

**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**O potencial de modelos matemáticos para modelar a predação
intraguilda em joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae)**

Willber Marcelo Cruz Ribeiro

Trabalho de conclusão de curso apresentado como
parte dos requisitos para obtenção do título de
Engenheiro Agrônomo.

**Piracicaba
2024**

Willber Marcelo Cruz Ribeiro

**O potencial de modelos matemáticos para modelar a predação intraguilda
em joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae)**

Orientador:
Prof. Dr. **WESLEY AUGUSTO CONDE GODOY**

Trabalho de conclusão de curso apresentado como
parte dos requisitos para obtenção do título de
Engenheiro Agrônomo.

**Piracicaba
2024**

DEDICATÓRIA

Dedico esse trabalho à minha avó
Maria Helena (in memoriam), que foi
tão presente na minha vida, e que eu
sinto eterna saudade.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais, Leninha e Marcelo, por todo o apoio que me deram ao longo de minha história, por terem sempre me incentivado, nunca terem deixado faltar nada, e por todo o amor que deles recebi e recebo sempre. Agradeço também aos meus familiares que fizeram parte de minha trajetória até aqui, em especial à minha avó Maria Helena.

Agradeço também minha namorada, Thaina, por estar comigo ao longo dessa jornada, por ter me dado tanto apoio, amor e carinho, por cada vez que ouviu meus desabafos. Obrigado por ser uma pessoa tão boa na minha vida.

Agradeço aos amigos que fiz na ESALQ, com destaque para Leonardo, Sabrina, Joyce, Ayla, Ana Laura, Gabriela e Maria Eduarda, por todos os momentos que compartilhamos. Agradeço em especial à Flávia, que me apresentou ao Laboratório de Ecologia e Entomologia Florestal, o qual tive a alegria de poder fazer parte.

Nesse tópico, agradeço a todos os meus colegas de laboratório, e em especial Rayana, Lucas Vieira e Anna Mara, por terem me recebido e contribuído com múltiplos aprendizados.

Agradeço a todos os professores e demais funcionários da ESALQ, por todo o conhecimento que comigo foi compartilhado.

Agradeço, por fim, ao professor Wesley, por ter acreditado em mim, por todos os seus excelentes ensinamentos, todo o auxílio, e por ter sido um orientador tão presente.

SUMÁRIO

RESUMO.....	6
ABSTRACT.....	7
1 INTRODUÇÃO.....	8
1.1 Objetivos gerais.....	10
1.2 Objetivos específicos.....	10
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	11
2.1 Aspectos gerais da predação intraguilda.....	11
2.2 Modelagem matemática em predação intraguilda.....	12
3 MATERIAIS E MÉTODOS.....	16
3.1 Escolha e proposição dos modelos.....	16
3.2 Diagramas de bifurcação.....	18
3.3 Dinâmica populacional.....	19
4 RESULTADOS.....	20
4.1 Parâmetros comparáveis.....	20
4.2 Demais parâmetros pelo modelo de Holt e Polis (1997).....	24
4.3 Modelos com aplicações.....	30
5 DISCUSSÃO.....	35
5.1 Diagramas de bifurcação.....	35
5.2 Modelos com aplicações.....	38
6 CONCLUSÕES.....	41
REFERÊNCIAS.....	42
APÊNDICES.....	45

RESUMO

O potencial de modelos matemáticos para modelar a predação intraguilda em joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae)

Predação intraguilda, um fenômeno registrado entre múltiplas espécies de joaninhas, consiste na predação ocorrida entre duas espécies que competem por um mesmo recurso. Podem ser utilizados modelos matemáticos para simular e obter insights a respeito da predação intraguilda. Assim, esse estudo teve como objetivo desenvolver algoritmos computacionais para a modelagem da predação intraguilda entre coccinelídeos. Foram selecionados os modelos de predação intraguilda propostos por Holt e Polis (1997) e Gotelli (2008), sendo que o segundo foi modificado para incorporar a resposta funcional do tipo II. Foram gerados códigos em Python para gerar diagramas de bifurcação para cada parâmetro dos modelos, e em seguida, para simular a dinâmica populacional de duas espécies competidoras. Os resultados dos diagramas de bifurcação apontaram a maior capacidade de sobrevivência da presa intraguilda quando possui maior desempenho na competição, mas foi percebida alta sensibilidade de ambos os modelos a variações nos parâmetros, indicando baixa robustez. Já nas aplicações práticas dos modelos, foram observados os impactos que a adição de diferentes parâmetros gera na dinâmica populacional e persistência ou extinção das espécies.

Palavras-chave: Modelagem matemática; Dinâmica populacional; Diagramas de bifurcação; Coccinelídeos.

ABSTRACT

The potential of mathematical models to model intraguild predation in lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae)

Intraguild predation, a phenomenon recorded among multiple species of lady beetles, consists of predation between two species that compete for the same resource. Mathematical models can be used to simulate and gain insights into intraguild predation. The aim of this study was to develop computer algorithms for modeling intraguild predation between coccinellids. The intraguild predation models proposed by Holt and Polis (1997) and Gotelli (2008) were selected, with the latter being modified to incorporate the type II functional response. Python codes were generated to produce bifurcation diagrams for each model parameter and then to simulate the population dynamics of two competing species. The results of the bifurcation diagrams showed that intraguild prey has a greater ability to survive when it performs better in competition, but both models were highly sensitive to variations in the parameters, indicating low robustness. In the practical applications of the models, the impacts that the addition of different parameters has on population dynamics and the persistence or extinction of species were observed.

Keywords: Mathematical modeling; Population dynamics; Bifurcation diagrams; Coccinellids.

1 INTRODUÇÃO

No contexto da ecologia, o termo “guilda” pode ser definido como um grupo de espécies que compartilham da mesma classe de recursos, podendo então competir por eles, independentemente das diferenças nas táticas de aquisição desses recursos (ROOT, 1967; POLIS; MYERS; HOLT, 1989). A partir do conceito de guilda, Polis, Myers e Holt (1989) definem predação intraguilda como o ato de matar e se alimentar de uma espécie que utiliza recursos similares, de forma que se reduza a competição por exploração. Wedekin (2012) aborda predação intraguilda como sendo uma interação entre três espécies na qual duas espécies que estão competindo por uma presa compartilhada também estão envolvidas em uma relação de predador-presa uma com a outra. De forma resumida, predação intraguilda pode ser descrita então como a predação a um competidor.

Dentro da entomologia, a predação intraguilda pode ser observada entre diversas espécies. Marques *et al.* (2018) verificaram em laboratório que o ácaro predatório *Iphiseiodes zuluagai* se alimenta de adultos de seu competidor *Euseius concordis*, e os adultos de ambas as espécies se alimentam dos indivíduos jovens da outra. Em outro estudo realizado com o predador *Orius majusculus* e o parasitoide *Encarsia formosa*, foi observada uma preferência do *O. majusculus* a ninfas de mosca branca (*Bemisia tabaci*) parasitadas por *E. formosa* (SOHRABI *et al.*, 2012).

Em se tratando de joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae), também é possível observar diferentes casos de predação intraguilda. A espécie *Harmonia axyridis*, originária da Ásia, é considerada uma espécie invasora em outros continentes, podendo resultar no declínio de espécies nativas de joaninhas graças à predação intraguilda. Ao ser avaliada a predação intraguilda entre *H. axyridis* e outras espécies de coccinelídeos, foi verificado que *H. axyridis* foi a predadora intraguilda da maior parte dessas espécies (WARE; MAJERUS, 2007). De forma similar, Santos *et al.* (2009) observaram que a *H. axyridis* atua como predador intraguilda de outra joaninha, *Eriopis connexa*.

A predação intraguilda envolvendo joaninhas também pode ocorrer na presença de insetos de outras ordens além da Coleoptera. Um exemplo disso pode ser observado no estudo de Lucas, Coderre e Brodeur (1998), que verificaram a presença de predação intraguilda ocorrendo entre a joaninha *Coleomegilla maculata*,

o díptero *Aphidoletes aphidimyza* e o crisopídeo *Chrysoperla rufilabris*. Nessa situação, foi observado que as larvas de *A. aphidimyza* são altamente suscetíveis à predação intraguilda pelos coccinelídeos. Subsistemas de predação intraguilda contribuem para a complexidade de uma cadeia trófica.

Cabe destacar que predação intraguilda pode também ocorrer em cenários envolvendo diferentes espécies de parasitoides competindo por um mesmo hospedeiro (AGUIRRE *et al.*, 2021). Na maioria dos casos, o processo envolve parasitoides que predam seus hospedeiros. Porém, a predação ocorre após um dado período de tempo, durante o qual o parasitoide vai se alimentando de seu hospedeiro, acabando por matá-lo ao final quando emerge.

Modelos matemáticos de interações frequentemente são utilizados para identificar condições de coexistência, extinção, persistência e estabilidade de espécies. Tais modelos, quando aplicados à predação intraguilda, podem possibilitar um melhor entendimento de seus efeitos diretos e indiretos nas cadeias tróficas, dessa forma tornando possível maior compreensão das dinâmicas de uma comunidade (WEDEKIN, 2012). O estudo de predação intraguilda por meio de modelos matemáticos foi introduzido por Holt e Polis (1997), que incorporaram a predação intraguilda em modelos pré-existentes de competição por exploração e de predação.

Em uma análise de literatura realizada por Lucas (2012), foi observado que predação intraguilda pode ter efeitos variados nas dinâmicas ecológicas envolvendo coccinelídeos, como a substituição de espécies nativas em ecossistemas e diminuição, manutenção ou até mesmo aumento do controle biológico de pulgões. Por meio de modelagem matemática, é possível obter uma melhor noção de como a predação intraguilda pode afetar a dinâmica populacional das joaninhas. No entanto, até o momento deste trabalho, não foram publicados estudos que integram modelagem matemática e predação intraguilda em joaninhas de forma sistemática. Assim, o presente estudo buscou preencher tal lacuna, fornecendo uma base teórica para um melhor entendimento dos impactos da predação intraguilda na família Coccinellidae. Para isso, foram desenvolvidos algoritmos computacionais, os quais foram utilizados para simular cenários de predação intraguilda, fazendo isso com base em experimentação. Dessa forma este trabalho também pode servir como base para futuros estudos, expandindo ainda mais o conhecimento científico acerca das relações tróficas envolvendo joaninhas.

1.1 Objetivos gerais

Unir dados de literatura e modelagem computacional para avaliar e obter maior compreensão da dinâmica populacional de joaninhas quando expostas à predação intraguilda.

1.2 Objetivos específicos

- a) Desenvolver algoritmos computacionais para a proposição de modelos matemáticos de predação intraguilda.
- b) Combinar dados da literatura com a teoria de modelos de predação intraguilda para simular cenários de predação intraguilda baseados em experimentação.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Aspectos gerais da predação intraguilda

De acordo com Lucas (2012), a predação intraguilda pode ser descrita conforme sua intensidade (probabilidade de ocorrência), direção (predação intraguilda mútua ou unidirecional) e simetria (dominância ou não de uma espécie). A predação intraguilda unidirecional pode ser definida como aquela em que uma espécie competidora (aqui chamada de espécie “A”) se alimenta de seu competidor (espécie “B”) e do recurso compartilhado (“R”). Já a predação intraguilda mútua, também chamada de predação intraguilda recíproca, é aquela em que os dois competidores se alimentam um do outro, ou seja, a espécie A se alimenta da espécie B e vice-versa (FONSECA *et al.*, 2017). Na predação intraguilda recíproca, os competidores podem ainda se alimentar diretamente um do outro ou se alimentar dos indivíduos jovens da espécie competidora.

Na presença de predação intraguilda, a teoria prediz cenários de exclusão de uma ou ambas as espécies competidoras, ou de coexistência. Teoricamente, esse último cenário só pode ser alcançado caso a presa intraguilda se sobressaia ao predador na competição pelo recurso compartilhado, enquanto o predador deve se beneficiar significativamente da predação intraguilda (HOLT; POLIS, 1997). No entanto, dados apontam que é comum que tal coexistência exista na natureza. Marques *et al.* (2018) apontam que um possível fator que possibilita isso é a complexidade dos habitats e a consequente segregação espacial dos competidores, além da presença de alimentos alternativos.

Tabela 1 – Comparação das consequências previstas da competição e predação intraguilda na persistência das espécies

Interação	Produtividade		
	Baixa	Intermediária	Alta
Competição	A	A	A
PI com A como predador			
intraguilda	A	A	A
PI com B como predador			
intraguilda	A	A, B ou AB	B
PI recíproca	A ou nenhum	A ou B	A ou B

Fonte: Adaptado de Fonseca *et al.* (2017).

No aspecto da exclusão ou coexistência das espécies, um dos principais fatores que afetam qual ou quais espécies sobrevivem em um cenário de predação intraguilda é a produtividade do ambiente, ou em outras palavras, a disponibilidade dos recursos compartilhados (HOLT; POLIS, 1997). A tabela 1 demonstra quais espécies persistiriam no mesmo ambiente em diferentes níveis de produtividade, em uma situação em que a espécie A é o competidor superior e a espécie B é o inferior.

Descrita a predação intraguilda, Lucas (2012) apresenta cinco regras gerais a respeito da predação intraguilda envolvendo coccinelídeos: 1) A intensidade da predação intraguilda diminui à medida que a densidade da presa extraguilda aumenta; 2) a intensidade da predação intraguilda aumenta à medida que a densidade da presa intraguilda aumenta; 3) a predação intraguilda é unidirecional e direcionada a organismos especialistas; 4) a predação intraguilda é mútua quando duas espécies generalistas estão envolvidas; 5) a predação intraguilda mútua é assimétrica em favor da espécie maior. Apesar de haver exceções, essas regras estão presentes na maior parte dos casos (LUCAS, 2012).

2.2 Modelagem matemática em predação intraguilda

Antes de adentrar os territórios de modelos que envolvem predação intraguilda, é oportuno revisar equações básicas de populações. As mudanças nas densidades populacionais de espécies que se reproduzem em tempo contínuo, ou seja, com gerações se sobrepondo ao longo do tempo, são representadas por equações diferenciais. As equações diferenciais refletem essencialmente uma taxa de variação no tempo. Particularmente a letra d na notação $\frac{dN}{dt}$ reflete o conceito de derivada usado regularmente em cálculo diferencial e integral e mede a variação instantânea de uma quantidade, no caso, N , o tamanho da população, em relação a outra quantidade, no caso, t , o tempo. Representando com a letra N o número de indivíduos de uma população em um tempo representado pela letra t , é possível dizer que:

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN \quad (1)$$

onde b é a taxa de nascimentos e d é a taxa de mortalidade. Essa equação pode ser representada de forma simplificada como:

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (2)$$

em que $r = b - d$ (WEDEKIN; 2012). No entanto, esse modelo representa o crescimento ilimitado da população. Na natureza, há uma regulação populacional causada pela limitação de recursos, o que implica em competição intraespecífica (COSTA; GODOY, 2010). Assim, é comum que modelos de crescimento populacional contenham uma capacidade de suporte, como incorporada na seguinte equação:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (3)$$

Nesta equação, a letra K representa a capacidade de suporte. A equação 3 é conhecida como modelo logístico justamente por exibir uma função logística dada por $1 - \frac{N}{K}$, denotando que o valor de N indica a quantidade de indivíduos que está utilizando o que K oferece em termos de recursos. Se N for 1 e K for 2, isso significa que 50% dos recursos estão sendo utilizados. Os modelos de crescimento ilimitado e logístico podem ser utilizados para descrever dinâmicas populacionais básicas, mas não consideram interações com outras espécies (WEDEKIN; 2012). O modelo de Lotka-Volterra é comumente utilizado quando se deseja modelar a relação entre predador e presa. Esse modelo leva em consideração a resposta funcional do predador, ou seja, a relação do consumo de presas pelo predador com a abundância de presas, e a conversão das presas consumidas em novos predadores (COSTA; GODOY, 2010). O modelo de predação de Lotka-Volterra é representado pelas equações abaixo:

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= rR - pRP \\ \frac{dP}{dt} &= cpRP - mP \end{aligned} \quad (4)$$

Nesse modelo, as presas estão sendo representadas por R e os predadores por P . Nessa situação, r é o crescimento da população da presa na ausência dos predadores, enquanto p representa o encontro de presas consumidas pelo predador no intervalo de tempo analisado, c é a taxa de conversão de presas consumidas em novos predadores e m é a taxa de mortalidade dos predadores.

É possível modificar o modelo de Lotka-Volterra para acrescentar o fator logístico à população de presas. Isso torna o modelo mais realista, uma vez que passa a levar em consideração que recursos não são ilimitados, o que determina geralmente a competição intraespecífica na população. Sendo assim, as equações anteriores com a inserção da capacidade de suporte podem ser escritas como:

$$\begin{aligned}\frac{dR}{dt} &= rR \left(1 - \frac{R}{K}\right) - pRP \\ \frac{dP}{dt} &= cpRP - mP\end{aligned}\tag{5}$$

A partir do modelo predador-presa de Lotka-Volterra, Holt e Polis (1997) desenvolveram um modelo para predação intraguilda. O modelo está representado abaixo:

$$\begin{aligned}\frac{dR}{dt} &= R \left(r \left(1 - \frac{R}{K}\right) - a_p P - a_n N\right) \\ \frac{dN}{dt} &= N(b_n a_n R - \alpha P - m_n) \\ \frac{dP}{dt} &= P(b_p a_p R + \beta \alpha P - m_p)\end{aligned}\tag{6}$$

Nesse modelo, a letra R representa o recurso compartilhado (presa extraguilda), a letra N representa a presa intraguilda e a letra P representa o predador intraguilda. A letra grega α se refere aos efeitos da resposta funcional do predador intraguilda para a presa intraguilda; β avalia o benefício recebido pelo predador intraguilda pelo consumo da presa intraguilda; a_p e a_n são os efeitos da resposta funcional do predador intraguilda e presa intraguilda respectivamente para o recurso compartilhado; b_p e b_n são a conversão do recurso consumido em reprodução para os predadores intraguilda e presas intraguilda respectivamente; e por fim m_p e m_n se referem à taxa de mortalidade do predador e presa intraguilda independentemente da densidade (HOLT; POLIS, 1997).

Para o cenário do presente estudo é importante descrever, além do modelo predador-presa de Lotka-Volterra, o modelo de competição de Lotka-Volterra. O modelo mais simples de competição pode ser descrito como competição por interferência. Nele não há uma equação para o recurso (COSTA; GODOY, 2010). Portanto, o modelo de competição de Lotka-Volterra pode ser visualizado abaixo:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2}\right)\end{aligned}\tag{7}$$

Nesse modelo, N_1 e N_2 representam as duas espécies competidoras; K_1 e K_2 representam a capacidade de suporte das espécies N_1 e N_2 respectivamente; e α e β representam os coeficientes de competição, em que α indica o efeito da espécie N_2 no crescimento da espécie N_1 , e β representa o efeito de N_1 em N_2 (GOTELLI, 2008).

Por meio de uma modificação no modelo de competição de Lotka-Volterra, Gotelli (2008) propôs um modelo de predação intraguilda, representado a seguir:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right) + \gamma N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right) - \delta N_1 N_2\end{aligned}\quad (8)$$

O modelo representado acima parte do princípio de que a espécie 1, além de competidora, também é predadora intraguilda da espécie 2. Assim, o ganho da espécie N_1 por consumir a N_2 é influenciado pelas abundâncias de predador e presa, além do coeficiente de interação do predador, que é representado por γ . De forma similar, as perdas da presa intraguilda (N_2) dependem das abundâncias das duas espécies e do coeficiente de interação da presa, representado por δ (GOTELLI, 2008).

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Escolha e proposição dos modelos

De acordo com Brooks e Tobias (1996), uma das etapas do processo de modelagem é a formulação do modelo, cujo objetivo é selecionar o modelo conceitual que levará ao melhor resultado do projeto. O primeiro passo na escolha de um modelo é definir seus objetivos, os quais determinarão a direção futura do projeto (BODNER *et al.*, 2021; MARION; LAWSON, 2008). Devem ser avaliados os processos que são relevantes à questão e as relações causais diretas e indiretas (BODNER *et al.*, 2021). No presente estudo, partiu-se do objetivo de simular a predação intraguilda em joaninhas por meio dos modelos selecionados. Como processos relevantes à predação intraguilda, foram considerados a competição intraespecífica dentro das espécies trabalhadas, a competição interespecífica de duas espécies por um mesmo recurso compartilhado, e a predação de uma dessas espécies à outra.

Bodner *et al.* (2021) recomenda a seleção de múltiplos modelos como “candidatos”, os quais considerem variáveis alternativas que possam ser relevantes para o fenômeno investigado. Para esse estudo, foram levantados como possibilidades os modelos de predação intraguilda propostos por Holt e Polis (1997), Bampfylde e Lewis (2007), Gotelli (2008) e Wei (2019). Foram realizadas consultas à literatura em busca de dados acerca de coccinelídeos que correspondessem aos parâmetros utilizados por cada um dos modelos. No entanto, houve uma escassez de dados pertinentes aos parâmetros dos modelos que correspondessem ao desejado.

Após ponderação, foram selecionados os modelos de Holt e Polis (1997), representado na equação 6, e o modelo de Gotelli (2008), representado na equação 8. Holt, Polis e Myers foram os primeiros autores a fazerem uma publicação a respeito de predação intraguilda (POLIS; MYERS; HOLT, 1989), e o modelo de predação intraguilda de Holt e Polis (1997) foi o primeiro modelo publicado sobre o tema. Além disso, o modelo traz uma equação para a população do recurso compartilhado, o que possibilita uma maior profundidade na simulação e análise das dinâmicas populacionais. Já o modelo de Gotelli (2008) permite que se visualize as dinâmicas das espécies competidoras de forma mais simples, partindo de uma abordagem diferente, na qual a competição pelo recurso é apresentada de forma implícita por

meio dos coeficientes de competição representados por α e β e a predação intraguilda simplesmente pelo encontro entre o predador e a presa intraguilda.

A predação intraguilda difere da predação convencional por emergir de um processo de competição interespecífica, em que um dos competidores se torna um predador. Assim, considerando que uma das espécies se tornou predadora e por conseguinte a outra se tornou presa, o formalismo das equações requer a necessidade de se estabelecer as mesmas regras que operam a relação de consumo de presas pelo predador. Holling (1959a) define resposta funcional como a relação entre o consumo e a abundância de presas e, em sua teoria, há diferentes tipos de resposta funcional, as quais precisam ser compreendidas dada a relevância para os estudos de predação. De acordo com o autor, na resposta funcional do tipo I, o número de presas consumidas por predador é diretamente proporcional à densidade dessa presa, enquanto no tipo II, se presume que a resposta funcional do predador aumenta a uma taxa continuamente decrescente. Já no tipo III, há um consumo lento de presas em baixas densidades, com subsequente aceleração em densidades intermediárias até uma desaceleração resultando em uma assíntota, formando assim uma curva sigmoide. A equação que representa a resposta funcional do tipo II está representada abaixo:

$$y = \frac{ax}{1 + ahx} \quad (9)$$

Nessa equação, “x” representa a densidade da presa, “a” representa a taxa de ataque e “h” é o tempo de manuseio do predador (HOLLING, 1959b; GOTELLI, 2008). Apesar de haver registros de resposta funcional do tipo III em joaninhas, os trabalhos publicados geralmente apontam a resposta funcional do tipo II como a mais frequente (HODEK; EVANS, 2012; PERVEZ; YADAV, 2018; WU *et al.*, 2023). Assim, o modelo de Gotelli (2008) foi modificado para representar uma resposta funcional do tipo II entre o predador e a presa intraguilda. Já para o modelo de Holt e Polis (1997), o mesmo não foi feito, optando-se dessa forma por analisar a proposta inicial dos autores. O modelo modificado de Gotelli (2008), que foi a versão utilizada nesse estudo, pode ser visualizado na equação 10, apresentada abaixo:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right) + \frac{\alpha N_2}{1 + \alpha N_2} \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right) - \frac{\beta N_1}{1 + \beta N_1}\end{aligned}\tag{10}$$

3.2 Diagramas de bifurcação

Os diagramas de bifurcação podem ser compreendidos como uma ferramenta de expansão visual usada em modelos dinâmicos para analisar como o comportamento de um sistema varia em resposta à mudança de um ou mais parâmetros (ROUGHGARDEN, 1998). Ele representa as soluções de equilíbrio do sistema, como por exemplo populações que flutuam de acordo com ciclos limites ou até mesmo oscilações instáveis denominadas de estados caóticos. De acordo com Lynch (2018), diagramas de bifurcação podem ser definidos como representações gráficas que mostram as mudanças no comportamento de um sistema dinâmico quando um parâmetro é variado. O uso de diagramas de bifurcação no presente estudo veio da necessidade de investigar o impacto dos valores compreendidos no espaço dos parâmetros de cada modelo. Neste sentido, a ideia central era compreender essencialmente se o comportamento dinâmico dos modelos de Gotelli (2008) e de Holt e Polis (1997) diferia quando parâmetros similares ou diferentes, intrínsecos de cada modelo, eram alterados.

Uma vez definidos os modelos que seriam estudados, foram atribuídos aos parâmetros presentes neles valores hipotéticos, os quais podem ser vistos na tabela 2. Foram então desenvolvidos scripts em Python que geravam diagramas de bifurcação para cada um dos parâmetros do modelo de Gotelli (2008) (Apêndice A) e de Holt e Polis (1997) (Apêndice B). Os scripts também foram convertidos para R, ampliando assim a sua usabilidade para outra linguagem de programação (Apêndices C e D). Os scripts apresentados nos Apêndices A, B, C e D representam apenas exemplos de variação em um parâmetro de cada modelo, uma vez que para cada parâmetro, há a necessidade de adaptações no script.

Para cada diagrama de bifurcação aqui apresentado, foi definido um intervalo paramétrico que foi avaliado, enquanto os demais parâmetros dos modelos consistiram nos valores da tabela 2. Em adição, no modelo de Holt e Polis (1997) foram gerados dois gráficos de bifurcação para cada parâmetro, um com o parâmetro

a_n fixado em 0,1, e outro com a_n fixado em 0,5, possibilitando a comparação de cenários em que a presa intraguilda apresenta diferentes desempenhos na competição. Assim, o eixo horizontal dos diagramas feitos representa o parâmetro que está sendo variado, enquanto o eixo vertical representa as populações finais de cada espécie representada no modelo.

3.3 Dinâmica populacional

Além dos diagramas de bifurcação, também foram gerados scripts de Python que simulassem e gerassem gráficos representando a dinâmica populacional das espécies nos modelos de Gotelli (2008) (Apêndice E) e Holt e Polis (1997) (Apêndice F). Esses scripts também foram convertidos para R (Apêndices G e H). Dessa forma, os scripts utilizaram os modelos representados pelas equações 6 e 10 respectivamente. Em adição, para os parâmetros a do modelo de Gotelli (2008) e α do modelo de Holt e Polis (1997), foram atribuídos valores retirados de um estudo contendo valores de parâmetros pertinentes à ecologia e resposta funcional de coccinelídeos (MONALISA, 2023). Os demais parâmetros receberam valores hipotéticos. Sempre primando pela manutenção sustentável dos componentes do modelo, de forma que as séries temporais de predadores e presas intraguilda pudessem ser avaliadas no tocante à dinâmica de persistência e extinção populacional. Além disso, para fins de comparação, foram simuladas as dinâmicas populacionais usando quatro conjuntos de parâmetros para cada modelo. Os valores utilizados para os diferentes parâmetros são apresentados nas legendas dos gráficos de dinâmica populacional (Figuras 11 a 18).

4 RESULTADOS

4.1 Parâmetros comparáveis

Os valores utilizados nos parâmetros dos modelos investigados neste estudo são apresentados na tabela 2. Destacamos que na geração dos gráficos de bifurcação o espaço paramétrico do parâmetro analisado aparece no eixo horizontal do gráfico, com a variável de resposta no eixo vertical denominada população final, já que na produção da bifurcação os valores iniciais da rodada são considerados transientes. Dessa forma, todos os valores de parâmetros são fixados durante a simulação, seguindo o que aparece na tabela 2.

Tabela 2 - Parâmetros utilizados nas análises de bifurcação.

Gotelli (2008)		Holt e Polis (1997)	
Parâmetro ^a	Valor	Parâmetro ^b	Valor
N_{1-0}	1	R_0	1
N_{2-0}	1	N_0	1
K_1	4	P_0	1
K_2	4	r	0,5
α	0,2	K	4
β	0	a_p	0,1
r_1	0,5	a_n	0,1 e 0,5
r_2	0,5	m_p	0,1
h	0,3	m_n	0,1
a	0,4	b_p	0,4
		b_n	1,5
		α	0,1
		β	0,3

Fonte: autoria própria

^a N_{1-0} e N_{2-0} : Tamanhos populacionais iniciais; K_1 e K_2 : capacidade de suporte; α e β : coeficientes de competição; r_1 e r_2 : taxa intrínseca de crescimento; h : tempo de manuseio, a : taxa de ataque.

^b R_0 , N_0 e P_0 : tamanho inicial do recurso, competidor e predador respectivamente; r : taxa de crescimento do recurso; K : capacidade de suporte do recurso; a_p e a_n : taxas de ataque sobre o recurso; m_p e m_n : taxas de mortalidade; b_p e b_n : conversão do recurso consumido em novos indivíduos; α : efeito do predador no competidor; β : conversão do competidor consumido em novos predadores.

Apesar dos modelos de Holt e Polis (1997) e de Gotelli (2008) possuírem parâmetros diferentes entre si, alguns deles são similares e podem ser comparados, conforme os resultados apresentados a seguir.

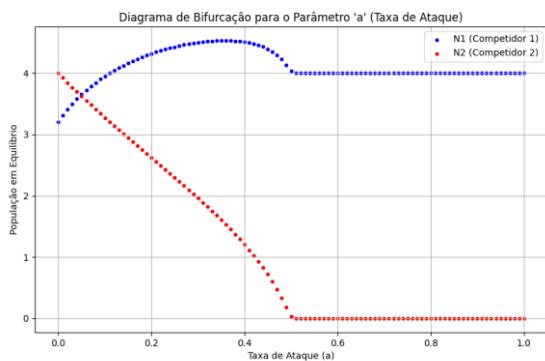


Fig. 1a. Gráfico de bifurcação para análise de sensibilidade de a (taxa de ataque de N_1 sobre N_2), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Gotelli (2008), com implementação da resposta funcional tipo II de Holling.

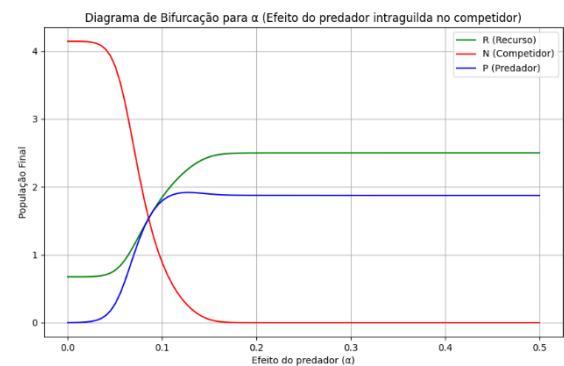


Fig. 1b. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de α (Efeito do predador intraguilda sobre o competidor), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,1$.



Fig. 1c. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de α (Efeito do predador intraguilda sobre o competidor), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,5$.

As simulações comparativas do diagrama de bifurcação levaram em conta o espaço paramétrico entre zero e 1 da taxa de ataque (a) entre predador intraguilda e presa intraguilda. As figuras 1a, b e c são comparações entre os dois modelos, Gotelli (2008) (Fig. 1a) e Holt e Polis (1997) (Fig. 1b,c). A figura 1a indica que o competidor 1 (predador intraguilda) exclui o competidor 2 quando a taxa de ataque é maior ou igual a 0,5. A figura 1b reflete a modelagem de um cenário similar no modelo de Holt e Polis, em que α reflete o efeito que o predador intraguilda causa no competidor (presa

intraguilda), com a adição de um recurso alimentar. Essa figura revela que quando $a_n = 0,1$ (taxa de consumo do competidor sobre o recurso), a exclusão do competidor ocorre com valores de α baixos, uma vez que a presa intraguilda (competidor) é eliminada com valores de α acima de 0,15. Porém, com $a_n = 0,5$, o competidor somente é extinto para valores de α acima de 0,9 (Fig. 1c), indicando que o maior consumo de recursos pode evitar a eliminação do competidor para taxas de predação abaixo de 0,9.

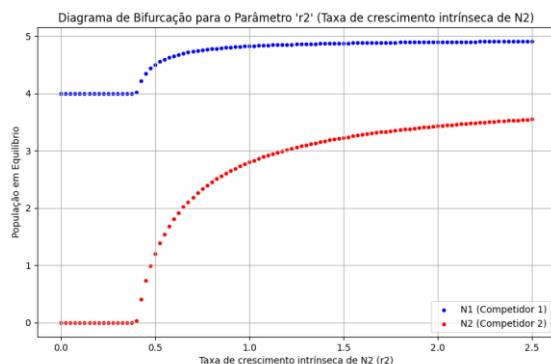


Fig. 2a. Gráfico de bifurcação para análise de sensibilidade de r_2 (taxa de crescimento de N_2), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Gotelli (2008), com implementação da resposta funcional tipo II de Holling.

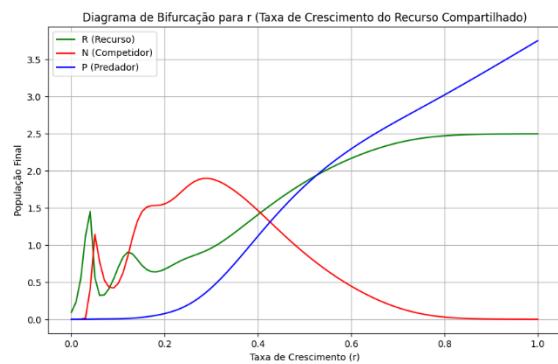


Fig. 2b. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de r (Taxa de crescimento do recurso), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,1$.



Fig. 2c. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de r (Taxa de crescimento do recurso), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,5$.

As figuras 2a, b e c são o resultado da taxa intrínseca de crescimento (r) para comparação dos modelos matemáticos de Gotelli (2008) (Fig. 2a) e Holt e Polis (1997) (Fig. 2b, c). Para valores de r_2 abaixo de 0,4, o competidor 2 tem crescimento nulo, enquanto o competidor 1 exibe tamanho populacional igual a 4 (Fig. 2a). Contudo, valores acima de 0,4 levam ambas as populações ao crescimento assintótico (Fig. 2a). As figuras 2b e c foram simuladas diferindo na condição inicial apenas para $a_n = 0,1$ e $0,5$. Os comportamentos do competidor, predador e recursos sofreram expressivas mudanças de resultados. Para $a_n = 0,1$ (Fig. 2b) apenas a população do predador foi nula para valores de r menores que 0,2. Competidor e recurso sofreram variações oscilatórias até $r = 0,4$. Acima desse valor o competidor decresceu não linearmente, atingindo zero com $r = 0,8$. Já o predador e o recurso cresceram com comportamentos assintóticos diferentes a partir de $r = 0,2$. A alteração de $a_n = 0,1$ para $a_n = 0,5$ trouxe significativas modificações no resultado. O competidor cresceu de forma oscilatória, exibindo tendência de decréscimo apenas quando r foi maior que 1,75. Já o predador manteve-se em valores próximos a zero até $r = 1$, exibindo crescimento exponencial a partir desse valor. O recurso, por sua vez, teve oscilações pequenas abaixo de 1,25, seguidas de crescimento suave em seguida (Fig. 2c).

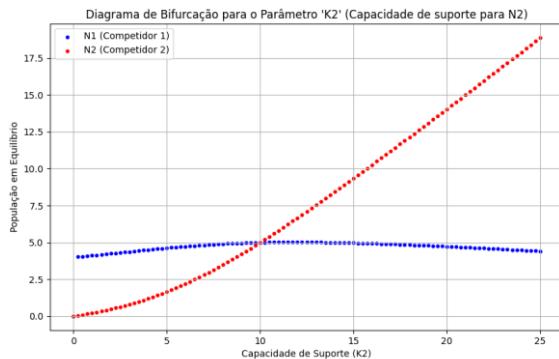


Fig. 3a. Gráfico de bifurcação para análise de sensibilidade de K_2 (Capacidade de suporte de N_2), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Gotelli (2008), com implementação da resposta funcional tipo II de Holling.

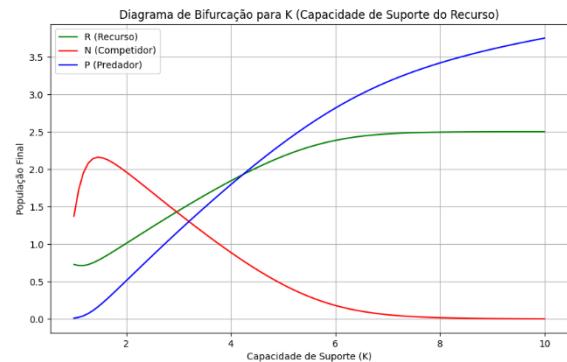


Fig. 3b. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de K (Capacidade de suporte do recurso), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,1$.

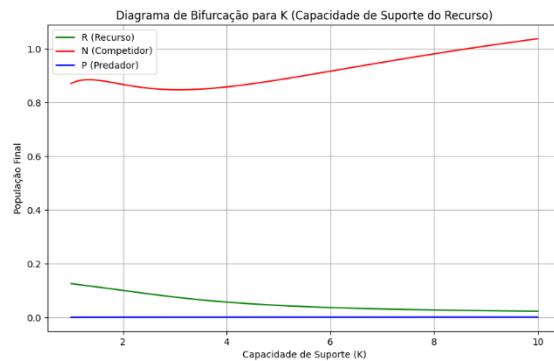


Fig. 3c. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de K (Capacidade de suporte do recurso), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,5$.

Foram feitas simulações para a capacidade de suporte (K) usando como espaço paramétrico o intervalo de 0 a 25 para o modelo de Gotelli (2008) (Fig. 3a) e de 1 a 10 para o modelo de Holt e Polis (1997) (Fig. 3b, c). Variando-se a capacidade de suporte do competidor 2 no modelo de Gotelli, o que se observa é um crescimento quase linear de sua população, enquanto o competidor 1 apresenta um leve aumento seguido de um declínio após $K_2 = 15$, mas se mantém próximo de 5 em todos os momentos (Fig. 3a). Na figura 3b, com o a_n igual a 0,1, a população do recurso apresenta um crescimento assintótico, se estabilizando em 2,5 quando sua capacidade de suporte está acima de 7. A população do predador também apresentou trajetória crescente, enquanto a população do competidor subiu um pouco no começo e depois exibiu trajetória decrescente, atingindo o zero após $K = 8$. Com a_n igual a 0,5 (Fig. 3c), por outro lado, a população do predador se manteve nula ao longo de todo o intervalo, e a do recurso apresentou valores baixos e trajetória decrescente. O competidor, por sua vez, prosperou levemente nesse cenário, com sua população oscilando levemente no começo e crescendo a partir de $K = 3$.

4.2 Demais parâmetros pelo modelo de Holt e Polis (1997)

A maior parte dos demais parâmetros do modelo de Holt e Polis (1997) apresentaram diferenças consideráveis nos padrões ecológicos de oscilação dos seus gráficos de bifurcação quando gerados com a_n igual a 0,1 e a 0,5.

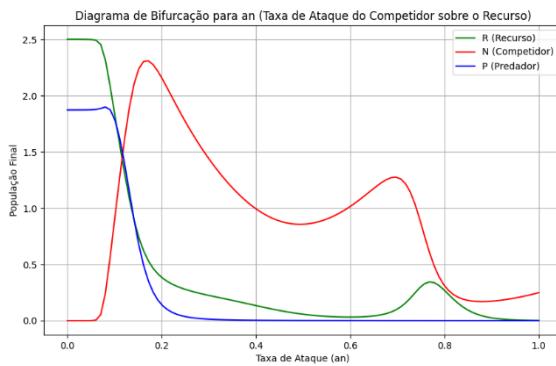


Fig. 4. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de a_n (Taxa de ataque do competidor sobre o recurso), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997).

Analizando o diagrama de bifurcação da taxa de ataque do competidor sobre o recurso, a_n (Fig. 4), tendo como espaço paramétrico o intervalo entre zero e 1 e todos os outros parâmetros com valores fixos (Tabela 1), tem-se que a população do competidor é nula até cerca de $a_n = 0,06$, com significativo aumento a partir daí, seguido de oscilações decrescentes. A população do predador, por sua vez, permaneceu alta até $a_n = 0,1$, e a partir desse valor apresentou um rápido declínio, chegando a zero após $a_n = 0,3$. De forma similar, o recurso teve um decréscimo na população após 0,1, mas chegou a zero apenas após $a_n = 0,9$, exibindo um pico ao redor de 0,75.

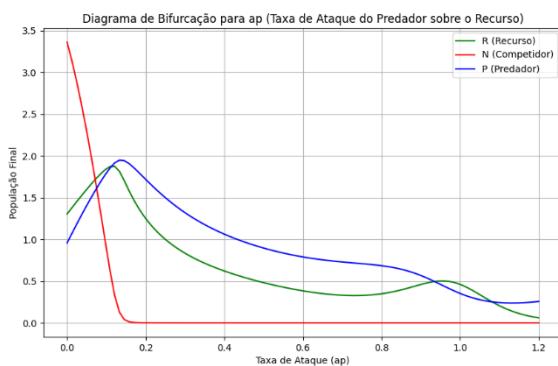


Fig. 5a. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de a_p (Taxa de ataque do predador sobre o recurso), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,1$.

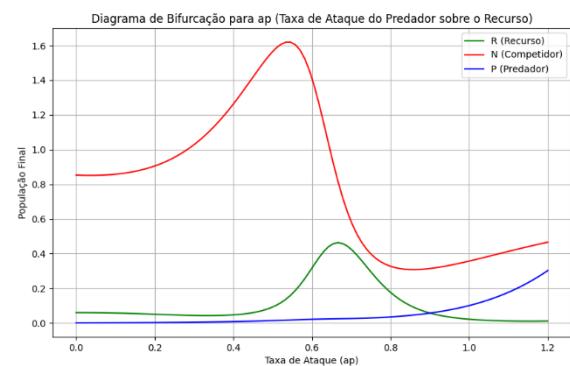


Fig. 5b. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de a_p (Taxa de ataque do predador sobre o recurso), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,5$.

As figuras 5a e 5b retratam a análise de bifurcação da taxa de ataque do predador sobre o recurso (a_p) com os dois valores de a_n , dentro do espaço paramétrico de 0 a 1,2. Para $a_n = 0,1$ (Fig. 5a), o competidor exibiu rápida queda de população à medida que o a_p aumentou, chegando a zero com a_p aproximadamente igual a 0,15. O predador, por sua vez, exibe um aumento em sua população no começo do intervalo (entre 0 e 0,2), com diminuição gradual para valores de a_p próximos a 0,15, o que coincide com a eliminação da presa intraguilda (competidor). O recurso teve trajetória similar à do predador, com antecipação do decréscimo próximo a 0,5 e pequeno pico próximo a 0,9. Já para $a_n = 0,5$ (Fig. 5b), o competidor exibiu tamanho populacional maior que o predador ao longo de todo o intervalo analisado, indicando sua maior capacidade de sobrevivência no processo de competição. O predador, nessa simulação, teve a população zerada para valores de a_p mais baixos que 0,4. Com a_p maior que 0,4, no entanto, a população do predador assumiu uma trajetória crescente. Por outro lado, o recurso foi bem impactado, com apenas um pequeno pico ao redor de 0,65 (Fig. 5b).

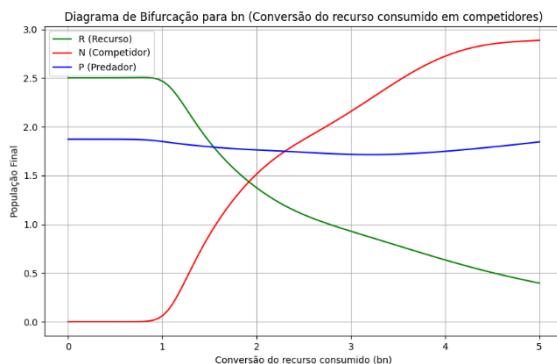


Fig. 6a. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de b_n (Conversão do recurso consumido em competidores), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,1$.

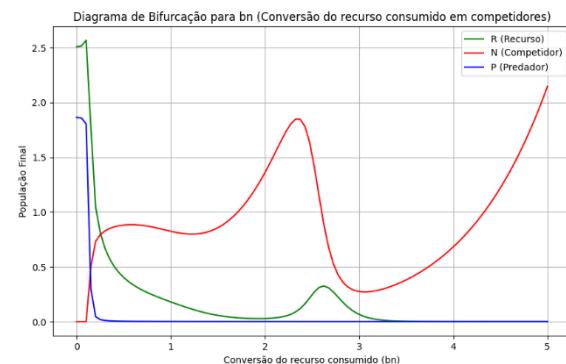


Fig. 6b. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de b_n (Conversão do recurso consumido em competidores), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,5$.

Os diagramas de bifurcação gerados para a conversão do recurso consumido em novos competidores (b_n) levaram em conta um espaço paramétrico entre 0 e 5 (Fig. 6a, b). Considerando o a_n igual a 0,1, a população do competidor foi nula até $b_n \cong 1$. A partir desse valor, no entanto, o competidor cresceu de forma assintótica, enquanto o recurso passou a decrescer. Nessa simulação, a população do predador exibiu pequena variação ao longo de todo o intervalo (Fig. 6a). Para $a_n = 0,5$ (Fig. 6b),

todavia, a população do predador chega ao zero em $b_n = 0,3$. Já o competidor apresentou uma tendência de aumento à medida que b_n ficava maior, porém com oscilações expressivas em sua população ao longo do intervalo avaliado.

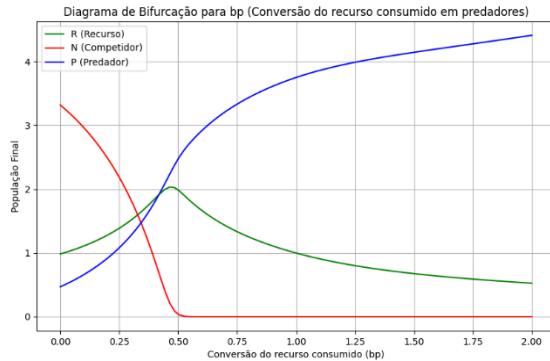


Fig. 7a. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de b_p (Conversão do recurso consumido em predadores), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,1$.

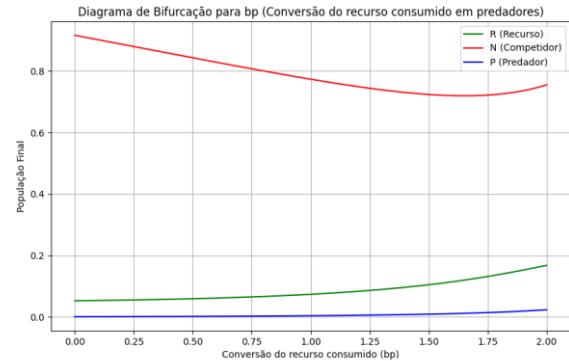


Fig. 7b. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de b_p (Conversão do recurso consumido em predadores), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,5$.

Para a análise de bifurcação da conversão do recurso consumido em novos predadores (b_p), o espaço paramétrico estudado foi de 0 a 2. Com a_n igual a 0,1 (Fig. 7a), a população do competidor diminuiu até chegar a zero em $b_p = 0,5$. A população do predador, por outro lado, se mostrou crescente ao longo de todo o intervalo, tendo seu crescimento mais acelerado para valores de b_p entre 0,25 e 0,6, exibindo uma curva semelhante à resposta funcional tipo III ou à logística sigmoidal. A população do recurso, por fim, aumentou até $b_p = 0,5$, e passou a diminuir a partir desse valor. Já quando se considera $a_n = 0,5$, nota-se grande diferença. Nesse cenário, a população do predador permaneceu igual ou próxima a zero ao longo de todo o intervalo, com ligeira tendência de aumento ao fim da trajetória, enquanto o recurso seguiu uma trajetória crescente. A população do competidor, por sua vez, decresceu na maior parte do espaço paramétrico, apresentando um pequeno aumento no final. Apesar desse decréscimo, a população do competidor se manteve maior que a do predador ao longo de toda a simulação.

Nas figuras 8a e 8b, foi avaliada a taxa de mortalidade do competidor, tendo como espaço paramétrico o intervalo entre 0 e 1. Para $a_n = 0,1$ (Fig. 8a), a população do competidor decresceu de forma linear, atingindo o equilíbrio trivial em zero em

valores de m_n acima de 0,2. A população do recurso teve uma trajetória inversamente proporcional à população do competidor, crescendo linearmente e se estabilizando em 2,5 para m_n maior que 0,2. O predador, por fim, teve um aumento leve no começo do intervalo, se estabilizando um pouco abaixo de 2 após $m_n = 0,2$.

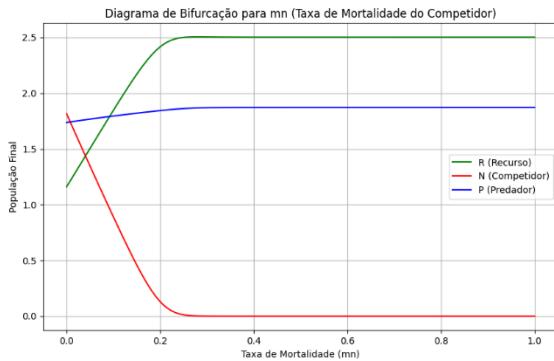


Fig. 8a. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de m_n (Taxa de mortalidade do competidor), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,1$.

Já quando consideramos $a_n = 0,5$ (Fig. 8b), as populações do competidor e do recurso apresentaram oscilações em sentidos opostos para valores de m_n abaixo de 0,4, sendo que quanto menores os valores, maior a amplitude das oscilações. A partir de $m_n = 0,4$, as populações apresentaram trajetórias lineares, com a população do recurso crescendo e a do competidor decrescendo. Enquanto isso, o predador teve sua população igual a zero até $m_n = 0,4$, aumentando suavemente a partir desse ponto.

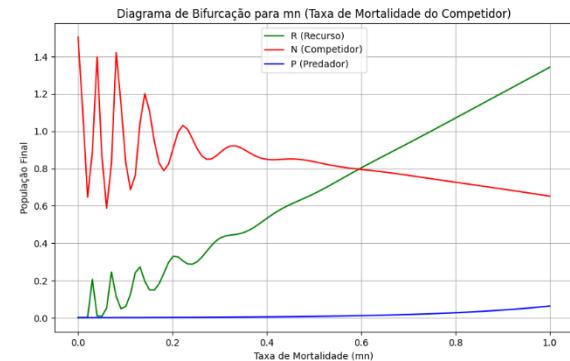


Fig. 8b. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de m_n (Taxa de mortalidade do competidor), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,5$.

Diferindo dos diagramas de bifurcação apresentados anteriormente, para a taxa de mortalidade do predador (m_p), os diferentes valores de a_n não influenciaram substancialmente os padrões ecológicos, com as mudanças sendo majoritariamente nos tamanhos das populações ao longo do intervalo, enquanto as curvas se mantiveram ligeiramente semelhantes (Fig. 9a,b). Para $a_n = 0,1$ (Fig. 9a), a população do predador diminuiu até chegar em zero próxima de $m_p = 0,2$. A população do competidor começou zerada, mas teve um aumento acelerado quando m_p estava próximo de 0,1, se estabilizando um pouco acima de quatro em $m_p = 0,2$. O recurso, por sua vez, começou com um aumento, mas voltou a decrescer e se estabilizou em aproximadamente 0,65, também quando $m_p = 0,2$.



Fig. 9a. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de m_p (Taxa de mortalidade do predador), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,1$.

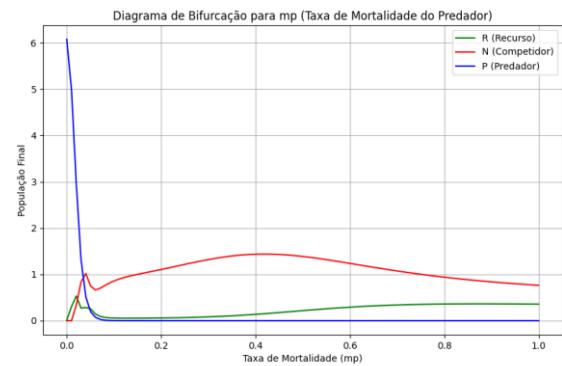


Fig. 9b. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de m_p (Taxa de mortalidade do predador), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,5$.

Para $a_n = 0,5$ (Fig. 9b), a população do predador seguiu a mesma trajetória vista na figura anterior, diminuindo até atingir zero, mas dessa vez com $m_p = 0,08$. O recurso começou aumentando e se estabilizando após $m_p \cong 0,7$. Por fim, a população do competidor aumentou até $m_p = 0,4$, apesar de uma pequena oscilação inicial, e em seguida assumiu uma trajetória suavemente decrescente.

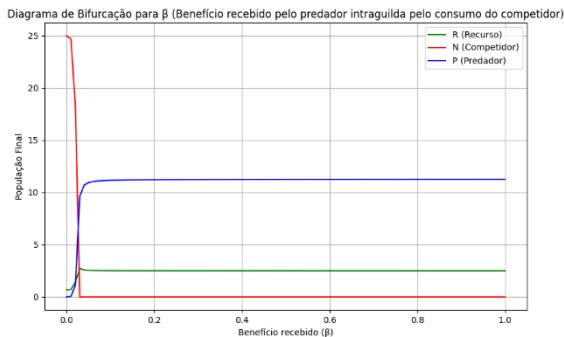


Fig. 10a. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de β (Conversão do competidor consumido em predadores), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,1$.

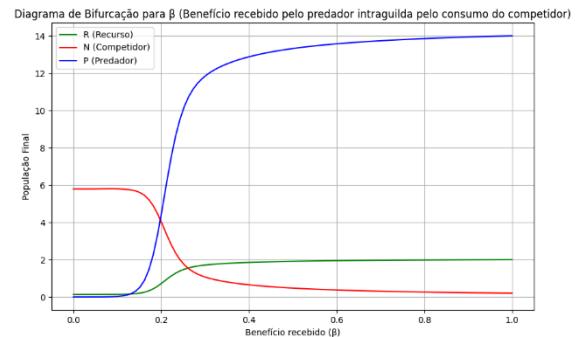


Fig. 10b. Gráfico de bifurcação para a análise de sensibilidade de β (Conversão do competidor consumido em predadores), dado pelo modelo de predação intraguilda proposto por Holt e Polis (1997), com $a_n = 0,5$.

As figuras 10a e 10b descrevem o benefício que o predador intraguilda recebe por consumir seu competidor (β), levando em consideração um espaço paramétrico de 0 a 1. Quando a_n é igual a 0,1 (Fig. 10a), observa-se que a população do competidor diminui rapidamente, atingindo o zero em $\beta = 0,03$. A população do

predador percorre o caminho oposto, aumentando rapidamente e se estabilizando em aproximadamente 11 após o competidor estar zerado. A população do recurso, por fim, também começa aumentando e depois se estabiliza em aproximadamente 2,5 para $\beta = 0,03$. Já para $a_n = 0,5$ (Fig. 10b), observa-se uma resiliência maior por parte do competidor no tocante à sua extinção. Esta população começa estabilizada próxima de 6 e passa a diminuir a partir de $\beta \approx 0,13$, com seu decréscimo desacelerando a partir de β igual a 0,3. O predador, por sua vez, apresentou uma curva de formato sigmoide, começando zerado e tendo um aumento considerável em $\beta = 0,13$, com seu crescimento se tornando mais lento à medida que o β aumenta. O trajeto membra um crescimento sigmoide.

4.3 Modelos com aplicações

As simulações da dinâmica populacional de joaninhas apresentaram resultados distintos conforme diferentes valores foram utilizados nos parâmetros. Além disso, o uso do modelo de Gotelli (2008) com resposta funcional tipo II trouxe resultados que diferiram consideravelmente daqueles gerados pelo modelo de Holt & Polis.

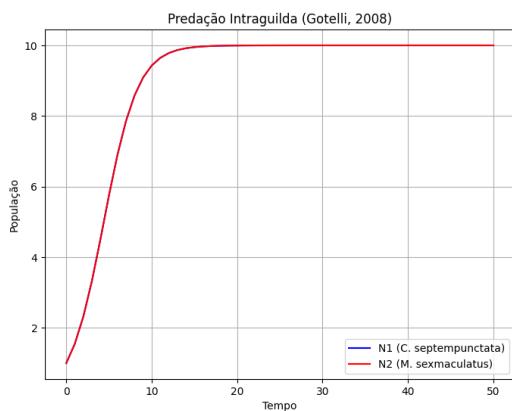


Fig. 11. Simulação para condições de coexistência entre *Coccinella septempunctata* e *Menochilus sexmaculatus*. Condições iniciais e valores de parâmetros: $N_1=N_2=1$, $K_1=K_2=10$, $r_1=r_2=0,5$, $\alpha=\beta=0$, $a=0$, $h=0$ (MONALISA, 2023).

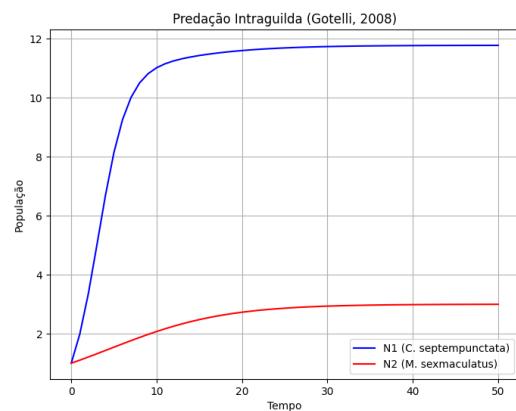


Fig. 12. Simulação para condições de coexistência entre *Coccinella septempunctata* e *Menochilus sexmaculatus*. Condições iniciais e valores de parâmetros: $N_1=N_2=1$, $K_1=K_2=10$, $r_1=r_2=0,5$, $\alpha=\beta=0$, $a=0,35$, $h=0$ (MONALISA, 2023).

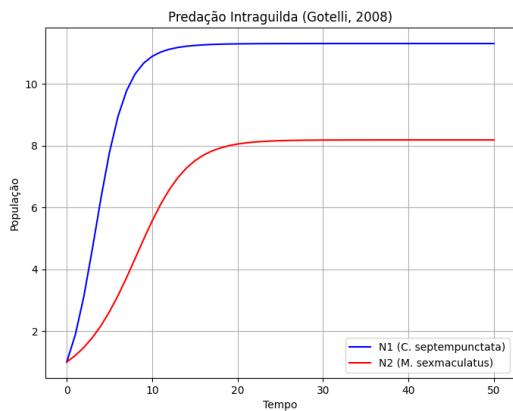


Fig. 13. Simulação para condições de coexistência entre *Coccinella septempunctata* e *Menochilus sexmaculatus*. Condições iniciais e valores de parâmetros: $N_1=N_2=1$, $K_1=K_2=10$, $r_1=r_2=0,5$, $\alpha=\beta=0$, $a=0,35$, $h=1$ (MONALISA, 2023).

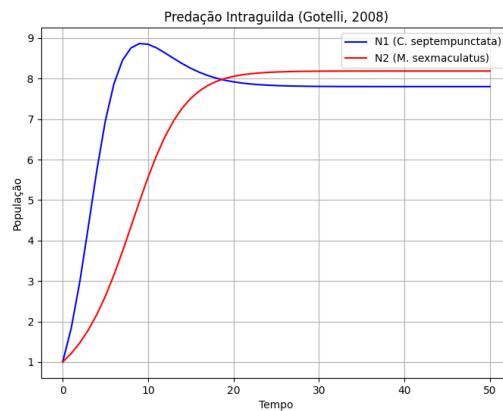


Fig. 14. Simulação para condições de coexistência entre *Coccinella septempunctata* e *Menochilus sexmaculatus*. Condições iniciais e valores de parâmetros: $N_1=N_2=1$, $K_1=K_2=10$, $r_1=r_2=0,5$, $\alpha=0,5$, $\beta=0$, $a=0,35$, $h=1$ (MONALISA, 2023).

A figura 11 mostra uma simulação para coexistência das duas espécies, com as curvas em azul e vermelho sobrepostas. Os valores relativos à resposta funcional (a e h), bem como os coeficientes de competição interespecífica (α e β) foram deixados em zero para demonstrar como a ausência de interações interespecíficas (competição interespecífica e predação intraguilda) pode permitir a coexistência das duas espécies no valor da capacidade de suporte, atribuída hipoteticamente.

Na figura 12 simulou-se a dinâmica interativa de *C. septempunctata* e *M. sexmaculatus* com os mesmos valores dos parâmetros utilizados na figura anterior, exceto pela taxa de ataque (a), que traz o valor obtido experimentalmente por Monalisa (2023). A figura mostra que a taxa de ataque reflete o impacto da predação de *C. septempunctata* sobre *M. sexmaculatus*. A figura 13 segue usando os mesmos valores de parâmetros da figura 12, exceto pela inclusão do tempo de manuseio observado experimentalmente (MONALISA, 2023). Nota-se que a inclusão do valor para este parâmetro diminui a distância populacional entre as duas espécies se comparada à figura anterior, ou seja, a existência de tempo de manuseio do predador intraguilda sobre a presa diminui o efeito da taxa de ataque, já que retarda o processo de predação.

A figura 14 também reflete os mesmos valores de parâmetros da figura 3, mas na simulação foi atribuído ao parâmetro α o valor hipotético de 0,5, a fim de testar o

efeito de competição interespecífica entre as duas espécies. A inserção de 0,5 neste parâmetro inverteu os tamanhos populacionais das duas espécies, permitindo que *M. sexmaculatus* superasse o tamanho populacional de *C. septempunctata*.

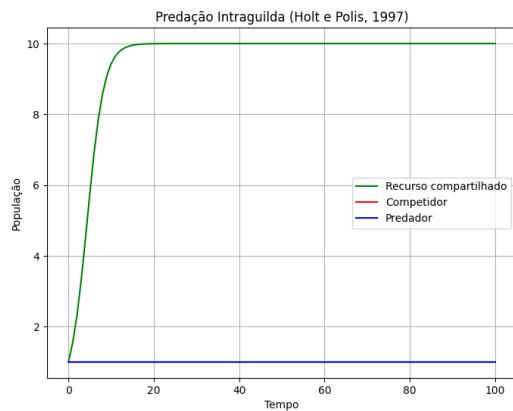


Fig. 15. Simulação com modelo de Holt e Polis (1997) com nenhuma interação interespecífica (competição e predação intraguilda). Condições iniciais e valores de parâmetros: $R_0=N_0=P_0=1$, $r=0,5$, $K=10$, $a_p=a_n=0$, $m_p=m_n=0$, $b_p=b_n=0$, $\alpha=\beta=0$.

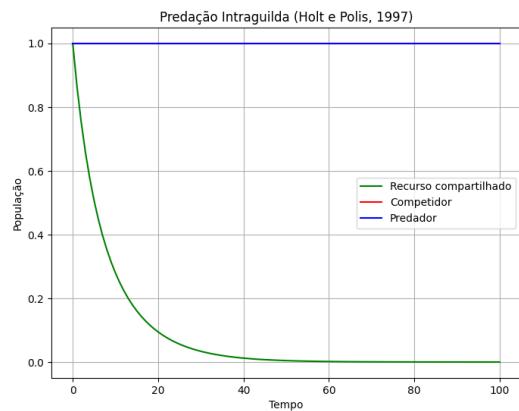


Fig. 16. Simulação com modelo de Holt e Polis (1997) com adição de taxas de ataque hipotéticas do competidor e predador sobre o recurso. Condições iniciais e valores de parâmetros: $R_0=N_0=P_0=1$, $r=0,5$, $K=10$, $a_p=0,1$, $a_n=0,5$, $m_p=m_n=0$, $b_p=b_n=0$, $\alpha=\beta=0$

A figura 15 mostra a simulação com o modelo de Holt e Polis (1997) sem nenhuma interação interespecífica (consumo do recurso, competição ou predação intraguilda), além da taxa de mortalidade zerada. O resultado obtido indica que as populações do competidor e do predador se mantiveram sobrepostas entre si, exibindo apenas os valores iniciais ($N=P=1$), enquanto o recurso aumentou rapidamente e se estabeleceu na capacidade de suporte. Na figura 16, os valores iniciais e dos parâmetros foram os mesmos que na simulação da figura 15, exceto pela inserção das taxas de ataque do competidor e do predador ($a_n = 0,5$ e $a_p = 0,1$). O que se observou nessa simulação foi a queda do recurso pela exploração do competidor e do predador, enquanto predador e competidor permaneceram sobrepostos no valor do tamanho populacional inicial.

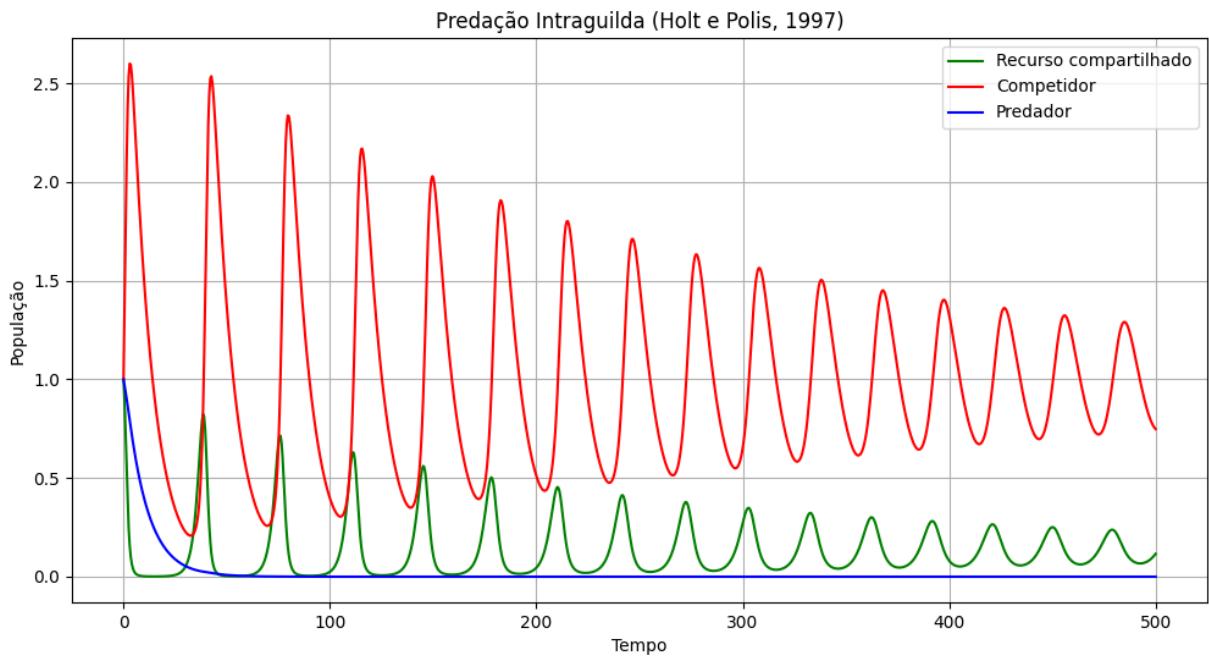


Fig. 17. Simulação com modelo de Holt e Polis (1997) com adição da conversão de recursos consumidos em novos predadores e competidores, e taxas de mortalidade. Condições iniciais e valores de parâmetros: $R_0=N_0=P_0=1$, $r=0,5$, $K=10$, $a_p=0,1$, $a_n=0,5$, $m_p=m_n=0,1$, $b_p=0,4$, $b_n=1,5$, $\alpha=\beta=0$.

Já quando foram adicionados valores hipotéticos para as taxas de mortalidade do competidor e do predador ($m_n = m_p = 0,1$), além da conversão dos recursos consumidos em novos predadores intraguilda e competidores ($b_p = 0,4$ e $b_n = 1,5$), o gráfico gerado mostrou uma dinâmica ainda não encontrada em simulações prévias (Fig. 17). Nessa simulação, observou-se que o potencial predador intraguilda rapidamente entrou em declínio e sua população entrou em extinção. O competidor (potencial presa intraguilda) apresentou uma dinâmica populacional com oscilações cíclicas assintoticamente decrescentes, as quais também podem ser percebidas na população do recurso. A amplitude dessas oscilações diminui à medida que o tempo da simulação avança, indicando a tendência à estabilização dessas duas populações.

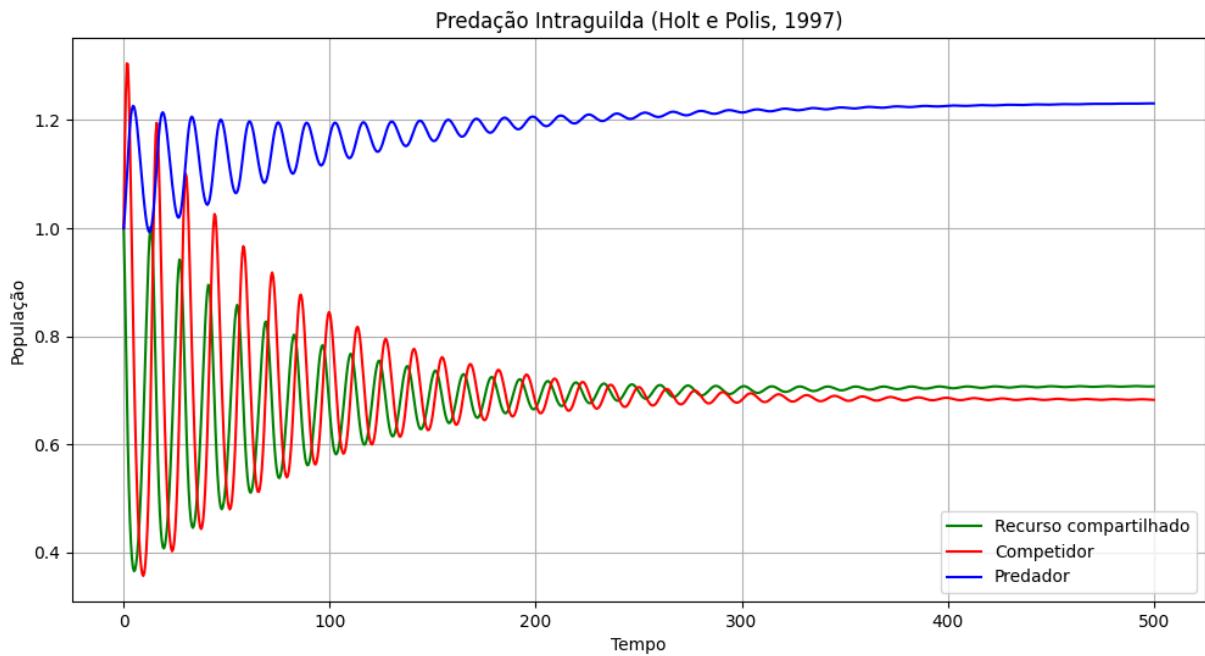


Fig. 18. Simulação com modelo de Holt e Polis (1997) com adição de predação intraguilda. Condições iniciais e valores de parâmetros: $R_0=N_0=P_0=1$, $r=0,5$, $K=10$, $a_p=0,1$, $a_n=0,5$, $m_p=m_n=0,1$, $b_p=0,4$, $b_n=1,5$, $\alpha=0,35$, $\beta=0,3$.

A figura 18, por fim, retrata a simulação feita no modelo de Holt e Polis (1997) utilizando os mesmos valores de parâmetros da figura 17, exceto pela adição dos parâmetros ligados à predação intraguilda em si. Para α , foi dado o valor de 0,35, o mesmo que foi utilizado para a taxa de ataque no modelo de Gotelli (2008), o qual foi retirado de Monalisa (2023). Já para β , foi atribuído o valor hipotético de 0,3. Nessa simulação, apesar do predador intraguilda não ser um competidor tão bom no consumo do recurso compartilhado, ele ainda apresentou população com tamanho acima de seu competidor na maior parte da simulação, se beneficiando nesse caso do consumo presa intraguilda. Além disso, as três espécies apresentaram o mesmo comportamento de oscilações cíclicas que diminuem gradativamente, levando assim à estabilização.

5 DISCUSSÃO

5.1 Diagramas de bifurcação

O presente estudo foi caracterizado por duas etapas, análise exploratória da estabilidade de valores de parâmetros realizada por meio de gráficos de bifurcação e aplicações de resultados obtidos experimentalmente (MONALISA, 2023) nos algoritmos construídos em linguagem Python. Dois modelos matemáticos foram parcialmente comparados no tocante ao papel dos parâmetros, sobretudo os de natureza interativa, sobre a estabilidade e dinâmica do sistema (GOTELLI, 2008; HOLT; POLIS, 1997; MONALISA, 2023).

Foram observados diferentes resultados ao se comparar os modelos de Holt e Polis (1997) e Gotelli (2008). Uma das principais diferenças entre os dois modelos é a presença explícita do recurso no modelo de Holt e Polis, enquanto o modelo de Gotelli adota uma abordagem implícita para a presença do recurso, se baseando no modelo de competição interespecífica de Lotka-Volterra (GOTELLI, 2008). Isso resulta em outras diferenças nos modelos. No modelo de Gotelli adaptado para a resposta funcional tipo II, a competição é representada pelos coeficientes de competição (α e β), os quais indicam o efeito de uma espécie no crescimento da outra (GOTELLI, 2008). Já no modelo de Holt e Polis, é possível implementar a competição diretamente no consumo do predador e presa intraguilda sobre o recurso (HOLT; POLIS, 1997).

Nos diagramas de bifurcação de α (modelo de Gotelli) e α (modelo de Holt e Polis), o predador e a presa intraguilda (representados por “ N_1 ” e “ N_2 ” no modelo de Gotelli, e por “Predador” e “Competidor” no modelo de Holt e Polis) apresentaram dinâmicas similares, independentemente da presença explícita do recurso. No entanto, quando se aumentou a taxa de ataque do competidor ao recurso no modelo de Holt e Polis ($a_n = 0,5$), a população do competidor apresentou maior persistência temporal, mesmo para valores de α mais altos. Isso vai de acordo com o critério dado por Holt e Polis (1997), que afirma que para a coexistência em sistemas de predação intraguilda é necessário que a presa intraguilda seja superior na competição por exploração pelo recurso compartilhado.

Outra diferença importante entre os dois modelos avaliados é que no modelo de Gotelli (2008), as taxas de crescimento e capacidades de suporte das duas espécies competidoras são representadas. Já no modelo de Holt e Polis (1997), se

aplica a taxa de crescimento e capacidade de suporte do recurso apenas. Nesse modelo, o crescimento das espécies competidoras é dado pela conversão dos alimentos que eles consomem em novos indivíduos de sua espécie. Assim, o crescimento da presa intraguilda é dado pela conversão do recurso compartilhado em novos indivíduos, enquanto para o predador, a taxa de crescimento é composta pela conversão do recurso compartilhado somada à conversão da presa intraguilda. Em adição, o crescimento dos dois competidores não é dado por um valor de capacidade de suporte, e sim pela limitação na própria população do recurso (HOLT; POLIS, 1997).

Ao avaliar o gráfico de bifurcação da taxa de crescimento do recurso no modelo de Holt e Polis (1997), foi observado que quanto maior o valor de r , mais a população do predador intraguilda prospera, enquanto em valores de r mais baixos a população da presa intraguilda apresenta melhor desempenho. Isso se aplicou tanto à simulação com $a_n = 0,1$ quanto àquela com $a_n = 0,5$, com a diferença de que para a_n igual a 0,5 foram necessários maiores valores de r para a população do predador aumentar. Esse resultado vai de acordo com o indicado na Tabela 1 (FONSECA *et al.*, 2017), que aponta que em uma situação em que o competidor superior é a presa intraguilda, ele irá persistir em ambientes de baixa produtividade do recurso. Em ambientes de alta produtividade, por outro lado, o predador intraguilda sobrevive, mas a presa não.

De maneira geral, foi possível constatar que nos gráficos de bifurcação do modelo de Gotelli aqui apresentados, os parâmetros foram mais sensíveis para a população N_2 (presa intraguilda), enquanto a espécie N_1 apresentou menores variações para os intervalos avaliados. Já no modelo de Holt e Polis, o que se observa é que os três parâmetros que foram avaliados comparativamente com os de Gotelli apresentaram sensibilidade alta, com exceção de K quando a_n foi igual a 0,5. Uma possível explicação para esse comportamento é que a taxa de crescimento fixada para o recurso não é suficiente para fazer sua população chegar às capacidades de suporte mais altas, devido ao impacto em sua população causado pela predação. Além disso, devido à menor capacidade competitiva do predador intraguilda nesse cenário, sua população é levada à extinção.

A extinção da população do predador intraguilda para valores de a_n mais elevados é reforçada avaliando-se o gráfico de bifurcação do parâmetro a_n . Nesse gráfico, observa-se que para os valores utilizados, o predador entra em extinção

quando a taxa de ataque do competidor ao recurso é maior que 0,3. De acordo com Holt e Polis (1997), além da presa intraguilda precisar ser um melhor competidor, o segundo critério necessário para a coexistência em um contexto de predação intraguilda é que o predador deve ser capaz de se beneficiar significantemente do consumo da espécie intermediária (presa intraguilda). Observando-se os gráficos de bifurcação de β (que representa a conversão do competidor consumido em novos predadores), tem-se que para $a_n = 0,1$, a presa intraguilda é extinta para valores baixos de β . Quando se tem $a_n = 0,5$, no entanto, é possível observar a coexistência das duas espécies, embora para valores de β acima de 0,5 a população do competidor comece a ficar próxima de zero.

Além dos dois critérios apresentados por Holt e Polis (1997), um terceiro fator que auxilia a coexistência de predador e presa intraguilda é a distribuição espacial das espécies (MARQUES *et al.*, 2018; VAN DER HAMEN *et al.*, 2009). Adultos e larvas de espécies de uma mesma guilda comumente exploram diferentes partes e alturas das plantas, ou mesmo dão preferência por plantas diferentes (LUCAS, 2012). No entanto, devido à natureza dos modelos aqui estudados, a distribuição espacial das espécies não pôde ser estudada.

Nos gráficos de bifurcação que avaliaram a taxa de ataque do predador sobre o recurso, pôde ser observado que para $a_n = 0,1$, a presa intraguilda rapidamente entra em extinção. Nessa situação, apesar da presa intraguilda se beneficiar mais do consumo do recurso que o predador ($b_n = 1,5$ e $b_p = 0,4$), a maior taxa de ataque do predador ao recurso lhe proporciona uma vantagem na competição. De acordo com Fonseca *et al.* (2017), em um cenário em que o competidor superior também é o predador intraguilda, ele sempre vai ser a única espécie a persistir, enquanto a presa intraguilda é levada à extinção. Quando o a_n é igual a 0,5, por outro lado, a população do predador ser extinta para valores de a_p menores que 0,4 vai de acordo com sua menor capacidade de competir.

O parâmetro b_n , que representa a conversão do recurso em competidores, apresentou baixa sensibilidade para a população do predador intraguilda quando a_n foi igual a 0,1, mas foi impactante para o competidor, o qual conseguiu se beneficiar mais do recurso. Quando a_n foi igual a 0,5, no entanto, houve uma rápida extinção do predador e também uma rápida diminuição do recurso, indicando uma maior sensibilidade. Observando-se os gráficos de b_p , por outro lado, se observa a extinção

da presa intraguilda quando $a_n = 0,1$, enquanto para $a_n = 0,5$ o predador intraguilda tem a população zerada na maior parte do intervalo, reforçando assim a importância da superioridade competitiva para a presa intraguilda.

Para as taxas de mortalidade da presa e do predador intraguilda (m_n e m_p respectivamente), os resultados são mais objetivos, com a extinção das espécies avaliadas, o que pode ser explicado pelo consumo de alimentos não sendo capaz de compensar taxas de mortalidade mais alta. A exceção a isso foi a taxa de mortalidade da presa intraguilda com $a_n = 0,5$. Dentro do espaço paramétrico de 0 a 1 e utilizando os valores fixados, a presa intraguilda não entrou em extinção, embora tenha a sua população em uma trajetória decrescente à medida que o m_n aumenta. A provável explicação para isso é o elevado valor de b_n que foi atribuído à espécie, significando uma alta capacidade de converter os recursos que consome em novos indivíduos, somado ao a_n mais alto, o que significa que mais recursos são consumidos.

A robustez de um sistema pode ser definida como a habilidade desse sistema de manter suas características e estabilidade ao passar por mudanças nos ambientes internos e externos (CRESPI *et al.*, 2021). A análise de robustez de modelos matemáticos pode ser feita pela análise de sensibilidade a variações nos parâmetros (TIAN, 2004). De maneira geral, constatou-se nas análises de sensibilidade feitas nesse estudo que as populações apresentaram amplas mudanças à medida que os parâmetros variaram, algo que foi observado em ambos os modelos. Assim, é possível concluir que os modelos possuem alta sensibilidade aos parâmetros, sendo dessa forma modelos pouco robustos. De acordo com Holt e Huxel (2007), modelos simples de predação intraguilda frequentemente são instáveis, mas muitos sistemas de predação intraguilda persistem de forma robusta. Essa diferença pode ser causada pela simplificação dos sistemas naturais feita pelos modelos, que não levam em consideração fatores como a presença de presas alternativas (HOLT; HUXEL, 2007) e segregação espacial (MARQUES *et al.*, 2018; VAN DER HAMEN *et al.*, 2009).

5.2 Modelos com aplicações

Comparando-se os resultados da dinâmica populacional de *Coccinella septempunctata* e *Menochillus sexmaculatus* seguindo o modelo de Gotelli (2008), se percebe que a adição da taxa de ataque causa uma redução na população de *M.*

sexmaculatus. De acordo com Monalisa (2023), larvas de *C. septempunctata* são maiores e mais pesadas que as larvas de *M. sexmaculatus*. Isso dá para a *C. septempunctata* uma vantagem no ataque às larvas de sua competidora, o que a coloca na posição de predadora intraguilda. Adicionando-se o tempo de manuseio (h) ao modelo, no entanto, a redução na população de *M. sexmaculatus* é menor. O tempo de manuseio representa o tempo que o predador gasta manuseando ou consumindo sua presa (GOTELLI, 2008). Assim, ao simular a dinâmica populacional das duas espécies adicionando esse parâmetro, a quantidade de indivíduos que a *C. septempunctata* consegue consumir é reduzida. Por outro lado, houve uma inversão nos tamanhos populacionais quando se atribuiu um valor hipotético ao coeficiente de competição α . Nesse cenário, a *M. sexmaculatus* é apresentada como um melhor competidor que a *C. septempunctata*, o que a permite manter uma população maior. A *C. septempunctata*, no entanto, ainda se beneficia da predação intraguilda, o que resulta em uma diferença baixa nos tamanhos populacionais das duas espécies.

Já quando se avalia o modelo de Holt e Polis (1997), se observa na figura 17 oscilações cíclicas nas populações do recurso e da potencial presa intraguilda, ainda que em transiência. Nessa simulação, não foi considerada a predação intraguilda, consistindo em um cenário de competição pelo recurso apenas. Nesse cenário, a população do potencial predador intraguilda entrou em extinção após pouco tempo. Essa extinção pode ser explicada pelo fato de que o potencial predador intraguilda possui menor capacidade de competição nesse cenário, devido aos valores de a_p e b_p menores que a_n e b_n . A Tabela 1 aponta que em contextos de competição em que não há predação intraguilda, apenas o competidor superior persiste (FONSECA *et al.*, 2017). Já no que tange à potencial presa intraguilda e ao recurso, a dinâmica cíclica observada foi descrita por Volterra (1926), que registrou que a espécie predadora aumenta à medida que a população da espécie predada cresce, e a população da espécie predada diminui em decorrência do aumento de indivíduos da espécie predadora. Ao se implementar a predação intraguilda no modelo de Holt e Polis, as oscilações cíclicas se mantiveram, mas dessa vez com a persistência temporal do predador intraguilda também, conforme observado na figura 18. Nessa situação, se cumprem os dois critérios para a coexistência das espécies na predação intraguilda, ou seja, a presa intraguilda é um melhor competidor na exploração do recurso, e o

predador intraguilda se beneficia de forma significativa do consumo da espécie intermediária (HOLT; POLIS, 1997).

Um aspecto dos ciclos que pode ser observado é a diminuição da amplitude das oscilações, gradualmente levando à estabilidade. É possível enquadrar as oscilações dentro do conceito de transiência. Segundo Hastings *et al.* (2018), transiência se refere a dinâmicas que ocorrem em um sistema antes de atingir um estado de equilíbrio ou comportamento estável. Dinâmicas transientes podem passar por um regime de mudança, levando a dinâmicas diferentes, como a própria estabilidade. Estudos recentes têm demonstrado a importância de “transientes longos”, períodos de transiência que podem durar várias gerações (HASTINGS *et al.*, 2018; MOROZOV *et al.*, 2020; MOROZOV *et al.*, 2024).

Visando preservar a proposta inicial dos autores, o modelo de Holt e Polis (1997) não foi adaptado tal qual o modelo de Gotelli. Entretanto, os estudos tendem a apontar a resposta funcional do tipo II para joaninhas (HODEK; EVANS, 2012; PERVEZ; YADAV, 2018; WU *et al.*, 2023). Portanto, um próximo passo em estudos futuros seria a adaptação desse modelo para a resposta funcional do tipo II. Somado a isso, ainda há uma escassez de estudos que avaliem e gerem experimentalmente os parâmetros para modelos de predação intraguilda.

6 CONCLUSÕES

A comparação entre os modelos de Gotelli (2008) e Holt e Polis (1997) revela diferenças nas dinâmicas populacionais de joaninhas. O modelo de Holt e Polis, ao incluir um recurso de forma explícita, permite explorar de forma mais detalhada as interações de predação entre as espécies. Em adição, o uso de diferentes valores para a taxa de ataque da presa intraguilda ao recurso compartilhado ($a_n = 0,1$ e $a_n = 0,5$) possibilitou a visualização de como uma superioridade na competição influencia positivamente a sobrevivência dessa espécie. Todavia, as análises de bifurcação apresentaram alta sensibilidade aos parâmetros em ambos os modelos, sugerindo baixa robustez. Além disso, a escassez de dados provenientes de experimentação fez necessário o uso de parâmetros hipotéticos. Por fim, fica aberta a necessidade de um futuro estudo considerando o modelo de Holt e Polis (1997) adaptado para a resposta funcional do tipo II.

REFERÊNCIAS

- AGUIRRE, M. B. *et al.* Influence of competition and intraguild predation between two candidate biocontrol parasitoids on their potential impact against Harrisia cactus mealybug, Hypogeococcus sp.(Hemiptera: Pseudococcidae). **Scientific reports**, v. 11, n. 1, p. 13377, 2021. DOI <https://doi.org/10.1038/s41598-021-92565-6>.
- BAMPFYLDE, C. J.; LEWIS, M. A. Biological control through intraguild predation: case studies in pest control, invasive species and range expansion. **Bulletin of Mathematical Biology**, v. 69, p. 1031-1066, 2007. DOI 10.1007/s11538-006-9158-9
- BODNER, K. *et al.* Ten simple rules for tackling your first mathematical models: a guide for graduate students by graduate students. **PLoS Computational Biology**, v. 17, n. 1, p. e1008539, jan. 2021.
- BROOKS, R. J.; TOBIAS, A. M. Choosing the best model: level of detail, complexity and model performance. **Mathematical and computer modeling**, v. 24, n. 4, p. 1-14, 1996.
- COSTA, M. I. S.; GODOY, W. A. C. **Fundamentos da ecologia teórica**. Barueri: Minha Editora, 2010.
- CRESPI, E. *et al.* Resolving the rules of robustness and resilience in biology across scales. **Integrative and Comparative Biology**, v. 61, n. 6, p. 2163-2179, ago. 2021. DOI <https://doi.org/10.1093/icb/icab183>.
- FONSECA, M. M. *et al.* How to evaluate the potential occurrence of intraguild predation. **Experimental and Applied Acarology**, v. 72, p. 103-114, jun. 2017. DOI 10.1007/s10493-017-0142-x
- GOTELLI, N. J. **A primer of ecology**, Sunderland: Sinauer Associates, 2008, 314p.
- HASTINGS, A. *et al.* Transient phenomena in ecology. **Science**, v. 361, n. 6406, set. 2018. DOI 10.1126/science.aat6412.
- HODEK, I.; EVANS, E. W. Food relationships. In: HODEK, I.; VAN EMDEN, H. F.; HONEK, A. (ed.). **Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)**. Chichester: Wiley-Blackwell, 2012. p. 141-274.
- HOLLING, C. S. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European Pine Sawfly. **The canadian entomologist**, v. 91, n. 5, p. 293-320, 1959a.
- HOLLING, Crawford S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. **The canadian entomologist**, v. 91, n. 7, p. 385-398, 1959b.
- HOLT, R. D.; POLIS, G. A. A theoretical framework for intraguild predation. **The American Naturalist**, v. 149, n. 4, p. 745-764, abr. 1997.
- HOLT, R. D.; HUXEL, G. R. Alternative prey and the dynamics of intraguild predation: Theoretical perspectives. **Ecology**, v. 88, n. 11, p. 2706-2712, nov. 2007.

- LUCAS, E.; CODERRE, D.; BRODEUR, J. Intraguild predation among three aphid predators: Characterization and influence of extra-guild prey density. **Ecology**, v. 79, n. 3, p. 1084-1092, abr. 1998.
- LUCAS, E. Intraguild interactions. In: HODEK, I.; VAN EMDEN, H. F.; HONEK, A. (ed.). **Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)**. Chichester: Wiley-Blackwell, 2012. p. 343-374.
- LYNCH, S. **Dynamical systems with applications using python**. Basel, Switzerland: Birkhäuser, 2018.
- MARION, G.; LAWSON, D. **An introduction to mathematical modelling**. Edinburgh: Bioinformatics and Statistics Scotland, University of Bristol, 2008.
- MARQUES, R. V. *et al.* Reciprocal intraguild predation and predator coexistence. **Ecology and Evolution**, v. 8, n. 14, p. 6952-6964, jun. 2018. DOI 10.1002/ece3.4211
- MONALISA, A. P. Intraguild predation and cannibalism between two co-occurring ladybird species (*Coccinella septempunctata* and *Menochilus sexmaculatus*): A fight for supremacy. **Probe - Animal Science**, v. 5, n. 1, dez. 2023. DOI 10.18686/pas.v5i1.1781.
- MOROZOV, A. *et al.* Long transients in ecology: Theory and applications. **Physics of Life Reviews**, v. 32, p. 1-40, mar. 2020. DOI 10.1016/j.plrev.2019.09.004.
- MOROZOV, A. *et al.* Long-living transients in ecological models: recent progress, new challenges, and open questions. **Physics of Life Reviews**, nov. 2024. *Ahead of print*. DOI <https://doi.org/10.1016/j.plrev.2024.11.004>.
- PERVEZ, A.; YADAV, M. Foraging behaviour of predaceous ladybird beetles: a review. **European Journal of Environmental Sciences**, v. 8, n. 2, p. 102-108, dez. 2018. DOI <https://doi.org/10.14712/23361964.2018.14>.
- POLIS, G. A.; MYERS, C. A.; HOLT, R. D. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. **Annual review of ecology and systematics**, v. 20, n. 1, p. 297-330, 1989.
- ROOT, R. B. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnat catcher. **Ecological monographs**, v. 37, n. 4, p. 317-350, 1967.
- ROUGHGARDEN, J. **Primer of ecological theory**. New Jersey: Prentice Hall, 1998.
- SANTOS, N. R. P. *et al.* Aspectos biológicos de *Harmonia axyridis* alimentada com duas espécies de presas e predação intraguilda com *Eriopis connexa*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 6, p. 554-560, jun. 2009.
- SOHRABI, F. *et al.* Intraguild predation by the generalist predator *Orius majusculus* on the parasitoid *Encarsia formosa*. **BioControl**, v. 58, p. 65-72, jul. 2012.
- TIAN, T. Robustness of mathematical models for biological systems. **ANZIAM Journal**, v. 45, p. C565-C577, 2004.

VAN DER HAMMEN, T.; DE ROOS, A. M.; SABELIS, M. W.; JANSSEN, A. Order of invasion affects the spatial distribution of a reciprocal intraguild predator. **Oecologia**, v. 163, p. 79-89, 2010.

VOLTERRA, V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. **Nature**, v. 118, p. 558-260, out. 1926.

WARE, R. L.; MAJERUS, M. E. N. Intraguild predation of immature stages of British and Japanese coccinellids by the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. **BioControl**, v. 53, p. 169-188, nov. 2007.

WEDEKIN, L. **Mathematical Modeling of Intraguild Predation and its Dynamics in Ecology**. 2012. Tese (Mestrado em Ciências) – Arizona State University, 2012.

WEI, H. A mathematical model of intraguild predation with prey switching. **Mathematics and Computers in Simulation**, v. 165, p. 107-118, nov. 2019. DOI <https://doi.org/10.1016/j.matcom.2019.03.004>

WU, P.; HE, J.; DONG, H.; ZHANG, R. Functional response and intraspecific competition of three ladybird species feeding on aphids on goji berry plants in laboratory and semi-field conditions. **Insects**, v. 14, n. 11, p. 853, out. 2023. DOI <https://doi.org/10.3390/insects14110853>.

Apêndice A – Script em Python para o diagrama de bifurcação do parâmetro a pelo modelo de Gotelli (2008)

```

import numpy as np
import matplotlib.pyplot as plt
from scipy.integrate import odeint
import pandas as pd

# Parâmetros fixos
t = np.linspace(0, 500, 501) # Tempo mais longo para alcançar o equilíbrio
N1_0 = 1 # Competidor 1 (potencial predador intraguilda)
N2_0 = 1 # Competidor 2 (potencial presa intraguilda)
K1 = 4 # Capacidade de suporte para N1
K2 = 4 # Capacidade de suporte para N2
af = 0.2 # Efeito de N2 sobre N1
be = 0 # Efeito de N1 sobre N2
r1 = 0.5 # Taxa de crescimento intrínseca de N1
r2 = 0.5 # Taxa de crescimento intrínseca de N2
h = 0.3 # Tempo de manuseio

# Função do modelo de predação intraguilda com Holling tipo II
def predacao_intraguilda_hollingII(N, t, K1, K2, af, be, r1, r2, a, h):
    N1, N2 = N

    RFH = (a * N2) / (1 + a * h * N2)

    dN1_dt = r1 * N1 * ((K1 - N1 - af * N2) / K1) + RFH
    dN2_dt = r2 * N2 * ((K2 - N2 - be * N1) / K2) - RFH

    return [dN1_dt, dN2_dt]

# Função para gerar o diagrama de bifurcação
def bifurcacao(a_vals, N0, t, K1, K2, af, be, r1, r2, h):
    resultado_bifurcacao = pd.DataFrame(columns=["a", "N1", "N2"])

    for a in a_vals:
        # Resolver o sistema de EDOs
        parms = (K1, K2, af, be, r1, r2, a, h)
        resultado = odeint(predacao_intraguilda_hollingII, N0, t, args=parms)

        # Coletar os valores em equilíbrio (últimos valores de N1 e N2)
        ultimo_N1 = resultado[-1, 0]
        ultimo_N2 = resultado[-1, 1]

        # Adicionar ao dataframe de resultados
        nova_linha = pd.DataFrame({"a": [a], "N1": [ultimo_N1], "N2": [ultimo_N2]})
        resultado_bifurcacao = pd.concat([resultado_bifurcacao, nova_linha], ignore_index=True)

    return resultado_bifurcacao

# Intervalo de valores para o parâmetro 'a' (taxa de ataque)
a_vals = np.linspace(0, 1, 101) # Variar de 0 a 1

# Gerar os dados de bifurcação
resultado_bifurcacao = bifurcacao(a_vals, N0=[N1_0, N2_0], t=t, K1=K1, K2=K2, af=af, be=be, r1=r1, r2=r2, h=h)

# Plotar o diagrama de bifurcação
plt.figure(figsize=(10, 6))

```

```
plt.scatter(resultado_bifurcacao['a'], resultado_bifurcacao['N1'], label="N1 (Competidor 1)",  
color="blue", s=10)  
plt.scatter(resultado_bifurcacao['a'], resultado_bifurcacao['N2'], label="N2 (Competidor 2)", color="red",  
s=10)  
plt.title("Diagrama de Bifurcação para o Parâmetro 'a' (Taxa de Ataque)")  
plt.xlabel("Taxa de Ataque (a)")  
plt.ylabel("População em Equilíbrio")  
plt.legend()  
plt.grid(True)  
plt.show()
```

Apêndice B – Script em Python para o diagrama de bifurcação do parâmetro α pelo modelo de Holt e Polis (1997)

```

import numpy as np
import matplotlib.pyplot as plt
from scipy.integrate import odeint

# Função de predação intraguilda
def predacao_intraguilda(X, t, r, K, ap, an, mp, mn, bp, bn, alfa, beta):
    R, N, P = X
    dR_dt = R * (r * (1 - (R / K)) - ap * P - an * N)
    dN_dt = N * (bn * an * R - alfa * P - mn)
    dP_dt = P * (bp * ap * R + beta * alfa * N - mp)
    return [dR_dt, dN_dt, dP_dt]

# Parâmetros constantes
t = np.linspace(0, 100, 1000) # Tempo
R0 = 1 # Recurso
N0 = 1 # Competidor
P0 = 1 # Predador
populacoesiniciais = [R0, N0, P0]
r = 0.5 # Taxa de crescimento intrínseca do recurso
ap = 0.1 # Taxa de ataque do predador sobre o recurso
K = 4 # Capacidade de suporte do recurso
an = 0.1 # Taxa de ataque do competidor sobre o recurso
mp = 0.1 # Taxa de mortalidade do predador
mn = 0.1 # Taxa de mortalidade do competidor
bp = 0.4 # Conversão do recurso consumido em predadores
bn = 1.5 # Conversão do recurso consumido em competidores
beta = 0.3 # Benefício recebido pelo predador pelo consumo do competidor

# Função para realizar a simulação variando alfa e salvar o estado final
def bifurcacao(alfa_range, populacoesiniciais, t, other_parameters):
    resultados = []

    for alfa in alfa_range:
        # Parâmetros variando alfa
        parameters = (r, K, ap, an, mp, mn, bp, bn, alfa, beta)

        # Resolução do sistema para o valor de alfa atual
        solucao = odeint(predacao_intraguilda, populacoesiniciais, t, args=parameters)

        # Seleciona a última linha (tempo final) da solução
        estado_final = solucao[-1]

        # Adiciona os resultados finais de R, N, P e o valor de ap
        resultados.append([alfa, estado_final[0], estado_final[1], estado_final[2]])

    return np.array(resultados)

# Faixa de valores de alfa a serem testados
alfa_range = np.linspace(0, 0.5, 100)

# Rodando a simulação para diferentes valores de ap
resultados_bifurcacao = bifurcacao(alfa_range, populacoesiniciais, t, (r, ap, K, an, mp, mn, bp, bn, beta))

# Plotando o diagrama de bifurcação
plt.figure(figsize=(10, 6))
plt.plot(resultados_bifurcacao[:, 0], resultados_bifurcacao[:, 1], label='R (Recurso)', color='green')

```

```
plt.plot(resultados_bifurcacao[:, 0], resultados_bifurcacao[:, 2], label='N (Competidor)', color='red')
plt.plot(resultados_bifurcacao[:, 0], resultados_bifurcacao[:, 3], label='P (Predador)', color='blue')

# Configurando o gráfico
plt.title('Diagrama de Bifurcação para  $\alpha$  (Efeito do predador intraguilda no competidor)')
plt.xlabel('Efeito do predador ( $\alpha$ )')
plt.ylabel('População Final')
plt.legend()
plt.grid(True)
plt.show()
```

Apêndice C – Script em R para o diagrama de bifurcação do parâmetro a pelo modelo de Gotelli (2008)

```

library(deSolve) # Para resolver EDOs
library(ggplot2) # Para criar gráficos
library(dplyr) # Para manipulação de dados

# Parâmetros fixos
t <- seq(0, 500, by = 1) # Tempo mais longo para alcançar o equilíbrio
N1_0 <- 1 # Competidor 1 (potencial predador intraguilda)
N2_0 <- 1 # Competidor 2 (potencial presa intraguilda)
K1 <- 4 # Capacidade de suporte para N1
K2 <- 4 # Capacidade de suporte para N2
af <- 0.2 # Efeito de N2 sobre N1
be <- 0 # Efeito de N1 sobre N2
r1 <- 0.5 # Taxa de crescimento intrínseca de N1
r2 <- 0.5 # Taxa de crescimento intrínseca de N2
h <- 0.3 # Tempo de manuseio

# Função do modelo de predação intraguilda com Holling tipo II
predacao_intraguilda_hollingII <- function(t, N, parms) {
  N1 <- N[1]
  N2 <- N[2]

  with(as.list(parms), {
    RFH <- (a * N2) / (1 + a * h * N2)

    dN1_dt <- r1 * N1 * ((K1 - N1 - af * N2) / K1) + RFH
    dN2_dt <- r2 * N2 * ((K2 - N2 - be * N1) / K2) - RFH

    return(list(c(dN1_dt, dN2_dt)))
  })
}

# Função para gerar o diagrama de bifurcação
bifurcacao <- function(a_vals, N0, t, K1, K2, af, be, r1, r2, h) {
  resultado_bifurcacao <- data.frame(a = numeric(), N1 = numeric(), N2 = numeric())

  for (a in a_vals) {
    # Parâmetros do modelo
    parms <- c(K1 = K1, K2 = K2, af = af, be = be, r1 = r1, r2 = r2, a = a, h = h)

    # Resolver o sistema de EDOs
    resultado <- ode(y = N0, times = t, func = predacao_intraguilda_hollingII, parms = parms)

    # Coletar os valores em equilíbrio (últimos valores de N1 e N2)
    ultimo_N1 <- tail(resultado[, "1"], 1)
    ultimo_N2 <- tail(resultado[, "2"], 1)

    # Adicionar ao data frame de resultados
    nova_linha <- data.frame(a = a, N1 = ultimo_N1, N2 = ultimo_N2)
    resultado_bifurcacao <- rbind(resultado_bifurcacao, nova_linha)
  }

  return(resultado_bifurcacao)
}

# Intervalo de valores para o parâmetro 'a' (taxa de ataque)
a_vals <- seq(0, 1, length.out = 50) # Variar de 0 a 1

```

```
# Gerar os dados de bifurcação
resultado_bifurcacao <- bifurcacao(
  a_vals = a_vals,
  N0 = c(N1_0, N2_0),
  t = t
```

Apêndice D – Script em R para o diagrama de bifurcação do parâmetro α pelo modelo de Holt e Polis (1997)

```

# Pacotes necessários
library(deSolve) # Para resolver EDOs
library(ggplot2) # Para visualização

# Função do modelo de predação intraguilda
predacao_intraguilda <- function(t, X, parms) {
  with(as.list(c(X, parms)), {
    dR <- R * (r * (1 - (R / K)) - ap * P - an * N)
    dN <- N * (bn * an * R - alfa * P - mn)
    dP <- P * (bp * ap * R + beta * alfa * N - mp)
    list(c(dR, dN, dP))
  })
}

# Parâmetros constantes
t <- seq(0, 100, length.out = 1000) # Tempo
populacoes_iniciais <- c(R = 1, N = 1, P = 1) # Condições iniciais
parms <- list(
  r = 0.5, # Taxa de crescimento intrínseca do recurso
  ap = 0.1, # Taxa de ataque do predador sobre o recurso
  K = 4, # Capacidade de suporte do recurso
  an = 0.1, # Taxa de ataque do competidor sobre o recurso
  mp = 0.1, # Taxa de mortalidade do predador
  mn = 0.1, # Taxa de mortalidade do competidor
  bp = 0.4, # Conversão do recurso consumido em predadores
  bn = 1.5, # Conversão do recurso consumido em competidores
  beta = 0.3 # Benefício recebido pelo predador pelo consumo do competidor
)

# Função para simulação variando alfa
bifurcacao <- function(alfa_range, populacoes_iniciais, t, parms) {
  resultados <- data.frame(alfa = numeric(), R = numeric(), N = numeric(), P = numeric())

  for (alfa in alfa_range) {
    parms$alfa <- alfa # Atualiza o parâmetro alfa
    solucao <- ode(y = populacoes_iniciais, times = t, func = predacao_intraguilda, parms = parms)
    estado_final <- tail(solucao, 1) # Seleciona o último estado
    resultados <- rbind(resultados, data.frame(alfa = alfa, R = estado_final[2], N = estado_final[3], P = estado_final[4]))
  }

  return(resultados)
}

# Faixa de valores de alfa a serem testados
alfa_range <- seq(0, 0.5, length.out = 50)

# Rodando a simulação para diferentes valores de alfa
resultados_bifurcacao <- bifurcacao(alfa_range, populacoes_iniciais, t, parms)

# Plotando o diagrama de bifurcação
ggplot(resultados_bifurcacao, aes(x = alfa)) +
  geom_line(aes(y = R, color = "R (Recurso)")) +
  geom_line(aes(y = N, color = "N (Competidor)")) +
  geom_line(aes(y = P, color = "P (Predador)")) +
  labs(
    title = "Diagrama de Bifurcação para  $\alpha$  (Efeito do predador intraguilda no competidor)",
  )

```

```
x = "Efeito do predador ( $\alpha$ )",
y = "População Final",
color = "Populações"
) +
theme_minimal() +
theme(legend.position = "top") +
scale_color_manual(values = c("R (Recurso)" = "green", "N (Competidor)" = "red", "P (Predador)" =
"blue"))
```

Apêndice E – Script em Python para a dinâmica populacional pelo modelo de Gotelli (2008)

```

import numpy as np
from scipy.integrate import odeint
import matplotlib.pyplot as plt

# Parâmetros
t = np.arange(0, 51, 1) # Tempo
N1_0 = 1 # Competidor 1 (potencial predador intraguilda)
N2_0 = 1 # Competidor 2 (potencial presa intraguilda)
N0 = [N1_0, N2_0] # Condições iniciais
K1 = 10 # Capacidade de suporte
K2 = 10 # Capacidade de suporte
alfa = 0.5 # Efeito de N2 sobre N1
beta = 0 # Efeito de N1 sobre N2
r1 = 0.5 # Taxa de crescimento intrínseca de N1
r2 = 0.5 # Taxa de crescimento intrínseca de N2
a = 0.35 # Taxa de ataque para a resposta funcional (Holling tipo II)
h = 1 # Tempo de manuseio

# Função que define o modelo de predação intraguilda com Holling tipo II
def predacao_intraguilda_hollingII(N, t, K1, K2, alfa, beta, r1, r2, a, h, T):
    N1, N2 = N # Desempacotando as populações

    # Resposta funcional tipo II de Holling
    RFH = (a * N2) / (1 + a * h * N2)

    # Equações diferenciais
    dN1_dt = r1 * N1 * ((K1 - N1 - alfa * N2) / K1) + RFH
    dN2_dt = r2 * N2 * ((K2 - N2 - beta * N1) / K2) - RFH

    return [dN1_dt, dN2_dt]

# Resolvendo o sistema de EDOs
resultado = odeint(predacao_intraguilda_hollingII, N0, t, args=(K1, K2, alfa, beta, r1, r2, a, h, T))

# Convertendo o resultado para duas variáveis separadas
N1 = resultado[:, 0]
N2 = resultado[:, 1]

# Plotando os resultados
plt.figure(figsize=(8, 6))
plt.plot(t, N1, label="N1 (C. septempunctata)", color="blue")
plt.plot(t, N2, label="N2 (M. sexmaculatus)", color="red")
plt.title("Predação Intraguilda (Gotelli, 2008)")
plt.xlabel("Tempo")
plt.ylabel("População")
plt.legend()
plt.grid(True)
plt.show()

```

Apêndice F – Script em Python para a dinâmica populacional pelo modelo de Holt e Polis (1997)

```

import matplotlib.pyplot as plt
from scipy.integrate import odeint
import numpy as np

t = np.linspace(0, 500, 1000)
R0 = 1
N0 = 1
P0 = 1
populacoesiniciais = [R0, N0, P0]
r = 0.5
K = 10
ap = 0.1
an = 0.5
mp = 0.1
mn = 0.1
bp = 0.4
bn = 1.5
alfa = 0.35
beta = 0.3

def predacao_intraguilda(X,t,r, K, ap, an, mp, mn, bp, bn, alfa, beta):
    R, N, P = X
    dR_dt = R*(r*(1-(R/K))-ap*P-an*N)
    dN_dt = N*(bn*an*R-alfa*P-mn)
    dP_dt = P*(bp*ap*R+beta*alfa*N-mp)
    return [dR_dt, dN_dt, dP_dt]

populacoes = odeint(predacao_intraguilda, populacoesiniciais, t, args=(r, K, ap, an, mp, mn, bp, bn, alfa, beta))

#Gráfico das populações pelo tempo
plt.figure(figsize=(12, 6))
plt.plot(t, populacoes[:, 0], label='Recurso compartilhado', color = 'green')
plt.plot(t, populacoes[:, 1], label='Competidor', color = 'red')
plt.plot(t, populacoes[:, 2], label='Predador', color = 'blue')
plt.title('Predação Intraguilda (Holt e Polis, 1997)')
plt.xlabel('Tempo')
plt.ylabel('População')
plt.legend()
plt.grid()
plt.show()

```

Apêndice G – Script em R para a dinâmica populacional pelo modelo de Gotelli (2008)

```

#Competição e IGP Gotelli com Holling tipo 2
library(deSolve) # Para resolver sistemas de EDOs
library(ggplot2) # Para plotar gráficos

# Parâmetros
t <- seq(0, 50, by = 1) #tempo
N1_0 <- 1 #Competidor 1 com potencial para tornar-se o predador intraguilda
N2_0 <- 1 #Competidor 2 com potencial para tornar-se a presa intraguilda
N0 <- c(N1_0, N2_0) # Condições iniciais
K1 <- 4 # capacidade suporte
K2 <- 4 # capacidade suporte
af <- 0.2 # coeficiente de competição que mede o efeito da esp N2 sobre a N1
be <- 0 # coeficiente de competição que mede o efeito da esp N1 sobre a N2
r1 <- 0.5 # taxa intrínseca de crescimento do competidor 1
r2 <- 0.5 # taxa intrínseca de crescimento do competidor 2
a <- 0.1 # Taxa de ataque para a resposta funcional de N1 sobre N2 tipo II (Holling)
h <- 0.3 # Tempo de manuseio
T <- 24 # Tempo experimental total

# Definindo o vetor de parâmetros
parms <- c(K1 = K1, K2 = K2, af = af, be = be, r1 = r1, r2 = r2, a = a, h = h, T = T)

# Função que define o modelo de predação intraguilda com Holling tipo II
predacao_intraguilda_hollingII <- function(t, N, parms) {
  with(as.list(c(N, parms)), {
    N1 <- N[1] # População do competidor 1 com potencial para ser predador intraguilda
    N2 <- N[2] # População do competidor 2 com potencial para ser presa intraguilda

    # Resposta funcional tipo II de Holling
    RFH <- (a * N2) / (1 + a * h * N2)

    # Equações diferenciais para as duas populações
    dN1_dt <- r1 * N1 * ((K1 - N1 - af * N2) / K1) + RFH
    dN2_dt <- r2 * N2 * ((K2 - N2 - be * N1) / K2) - RFH

    list(c(dN1_dt, dN2_dt))
  })
}

# Resolver o sistema de EDOs
resultado <- ode(y = N0, times = t, func = predacao_intraguilda_hollingII, parms = parms)

# Convertendo o resultado para um data frame e renomeando as colunas
resultado <- as.data.frame(resultado)
colnames(resultado) <- c("time", "N1", "N2")

# Plot das populações ao longo do tempo
ggplot(data = resultado, aes(x = time)) +
  geom_line(aes(y = N1, color = 'N1')) +
  geom_line(aes(y = N2, color = 'N2')) +
  labs(title = 'Modelo de Competição e Predação Intraguilda de Gotelli com Resposta Funcional de Holling Tipo II',
       x = 'Tempo',
       y = 'População') +
  scale_color_manual(name = "Populações", values = c('N1' = 'blue', 'N2' = 'red')) +
  theme_minimal() +
  theme(legend.title = element_blank())

```

Apêndice H – Script em R para a dinâmica populacional pelo modelo de Holt e Polis (1997)

```

# Pacotes necessários
library(deSolve) # Para resolver EDOs
library(ggplot2) # Para visualização

# Função do modelo de predação intraguilda
predacao_intraguilda <- function(t, X, parms) {
  with(as.list(c(X, parms)), {
    dR <- R * (r * (1 - (R / K)) - ap * P - an * N)
    dN <- N * (bn * an * R - alfa * P - mn)
    dP <- P * (bp * ap * R + beta * alfa * N - mp)
    list(c(dR, dN, dP))
  })
}

# Parâmetros constantes
t <- seq(0, 500, length.out = 1000) # Tempo
populacoes_iniciais <- c(R = 1, N = 1, P = 1) # Condições iniciais
parms <- list(
  r = 0.5, # Taxa de crescimento intrínseca do recurso
  K = 10, # Capacidade de suporte do recurso
  ap = 0.1, # Taxa de ataque do predador sobre o recurso
  an = 0.5, # Taxa de ataque do competidor sobre o recurso
  mp = 0.1, # Taxa de mortalidade do predador
  mn = 0.1, # Taxa de mortalidade do competidor
  bp = 0.4, # Conversão do recurso consumido em predadores
  bn = 1.5, # Conversão do recurso consumido em competidores
  alfa = 0.35, # Efeito do predador intraguilda no competidor
  beta = 0.3 # Benefício do predador pelo consumo do competidor
)

# Resolvendo o sistema de EDOs
solucao <- ode(y = populacoes_iniciais, times = t, func = predacao_intraguilda, parms = parms)

# Convertendo para data frame para visualização
solucao_df <- as.data.frame(solucao)
colnames(solucao_df) <- c("Tempo", "Recurso", "Competidor", "Predador")

# Plotando os resultados
ggplot(data = solucao_df, aes(x = Tempo)) +
  geom_line(aes(y = Recurso, color = "Recurso compartilhado"), size = 1) +
  geom_line(aes(y = Competidor, color = "Competidor"), size = 1) +
  geom_line(aes(y = Predador, color = "Predador"), size = 1) +
  labs(
    title = "Predação Intraguilda (Holt e Polis, 1997)",
    x = "Tempo",
    y = "População",
    color = "População"
  ) +
  scale_color_manual(values = c("Recurso compartilhado" = "green", "Competidor" = "red", "Predador" = "blue")) +
  theme_minimal() +
  theme(legend.position = "top")

```