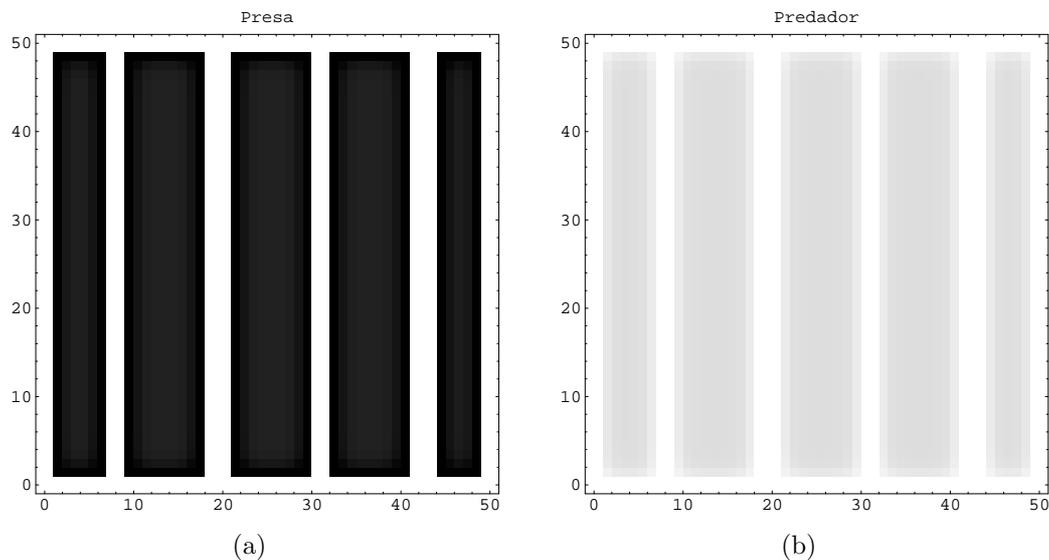


Figura 3.19: Padrões espaciais gerados para uma perturbação periódica na distribuição inicial (a) das presas e (b) dos predadores do tipo “listra”.

3.22 (c-d) são ilustrados cortes na densidade populacional (c-presas e d-predadores) na linha 25 do domínio, após o equilíbrio ter sido alcançado.

A partir da Figura 3.22 observa-se que o comportamento é análogo ao que ocorre quando a perturbação foi feita em uma direção, isto é, as presas vão à extinção nos “patches” onde a densidade está inicialmente abaixo do limiar Allee. Em consequência, os predadores não persistem nestes “patches”. Este resultado também pode ser visto nos gráficos das Figuras 3.23 e 3.24, os quais evidenciam que as populações assumem uma distribuição espacial heterogênea. A Figura 3.25 ilustra a variação total das populações com o transcorrer do tempo, apresentando uma oscilação inicial a qual é amortecida até que um equilíbrio estável é alcançado.

A partir dos resultados obtidos com as distribuições iniciais periódicas de presas, observa-se que os padrões gerados são periódicos e estão diretamente relacionados à perturbação inicial imposta à população de equilíbrio.

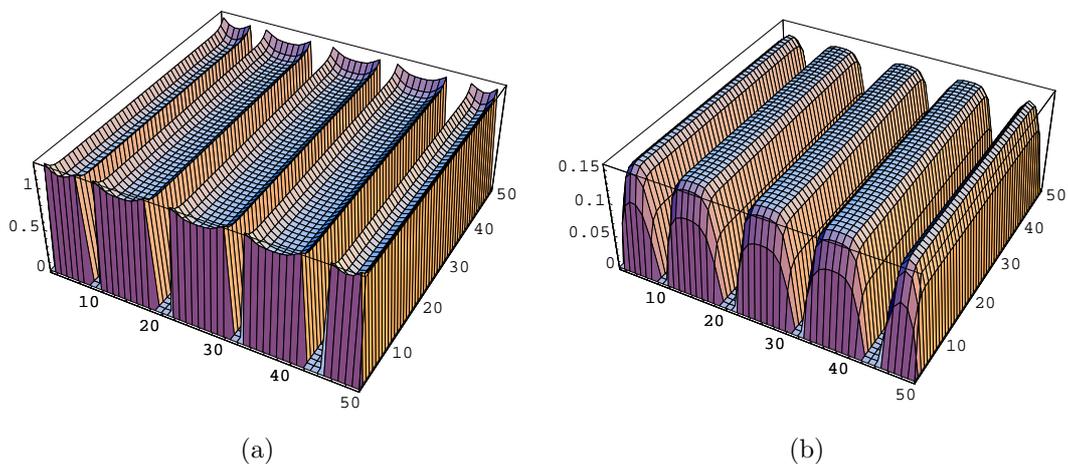


Figura 3.20: Densidade de equilíbrio (a) das presas e (b) dos predadores em cada ponto do domínio para uma perturbação inicial periódica em uma direção.

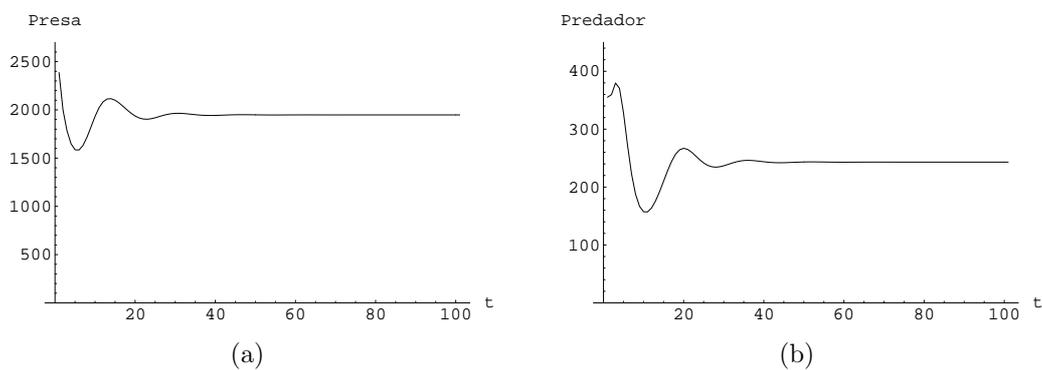


Figura 3.21: Evolução temporal da população total (a) de presas e (b) de predadores para uma perturbação periódica do tipo “listra”.

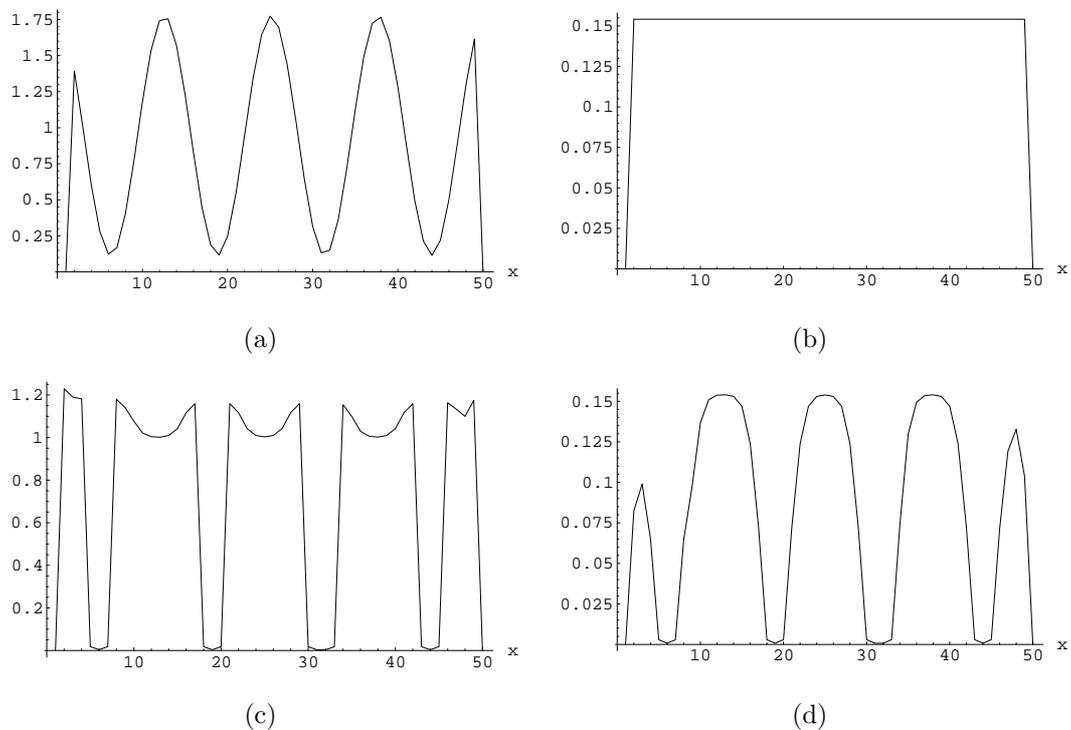


Figura 3.22: Corte da densidade populacional na linha 25 do habitat para a distribuição inicial (a) de presas e (b) de predadores e para a configuração final (c) de presas e (d) de predadores.

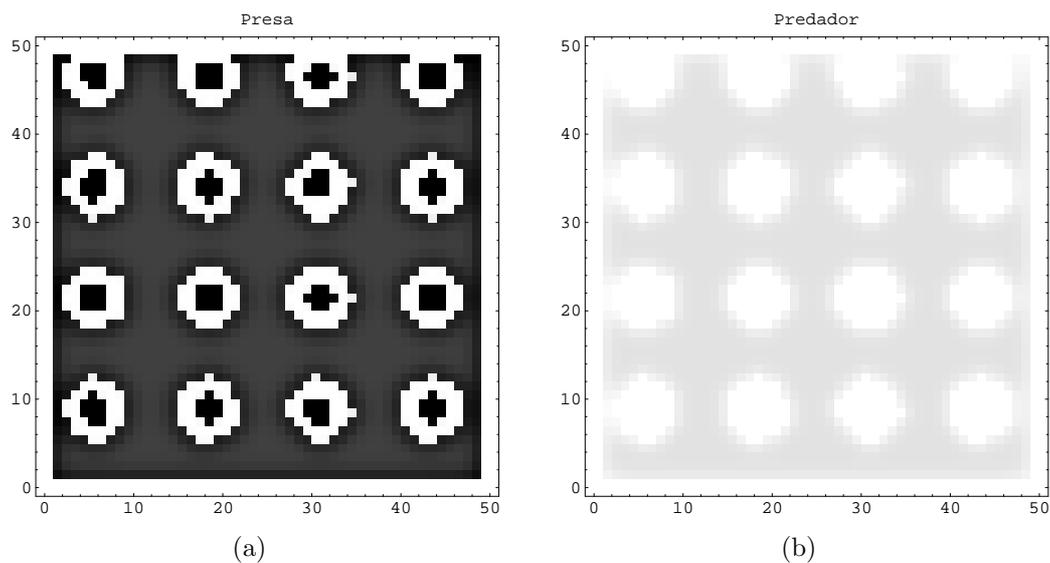


Figura 3.23: Padrões espaciais gerados para uma perturbação periódica na distribuição inicial (a) das presas e (b) dos predadores nas duas direções.

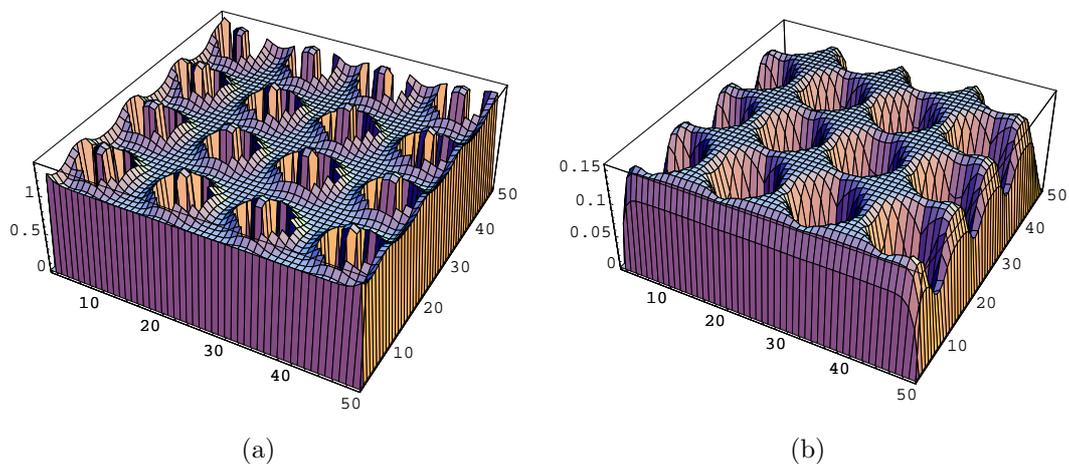


Figura 3.24: Densidade de equilíbrio (a) das presas e (b) dos predadores em cada ponto do domínio para uma perturbação inicial periódica nas duas direções.

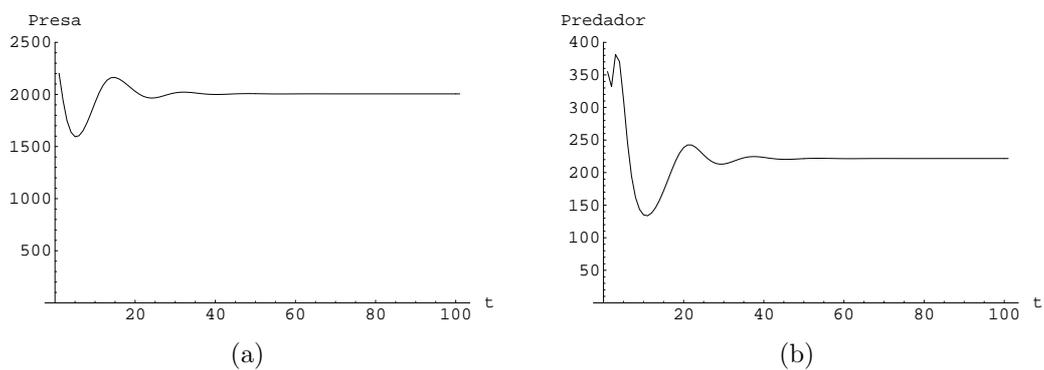


Figura 3.25: Variação temporal da população total (a) de presas e (b) de predadores para uma perturbação periódica nas duas direções.

CONCLUSÕES

Neste trabalho foi analisado o mecanismo de Turing (1952) para formação de padrões em modelos contínuos de reação-difusão. Com o objetivo de analisar a formação de padrões em modelos discretos espacialmente estruturados, um estudo sobre equações a diferenças foi introduzido no capítulo 2.

No capítulo 3, um modelo presa-predador espacialmente estruturado foi construído utilizando Redes de Mapas Acoplados. Através das simulações, concluiu-se que o modelo apresenta padrões espaciais heterogêneos fixos para os valores dos parâmetros em que a solução de equilíbrio sem dispersão é estável. 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 (1952) para formação de padrões não funciona 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), os efeitos podem ser devastadores. As densidades de ambas as espécies podem permanecer em níveis muito baixos ou até mesmo a extinção pode ocorrer nestes locais. Quando isto ocorre, há formação de padrões espaciais heterogêneos fixos. 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 (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. Flutuações locais da população pela degradação do meio ambiente ou caça predatória podem levar a espécie à extinção naquela região. Além disso, sua extinção pode acarretar a extinção de seus predadores naturais.

Finalmente, é importante observar que os modelos de Redes de Mapas Acoplados mostraram-se adequados para estudar sistemas de reação-difusão.

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

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- [1] BASSANEZI, R. C., AND FERREIRAJR, W. C. *Equações diferenciais com aplicações*. Harbra, São Paulo, 1988.
- [2] BERRYMAN, A. A. *Principles of population dynamics and their application*. Cheltenham, UK, 1999.
- [3] BOYCE, W. E., AND DIPRIMA, R. C. *Equações Diferenciais Elementares e Problemas de Valores de Contorno*, 6 ed. Livros Técnicos e Científicos Editora S. A., 1998.
- [4] COMINS, H. N., HASSELL, M. P., AND MAY, R. M. The spatial dynamics of host parasitoid systems. *Journal of Animal Ecology* 61 (1992), 735–748.
- [5] EDELSTEIN-KESHET, L. *Mathematical Models in Biology*. Random House, New York, 1988.
- [6] FERREIRAJR., W. C. Dinâmica de populações distribuídas: Modelos matemáticos, simulações e aplicações. XXI Congresso Nacional de Matemática Aplicada e Computacional – CNMAC, Caxambu 1998.
- [7] GRINDROD, P. *The theory and application of reaction diffusion equations*, 2 ed. Claredon Press, Oxford, 1996.
- [8] GUZMÁN, J. G. *Modelos de tiempo discreto de poblaciones sin estructura*, 1 ed., vol. 1 of *Ecología Matemática*. Facultad de Ciencias Basicas y Matematicas – Pontificia Universidad Catolica de Valparaiso, Chile, 2000.
- [9] HASSELL, M. P. *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions*. Oxford University Press, New York, 2000.
- [10] HASSELL, M. P., COMINS, H. N., AND MAY, R. M. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature* 353 (1991), 255–258.

- [11] HOLMES, E. E., LEWIS, M. A., BANKS, J. E., AND VEIT, R. R. Partial differential equations in ecology: Spatial interactions and population dynamics. *Ecology* 75 (1994), 17–29.
- [12] JONES, D. S., AND SLEEMAN, B. D. *Differential Equations and Mathematical Biology*. Mathematical Biology and Medicine Series. Chapman e Hall/CRC, 2003.
- [13] KANEKO, K. Period-doubling of kink-antikink patterns, quasi-periodicity in antiferro-like structures and spatial intermittency in coupled map lattices – toward a prelude to a field theory of chaos. *Progress of Theoretical Physics* (1984), 480–486.
- [14] KAREIVA, P. Population dynamics in spatially complex environment: theory and data. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 330 (1990), 175–190.
- [15] KOT, M. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 2001.
- [16] LEVIN, S. A., AND SEGEL, L. A. Pattern generation in space and aspect. *SIAM Rev.* 27 (1985), 45–67.
- [17] MAINI, P. K. Mathematical models in morphogenesis. In *Mathematical Inspired by Biology*, V. Capasso and O. Diekmann, Eds., vol. 1714 of *Lectures Notes in Mathematics*. Springer-Verlag, Martina Franca, 1999, pp. 151–189.
- [18] MEDVINSKY, A. B., PETROVSKII, S. V., TIKHONOVA, I. A., MALCHOW, H., AND LI, B. Spatiotemporal complexity of plankton and fish dynamics. *SIAM Rev* 44, 3 (2002), 311–370.
- [19] MEINHARDT, H. *Models of Biological Pattern Formation*. Academic Press, London, 1982.

- [20] MISTRO, D. C., RODRIGUES, L. A. D., AND SCHMID, A. B. A mathematical model for dispersal of annual plant population with a seedbank. *Ecological Modelling* 188 (2005), 52–61.
- [21] MIURA, T., AND MAINI, P. K. Speed of pattern appearance in reaction-diffusion models: Implications in the pattern formation of limb bud mesenchyme cells. *Bulletin of Mathematical Biology* 66 (2004), 627–649.
- [22] MURRAY, J. D. *Mathematical Biology*, 2 ed. Springer-Verlag, Berlin, 1993.
- [23] MURRAY, J. D. *Mathematical Biology*, 3 ed. Springer-Verlag, Berlin, 2003.
- [24] OKUBO, A., AND LEVIN, S. *Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives*. Springer-Verlag, New York, 2001.
- [25] RODRIGUES, L. A. D. *O Acaso e a Decisão: Modelos Matemáticos para Dispersão Populacional*. Tese de Doutorado, Matemática Aplicada, IMECC – UNICAMP, 1998.
- [26] SCHREIBER, S. J. Allee effects, extinctions, and chaotic transients in simple population models. *Theoretical Population Biology* 64 (2003), 201–209.
- [27] SEGEL, L. A., AND JACKSON, J. L. Dissipative structure: An explanation and an ecological example. *Journal of Theoretical Biology* 37 (1972), 545–559.
- [28] SEGEL, L. A., AND LEVIN, S. A. Application of nonlinear stability theory to the study of effects of diffusion on predator prey interactions. In *Amer. Inst. Phys. Conf. Proc.* 27 (1976), R. A. Piccirelli, Ed., Topics in Statistical Mechanics and Biophysics, pp. 123–152.
- [29] TURING, A. M. The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* 237, B (1952), 37–72.

-
- [30] TURK, G. Generating textures on arbitrary surfaces using reaction-diffusion. *Computer Graphics* 25, 4 (1991), 289–298.
- [31] WANG, M. H., AND KOT, M. Speeds of invasion in a model with strong or weak allee effects. *Math. Biosci.* 171 (2001), 83–97.
- [32] WANG, M. H., KOT, M., AND NEUBERT, M. G. Integrodifference equations, allee effects and invasions. *Mathematical Biology* 44 (2002), 150–168.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)