XI CONGRESO LATINOAMERICANO
DE BIOLOGÍA MATEMÁTICA
SoLaBiMa 2019
Universidad Católica del Maule
22-25 de Octubre de 2019, Talca, Chile

Instabilidade Difusiva em um Modelo Presa-Predador Generalista

Luiz Alberto Díaz Rodrigues*
Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Brasil

Resumo

Neste trabalho, investigamos a formação de padrões em um modelo de reação-difusão presa-predador generalista com fonte de alimento alternativa constante e resposta funcional Holling tipo III. O modelo local pode apresentar até seis equilíbrios, biestabilidade, ciclos limite e diversas bifurcações. Analisamos as condições de instabilidade difusiva tipo Turing e verificamos a formação de padrões espaciais para presas e predadores em um habitat bidimensional com fronteira reflexiva.

Trabajo realizado en conjunto con:
Vagner Weide Rodrigues[1], Instituto Federal do Rio Grande do Sul, Bento Gonçalves, Brasil.
Diomar Cristina Mistro[2], Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Brasil.

1 Introdução

Nas últimas décadas, os predadores generalistas têm recebido considerável atenção no contexto de invasões e controle biológico (Magal et al., 2008; Erbach et al., 2013; Chakraborty, 2015). A distinção entre predadores especialistas e generalistas se reflete imediatamente na formulação matemática de um modelo presa-predador. Para um predador generalista, a resposta funcional Holling tipo III parece ser mais adequada (Erbach et al., 2013) pois, além de considerar o *handling time*, descreve uma curva sigmoidal com baixa eficiência de captura em baixas densidades de presas. O formato da resposta funcional tipo III retrata o fenômeno conhecido como *prey switching*: para baixas

*e-mail: ladiazrodrigues@gmail.com
[1]e-mail: vagner.rodrigues@bento.ifrs.edu.br
[2]e-mail: dcmistro@gmail.com

densidades de presas, é mais vantajoso para o predador desistir de procurar por ela e concentrar-se em outra presa. Entretanto, considerar apenas esta resposta funcional não é suficiente para garantir a hipótese de um predador generalista. É necessário que o predador possua alguma fonte de alimento alternativa para que, na ausência de determinada presa, ele consiga persistir no meio.

Recentemente, Erbach et al. (2013) analisaram uma dinâmica presa-predador generalista com fonte de alimento alternativa constante e resposta funcional tipo III. Na ausência das presas, os predadores crescem segundo a função de Beverton-Holt combinada com um termo linear de mortalidade. O modelo proposto pode assumir até seis equilíbrios, biestabilidade, ciclos limites e diversas bifurcações.

Por outro lado, poucos trabalhos consideram modelos espacialmente distribuídos para a dinâmica presa-predador generalista, fator que reconhecidamente pode alterar as previsões dos modelos matemáticos.

Diante disto, o objetivo do nosso trabalho é investigar a formação de padrões em um modelo de reação-difusão presa-predador generalista com fonte de alimento alternativa constante e resposta funcional Holling tipo III. Como modelo local, tomamos aquele proposto por Erbach et al. (2013). Mais do que simplesmente analisar o caso em que o modelo apresenta apenas um equilíbrio de coexistência, estamos também interessados em examinar a distribuição espacial de presas e predadores nas regiões dos parâmetros em que o modelo exibe biestabilidade e ciclos limites.

2 Modelo

O modelo proposto é um sistema de reação-difusão com uma presa e um predador generalista na presenca de uma fonte de alimento alternativa constante. A dinâmica é descrita da seguinte forma:

$$\begin{aligned}\frac{\partial N}{\partial T} &= RN\left(1-\frac{N}{K}\right)-\frac{AN^2P}{1+HN^2}+D_1\left(\frac{\partial^2 N}{\partial X^2}+\frac{\partial^2 N}{\partial Y^2}\right),\\ \frac{\partial P}{\partial T} &= \frac{BP}{1+EP}-MP+C\frac{AN^2P}{1+HN^2}+D_2\left(\frac{\partial^2 P}{\partial X^2}+\frac{\partial^2 P}{\partial Y^2}\right),\end{aligned} \tag{1}$$

onde $N(X,Y,T)$ and $P(X,Y,T)$ denotam as densidades de presas e predadores, respectivamente, no ponto $(X,Y)\in\mathbb{R}^2$ e instante $T\geq 0$.

Observamos que na ausência dos predadores, as presas possuem uma dinâmica logística, sendo R a taxa de crescimento intrínseca e K a capacidade de suporte. Por sua vez, os predadores, na ausência das presas, assumem um crescimento do tipo Beverton-Holt combinado com o termo de mortalidade $-MP$. O parâmetro B denota a taxa máxima de reprodução per capita do predador enquanto que E indica a força da competição intraespecífica. Para garantir a sobrevivência do predador na ausência das presas, consideramos $B>M$. A taxa de mortalidade do predador é dada por M. Na interação presa-predador é considerada uma resposta funcional Holling tipo III. Os parâmetros A e H representam a eficiência do predador e o tempo de manuseio (*handling time*) da presa pelo predador, respectivamente, e C denota a eficiência da conversão de biomassa de presas em predadores. Todos os parâmetros são positivos.

Para reduzir o número de parâmetros, introduzimos variáveis adimensionais dadas por $n=N/K$, $p=(AKP)/R$, $x=X\sqrt{R/D_2}$, $y=Y\sqrt{R/D_2}$ e $t=RT$. Através dessa mudança de variáveis, a dinâmica é governada pelo sistema:

$$\begin{aligned}\frac{\partial n}{\partial t} &= n(1-n)-\frac{n^2p}{1+an^2}+D\left(\frac{\partial^2 n}{\partial x^2}+\frac{\partial^2 n}{\partial y^2}\right),\\ \frac{\partial p}{\partial t} &= \frac{cp}{1+dp}-ep+\frac{bn^2p}{1+an^2}+\left(\frac{\partial^2 p}{\partial x^2}+\frac{\partial^2 p}{\partial y^2}\right),\end{aligned} \tag{2}$$

onde $a=HK^2$, $b=(CAK^2)/R$, $c=B/R$, $d=(ER)/(AK)$, $e=M/R$ e $D=D_1/D_2$. O modelo (2) agora contém apenas seis paramêtros. Como $B>M$, temos $c>e$.

Consideramos Ω um domínio bidimensional e η o vetor unitário normal à fronteira $\partial\Omega$. Investigamos o modelo (2) com condições iniciais:

$$\begin{aligned} n_0 &= n(x,y,0) > 0, \\ p_0 &= p(x,y,0) > 0, \end{aligned} \tag{3}$$

onde $(x,y) \in \Omega$, e fluxo zero nas fronteiras

$$\frac{\partial n}{\partial \eta}\Big|_{(x,y)} = \frac{\partial p}{\partial \eta}\Big|_{(x,y)} = 0, \tag{4}$$

onde $(x,y) \in \partial\Omega$.

2.1 Estabilidade Local

Nesta seção, resumimos os principais resultados sobre estabilidade local obtidos por Erbach et al. (2013).

O modelo local correspondente é:

$$\begin{aligned} \frac{dn}{dt} &= n(1-n) - \frac{n^2 p}{1+an^2}, \\ \frac{dp}{dt} &= \frac{cp}{1+dp} - ep + \frac{bn^2 p}{1+an^2}. \end{aligned} \tag{5}$$

Além de $n = 0$ and $p = 0$, as n-nulóclina e p-nulóclina são dadas, respectivamente, por

$$f(n) = \frac{(1+an^2)(1-n)}{n} \quad \text{and} \quad g(n) = \frac{1}{d}\left(\frac{c(1+an^2)}{e(1+an^2)-bn^2} - 1\right). \tag{6}$$

A figura 1 mostra as funções f e g para diferentes valores do parâmetro a. Se $a \leq 27$ então $f(n)$ é monotonicamente decrescente, enquanto que se $a > 27$ então $f(n)$ possui dois extremos locais. Além disso, a n-nulóclina sempre tem uma singularidade em $n = 0$ e uma raiz em $n = 1$.

Por outro lado, a função $g(n)$ é sempre monotonicamente crescente. A figura 1b ilustra diferentes gráficos da função g para diferentes valores do parâmetro b. Quando $b < ae$, a função é limitada. Quando $b > ae$, há uma assíntota vertical em $n = \sqrt{e/(b-ae)}$ (Erbach et al. (2013)).

O modelo sempre possui o equilíbrio trivial $(0,0)$ e dois equilíbrios semi-triviais $(1,0)$ e $(0,(c-e)/ed)$. Além disso, dependendo dos valores dos parâmetros, podemos ter um ou três equilíbrios de coexistência.

Para analisar a estabilidade de cada equilíbrio, linearizamos o sistema através de uma expansão em série de Taylor ao redor de cada ponto (n^*, p^*). A matriz Jacobiana é

$$J(n^*, p^*) = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}, \tag{7}$$

onde $a_{11} = 1 - 2n^* - \dfrac{2n^*p^*}{(1+an^*)^2}$, $a_{12} = -\dfrac{n^{*2}}{1+an^{*2}}$, $a_{21} = \dfrac{2bn^*p^*}{(1+an^{*2})^2}$ e $a_{22} = \dfrac{bn^{*2}}{1+an^{*2}} + \dfrac{c}{(1+dp^*)^2} - e$.

O equilíbrio $(0,0)$ é sempre instável enquanto que $(1,0)$ e $(0,(c-e)/ed)$ são pontos de sela. Para analisar a estabilidade do equilíbrio de coexistência, Erbach et al. (2013) encontraram duas relações entre a inclinação de f e g com os elementos da matriz J calculada em (n^*, p^*), como segue:

$$f' = -a_{11}/a_{12}, \tag{8}$$

$$g' = -a_{21}/a_{22}. \tag{9}$$

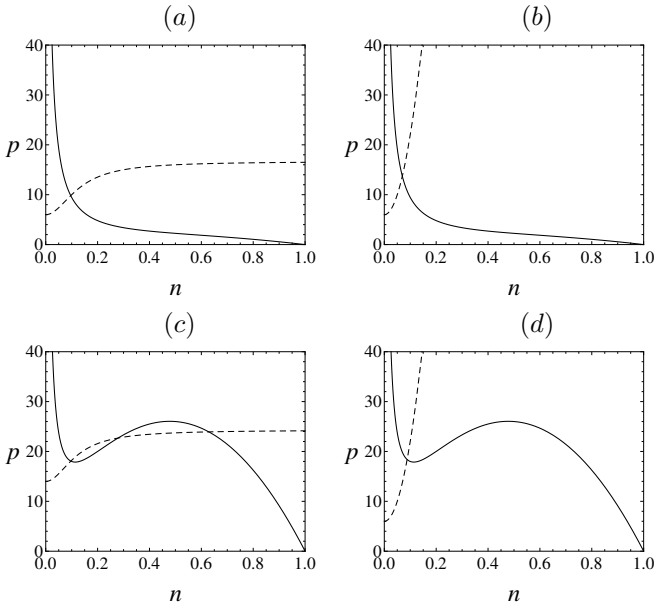

Figura 1: Possíveis formas das nulóclinas do modelo local. As linhas contínuas e tracejadas representam o gráficos de f e g, respectivamente. Em (a) e (b), f é decrescente ($a \leq 27$) enquanto que em (c) e (d) f possui dois extremos locais ($a > 27$). Além disso, em (a) e (c), g é limitada superiormente ($b < ae$). Por outro lado, em (b) e (d) g é ilimitada e possui uma assńtota vertical ($b > ae$).

Estas condições levam às seguintes conclusões:

i) Se $f' < 0$, então o equilíbrio é estável;

ii) O equilíbrio é um ponto de sela se, e somente se, $f' > g'$.

Em outras palavras, a condição i) estabelece que se um equilíbrio está localizado onde a n-nulóclina é decrescente, então ele é estável. A partir disso, concluímos que para $a < 27$ o único equilíbrio de coexistência é sempre estável. A conclusão ii) estabelece que se um ponto de equilíbrio está localizado onde a inclinação da $n-$nulóclina é maior que a inclinação da $p-$nulóclina, então este equilíbrio é estável. Este cenário só pode ocorrer para $a > 27$ e uma escolha apropriada dos demais parâmetros.

3 Formação de Padrões

O mecanismo de Turing (Turing, 1952) mostra que, sob condições adequadas, substâncias químicas que reagem e se difundem podem conduzir à formação de padrões espaciais estacionários não homogêneos. Os processos considerados por Turing foram a difusão clássica de Fick e a interação entre as espécies descrita pela lei de ação das massas.

A ideia básica de Turing foi supor que o sistema sem difusão tem um estado estacionário homogêneo estável e determinar sob que condições a inclusão da difusão pode desestabilizar o estado uniforme. Esta quebra de estabilidade provocada pela difusão é conhecida por instabilidade difusiva. É importante observar que a instabilidade da solução estacionária uniforme não garante que o sistema deve evoluir para um padrão espacial heterogêneo estável.

As condições para instabilidade de Turing são:

$$a_{11} + a_{22} < 0, \tag{10}$$

$$a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0, \tag{11}$$

$$(Da_{22} + a_{11})^2 - 4D(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) > 0. \tag{12}$$

As duas primeiras condições garantem a existência de um estado homogêneo estacionário estável na ausência da difusão, enquanto que a terceira garante que na presença da difusão este estado é instável, conduzindo o sistema a padrões heterogêneos espaciais estáveis.

O modelo (5) exibe bifurcações de Hopf (Fig. 2), de modo que o equilíbrio de coexistência perde sua estabilidade dando lugar a oscilações periódicas (ciclos limites). Para os valores dos parâmetros em que isto ocorre, pelo menos uma das duas primeiras condições de instabilidade difusiva é violada. Embora isso ocorra, as duas últimas condições ainda podem ser satisfeitas. O conjunto dos parâmetros para os quais o modelo local exibe soluções periódicas e a desigualdade (12) é verificada, é chamado de região de Turing-Hopf.

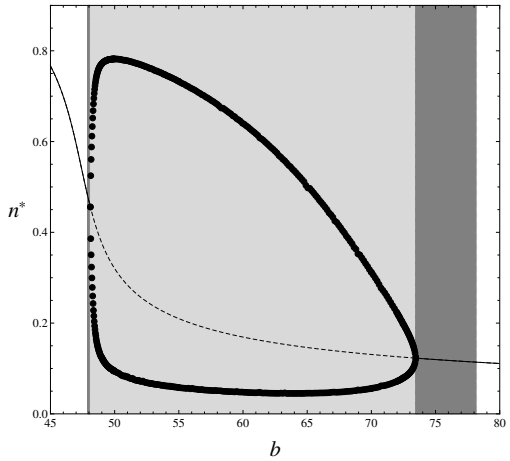

Figura 2: Diagrama de bifurcação em relação a b com os demais parâmetros fixados. A linha contínua (tracejada) indica o equilíbrio de coexistência estável (instável). Os pontos pretos representam a densidade máxima e mínima de presas ao longo do ciclo limite estável. A região em cinza claro representa uma região de Turing-Hopf enquanto que as regiões em cinza escuro se referem à região de Turing.

4 Simulações Numéricas

Mantidos os parâmetros a, c, q e e fixados, encontramos regiões para os parâmetros b e D em que ocorre a formação de padrões espaciais heterogêneos estáveis. Para tanto, realizamos extensas simulações numéricas em um habitat bidimensional $\Omega = [0; 12, 5]^-[0; 12, 5] \in \mathbb{R}^2$ com fronteiras reflexivas. Para resolver o sistema, discretizamos o modelo no tempo e no espaço utilizando o esquema FTCS (forward-time central-space). Tomamos como passo do espaço $\Delta x = \Delta y = 0, 25$ e o passo do tempo $\Delta t = 0, 01$. Todas as simulações foram feitas no software Mathematica 10.

As Figuras 3 e 4 ilustram a distribuição espacial de presas para $a = 100$, $c = 1$, $d = 0, 9$, $e = 0, 5$ e diferentes valores de b e D. Na Figura 3, os parâmetros foram escolhidos em cada uma das regiões de instabilidade difusiva de Turing. Observamos a formação de padrões do tipo *cold spots* (Fig.

3(a)) para b na estreita faixa cinza escuro à esquerda na Figura 2, enquanto que para b na faixa cinza escuro à direita, observamos padões do tipo *hot spots* (Fig. 3(b)).

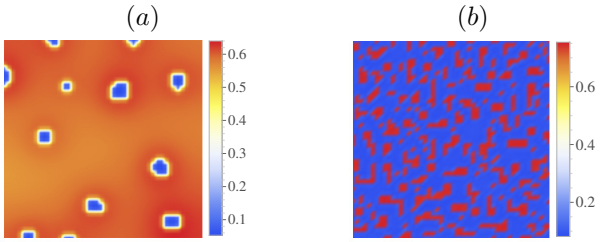

Figura 3: Distribuição espacial das presas com os parâmetros em uma região de Turing $a = 100$, $c = 1$, $d = 0,9$, $e = 0,5$ e (a) $b = 48,07$ e $D = 0,002$, e (b) $b = 74$ e $D = 0,0002$.

Na Figura 4, podemos observar o padrão espacial de presas quando os parâmetros são tomados numa região de Turing-Hopf. Observamos que à medida que b cresce, o padrão espacial varia de *cold spots* para *hot spots*. Observamos que a distribuição de predadores seguem o mesmo padrão observado para as presas e, por esse motivo, não serão apresentados.

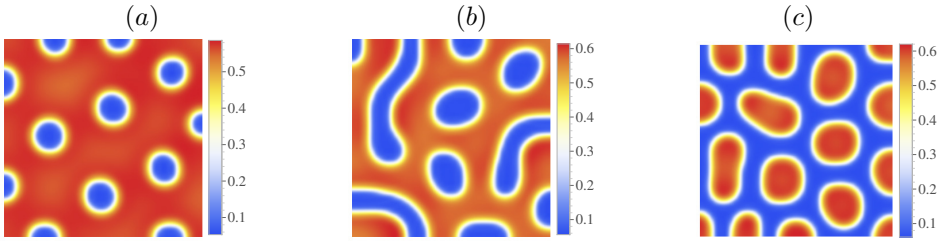

Figura 4: Distribuição espacial das presas com os parâmetros em uma região de Turing-Hopf $a = 100$, $c = 1$, $d = 0,9$, $e = 0,5$, $D = 0,0002$ e diferentes valores de b: (a) $b = 50$, (b) $b = 55$ e (c) $b = 63$.

Além disso, verificamos também a formação de padrões espaço-temporais para combinações de parâmetros em que a dinâmica local apresenta biestabilidade.

5 Conclusões

Neste trabalho estudamos a formação de padrões espaciais que podem emergir de uma dinâmica presa-predador generalista.

Inicialmente apresentamos os principais resultados do modelo local presa-predador generalista com fonte de alimento alternativa constante e resposta funcional Holling tipo III, proposto por Erbach et al. (2013). O modelo exibe uma dinâmica bastante complexa, não observada em outros modelos que utilizam resposta funcional Holling tipo II, por exemplo. A biestabilidade entre um equilíbrio de coexistência e um ciclo limite é um fenômeno peculiar deste modelo.

No modelo espacial proposto, consideramos que os indivíduos se movimentam por difusão em um habitat bidimensional. Obtivemos as condições analíticas para que o modelo exiba instabilidade difusiva. A partir desta condição, encontramos a região dos parâmetros b e D (fixados os demais parâmetros de modo a obter diferentes comportamentos da dinâmica local) para que formção de padrões heterogêneos sejam observadas.

Analisamos também a formação de padrões espaciais em uma região de biestabilidade onde o modelo local apresenta histerese. Instabilidades de Turing podem aparecer para ambos equilíbrios

homogêneos dependendo do conjunto de parâmetros. Observamos ainda que, para determinados valores dos parâmetros em uma região de instabilidade difusiva para o equilíbrio com baixas densidades de presas, o sistema convergiu para o outro equilíbrio estável, de modo que as densidades de presas e predadores ficaram homogeneamente distribuídas por todo habitat.

Referências

[1] Chakraborty, S., *The influence of generalist predators in spatially extended predator-prey systems*. Ecological Complexity (2015) 23, 50-60.

[2] Erbach, A., Lutscher, F., Seo, G., *Bistability and limit cycles in generalist predator-prey dynamics* Ecological Complexity, (2013) 14, 48-55.

[3] KOT, M., *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, (2001). 453 pp.

[4] Magal, C., Cosner, C. G., Ruan, S., Casas, J., *Control of invasive hosts by generalist parasitoids*. Mathematical Medicine and Biology (2008) 25, 1-20.

[5] Turing, A. M., *The chemical basis of morphogenesis*. Phil. Trans. Royal Soc. London B (1952) 237, 37-72.