



Modificação no modelo hospedeiro-parasitoide de Nicholson-Bailey espacialmente distribuído com Rede de Mapas Acoplados

Modification in the spatially extended Nicholson-Bailey host-parasitoid model with Coupled Map Lattice

Modificación en el modelo de parasitoide hospedante de Nicholson-Bailey distribuido espacialmente con una Red de Mapas Acoplados

Thayná Andrade Barbosa¹

Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Sul (IFRS), *Campus* Bento Gonçalves, Bento Gonçalves, RS, Brasil

 <https://orcid.org/0000-0003-0697-0422>,  <http://lattes.cnpq.br/4388104058156917>
Vagner Weide Rodrigues²

Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Sul (IFRS), *Campus* Bento Gonçalves, Bento Gonçalves, RS, Brasil

 <https://orcid.org/0000-0003-4653-3526>,  <http://lattes.cnpq.br/2557159655861980>

Resumo: Diversas dinâmicas populacionais podem ser modeladas por meio de equações a diferenças, com as quais o tempo é considerado discreto e a variável de estado é contínua. Dos modelos discretos mais conhecidos, o de Nicholson-Bailey ganha destaque por ser um dos primeiros a tentar retratar uma dinâmica hospedeiro-parasitoide por meio de equações a diferenças. Embora tenha sido utilizado como base para a formulação de modelos mais complexos, o modelo de Nicholson-Bailey, em seu formato original, apresenta equilíbrio de coexistência instável para qualquer conjunto de parâmetros. Diante disso, diversas modificações foram propostas para torná-lo mais próximo ao que se espera na natureza. O presente trabalho tem como objetivo apresentar o estudo de uma modificação no modelo de Nicholson-Bailey em duas etapas: a primeira consiste em inserir um fator de crescimento dependente da densidade para a população de hospedeiros; e a segunda, em adicionar a distribuição espacial via Rede de Mapas Acoplados no modelo já modificado. A partir da análise de estabilidade dos equilíbrios e simulações numéricas, os resultados sugerem que a partir da modificação proposta, o modelo de Nicholson-Bailey apresenta equilíbrio de coexistência estável e a inclusão do espaço não contribui para a sua desestabilização. Além disso, o modelo espacial exibe diversos padrões dependentes da escolha dos parâmetros, como ondas, espirais e estruturas cristalinas.

Palavras-chave: Equações a Diferenças; Nicholson-Bailey; Rede de Mapas Acoplados; Estabilidade.

¹ **Currículo sucinto:** Graduanda do Curso de Licenciatura em Matemática do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Sul, *Campus* Bento Gonçalves. **Contribuição de autoria:** Escrita – Primeira Redação, Escrita – Revisão e Edição, Investigação. **Contato:** thayna.barbosa@ifrs.edu.br.

² **Currículo sucinto:** Licenciado e mestre em Matemática pela Universidade Federal de Santa Maria e docente no Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Sul, *Campus* Bento Gonçalves. **Contribuição de autoria:** Administração do Projeto, Conceituação, Curadoria de Dados, Escrita – Primeira Redação, Escrita – Revisão e Edição, Investigação, Metodologia. **Contato:** vagner.rodrigues@bento.ifrs.edu.br.



Abstract: Several population dynamics can be modeled using difference equations, with which time is considered discrete and the state variable is continuous. Among the most known discrete models, the Nicholson-Bailey one stands out for being one of the first to attempt to portray a host-parasitoid dynamics through difference equations. Although it has been used as the basis for the formulation of more complex models, the Nicholson-Bailey model, in its original format, presents unstable coexistence equilibrium for any set of parameters. Therefore, several modifications were proposed to make it closer to what is expected in nature. The present work aims to present the study of a modification in the Nicholson-Bailey model in two stages: the first one consists in inserting a density-dependent growth factor for the host population; the second, in adding the spatial distribution via the Coupled Map Lattice in the already modified model. From the equilibrium stability analysis and numerical simulations, results suggest that with the proposed modification the Nicholson-Bailey model presents stable coexistence equilibrium and the inclusion of space does not contribute to its destabilization. Furthermore, the spatial model exhibits several patterns depending on the choice of parameters, such as waves, spirals and crystalline structures.

Keywords: Difference Equations; Nicholson-Bailey; Coupled Map Lattice; Stability.

Resumen: Se pueden modelar varias dinámicas de población utilizando ecuaciones en diferencias, con las cuales el tiempo se considera discreto y la variable de estado es continua. De los modelos discretos más conocidos, el de Nicholson-Bailey destaca por ser uno de los primeros en intentar retratar una dinámica huésped-parasitoide a través de ecuaciones en diferencias. Aunque se ha utilizado como base para la formulación de modelos más complejos, el modelo de Nicholson-Bailey, en su formato original, presenta un equilibrio de coexistencia inestable para cualquier conjunto de parámetros. Por ello, se propusieron varias modificaciones para acercarlo a lo esperado en la naturaleza. El presente trabajo tiene como objetivo presentar el estudio de una modificación en el modelo de Nicholson-Bailey en dos etapas: la primera consiste en insertar un factor de crecimiento dependiente de la densidad para la población hospedante; y el segundo, en agregar la distribución espacial a través de la Red de Mapas Acoplados en el modelo ya modificado. Con base en el análisis de estabilidad de equilibrio y simulaciones numéricas, los resultados sugieren que, con base en la modificación propuesta, el modelo de Nicholson-Bailey presenta un equilibrio de coexistencia estable y la inclusión de espacio no contribuye a su desestabilización. Además, el modelo espacial exhibe varios patrones dependiendo de la elección de parámetros, como ondas, espirales y estructuras cristalinas.

Palabras clave: Ecuaciones en Diferencias; Nicholson-Bailey; Red de Mapas Acoplados; Estabilidad.

Data de submissão: 1 de julho de 2021.

Data de aprovação: 12 de outubro de 2021.



1 Introdução

A modelagem matemática é uma importante ferramenta para descrever dinâmicas populacionais. Diversos modelos matemáticos envolvendo interações do tipo presa-predador ou hospedeiro-parasitoide são formulados na tentativa de retratar o mais próximo do que ocorre na natureza. Embora as equações diferenciais têm sido amplamente utilizadas para modelar interações entre espécies, existem vários sistemas cuja dinâmica é melhor descrita ao considerarmos intervalos de tempo discretos, mesmo que o fenômeno evolua continuamente. Diversas espécies, por exemplo, possuem reprodução sazonal ou ciclo anual de vida, de modo que não ocorrem mudanças significativas na população entre determinados intervalos (BEGON *et al.*, 2006). Além disso, um pesquisador pode fazer observações de uma reação química a cada hora, da altura de uma planta a cada dia, ou da quantidade de indivíduos de uma população a cada ano (DE VRIES *et al.*, 2006). Nestes casos, pode ser mais adequado construir um modelo a partir de equações a diferenças (mapas), no qual o tempo é considerado discreto e a variável de estado é considerada contínua.

Dos modelos discretos mais conhecidos, destaca-se o modelo de Nicholson-Bailey (Nicholson; BAILEY, 1935) que descreve a interação entre uma população de parasitoides (*Encarsia formosa*), conhecida popularmente como vespa, e outra de hospedeiros (*Trialeurodes vaporariorum*), conhecida como mariposa. Essa dinâmica consiste no parasitoidismo por parte da fêmea que deposita seus ovos no hospedeiro enquanto ele está em fase de larva ou pupa. Dessa forma, os hospedeiros parasitados dão origem à próxima geração de parasitoides, enquanto que os não parasitados dão origem à sua geração seguinte. Além disso, a fração de hospedeiros parasitados depende do fator de encontro entre as espécies, que obedece a lei da ação das massas. No entanto, apesar desse modelo ser utilizado como base para a formulação de sistemas matemáticos mais complexos que descrevem interações entre espécies, em seu formato original ele não possui pontos de equilíbrio estáveis e contraria o que geralmente se espera na natureza: coexistência e estabilidade das populações. Diante disso, diversos estudos apresentam modificações no modelo de Nicholson-Bailey a fim de adequá-lo para o que se espera em dinâmicas reais.

Beddington, Free e Lawton (1975), por exemplo, propuseram um fator de crescimento dependente da densidade para a população de hospedeiros, o que conduz a coexistência e a estabilidade de ambas as populações envolvidas. Neste caso, na ausência dos parasitoides, os hospedeiros crescem até atingirem a capacidade de suporte do ambiente, levando em conta fatores que antes eram desprezados no modelo original, como espaço, disponibilidade de alimento e competição. Mais tarde, Comins, Hassell e May (1992) incluíram a dispersão no modelo de Nicholson-Bailey através de



um reticulado bidimensional de equações a diferenças acopladas, dividido em sítios que representam os espaços físicos onde as populações se localizam. Em geral, este reticulado é conhecido por Rede de Mapas Acoplados (RMA) e a sua inclusão no modelo original de Nicholson-Bailey conduz o sistema a diversos comportamentos espaciais complexos, como a formação de espirais e estruturas cristalinas e, sobretudo, à estabilidade das populações para determinados valores dos parâmetros, mesmo com uma dinâmica local instável.

Além disso, muitos trabalhos têm sido desenvolvidos explorando a aplicação de técnicas de controle de insetos-praga por meio de modelos clássicos de interações entre populações, como presa-predador e hospedeiro-parasitoide (BHATTACHARYYA; BHATTACHARYA, 2006; BATTEL; MORAL; GODOY, 2012; RODRIGUES *et al.*, 2013; FRANK; MISTRO, 2014). Em verdade, o controle biológico é uma alternativa eficiente para diminuir o uso de inseticidas químicos contra insetos-praga de diversas culturas (BHATTACHARYYA; BHATTACHARYA, 2007), que pode ser aplicado pelo homem através da manipulação e liberação de inimigos naturais, ou naturalmente sem intervenção humana (VAN DEN BOSH; MESSENGER; GUTIERREZ, 1982). O Brasil, por exemplo, tem o mais amplo programa de controle biológico do mundo para o controle da broca da cana-de-açúcar (*Diatraea saccharalis*) com a utilização das vespas *Cotesia flavipes* e *Trichogramma galloi* (CARA, 2016). Por isso, é de grande importância a construção e o estudo de modelos hospedeiro-parasitoide na busca de estratégias mais efetivas no controle de insetos-praga, e para a compreensão dos comportamentos observados na interação de duas espécies.

Diante disso, o objetivo deste trabalho é apresentar uma modificação no modelo hospedeiro-parasitoide de Nicholson-Bailey em duas etapas: a primeira consiste em inserir um fator de crescimento dependente da densidade para a população de hospedeiros, conforme proposto por Beddington, Free e Lawton (1975); e a segunda em adicionar a estrutura espacial via Rede de Mapas Acoplados no modelo modificado. O habitat considerado é um domínio bidimensional discreto de tamanho 50×50 , com vizinhança de Von Neumann e fronteiras reflexivas. Nossa contribuição consiste em unificar as abordagens de Beddington, Free e Lawton (1975) e Comins, Hassell e May (1992) e apresentar os diversos comportamentos que o modelo de Nicholson-Bailey pode exibir quando submetido a estas modificações.

Este artigo está estruturado como segue. Na seção 2, é descrito o modelo local estudado e a análise de estabilidade das suas soluções de equilíbrio. A interpretação geométrica dos resultados é mostrada via gráficos de densidade populacional e planos de fase. Na seção 3, apresentamos o modelo espacial por meio de Rede de Mapas Acoplados, simulações numéricas realizadas para



determinados conjuntos de parâmetros e gráficos de distribuição espacial e densidade populacional ao longo do tempo. Os resultados do modelo espacial são comparados com aqueles obtidos no modelo local. Por fim, na seção 4, são apresentadas as discussões e conclusões do trabalho.

2 Modelo local

O modelo de Nicholson-Bailey (NICHOLSON; BAILEY, 1935) é composto por um sistema de duas equações a diferenças não lineares. Em seu formato original, é dado por

$$N_{t+1} = RN_t e^{-aP_t}, \tag{1}$$

$$P_{t+1} = cN_t(1 - e^{-aP_t}), \tag{2}$$

onde N_t e P_t representam, respectivamente, as populações de hospedeiros e parasitoides na geração t , R o fator de crescimento dos hospedeiros e c a média de ovos viáveis dos parasitoides. O termo e^{-aP_t} indica a fração de hospedeiros que escapa do parasitoidismo, e provém da distribuição de Poisson que descreve a probabilidade $p(n)$ de ocorrerem n encontros entre hospedeiros e parasitoides, dada por $p(n) = \frac{e^{-m} \cdot m^n}{n!}$, onde m é o número médio de encontros. Uma vez que o número de encontros é proporcional ao produto das densidades, então o número médio de encontros por hospedeiro é dado por $m = \frac{aN_t P_t}{N_t} = aP_t$. Dessa forma, a probabilidade de escapar do parasitoidismo é a mesma que a probabilidade de zero encontros, ou seja, $p(0) = e^{-aP_t}$. Neste sentido, o parâmetro a é entendido como a eficiência do parasitoidismo (EDELSTEIN-KESHET, 1988; KOT, 2001).

Na ausência dos parasitoides, os hospedeiros têm um crescimento exponencial ilimitado visto que R é constante. A fim de inibir este crescimento ilimitado, vamos considerar um fator de crescimento $R(N_t)$ dependente da densidade populacional, da forma

$$R(N_t) = e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}, \tag{3}$$

conhecido como fator de crescimento de Ricker (1954). Substituindo (3) em (1), obtemos o modelo hospedeiro-parasitoide proposto por Beddington, Free e Lawton (1975) da forma

$$N_{t+1} = N_t e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right) - aP_t}, \tag{4}$$

$$P_{t+1} = cN_t(1 - e^{-aP_t}), \tag{5}$$

onde r é a taxa de crescimento intrínseco e K a capacidade de suporte dos hospedeiros. Todos os parâmetros são positivos.

A partir de agora, vamos analisar o modelo (4-5), que representa uma modificação no modelo de Nicholson-Bailey.



Para minimizar o número de parâmetros envolvidos e facilitar sua análise, foi feita uma reescala por meio de uma mudança de variável, pondo $x_t = \frac{N_t}{K}$ e $y_t = aP_t$. Desse modo, obteve-se o sistema

$$x_{t+1} = x_t e^{r(1-x_t)-y_t}, \tag{6}$$

$$y_{t+1} = bx_t(1 - e^{-y_t}), \tag{7}$$

onde $b = acK$. Esta reescala não interfere na análise qualitativa do modelo (4-5) e, agora, o sistema possui apenas dois parâmetros adimensionais em comparação com os quatro iniciais.

2.1 Soluções de equilíbrio

O conceito de soluções de equilíbrio e estabilidade está associado à ausência de mudanças em um sistema (EDELSTEIN-KESHET, 1988). Para determinar as soluções de equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) do modelo (6-7), é preciso definir o lugar geométrico L_x e L_y dos pontos que satisfazem $\bar{x} = x_{t+1} = x_t$ e $\bar{y} = y_{t+1} = y_t$, respectivamente. Cada intersecção de L_x com L_y representa um equilíbrio. Substituindo (\bar{x}, \bar{y}) no sistema (6-7), obtem-se:

$$L_x : \bar{x} = \bar{x} e^{r(1-\bar{x})-\bar{y}}, \tag{8}$$

$$L_y : \bar{y} = b\bar{x}(1 - e^{-\bar{y}}). \tag{9}$$

A solução trivial $E_0 = (0, 0)$ sempre existe. Se $\bar{x} \neq 0$, então de (8) provém a expressão

$$1 = e^{r(1-\bar{x})-\bar{y}} \implies \bar{y} = r(1 - \bar{x}). \tag{10}$$

Agora, se $\bar{y} = 0$, então (9) e (10) são válidas quando $\bar{x} = 1$. Assim, encontra-se a solução $E_1 = (1, 0)$.

Por fim, se \bar{x} e \bar{y} forem diferentes de zero, substituindo (9) em (10) e reajustando os termos, temos a equação transcendente

$$b\bar{x}e^{-r(1-\bar{x})} - b\bar{x} - r\bar{x} + r = 0. \tag{11}$$

Deste modo, o equilíbrio $E_2 = (x^*, y^*)$ é obtido por meio da raiz positiva da equação (11) e da equação (10).

Em resumo, o sistema (6-7) apresenta três equilíbrios: $E_0 = (0, 0)$, que corresponde à extinção de ambas as espécies; $E_1 = (1, 0)$, que corresponde à persistência dos hospedeiros e



à extinção dos parasitoides; e $E_2 = (x^*, y^*)$, sendo x^* a raiz positiva de (11) e y^* determinado por (10), que corresponde à coexistência de ambas as espécies. Como não é possível encontrar uma expressão analítica para E_2 , ele será determinado numericamente.

2.2 Análise de estabilidade

Para analisar a estabilidade de uma solução de equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) , estudamos o que ocorre com a solução quando sujeita a pequenas perturbações ε_t e δ_t definidas como

$$\varepsilon_t = x_t - \bar{x} \quad e \quad \delta_t = y_t - \bar{y}. \tag{12}$$

Se ε_t e δ_t aproximam-se de zero à medida que t cresce, é dito que (\bar{x}, \bar{y}) é estável. Para pequenas perturbações, isto se verifica quando todos os autovalores da matriz jacobiana J do sistema (6-7) aplicada em (\bar{x}, \bar{y}) tiverem módulo menor ou igual a um, o que equivale a satisfazer a condição

$$|\text{Tr}(J(\bar{x}, \bar{y}))| < 1 + \det J(\bar{x}, \bar{y}) < 2, \tag{13}$$

também chamada de *critério de estabilidade* (ALLEN, 2007). Se as desigualdades em (13) forem satisfeitas, o equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) é estável. Caso contrário, é instável.

A matriz jacobiana J associada ao sistema (6-7) aplicada na solução de equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) é dada por

$$J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} e^{r(1-\bar{x})-\bar{y}}(1-r\bar{x}) & -\bar{x}e^{r(1-\bar{x})-\bar{y}} \\ b(1-e^{-\bar{y}}) & b\bar{x}e^{-\bar{y}} \end{pmatrix}. \tag{14}$$

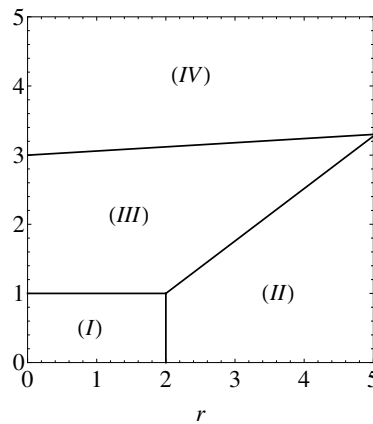
Para o equilíbrio E_0 , os autovalores de $J(0, 0)$ são $\lambda_1 = e^r$ e $\lambda_2 = 0$. Como $|e^r| > 1$, pois $r > 0$, então E_0 é sempre instável.

Já para o equilíbrio E_1 , os autovalores de $J(1, 0)$ são $\lambda_1 = 1 - r$ e $\lambda_2 = b$. Sendo assim, E_1 é estável se $|1 - r| < 1$ e $|b| < 1$, isto é, se $0 < r < 2$ e $0 < b < 1$.

Por fim, para o equilíbrio E_2 , utilizamos o critério de estabilidade (13) para verificar para quais valores dos parâmetros r e b ele é estável. Para tanto, são atribuídos valores de r e b no intervalo aberto $(0, 5)$ e substitui-se em (11) e (10) para obter o equilíbrio (x^*, y^*) . Em seguida, calculamos a matriz jacobiana $J(x^*, y^*)$ e aplicamos o critério de estabilidade. A partir disso, foi construído um diagrama $r \times b$ dividido em quatro regiões de acordo com o comportamento qualitativo observado (Figura 1).



Figura 1 – Diagrama $r \times b$ para o sistema hospedeiro-parasitoide (6-7), com $r, b \in (0, 5)$ e com as quatro regiões delimitadas de acordo com o comportamento qualitativo observado.



Fonte: Elaboração dos autores (2021).

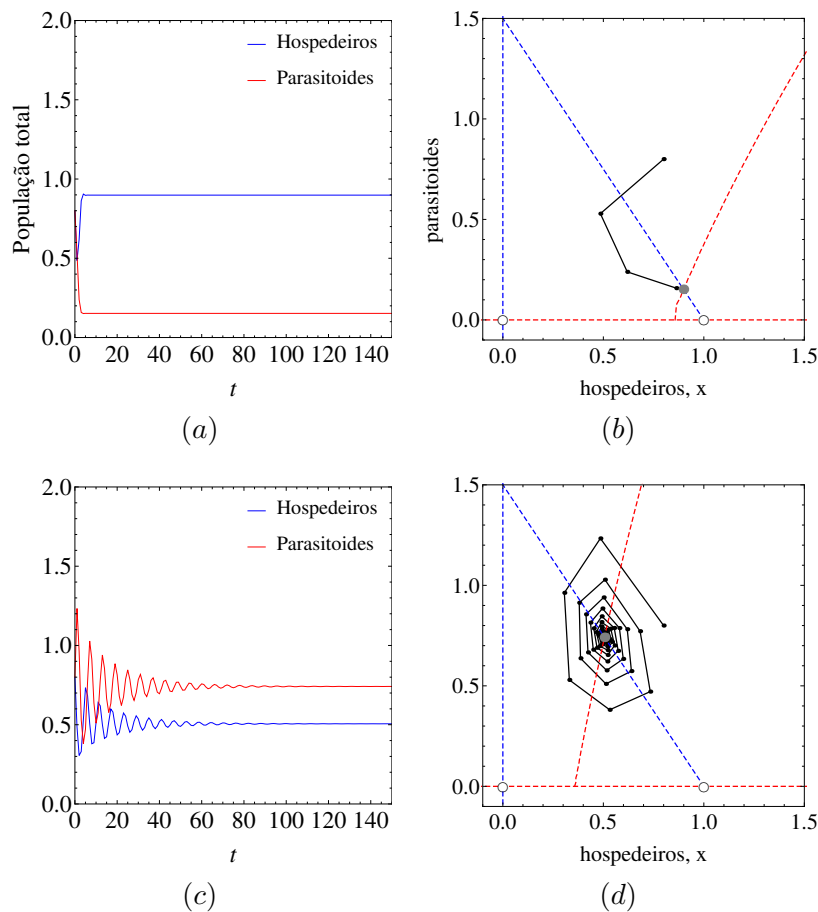
Para valores de r e b na região (I), o equilíbrio E_1 é estável (conforme identificado anteriormente). Neste caso, a população de parasitoides extingue-se e a dos hospedeiros se estabiliza em 1. Na região (II), novamente a população de parasitoides extingue-se, porém, a população de hospedeiros não se estabiliza e é regida pelo modelo de Ricker com $r > 2$. Nesta caso, a população de hospedeiros pode oscilar em ciclos periódicos e, para $r > 4$, exibir comportamento caótico (EDELSTEIN-KESHET, 1988).

Na região (III), o equilíbrio de coexistência E_2 é estável, de modo que ambas as espécies persistem no meio e estabilizam-se. Para valores de b próximos a fronteira da região (III) com a região (I), as populações sofrem poucas oscilações e logo se estabilizam em E_2 (Figura 2(a)); à medida que b aumenta na região (III), observamos a formação de transientes maiores antes das populações convergirem para E_2 (Figura 2(c)).

A Figura 2 apresenta os gráficos de duas simulações realizadas para valores dos parâmetros no interior da região (III). Na Figura 2(a)-(c) são apresentadas as variações das populações ao longo do tempo, enquanto que a Figura 2(b)-(d) apresentam os seus respectivos planos de fase. As linhas tracejadas em azul (vermelho) indicam o lugar geométrico L_x (L_y), de modo que as intersecções de L_x e L_y correspondem às soluções de equilíbrio do sistema. Os pontos abertos indicam os equilíbrios instáveis, enquanto que os pontos fechados (em cinza) indicam os equilíbrios estáveis. Em ambas as simulações, o sistema converge para o equilíbrio de coexistência. Porém, na Figura 2(c)-(d) o sistema exibe transientes maiores, o que dá ao plano de fase o aspecto de uma espiral estável (Figura 2(d)).



Figura 2 – Soluções do sistema (6-7) na região (III) com condição inicial $x(0) = y(0) = 0,8$. Em (a) e (b), $r = 1,5$ e $b = 1,2$; em (c) e (d), $r = 1,5$ e $b = 2,8$.

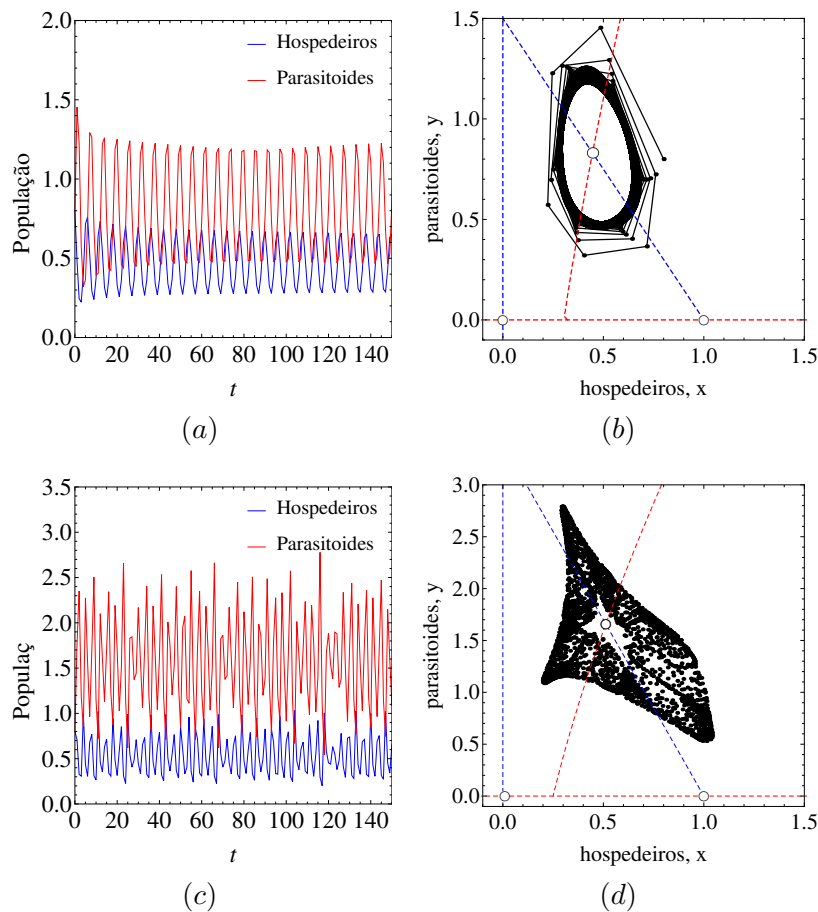


Fonte: Elaboração dos autores (2021).

Por fim, na região (IV), o equilíbrio E_2 deixa de ser estável, mas ainda assim ambas as espécies coexistem. Em geral, dois comportamentos distintos são observados nesta região: ciclos e caos. A Figura 3 apresenta os gráficos de duas simulações realizadas para valores dos parâmetros no interior da região (IV), seguindo o mesmo esquema apresentado na Figura 2. Na Figura 3(a)-(b), observa-se a coexistência das duas espécies por meio de oscilações periódicas em torno do equilíbrio E_2 . Já na Figura 3(c)-(d), embora as populações coexistam, elas não parecem oscilar periodicamente, o que sugere um comportamento caótico. Para melhor visualização, optamos por não ligar os pontos (x, y) do plano de fase da Figura 3(d).



Figura 3 – Soluções do sistema (6-7) na região (IV) com condição inicial $x(0) = y(0) = 0,8$. Em (a) e (b), $r = 1,5$ e $b = 3,3$; em (c) e (d), $r = 3,4$ e $b = 4$.



Fonte: Elaboração dos autores (2021).

3 Modelo espacial

Nesta seção, será incorporado ao modelo (6-7) o espaço por meio de Rede de Mapas Acoplados. O habitat será constituído por uma matriz 50×50 com fronteira reflexiva, isto é, os indivíduos não atravessam a fronteira e permanecem no domínio. Cada entrada da matriz é chamada de sítio.

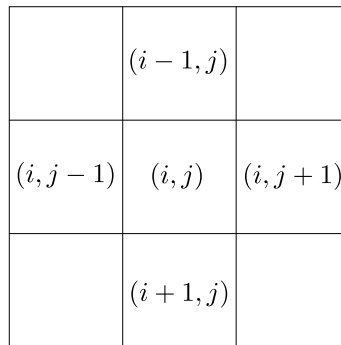
A dinâmica do modelo é composta por duas fases distintas: fase de dispersão e fase de reação. Na fase de dispersão, a cada iteração uma fração $\mu \in [0, 1]$ de indivíduos em (i, j) desloca-se para os sítios vizinhos. Neste trabalho, considerou-se a vizinhança de Von Neumann (FERRERI; VENTURINO, 2013), a qual é constituída pelos quatro sítios vizinhos adjacentes a (i, j) , denotada por $V_{ij} = \{(i - 1, j), (i + 1, j), (i, j - 1), (i, j + 1)\}$, para $i, j > 1$ (Figura 4).

BARBOSA, Thayná Andrade; RODRIGUES, Vagner Weide. Modificação no modelo hospedeiro-parasitoide de Nicholson-Bailey espacialmente distribuído com Rede de Mapas Acoplados. REMAT: Revista Eletrônica da Matemática, Bento Gonçalves, RS, v. 8, n. 1, p. e3002, 1 de fevereiro de 2022.

<https://doi.org/10.35819/remat2022v8i1id5287>.



Figura 4 – Malha reticulada representando a fronteira V_{ij} de Von Neumann do sítio (i, j) .



Fonte: Elaboração dos autores (2021).

Após a fase de dispersão, o total de indivíduos no sítio (i, j) é o resultado da quantidade de indivíduos que permaneceu no sítio mais a quantidade que migrou de sítios vizinhos. Sendo assim, a quantidade de indivíduos em cada sítio (i, j) após a fase de movimentação é dada por

$$x_t^{(i,j)} = (1 - \mu_x)x_t^{(i,j)} + \frac{\mu_x}{4} \sum_{(k,l) \in V_{ij}} x_t^{(k,l)}, \tag{15}$$

$$y_t^{(i,j)} = (1 - \mu_y)y_t^{(i,j)} + \frac{\mu_y}{4} \sum_{(k,l) \in V_{ij}} y_t^{(k,l)}, \tag{16}$$

onde $x_t^{(i,j)}$ e $y_t^{(i,j)}$ representam as populações de hospedeiros e parasitoides no tempo t no sítio (i, j) , respectivamente, e μ_x e μ_y representam as frações de hospedeiros e parasitoides, respectivamente, que se deslocam dos sítios adjacentes a (i, j) para (i, j) . Os parâmetros μ_x e μ_y são também chamados de coeficientes de difusão.

Em seguida, na fase de reação, em cada sítio do domínio ocorre a dinâmica vital das espécies. Considerando o sistema (6-7), a quantidade de indivíduos em cada sítio (i, j) após a fase de reação é dada por

$$x_{t+1}^{(i,j)} = x_t^{(i,j)} e^{r(1-x_t^{(i,j)})-y_t^{(i,j)}}, \tag{17}$$

$$y_{t+1}^{(i,j)} = bx_t^{(i,j)}(1 - e^{-y_t^{(i,j)}}), \tag{18}$$

onde $x_t^{(i,j)}$ e $y_t^{(i,j)}$ representam a população de hospedeiros e parasitoides, respectivamente, no tempo t no sítio (i, j) e r e b são os parâmetros do modelo local.



3.1 Simulações

Para investigar o comportamento do modelo espacialmente distribuído, foram realizadas diversas simulações no *software* Mathematica 9.0. Para todas as simulações, consideramos como condição inicial $x_0^{(i,j)} = y_0^{(i,j)} = 0,8$ se $i = j = 25$ e $x_0^{(i,j)} = y_0^{(i,j)} = 0$ se $i \neq 25$ ou $j \neq 25$. Em outras palavras, o habitat inicial é composto por uma fração de hospedeiros e parasitoides aproximadamente no centro do domínio, enquanto que os demais sítios estão desocupados.

Em seguida, para analisar o efeito do espaço no comportamento qualitativo do modelo, diversos valores de r e b no interior das regiões (I), (II), (III) e (IV) do diagrama da Figura 1 foram selecionados, além de diferentes combinações para os coeficientes de difusão. Para cada agrupamento de parâmetros, realizamos uma quantidade considerável de simulações e identificamos graficamente a formação ou não de estruturas espaciais. Por fim, comparamos os resultados obtidos com aqueles do modelo local. Cabe ressaltar que consideramos valores dos parâmetros r e b no intervalo de $[0, 5]$ por dois motivos: primeiro porque conforme o diagrama da Figura 1, é neste intervalo em que ocorrem mudanças qualitativas no modelo local e, por isso, entendemos que seria interessante verificar a influência do espaço na dinâmica local antes analisada; segundo, porque Comins, Hassell e May (1992) apresentaram algumas simulações para o modelo de Nicholson-Bailey espacialmente distribuído utilizando parâmetros próximos do que apresentamos aqui, o que possibilita uma comparação da nossa abordagem com a deles.

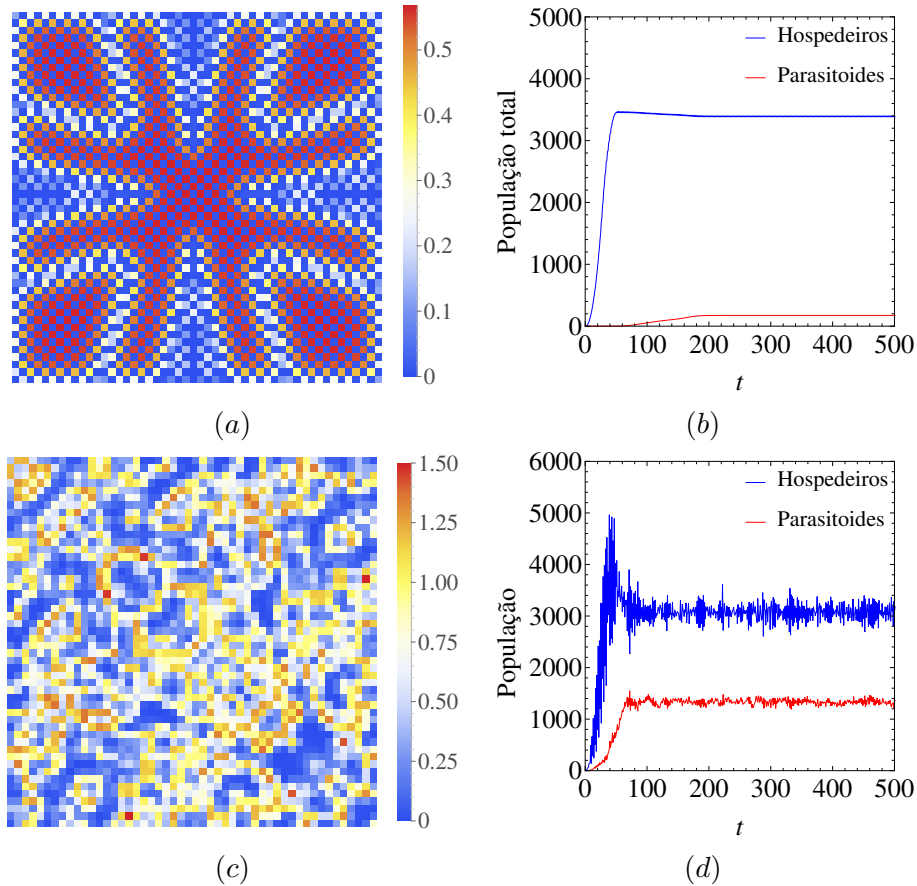
Agora, serão apresentadas algumas das simulações realizadas que merecem mais destaque, seja pela estabilização das populações ou pelo padrão espacial observado. Nas figuras a seguir, para cada agrupamento de parâmetros, apresentamos a distribuição espacial dos hospedeiros no habitat considerado (imagens na coluna esquerda) e a densidade populacional de ambas as espécies ao longo do tempo (imagens na coluna direita). Para todas as simulações realizadas, a distribuição espacial das duas populações é semelhante e, por isso, apresentaremos apenas a distribuição espacial dos hospedeiros.

Na região (I), o sistema exibe um comportamento similar ao do modelo local. Para todas as simulações realizadas com r e b nesta região, os hospedeiros se distribuem homogeneamente por todo o domínio e se estabilizam, enquanto que os parasitoides extinguem-se. Neste caso, o equilíbrio E_0 permanece sendo estável.

Na região (II), para determinados valores dos parâmetros, ambas as espécies coexistem e dão origem a padrões espaciais. A Figura 5(a)-(b), mostra que hospedeiros e parasitoides persis-



Figura 5 – Distribuição espacial e população total de hospedeiros e parasitoides para b e r na região (II). Em (a) e (b), $b = 0,6$, $r = 3,2$, $\mu_x = 0,1$ e $\mu_y = 0,9$. Em (c) e (d), $r = 4,5$, $b = 1,5$, $\mu_x = 0,4$ e $\mu_y = 0,6$. Em (a) e (c), distribuição espacial de hospedeiros em $t = 500$.



Fonte: Elaboração dos autores (2021).

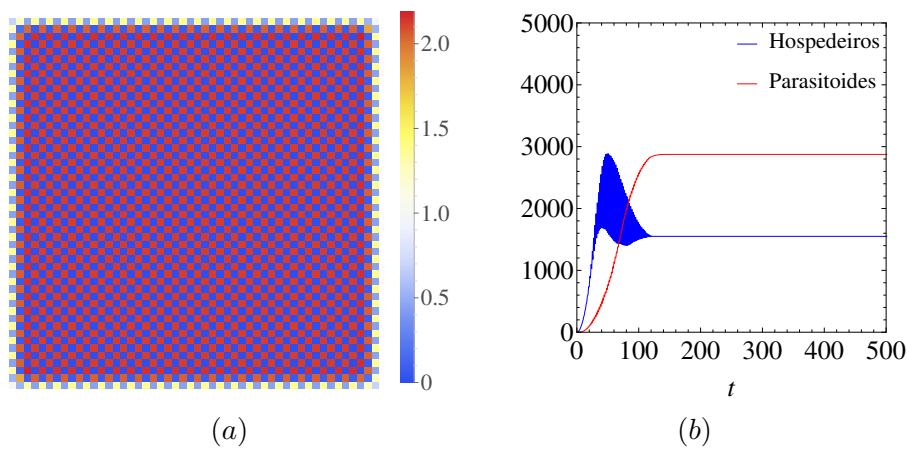
tem no meio e se estabilizam. Neste caso, após os transientes, o sistema exibe um padrão em sua distribuição espacial (Figura 5(a)). Já na Figura 5(c)-(d), nota-se que ambas as populações persistem no meio, porém oscilam de maneira não periódica. Em sua distribuição espacial não há uma estrutura definida (Figura 5(c)), o que sugere um comportamento caótico.

O comportamento do modelo espacial na região (II) merece destaque porque sugere um aumento na região dos parâmetros em que há coexistência de ambas as populações. Desconsiderando a movimentação, a região (II) é caracterizada pela extinção dos parasitoides e persistência dos hospedeiros segundo o modelo de Ricker (1954) para $r > 2$, conforme observado na seção 2. Desta vez, ao considerarmos o modelo espacialmente estruturado, não só observamos coexistência como também estabilidade das duas espécies para valores específicos dos parâmetros nesta região.



Na região (III), para todas as simulações realizadas observamos comportamentos já esperados: coexistência e estabilidade de ambas as populações. Destacamos uma das simulações em que o sistema exibe um padrão espacial quadriculado, semelhante a um tabuleiro de xadrez, também denominado como estrutura cristalina (COMINS; HASSELL; MAY, 1992). Neste caso, após os transientes, o padrão é estacionário em relação ao tempo (Figura 6(a)-(b)).

Figura 6 – Distribuição espacial e população total de hospedeiros e parasitoides para b e r na região (III). Em (a) e (b), $b = 2, 5$, $r = 2, 5$, $\mu_x = 0, 9$ e $\mu_y = 0, 1$. Em (a), distribuição espacial de hospedeiros em $t = 500$.

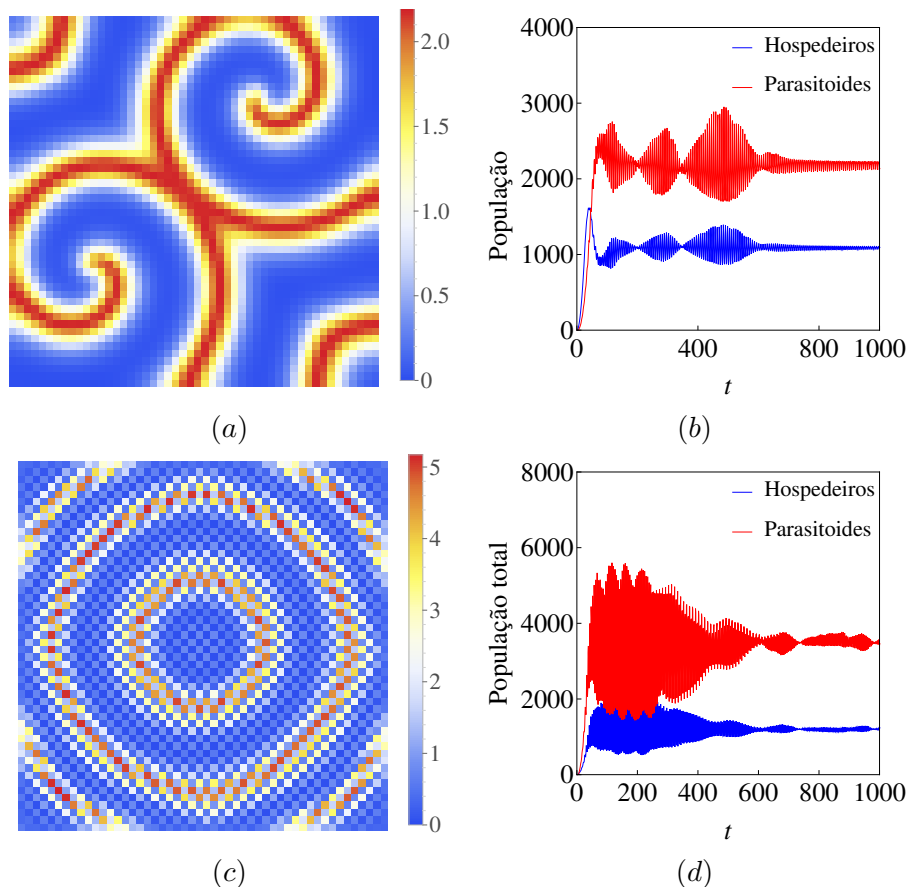


Fonte: Elaboração dos autores (2021).

Na região (IV), para todas as simulações realizadas observamos a coexistência das duas espécies. Porém, para a maioria da escolha dos parâmetros nesta região, as populações oscilam em grandes amplitudes de maneira não periódica. Além disso, notamos que o sistema leva mais tempo (quando comparado às outras regiões) para exibir determinadas estruturas espaciais e diminuir a amplitude dos transientes. Para esta região, destacamos duas simulações realizadas que exibem padrões espaciais bastante interessantes. Na Figura 7(a)-(b), o sistema exibe, após os transientes, uma estrutura espacial em forma de espirais. Embora apresentamos apenas um instantâneo, essa estrutura é dinâmica, de modo que as espirais giram em torno de uma determinada região do habitat ao longo do tempo (Figura 7(a)). Após os transientes de grandes amplitudes, as populações passam a ter pequenas oscilações (Figura 7(b)), momento em que as espirais começam a dar forma. Já na Figura 7(c)-(d), após os transientes, o sistema exibe ondas circulares concêntricas. Essas ondas tendem para o centro do habitat a medida que o tempo passa, enquanto que novas ondas surgem nas fronteiras (Figura 7(c)). Após o surgimento destas ondas, as populações passam a oscilar em amplitudes menores (Figura 7(d)).



Figura 7 – Distribuição espacial e população total de hospedeiros e parasitoides para b e r na região (IV). Em (a) e (b), $b = 4, 4$, $r = 1, 4$, $\mu_x = 0, 9$ e $\mu_y = 0, 1$. Em (c) e (d), $b = 4, 5$, $r = 2, 5$, $\mu_x = 0, 1$ e $\mu_y = 0, 9$. Em (a) e (c), distribuição espacial de hospedeiros em $t = 1000$.



Fonte: Elaboração dos autores (2021).

4 Discussões e resultados

Neste artigo, estudamos os efeitos da distribuição espacial e da movimentação das espécies em um modelo hospedeiro-parasitoide estudado por Beddington, Free e Lawton (1975). Em particular, nossa contribuição consistiu em unificar as abordagens deste, em que propõe uma modificação no modelo de Nicholson-Bailey a partir de um fator de crescimento dependente da densidade, com a de Comins, Hassell e May (1992), que incorpora o espaço no modelo original de Nicholson-Bailey a fim de investigar a estabilização de uma dinâmica localmente instável. Após determinar os equilíbrios do modelo local agora modificado, determinamos regiões dos parâmetros em que diferentes comportamentos qualitativos podem ser observados. Entendemos que nossa análise difere da proposta por Beddington, Free e Lawton (1975) a partir da construção do diagrama da Figura 1, que é de suma importância para a classificação dos equilíbrios do modelo local em função dos dois parâmetros adi-



mensionais r e b e, sobretudo, para a organização da análise do sistema para efeitos de comparação com o modelo espacialmente estruturado.

Enquanto que Comins, Hassell e May (1992) propõem a inserção do espaço no modelo original de Nicholson-Bailey na tentativa de garantir a sobrevivência de ambas as espécies, neste artigo propomos a inserção do espaço no modelo já modificado a fim de analisar os efeitos da distribuição espacial em um sistema localmente estável. Ainda que para valores de r e b no interior da região (I) do diagrama da Figura 1 o modelo espacial exiba extinção dos parasitoides, nossos resultados sugerem que a partir da inclusão do espaço via RMA, há um aumento na região dos parâmetros em que o sistema exibe coexistência de ambas as populações. Em especial, para valores de r e b na região (II), o modelo local não previa a persistência dos parasitoides, de modo que os hospedeiros são governados pela dinâmica de Ricker. Porém, a partir da distribuição espacial, para determinados valores de r e b nesta mesma região, o modelo não só exibe coexistência como também estabilidade de ambas as populações. Em resumo, concluímos que a inclusão espacial pode contribuir para a estabilidade do sistema, mas não para a sua desestabilização.

Além disso, observamos a origem de padrões espaciais estáticos e dinâmicos em relação ao tempo, dependendo da escolha dos parâmetros. Neste artigo, apresentamos apenas algumas simulações realizadas que retratam determinados comportamentos observados, e tentamos denominá-los e descrevê-los de acordo com o desenho formado e com a nomenclatura já utilizada na literatura. A estrutura semelhante a um tabuleiro de xadrez (Figura 6), por exemplo, já havia sido observada por Rodrigues, Mistro e Petrovskii (2011), que consideram um sistema presa-predador discreto cujo fator de interação e^{-aP_t} é o mesmo utilizado por Nicholson-Bailey. Por sua vez, estruturas em forma de espirais já haviam sido obtidas por Comins, Hassell e May (1992), e são também observadas em dinâmicas presa-predador modeladas via equações diferenciais (CHAKRABORTY, 2015).

Por fim, esperamos que nossos resultados possam, por um lado, auxiliar na compreensão de dinâmicas populacionais e contribuir para a difusão dos modelos discretos aplicados à ecologia matemática e, por outro, estimular estudantes e pesquisadores interessados nesta área.

Referências

ALLEN, L. J. S. **An Introduction to Mathematical Biology**. New Jersey: Pearson, 2007.



- BATTEL, A. P. M. B.; MORAL, R. A.; GODOY, W. A. C. Modelos matemáticos predador-presa e aplicações ao manejo integrado de pragas. **Oecologia Australis**, [s. l.], v. 16, n. 1, p. 43-62, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.4257/oeco.2012.1601.05>.
- BEDDINGTON, J. R.; FREE, C. A.; LAWTON, J. H. Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. **Nature**, [s. l.], v. 255, n. 5503, p. 58-60, 1975. DOI: <https://doi.org/10.1038/255058a0>.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C.; JOHN, L.; COLIN, R.; JOHN, L. H. **Ecology**: from individuals to ecosystems. Oxford: Blackwell Publishing, 2006.
- BHATTACHARYYA, S.; BHATTACHARYA, D. K. An improved integrated pest management model under 2-control parameters (sterile male and pesticide). **Mathematical Biosciences**, [s. l.], v. 209, n. 1, p. 256-281, set. 2007. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2006.08.003>.
- BHATTACHARYYA, S.; BHATTACHARYA, D. K. Pest control through viral disease: mathematical modeling and analysis. **Journal of Theoretical Biology**, [s. l.], v. 238, n. 1, p. 177-197, 7 jan. 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.05.019>.
- CARA, E. R. **Modelos Matemáticos para o Controle da Praga *Grapholita molesta* em Culturas de Pessegueiros**. Orientadora: Maria Cristina Varriale. Coorientadora: Diomar Cristina Mistro. 2016. 156 f. Tese (Doutorado em Matemática Aplicada) – Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 15 fev. 2016.
- CHAKRABORTY, S. The influence of generalist predators in spatially extended predator-prey systems. **Ecological Complexity**, [s. l.], v. 23, p. 50-60, set. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2015.06.003>.
- COMINS, H. N.; HASSELL, M. P.; MAY, R. M. The Spatial Dynamics of Host-Parasitoid Systems. **Journal of Animal Ecology**, [s. l.], v. 61, n. 3, p. 735-748, out. 1992. DOI: <https://doi.org/10.2307/5627>.
- DE VRIES, G.; HILLEN, T.; LEWIS, M.; SCHÖNFISCH, B.; MÜLLER, J. **A course in mathematical biology**: quantitative modeling with mathematical and computational methods. Philadelphia: SIAM, 2006.
- EDELSTEIN-KESHET, L. **Mathematical Models in Biology**. Nova York: Random House, 1988.
- FERRERI, L.; VENTURINO, E. Cellular automata for contact ecoepidemic processes in predator-prey systems. **Ecological Complexity**, [s. l.], v. 13, p. 8-20, mar. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2012.09.006>.
- FRANK, A.; MISTRO, D. C. Um modelo para controle biológico de pragas associado ao uso de pesticida. **Proceeding Series of the Brazilian Society of Applied and Computational Mathematics**, São Carlos, SP, v. 2, n. 1, 2014. DOI: <https://doi.org/10.5540/03.2014.002.01.0014>.
- KOT, M. **Elements of Mathematical Ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1017/CB09780511608520>.



NICHOLSON, A. J.; BAILEY, V. A. The balance of animal populations: Part I. **Proceedings of the Zoological Society of London**, [s. l.], v. 135, n. 3, p. 551-598, set. 1935. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-3642.1935.tb01680.x>.

RICKER, W. E. Stock and recruitment. **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**, [s. l.], v. 11, n. 5, p. 559-623, maio 1954. DOI: <http://dx.doi.org/10.1139/f54-039>.

RODRIGUES, L. A. D.; MISTRO, D. C.; PETROVSKII, S. Pattern Formation, Long-Term Transients, and the Turing-Hopf Bifurcation in a Space- and Time-Discrete Predator-Prey System. **Bulletin of Mathematical Biology**, [s. l.], v. 73, n. 8, p. 1812-1840, ago. 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11538-010-9593-5>.

RODRIGUES, L. A. D.; VARRIALE, M. C.; GODOY, W. A. C.; MISTRO, D. C. Spatiotemporal dynamics of an insect population in response to chemical substances. **Ecological Complexity**, [s. l.], v. 16, p. 51-58, dez. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2012.07.002>.

VAN DEN BOSH, R.; MESSENGER, P. S.; GUTIERREZ, A. P. **An Introduction to Biological Control**. Nova York: Plenum Press, 1982.

