

Universidade Federal de Santa Maria
Centro de Ciências Naturais e Exatas
DEPARTAMENTO DE MATEMÁTICA

MÚLTIPLAS ESCALAS EM INTERAÇÕES PRESA-PREDADOR

Carina Loureiro Andrade [†]
Mestrado em Matemática - Santa Maria - RS

Orientador: Luiz Alberto Díaz Rodrigues

[†]Este trabalho teve apoio financeiro da CAPES.

MÚLTIPLAS ESCALAS EM INTERAÇÕES PRESA-PREDADOR

Este exemplar corresponde à redação final da dissertação devidamente corrigida e defendida por **Carina Loureiro Andrade** e aprovada pela comissão julgadora.

Santa Maria, 05 de março de 2010.

Banca examinadora:

Prof. Dr. **Luiz Alberto Díaz Rodrigues** (Orientador - UFSM)

Prof. Jacques Aveline Loureiro da Silva (PPGMAp - UFRGS)

Prof. Wesley Augusto Conde Godoy (ESALQ - USP)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Matemática, UFSM, como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre em Matemática**.

Agradecimentos

Agradeço...

Aos meus pais, Edes e Eloisa, e ao meu irmão, Tiago, pelo apoio e pela "torcida" durante essa minha caminhada.

À Priscila, pela amizade e parceria.

Aos demais familiares e amigos por terem se feito presentes.

Ao Luiz, pelos ensinamentos, pelos conselhos e pela tranquilidade e segurança com que conduziu este trabalho.

À Diomar, pela amizade e pela imprescindível colaboração.

Aos demais professores do programa, por estarem sempre prontos a ajudar.

Ao prof. Mário, por ter me incentivado a seguir estudando.

À Capes, pelo apoio financeiro.

Resumo

O objetivo principal deste trabalho é analisar a presença de duas escalas de tempo em sistemas presa-predador. Inicialmente, propomos dois modelos sem estrutura espacial. O primeiro considera uma dinâmica vital rápida para as presas e uma dinâmica lenta para o predador. No segundo modelo supomos que o predador se reproduz em uma escala de tempo mais rápida do que a da presa. Observamos que a inclusão de diferentes escalas de tempo modifica a região de estabilidade de equilíbrio de coexistência do modelo. Além disso, as densidades de equilíbrio das populações de presas e predadores também apresentam alterações com a diferença entre as escalas.

Finalmente, formulamos um modelo espacialmente distribuído, via Redes de Mapas Acoplados, no qual ambas espécies se movimentam por difusão em um domínio bidimensional. Na escala rápida ocorre a dispersão e o crescimento dos predadores, enquanto na escala lenta as presas se reproduzem. As simulações desenvolvidas mostram a formação de padrões espaciais heterogêneos estáveis e ondas de perseguição e fuga.

Abstract

The main purpose of this dissertation was to analyze the occurrence of two time scales in predator-prey systems. Initially, we proposed two discrete models without spatial structure. The first model considers fast vital dynamics for the prey and slow dynamics for the predator. The second one proposes the reproduction of the predator in a faster time scale than the prey. We observed that the inclusion of different time scales modifies the stability region of the coexistence equilibrium. Besides, the equilibrium densities of prey and predator populations are altered by the difference between scales. A spatial distributed model via Coupled Map Lattices in which both species move by simple diffusion in a two-dimensional dominium was formulated. Dispersal and predator growth occur in a fast scale while preys reproduce in a slow scale. In the simulation developed with this model, we observed the formation of stable heterogeneous spatial patterns as well as waves of pursuit and evasion.

Sumário

Introdução	1
1 Processos de Múltiplas Escalas	3
1.1 Dispersão Rápida e Crescimento Lento na Dinâmica de uma População	4
1.1.1 População com Crescimento Logístico Geral	11
1.1.2 Dispersão Rápida e Crescimento Lento em um Sistema Presa-Predador	14
1.2 Modelo Consumidor-Recurso Semidiscreto	17
1.2.1 Formulação do Modelo	18
1.2.2 Dinâmica do Modelo	21
2 Modelo Presa-Predador Discreto com Duas Escalas de Tempo	26
2.1 Modelo Presa-Predador com Uma Única Escala de Tempo	28
2.2 Sistema Presa-Predador com Duas Escalas de Crescimento: Presa Rápida \times Predador Lento	34
2.2.1 Formulação do Modelo	35
2.2.2 Simulações	37
2.3 Sistema Presa-Predador com Duas Escalas de Crescimento: Presa Lenta \times Predador Rápido	44
2.3.1 Formulação do Modelo	45
2.3.2 Simulações	47
3 Modelo Presa-Predador Espacialmente Distribuído com Duas Escalas de Tempo	53
3.1 Formulação do Modelo	55
3.2 Simulações	58

3.2.1	Simulações para $d = 0,11$ e $r = 2,25$	58
3.2.2	Simulações para $d = 0,35$ e $r = 2,2$	62
3.2.3	Simulações para $d = 1,15$ e $r = 1,8$	63
3.2.4	Simulações para $d = 1,7$ e $r = 1,8$	65
Conclusões		72
Apêndice		74
Referências Bibliográficas		77

Introdução

A escolha de escalas é importante em qualquer modelo matemático, e especialmente delicada em dinâmicas de populações. Os mecanismos envolvidos em um fenômeno, com frequência, operam em escalas espaciais e temporais diferentes. Esta questão tem sido levantada ultimamente como um alerta geral, mas raramente abordada em problemas mais específicos. O comportamento coletivo de uma população pode ser entendido como resultante das interações entre os indivíduos em uma escala espacial muitas ordens de grandeza menor, processos de crescimento e dispersão de uma população que ocorrem em diferentes escalas de tempo e sistemas presa-predador nos quais as escalas de tempo do predador e da presa não são iguais, representam algumas situações em que o reconhecimento explícito de múltiplas escalas pode ser essencial para a análise do problema.

No capítulo 1, apresentamos dois modelos que levam em conta a presença de múltiplas escalas de tempo em dinâmicas de populações. O primeiro modelo, proposto por N. Shigesada (Shigesada, 1984), descreve a dinâmica de uma população que tem dispersão rápida e crescimento lento e para o qual utilizamos o método de múltiplas escalas para obter uma aproximação da solução. O segundo modelo, apresentado por Pachepsky et al. (2008), consiste de uma dinâmica consumidor-recurso, na qual as espécies possuem crescimento em escalas diferentes de tempo: a reprodução da população de recursos é considerada contínua, enquanto a população de consumidores se reproduz de maneira discreta. Para a descrição desta dinâmica os autores propõem um modelo semidiscreto, constituído por um sistema de equações diferenciais e um sistema de equações discretas.

No capítulo 2, analisamos os efeitos de diferentes escalas de tempo em uma dinâmica presa-predador discreta. Propomos um modelo para estudar sistemas nos quais presas e predadores têm dinâmicas vitais ocorrendo em escalas de tempo diferentes. Consideramos como geração padrão do sistema aquela em que ocorre a re-

produção da espécie com dinâmica lenta e assumimos gerações intermediárias nas quais temos a reprodução da espécie com dinâmica rápida. Inicialmente, estudamos o comportamento das soluções de um sistema presa-predador discreto no qual ambas espécies reproduzem-se em um mesmo intervalo de tempo. Em seguida, consideramos o caso em que a dinâmica da presa é rápida e a do predador é lenta. Por fim, analisamos um modelo no qual a dinâmica do predador é rápida e a da presa lenta.

No capítulo 3, consideramos populações espacialmente distribuídas e, para isso, utilizamos redes de mapas acoplados, modelos com as variáveis de espaço e tempo discretas e as variáveis de estado contínuas. O modelo que utilizamos como base é o sistema presa-predador com dinâmica do predador rápida e da presa lenta, analisado no capítulo 2. O espaço é considerado um domínio bidimensional $m \times m$, dividido em sítios nos quais se concentram as populações em estudo. Em todas as gerações intermediárias, ambas espécies se movimentam por difusão simples.

Capítulo 1

Processos de Múltiplas Escalas

Os mecanismos envolvidos em uma dinâmica de populações frequentemente operam em escalas de tempo ou espaço diferentes. Por exemplo, processos de crescimento e dispersão de uma população podem não ocorrer na mesma escala de tempo. Também em sistemas presa-predador podemos ter a escala de tempo da dinâmica vital da presa diferente da escala do predador.

Neste capítulo, analisamos dois modelos que levam em conta a presença de múltiplas escalas de tempo em dinâmicas de populações.

Na primeira seção, o modelo estudado descreve a dinâmica de uma população que tem dispersão rápida e crescimento lento (Shigesada, 1984). Ao considerarmos que os processos de dispersão e crescimento ocorrem em escalas de tempo diferentes, podemos utilizar o método de múltiplas escalas para obter uma aproximação da solução do problema. O modelo estudado é aplicado a um sistema presa-predador no qual ambas espécies apresentam dispersão rápida e crescimento lento.

Na segunda seção, estudamos uma dinâmica consumidor-recurso, na qual as espécies possuem crescimento em escalas diferentes de tempo: a reprodução da população de recursos é considerada contínua, enquanto a população de consumidores se reproduz de maneira discreta (Pachepsky et al., 2008). Para a descrição desta dinâmica é proposto um modelo semi-discreto, constituído por um sistema de equações diferenciais e um sistema de equações discretas.

1.1 Dispersão Rápida e Crescimento Lento na Dinâmica de uma População

Na análise de dinâmicas de populações é extremamente importante levar em conta a heterogeneidade do meio. A existência de regiões mais favoráveis do que outras no ambiente pode interferir tanto nos processos de dispersão quanto no processo de crescimento da população.

A análise matemática de modelos que levam em conta a heterogeneidade ambiental tanto no processo de dispersão dos indivíduos quanto no processo de crescimento da população é uma tarefa bastante complexa. Mas no caso em que estes dois processos se dão em escalas de tempo bem distintas, temos a possibilidade de utilizar o método de múltiplas escalas para obter uma solução aproximada e, assim, analisar os efeitos da heterogeneidade ambiental na persistência de indivíduos de uma única espécie.

Em diversos processos ecológicos, a dispersão e o crescimento populacional ocorrem em diferentes escalas de tempo. É comum observar na natureza que mudanças na densidade populacional devido a processos de dispersão ocorrem mais rapidamente do que mudanças resultantes do processo de crescimento. Por exemplo, animais que migram diariamente buscando recursos e se reproduzem somente uma ou duas vezes ao ano.

Apresentamos a seguir um modelo proposto por N. Shigesada (Shigesada, 1984) para a população de uma única espécie distribuída em um ambiente limitado e heterogêneo, cujos indivíduos dispersam-se aleatoriamente e também através de movimentos orientados em direção a lugares mais favoráveis. Este ambiente será considerado unidimensional e denotado por $\sigma = [0, L]$. Sendo $n(x, t)$ a densidade de indivíduos na posição x e tempo t , então a equação que descreve a dinâmica desta população é

$$\frac{\partial}{\partial t} n(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} J(x, n) + \varepsilon G(x, n), \quad x \in \sigma, \quad (1.1)$$

onde

$$J(x, n) = -\alpha \frac{\partial n}{\partial x} - \frac{d}{dx} U(x)n. \quad (1.2)$$

O termo $J(x, n)$ é o fluxo de indivíduos, o qual é dado pela expressão (1.2). Mais precisamente, $-\alpha \frac{\partial n}{\partial x}$, α constante positiva, é um fluxo difusivo, associado ao

movimento aleatório dos indivíduos e $-\frac{d}{dx}U(x)n$ representa um fluxo de indivíduos em direção às regiões mais favoráveis do ambiente. A função $U(x)$ é denominada "potencial do meio" e indica quão desfavorável é o habitat na posição x . O termo $\varepsilon G(x, n)$ em (1.1) representa a taxa de crescimento da população. O primeiro termo de (1.1), $-\frac{\partial}{\partial x}J(x, n)$, e $G(x, n)$ são considerados da mesma ordem de magnitude, logo o parâmetro ε dá a relação entre as ordens de grandeza dos termos de movimentação e crescimento. Como estamos considerando que a população tem dispersão rápida e crescimento lento, admitimos que o parâmetro ε é suficientemente pequeno. Intuitivamente, espera-se que primeiro haja uma mudança rápida na distribuição espacial da população devido aos processos de dispersão e, depois, uma mudança mais lenta no tamanho da população, ocasionada pelo processo de crescimento.

Supomos que $U(x)$ tem uma derivada contínua, que $G(x, n)$ é limitada e contínua por partes com relação a x e tem uma derivada contínua com relação à n . Além disso, consideramos uma capacidade suporte do meio κ , de modo que quando a densidade ultrapassa κ surge uma competição intraespecífica e a taxa de crescimento torna-se negativa. Ou seja, que existe uma contante positiva κ , tal que

$$G(x, n) < 0, \quad \text{se } n > \kappa.$$

A população inicial ocupa uma região limitada σ e não há fluxo através das fronteiras dessa região, de modo que a equação está sujeita às seguintes condições iniciais e de contorno:

$$\begin{aligned} n(x, 0) &= s(x) \geq 0, \\ J(x, n) &= 0, \text{ em } x = 0 \text{ e } x = L, \end{aligned} \tag{1.3}$$

onde $s(x)$ é uma função contínua não nula definida em σ .

Nosso foco aqui é nas situações em que ε é suficientemente pequeno, ou seja, quando temos o processo de dispersão ocorrendo em uma escala de tempo bem mais rápida do que a escala de tempo do processo de crescimento. Neste caso, o modelo pode ser analisado utilizando o método de múltiplas escalas para obter uma expansão truncada válida para todo t até $O(\frac{1}{\varepsilon})$.

Para considerarmos as duas escalas de tempo, introduzimos as novas variáveis:

$$t_0 = t \quad \text{e} \quad t_1 = \varepsilon t,$$

em que t_0 está relacionada com a escala de tempo rápida e t_1 com a escala lenta. Escolhemos a escala da variável independente tempo de forma que a ordem de magnitude da taxa de dispersão seja $O(1)$.

Consideramos, então, a solução de (1.1), como dependente destas duas escalas de tempo, além do espaço, ou seja, $n(x, t) = n(x, t_0, t_1)$ e buscamos uma solução da seguinte forma

$$n(x, t_0, t_1) = n^0(x, t_0, t_1) + \varepsilon n^1(x, t_0, t_1) + \dots, \quad (1.4)$$

onde o resto é da $O(\varepsilon^2)$ e $n^1(x, t_0, t_1)$ deve ser limitada para que a expansão seja bem ordenada.

Observamos que as duas escalas de tempo são consideradas como variáveis independentes, assim, a derivada com relação ao tempo é dada por

$$\frac{\partial}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial t_0} + \varepsilon \frac{\partial}{\partial t_1}. \quad (1.5)$$

Substituindo (1.4) e (1.5) em (1.1), obtemos:

$$\left(\frac{\partial}{\partial t_0} + \varepsilon \frac{\partial}{\partial t_1} \right) (n^0 + \varepsilon n^1 + \dots) = -\frac{\partial}{\partial x} J(x, n^0 + \varepsilon n^1 + \dots) + \varepsilon G(x, n^0 + \varepsilon n^1 + \dots). \quad (1.6)$$

Utilizando a linearidade do fluxo, segue que:

$$J(x, n^0 + \varepsilon n^1 + \dots) = J(x, n^0) + \varepsilon J(x, n^1) + \dots \quad (1.7)$$

Expandindo a função G em série de Taylor em torno de n^0 :

$$G(x, n^0 + \varepsilon n^1 + \dots) = G(x, n^0) + \left(\frac{\partial}{\partial n} G(x, n^0) \right) \varepsilon n^1 + \dots \quad (1.8)$$

Finalmente, substituindo (1.7) e (1.8) em (1.6) e agrupando os termos de mesma potência de ε , obtemos os problemas da $O(1)$ e $O(\varepsilon)$, respectivamente:

$$\begin{cases} \frac{\partial n^0}{\partial t_0} = -\frac{\partial}{\partial x} J(x, n^0), \\ n^0(x, 0, 0) = s(x), \\ J(x, n^0) = 0, \text{ em } x = 0 \text{ e } L, \end{cases} \quad (1.9)$$

$$\begin{cases} \frac{\partial n^1}{\partial t_0} + \frac{\partial}{\partial x} J(x, n^1) = -\frac{\partial n^0}{\partial t_1} + G(x, n^0), \\ n^1(x, 0, 0) = 0, \\ J(x, n^1) = 0, \text{ em } x = 0 \text{ e } L. \end{cases} \quad (1.10)$$

Supomos soluções de (1.9) da forma

$$n^0(x, t_0, t_1) = N^0(t_1) f(t_0, x). \quad (1.11)$$

Substituindo (1.11) em (1.9) e assumindo que $N^0(0) = \int_{\sigma} s(x) dx$, obtemos o seguinte problema para $f(t_0, x)$:

$$\begin{cases} \frac{\partial f}{\partial t_0} = -\frac{\partial}{\partial x} J(x, f), \\ f(0, x) = \frac{s(x)}{\int_{\sigma} s(x) dx}, \\ J(x, f) = 0 \text{ em } x = 0 \text{ e } L. \end{cases} \quad (1.12)$$

Integrando a equação em (1.12) sobre σ e utilizando as condições de contorno, temos

$$\int_{\sigma} \frac{\partial f}{\partial t_0} dx = -[J(L, f) - J(0, f)] = 0,$$

que implica

$$\int_{\sigma} f(t_0, x) dx = \bar{a},$$

onde \bar{a} é uma constante. Utilizando as condições iniciais em (1.12), obtemos $\bar{a} = 1$, logo:

$$\int_{\sigma} f(t_0, x) dx = 1.$$

Assim, podemos considerar $f(t_0, x)$ como a função densidade de probabilidade da distribuição espacial da população em σ , já que $f(t_0, x) \geq 0$.

Para obter a solução do problema (1.12) utilizamos o método de separação de variáveis. Supomos então soluções de (1.12) da forma

$$f(t_0, x) = T(t_0)X(x). \quad (1.13)$$

Substituindo (1.13) na equação do problema (1.12) obtemos

$$\frac{T'(t_0)}{T(t_0)} = \frac{\alpha X''(x) + U'(x)X'(x) + U''(x)X(x)}{X(x)} = -\lambda,$$

onde λ é uma constante.

Além disso, as condições de contorno satisfazem

$$\begin{aligned} \alpha X'(0)T(t_0) + U'(0)X(0)T(t_0) &= 0, \\ \alpha X'(L)T(t_0) + U'(L)X(L)T(t_0) &= 0. \end{aligned}$$

Seguem dois problemas independentes:

$$T'(t_0) + \lambda T(t_0) = 0, \quad (1.14)$$

e

$$\begin{cases} \alpha X''(x) + U'(x)X'(x) + \lambda X(x) + U''(x)X(x) = 0, \\ \alpha X'(0) + U'(0)X(0) = 0, \\ \alpha X'(L) + U'(L)X(L) = 0. \end{cases} \quad (1.15)$$

A equação (1.14) é separável e tem como solução geral

$$T(t_0) = \hat{c} \exp(-\lambda t_0),$$

onde \hat{c} é uma constante.

Multiplicando a equação em (1.15) pelo fator $\frac{1}{\alpha} \exp\left(\frac{U(x)}{\alpha}\right)$, podemos reescrever (1.15) na forma típica de um problema de Sturm-Liouville:

$$\begin{cases} \left[\exp\left(\frac{U}{\alpha}\right) X'\right]' + U'' \frac{1}{\alpha} \exp\left(\frac{U}{\alpha}\right) X + \lambda \frac{1}{\alpha} \exp\left(\frac{U}{\alpha}\right) X = 0, \\ \alpha X'(0) + U'(0)X(0) = 0, \\ \alpha X'(L) + U'(L)X(L) = 0. \end{cases}$$

Assim, (1.15) tem solução da forma

$$X(x) = \sum_{i=1}^{\infty} c_i \varphi_i(x),$$

onde φ_i são as autofunções e λ_i são os autovalores do problema (1.15), os quais são todos não negativos e podem ser agrupados na forma de uma sequência crescente

$$0 = \lambda_1 < \lambda_2 < \lambda_3 < \dots$$

Os resultados mencionados aqui com relação aos problemas de Sturm-Liouville, bem como suas demonstrações, podem ser encontrados no livro Lições de equações diferenciais ordinárias, de J. Sotomayor (Sotomayor, 1979).

Assim,

$$f(t_0, x) = \sum_{i=1}^{\infty} c_i \exp(-\lambda_i t_0) \varphi_i(x), \quad (1.16)$$

que é limitada para todo x e t_0 .

Então, $f(t_0, x)$ aproxima-se de um equilíbrio $f^*(x)$ quando $t_0 \rightarrow \infty$. Substituindo $f^*(x)$ na equação do problema (1.12), temos:

$$-\frac{\partial}{\partial x} J(x, f^*(x)) = \frac{\partial}{\partial t_0} f^*(x) = 0,$$

logo $J(x, f^*(x))$ é constante. Usando ainda o fato de que o fluxo é nulo nas fronteiras do domínio, concluímos que $J(x, f^*(x)) = 0$, ou seja:

$$\alpha \frac{d}{dx} f^*(x) + U'(x) f^*(x) = 0.$$

Resolvendo esta equação para $f^*(x)$ e sabendo que $\int_{\sigma} f^*(x)dx = 1$, obtemos:

$$f^*(x) = \frac{\exp(-\frac{U(x)}{\alpha})}{\int_{\sigma} \exp(-\frac{U(x)}{\alpha})dx}. \quad (1.17)$$

Supomos que $n^0(x, t_0, t_1) = N^0(t_1)f(t_0, x)$, então falta ainda determinar $N^0(t_1)$ e, para isso, vamos analisar o problema (1.10). Consideramos uma nova variável

$$N^1(t_0, t_1) = \int_{\sigma} n^1(x, t_0, t_1)dx.$$

Integrando a EDP em (1.10) sobre σ , usando as condições de contorno em (1.10) e o fato de que $\int_{\sigma} f(t_0, x)dx = 1$, chegamos à seguinte equação:

$$\frac{\partial}{\partial t_0} N^1(t_0, t_1) = -\frac{d}{dt_1} N^0(t_1) + \int_{\sigma} G(x, N^0(t_1)f(t_0, x))dx. \quad (1.18)$$

Como $n^1(x, t_0, t_1)$ deve ser limitada para todo t_0 , a nova variável $N^1(t_0, t_1)$ também deve ser. Mas a solução de (1.18), $N^1(t_0, t_1)$, será ilimitada com relação a t_0 a menos que o lado direito da equação (1.18) tenda a zero quando t_0 tende a infinito. Supomos, então, que a função desconhecida $N^0(t_1)$ é a solução de

$$\begin{cases} \frac{d}{dt_1} N^0(t_1) = \int_{\sigma} G(x, N^0(t_1)f^*(x))dx, \\ N^0(0) = \int_{\sigma} s(x)dx. \end{cases} \quad (1.19)$$

Agora vamos verificar se, de fato, $N^1(t_0, t_1)$ é limitada para todo t_0 . Substituindo (1.19) em (1.18) e integrando com relação a t_0 , obtemos

$$\begin{aligned} N^1(t_0, t_1) &= \int_0^{t_0} \int_{\sigma} \{-G(x, N^0(t_1)f^*(x)) + \\ &\quad + G(x, N^0(t_1)f(s, x))\} dx ds. \end{aligned}$$

Pelo teorema do valor médio, existe ξ em $(0, t_0)$ tal que

$$\begin{aligned} N^1(t_0, t_1) &= t_0 \int_{\sigma} \{-G(x, N^0(t_1)f^*(x)) + \\ &\quad + G(x, N^0(t_1)f(\xi, x))\} dx. \end{aligned}$$

Pela expressão para $f(t_0, x)$, dada em (1.16), vemos que $f(\xi, x)$ converge exponencialmente para $f^*(x)$ quando $t_0 \rightarrow \infty$, logo $N^1(t_0, t_1)$ é limitada para todo t_0 .

Concluimos, então, que a solução de (1.1), válida para t até $O(\frac{1}{\varepsilon})$, é

$$n(x, t) = N^0(\varepsilon t)f(t, x) + O(\varepsilon), \quad (1.20)$$

onde $f(t, x)$ é a densidade de probabilidade da distribuição espacial em σ , dada em (1.16), e $N^0(\varepsilon t)$ é a solução do problema (1.19).

Observe que

$$\int_{\sigma} n(x, t)dx = N^0(\varepsilon t) \int_{\sigma} f(t, x)dx + O(\varepsilon) = N^0(\varepsilon t) + O(\varepsilon),$$

logo podemos considerar $N^0(\varepsilon t)$ como o número de indivíduos em σ .

Percebemos, então, que para intervalos de tempo da $O(1)$, ou seja, na escala de tempo rápida, observamos mudanças na distribuição espacial dos indivíduos satisfazendo (1.16), até atingir um equilíbrio $f^*(x)$, enquanto a densidade total de indivíduos não se altera. Para intervalos de tempo maiores, da $O(\frac{1}{\varepsilon})$, a população total muda enquanto a densidade de probabilidade da distribuição espacial permanece em seu valor de equilíbrio $f^*(x)$. Assim, na escala de tempo rápida, observamos mudanças na densidade de indivíduos devido ao processo de dispersão, e, na escala lenta, observamos mudanças devido ao processo de crescimento.

1.1.1 População com Crescimento Logístico Geral

Suponha agora que a população tem uma função de crescimento da forma

$$G(x, n) = \{a(x) - b(x)n\}n, \quad (1.21)$$

onde $a(x)$ e $b(x)$ são funções contínuas por partes em σ e $b(x) > 0$.

A taxa de crescimento intrínseca $a(x)$ pode tanto assumir valores positivos, quanto valores negativos. Se predominam em σ as regiões onde $a(x)$ é negativa, então a população pode não crescer neste ambiente. Queremos investigar em que circunstâncias a população pode crescer neste habitat e como ela se aproxima de uma densidade de equilíbrio. Utilizamos, portanto, os resultados obtidos até aqui para determinar condições para que a população persista neste ambiente.

Substituindo a expressão para o termo de crescimento (1.21) em (1.19), temos a equação para o número de indivíduos em σ :

$$\begin{cases} \frac{d}{dt_1} N^0(t_1) = (A - BN^0)N^0, \\ N^0(0) = \int_{\sigma} s(x)dx, \end{cases} \quad (1.22)$$

onde

$$A = \int_{\sigma} a(x)f^*(x)dx,$$

$$B = \int_{\sigma} b(x)[f^*(x)]^2dx,$$

$$\text{e } f^*(x) = \frac{\exp(-\frac{U(x)}{\alpha})}{\int_{\sigma} \exp(-\frac{U(x)}{\alpha})dx}.$$

O problema dado em (1.22) pode ser facilmente resolvido e sua solução é:

$$N^0(\varepsilon t) = \frac{AN^0(0)}{BN^0(0) + (A - BN^0(0)) \exp(-\varepsilon tA)}. \quad (1.23)$$

Aplicando o limite nesta solução, quando $\varepsilon t \rightarrow \infty$, obtemos:

$$\begin{aligned} A > 0 &\implies \lim_{\varepsilon t \rightarrow \infty} N^0(\varepsilon t) = \frac{A}{B}, \\ A < 0 &\implies \lim_{\varepsilon t \rightarrow \infty} N^0(\varepsilon t) = 0. \end{aligned} \quad (1.24)$$

Assim, se

$$A = \int_{\sigma} a(x)f^*(x)dx > 0, \quad (1.25)$$

então a população irá crescer neste habitat. Por outro lado, se $A < 0$, a população irá à extinção.

Na Figura 1.1 podemos ver a variação com o tempo do número de indivíduos em σ , $N^0(\varepsilon t)$, considerando:

$$\alpha = 1, \quad L = 4, \quad \varepsilon = 0,01, \quad U(x) = -x, \quad b(x) = 1 \text{ e } a(x) = x - \beta,$$

para $\beta = 1,5$; 2 ; 3 e $3,5$. Podemos calcular o valor crítico de β para o qual $A = 0$, encontramos $\beta_c \simeq 3,074$. De fato, apenas a última curva, referente a $\beta = 3,5$, tende

a zero quando $\varepsilon t \rightarrow \infty$.

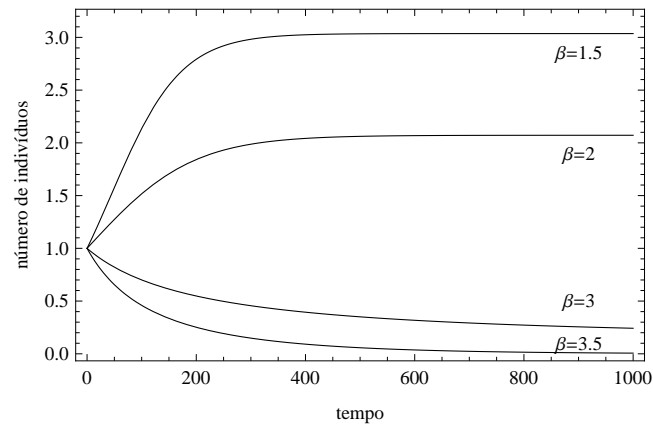


Figura 1.1: Variação do número de indivíduos em σ com relação ao tempo.

Na Figura 1.2 podemos observar a quantidade de indivíduos em σ para diferentes valores de ε . Podemos perceber que quanto maior a diferença entre a escala de tempo da movimentação e a escala de tempo do crescimento populacional, mais tempo leva para que a população atinja o equilíbrio.

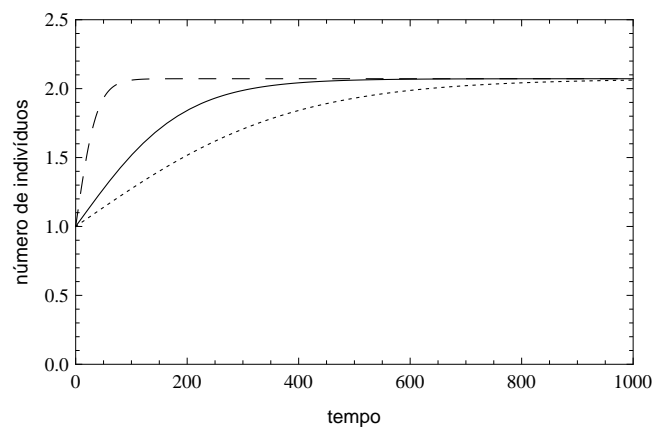


Figura 1.2: Variação do número de indivíduos em σ com relação ao tempo para $\varepsilon = 0,05$ (curva tracejada), $\varepsilon = 0,01$ (curva contínua) e $\varepsilon = 0,005$ (curva pontilhada). ($\beta = 2$)

1.1.2 Dispersão Rápida e Crescimento Lento em um Sistema Presa-Predador

Consideramos agora um sistema presa-predador no qual ambas espécies possuem processo de dispersão rápido e crescimento lento. Sejam $h(x, t)$ e $p(x, t)$, respectivamente, a densidade de presas e predadores na posição x e no instante t . A dinâmica é descrita pelas seguintes equações:

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} h(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} J_h(x, h) + \varepsilon G_h(x, h, p), \\ \frac{\partial}{\partial t} p(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} J_p(x, p) + \varepsilon G_p(x, h, p), \end{cases} \quad x \in \sigma = [0, L], \quad (1.26)$$

onde

$$\begin{aligned} J_h(x, h) &= -\alpha \frac{\partial h}{\partial x} - \frac{d}{dx} U(x)h, \\ J_p(x, p) &= -\bar{\alpha} \frac{\partial p}{\partial x} - \frac{d}{dx} \bar{U}(x)p. \end{aligned} \quad (1.27)$$

$J_h(x, h)$ e $J_p(x, p)$ são, respectivamente, o fluxo das presas e o fluxo dos predadores, os quais são dados por (1.27). Os termos $\varepsilon G_h(x, h, p)$ e $\varepsilon G_p(x, h, p)$ representam as taxas de crescimento das populações de presas e predadores, respectivamente. Os parâmetros são definidos da mesma forma que no modelo com uma única espécie. O primeiro termo de cada equação de (1.26), $-\frac{\partial}{\partial x} J_h(x, h)$ e $-\frac{\partial}{\partial x} J_p(x, p)$, e os termos $G_h(x, h, p)$ e $G_p(x, h, p)$ são considerados da mesma ordem de magnitude, logo o parâmetro ε dá a relação entre as ordens de grandeza dos termos de movimentação e crescimento. Como estamos considerando que ambas populações têm dispersão rápida e crescimento lento, admitimos que o parâmetro ε é suficientemente pequeno.

O modelo supõe que a população inicial ocupa uma região limitada σ e que não há fluxo através das fronteiras dessa região, de modo que as equações estão sujeitas às seguintes condições iniciais e de contorno:

$$\begin{aligned} h(x, 0) &= h_0(x) \geq 0, \\ p(x, 0) &= p_0(x) \geq 0, \end{aligned} \quad (1.28)$$

$$J_h(x, h) = 0 \text{ e } J_p(x, p) = 0, \text{ em } x = 0 \text{ e } x = L. \quad (1.29)$$

O método de múltiplas escalas pode ser aplicado a este modelo de forma similar ao modelo com uma única espécie. Assim, as soluções $h(x, t)$ e $p(x, t)$, as quais são válidas para todo t até $O(\frac{1}{\varepsilon})$, são dadas por:

$$\begin{aligned} h(x, t) &= H^0(\varepsilon t) f_h(t, x) + O(\varepsilon), \\ p(x, t) &= P^0(\varepsilon t) f_p(t, x) + O(\varepsilon). \end{aligned} \quad (1.30)$$

$f_h(t, x)$ e $f_p(t, x)$ são as funções densidade de probabilidade da distribuição espacial da população de presas e predadores, respectivamente, e satisfazem:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial f_h}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} J_h(x, f_h), \\ f_h(0, x) = \frac{h_0(x)}{\int_{\sigma} h_0(x) dx}, \\ J_h(x, f_h) = 0, \text{ em } x = 0 \text{ e } L, \end{array} \right. \quad (1.31)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial f_p}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} J_p(x, f_p), \\ f_p(0, x) = \frac{p_0(x)}{\int_{\sigma} p_0(x) dx}, \\ J_p(x, f_p) = 0, \text{ em } x = 0 \text{ e } L. \end{array} \right. \quad (1.32)$$

$H^0(\varepsilon t)$ e $P^0(\varepsilon t)$ são, respectivamente, os tamanhos totais da população de presas e predadores em σ e satisfazem:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d}{dt} H^0 = \varepsilon \int_{\sigma} G_h(x, H^0 f_h^*, P^0 f_p^*) dx, \\ H^0(0) = \int_{\sigma} h_0(x) dx, \end{array} \right. \quad (1.33)$$

e

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}P^0 = \varepsilon \int_{\sigma} G_p(x, H^0 f_h^*, P^0 f_p^*) dx, \\ P^0(0) = \int_{\sigma} p_0(x) dx, \end{cases} \quad (1.34)$$

onde

$$\begin{aligned} f_h^*(x) &= \frac{e^{-\frac{U(x)}{\alpha}}}{\int_{\sigma} e^{-\frac{U(x)}{\alpha}} dx}, \\ f_p^*(x) &= \frac{e^{-\frac{\bar{U}(x)}{\alpha}}}{\int_{\sigma} e^{-\frac{\bar{U}(x)}{\alpha}} dx}. \end{aligned} \quad (1.35)$$

Consideramos, como exemplo, as seguintes funções para o crescimento das duas espécies:

$$\begin{aligned} G_h(x, h, p) &= ((1 - 0, 1x) - h - p) h, \\ G_p(x, h, p) &= (-0, 1x + h - p)p. \end{aligned} \quad (1.36)$$

A população de presas, na ausência de predadores, cresce de forma limitada e dependente do meio e da própria densidade. Os predadores vão à extinção na ausência de presas e seu decréscimo depende também do meio e da própria densidade.

Assumimos ainda os seguintes valores para os parâmetros e funções presentes no modelo:

$$L = 1, \quad \alpha = \bar{\alpha} = 0,5, \quad U(x) = -x, \quad \bar{U}(x) = -0,2x. \quad (1.37)$$

Os coeficientes de difusão das duas espécies são iguais, mas as presas são mais sensíveis às regiões desfavoráveis.

Substituindo (1.36) e (1.37) nas equações em (1.33) e (1.34), obtemos o seguinte

sistema para as populações totais de presas e predadores:

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}H^0 = \varepsilon(0,9343H^0 - 1,3130(H^0)^2 - 1,0632H^0P^0), \\ \frac{d}{dt}P^0 = \varepsilon(-0,0533P^0 + 1,0632H^0P^0 - 1,0133(P^0)^2). \end{cases} \quad (1.38)$$

Este sistema apresenta três pontos de equilíbrio: $(0; 0)$, extinção de ambas espécies; $(0, 7115; 0)$, extinção dos predadores e $(0, 4077; 0, 3752)$, equilíbrio de coexistência das duas espécies. A análise de estabilidade mostra que $(0; 0)$ e $(0, 7115; 0)$ são pontos de sela e que $(0, 4077; 0, 3752)$ é estável. Assim, para os valores dos parâmetros adotados, o sistema (1.26) apresenta equilíbrio de coexistência de presas e predadores estável.

1.2 Modelo Consumidor-Recurso Semidiscreto

Nesta seção apresentamos o modelo semidiscreto para interações do tipo consumidor-recurso definido e analisado por E. Pachepsy, R. M. Nisbet e W. W. Murdoch (Pachepsy et al., 2008). Os autores se referem a modelos consumidor-recurso como uma forma de englobar dinâmicas nas quais a interação entre duas espécies é benéfica para uma e prejudicial para a outra espécie, como, por exemplo, dinâmicas do tipo presa-predador, planta-herbívoro e parasitóide-hospedeiro.

Em muitos destes sistemas, os consumidores reproduzem-se em intervalos regulares de tempo, porém consomem recursos e morrem de maneira contínua. Os recursos, por sua vez, também crescem continuamente, ou reproduzem-se em intervalos de tempo extremamente curtos. Podemos citar como exemplos deste tipo de dinâmica herbívoros consumindo grama, doninhas alimentando-se de pequenos roedores e joaninhas predando afídeos.

Em Ecologia, existem basicamente duas formulações utilizadas no estudo de tais interações: modelos em tempo discreto, que são mais adequados quando os indivíduos se reproduzem em etapas bem definidas de tempo, e modelos contínuos no tempo, que são usados quando as duas espécies interagem continuamente e suas reproduções podem ser descritas por processos contínuos.

Assim, um modelo que supõe que o consumidor se reproduz em etapas discretas

e que a reprodução do recurso pode ser considerada contínua, não pode ser descrito por nenhum dos modelos acima. Para tentar dar conta desta dinâmica é necessário um modelo híbrido que descreva as interações contínuas do consumidor e do recurso e um evento reprodutivo discreto do consumidor a cada período determinado de tempo, que consideraremos de um ano. Este modelo é chamado "semidiscreto". Os autores analisam como esta combinação de eventos discretos e contínuos afetam a dinâmica consumidor-recurso.

As equações consideradas no artigo (Pachepsky et al., 2008) são suficientemente simples, de modo que o sistema contínuo que descreve a dinâmica durante o ano pode ser resolvido explicitamente e o modelo pode ser expresso como um sistema com tempo discreto. No modelo, o recurso cresce logisticamente e é consumido a uma taxa linear durante o ano. Enquanto isso, os consumidores acumulam biomassa que será usada para a reprodução e morrem a uma taxa constante. No final de cada ano, os consumidores sobreviventes reproduzem-se utilizando a biomassa acumulada.

1.2.1 Formulação do Modelo

O intervalo de tempo entre os eventos reprodutivos do consumidor é denotado por T , que vamos considerar, para efeito de simplificação, como um ano. Durante o ano, a população de recursos cresce e é consumida, os consumidores acumulam recursos para a reprodução e morrem. Ano a ano, os consumidores reproduzem-se em um pulso. A dinâmica "durante o ano" é descrita por um sistema de equações diferenciais, e a dinâmica "ano a ano" é descrita por um sistema de equações a diferenças. Os anos são representados por um inteiro t , e denotamos por τ o tempo durante o ano a partir de uma reprodução do consumidor, assim $0 \leq \tau \leq T$.

A dinâmica "durante o ano", então, é descrita pelas seguintes equações diferenciais:

$$\frac{dF}{d\tau} = r \left(1 - \frac{F}{K} \right) F - aFC, \quad \frac{dC}{d\tau} = -mC, \quad \frac{dB}{d\tau} = aF, \quad (1.39)$$

onde $F(\tau)$ é a densidade de recursos; $C(\tau)$ é a densidade de consumidores; $B(\tau)$ é a quantidade total de recursos acumulados por um indivíduo consumidor. Uma fração desta quantidade será utilizada para a reprodução ano a ano do consumidor. O parâmetro r é a taxa de crescimento intrínseca da população de recursos, K

é a capacidade suporte desta mesma população e m é a taxa de mortalidade do consumidor. As quantidades V_t e W_t são as densidades de recursos e consumidores no início do ano, isto é, imediatamente após um evento reprodutivo do consumidor. Assim, as três equações acima estão sujeitas às seguintes condições iniciais:

$$F(0) = V_t, \quad C(0) = W_t, \quad B(0) = 0. \quad (1.40)$$

Como os consumidores reproduzem-se na transição entre anos e assumimos que esse processo é instantâneo, então não há mudanças na densidade de recursos na virada do ano. Na transição, portanto:

$$V_{t+1} = F(T^-), \quad W_{t+1} = [\theta B(T^-) + 1]C(T^-), \quad (1.41)$$

onde $F(T^-)$, $C(T^-)$ e $B(T^-)$ são a densidade de recursos, a densidade de consumidores e a quantidade de recursos acumulados, respectivamente, no fim de um ano. O parâmetro θ é a eficiência de conversão do consumidor.

O próximo passo é a adimensionalização do modelo, a qual tem como consequência a diminuição do número de parâmetros. Para isso, definimos as seguintes quantidades adimensionais:

$$\begin{aligned} s &= \frac{\tau}{T}, & f &= \frac{F}{K}, & c &= \frac{C}{K\theta}, & b &= \theta B, \\ v_t &= \frac{V_t}{K}, & w_t &= \frac{w_t}{K\theta}, & \mu &= mT, & \rho &= rT, & \alpha &= a\theta kT, \end{aligned} \quad (1.42)$$

onde s é o tempo adimensional durante o ano ($0 \leq s \leq 1$), f e c são as densidades adimensionais de recursos e consumidores, respectivamente, e b é a quantidade adimensional de recursos acumulada por um indivíduo consumidor. v_t e w_t são as densidades adimensionais, no início do ano, de recursos e consumidores, respectivamente.

A dinâmica "durante o ano" adimensional é dada pelas equações:

$$\frac{df}{ds} = \rho(1-f)f - \alpha fc, \quad \frac{dc}{ds} = -\mu c, \quad \frac{db}{ds} = \alpha f, \quad (1.43)$$

com as condições iniciais:

$$f(0) = v_t, \quad c(0) = w_t, \quad b(0) = 0. \quad (1.44)$$

A dinâmica "ano a ano" adimensional é dada por:

$$v_{t+1} = f(1^-), \quad w_{t+1} = [b(1^-) + 1]c(1^-). \quad (1.45)$$

Agora apenas três parâmetros adimensionais estão presentes no modelo: ρ , μ e α .

O parâmetro ρ representa a taxa adimensional de crescimento intrínseco da população de recursos. A quantidade e^ρ é o fator de crescimento máximo para o recurso em um ano. Ou seja, na ausência de consumidores e se o crescimento dos recursos não dependesse da própria densidade, este seria o fator segundo o qual os recursos cresceriam no período de um ano. Na ausência de consumidores e com crescimento dos recursos independente da densidade, a equação para a população de recursos reduziria-se a

$$\frac{df}{ds} = \rho f$$

e, portanto,

$$f(1^-) = v_t e^\rho.$$

μ é a taxa adimensional de mortalidade do consumidor. A quantidade $e^{-\mu}$ é a sobrevivência "ano a ano" dos consumidores, pois

$$\frac{dc}{ds} = -\mu c \implies c(s) = w_t e^{-\mu s} \implies c(1^-) = w_t e^{-\mu}.$$

Por fim, a quantidade α é o número máximo de herdeiros produzidos por um indivíduo consumidor que sobrevive a um ano. Considere a situação hipotética na qual durante o ano, $F = K$, ou seja, $f = 1$. Então:

$$\frac{db}{ds} = \alpha \implies b(s) = \alpha s \implies b(1^-) = \alpha.$$

Logo,

$$w_{t+1} = [\alpha + 1]w_t e^{-\mu}.$$

Obtém-se, assim, o fator de crescimento máximo da população de consumidores, o qual é denotado por λ :

$$\lambda = (\alpha + 1)e^{-\mu}. \quad (1.46)$$

1.2.2 Dinâmica do Modelo

É possível resolver o problema contínuo dado pelo sistema (1.43) e pelas condições iniciais (1.44). Já vimos que:

$$c(s) = w_t e^{-\mu s}. \quad (1.47)$$

Substituindo (1.47) na equação para $f(s)$ em (1.43), obtemos

$$\frac{df}{ds} = \rho(1-f)f - \alpha w_t e^{-\mu s} f. \quad (1.48)$$

Esta equação pode ser resolvida fazendo-se a seguinte mudança de variáveis:

$$y = \frac{1}{f}, \quad (1.49)$$

o que implica em:

$$\frac{dy}{ds} = -\frac{1}{f^2} \frac{df}{ds}. \quad (1.50)$$

Substituindo (1.49) e (1.50) em (1.48), obtemos a equação

$$\frac{dy}{ds} = \rho - y(\rho - \alpha w_t e^{-\mu s}), \quad (1.51)$$

que pode ser resolvida utilizando-se o método do fator integrante e tem como solução:

$$y(s) = e^{-\rho s - \alpha w_t e^{-\mu s}/\mu} \left(\rho \int_0^s e^{\rho\tau + \alpha w_t e^{-\mu\tau}/\mu} d\tau + \frac{e^{\alpha w_t/\mu}}{v_t} \right).$$

Assim,

$$f(s) = v_t \frac{e^{\rho s - \alpha w_t(1-e^{-\mu s})/\mu}}{\rho v_t \int_0^s e^{\rho\tau - \alpha w_t(1-e^{-\mu\tau})/\mu} d\tau + 1}. \quad (1.52)$$

A função $f(s)$, dada em (1.52), é substituída na equação para $b(s)$ em (1.43) e

finalmente temos:

$$b(s) = \alpha v_t \int_0^s \frac{e^{\rho\kappa - \alpha w_t(1 - e^{-\mu\kappa})/\mu}}{\rho v_t \int_0^\kappa \frac{e^{\rho\tau - \alpha w_t(1 - e^{-\mu\tau})/\mu}}{\mu} d\tau + 1} d\kappa. \quad (1.53)$$

Sustituindo $f(1^-)$, $c(1^-)$ e $b(1^-)$ no sistema para a dinâmica "ano-a-ano" dada em (1.45), conseguimos reescrever o modelo como um sistema de duas equações a diferenças:

$$\begin{cases} v_{t+1} = v_t \frac{e^{\rho - \alpha w_t(1 - e^{-\mu})/\mu}}{\rho v_t \int_0^1 \frac{e^{\rho\tau - \alpha w_t(1 - e^{-\mu\tau})/\mu}}{\mu} d\tau + 1}, \\ w_{t+1} = \left(\alpha v_t \int_0^1 \frac{e^{\rho s - \alpha w_t(1 - e^{-\mu s})/\mu}}{\rho v_t \int_0^s \frac{e^{\rho\tau - \alpha w_t(1 - e^{-\mu\tau})/\mu}}{\mu} d\tau + 1} ds + 1 \right) w_t e^{-\mu}. \end{cases} \quad (1.54)$$

O sistema (1.54) apresenta três soluções de equilíbrio possíveis: o equilíbrio trivial $(0, 0)$, onde não há consumidores nem recursos; o equilíbrio $(1, 0)$, ausência de consumidores e densidade de recursos igual à capacidade suporte; e o equilíbrio (v, w) , com ambos, consumidores e recursos, presentes, onde v e w são:

$$\begin{aligned} v &= \frac{1}{\rho} \frac{e^{\rho - \alpha w(1 - e^{-\mu})/\mu} - 1}{\int_0^1 \frac{e^{\rho\tau - \alpha w(1 - e^{-\mu\tau})/\mu}}{\mu} d\tau}, \\ w &= \rho\mu \frac{(1 - (e^\mu - 1)/\alpha)}{\alpha(1 - e^{-\mu})}. \end{aligned} \quad (1.55)$$

Para analisar a estabilidade destes pontos de equilíbrio utilizamos o critério de estabilidade para sistemas discretos (ver Apêndice). A solução de equilíbrio trivial, $(0, 0)$, é sempre instável se ρ é positivo. O equilíbrio $(1, 0)$ é instável se a população de consumidores pode crescer quando a população de recursos está em sua capacidade suporte. Isto ocorre quando o fator de crescimento máximo dos consumidores, λ , é maior do que um, ou seja,

$$(\alpha + 1)e^{-\mu} > 1. \quad (1.56)$$

A análise da estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência (v, w) , onde v e w são dados por (1.55) é bem mais extensa e pode ser encontrada no apêndice do artigo (Pachepsky et al., 2008).

A coexistência de consumidores e recursos se dá de várias formas: estabilidade

do ponto de equilíbrio de coexistência (v, w) , ciclos limite, ciclos de período 2 e ainda dinâmicas caóticas. Na Figura 1.3, podemos observar estes quatro comportamentos.

A Figura 1.4 mostra as regiões dos valores dos parâmetros α e μ para os quais um equilíbrio é estável, fixado $\rho = 20$. A região A é a região de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência (v, w) e a região B refere-se ao equilíbrio de extinção dos predadores $(1, 0)$. As fronteiras que definem estas regiões são curvas sobre as quais os parâmetros assumem valores de bifurcação, ou seja, valores para os quais as soluções mudam de comportamento. A curva contínua é a fronteira próximo da qual observamos o surgimento de ciclos limites. A curva tracejada é a fronteira de ciclos de período 2. Finalmente, a curva pontilhada divide a região do equilíbrio de coexistência da região do equilíbrio de extinção do predador.

O equilíbrio de coexistência é estável para valores altos de μ e α . Para valores altos de μ e valores baixos de α , o consumidor vai à extinção. Para valores mais altos de α , dinâmicas estáveis dão lugar a ciclos de período 2 e ciclos limites. Para baixos valores de μ , o modelo apresenta ciclos limites. Conforme ρ aumenta, a fronteira para o início dos ciclos limites reduz-se e os ciclos de período 2 ocorrem para menores valores de μ .

O modelo puramente contínuo equivalente ao semidiscreto aqui considerado é o modelo de Lotka-Volterra com crescimento logístico para a população de recursos e predação linear (Edelstein-Keshet, 1988). Este modelo contínuo apresenta um ponto de coexistência das espécies sempre estável quando este for biologicamente viável. Assim, o modelo semidiscreto é menos estável do que o modelo contínuo. Isto é, o retardamento causado pela reprodução discreta tem um efeito desestabilizante.

Assim, a análise mostrou que este modelo pode ter um equilíbrio estável com ambos, consumidores e recursos, presentes, e também exibir ciclos limites e ciclos de período 2. Podemos perceber que ciclos surgem quando a fecundidade máxima do consumidor, α , é alta. Consumidores com expectativa de vida baixa (μ alto) e com fecundidade baixa promovem estabilidade da interação.

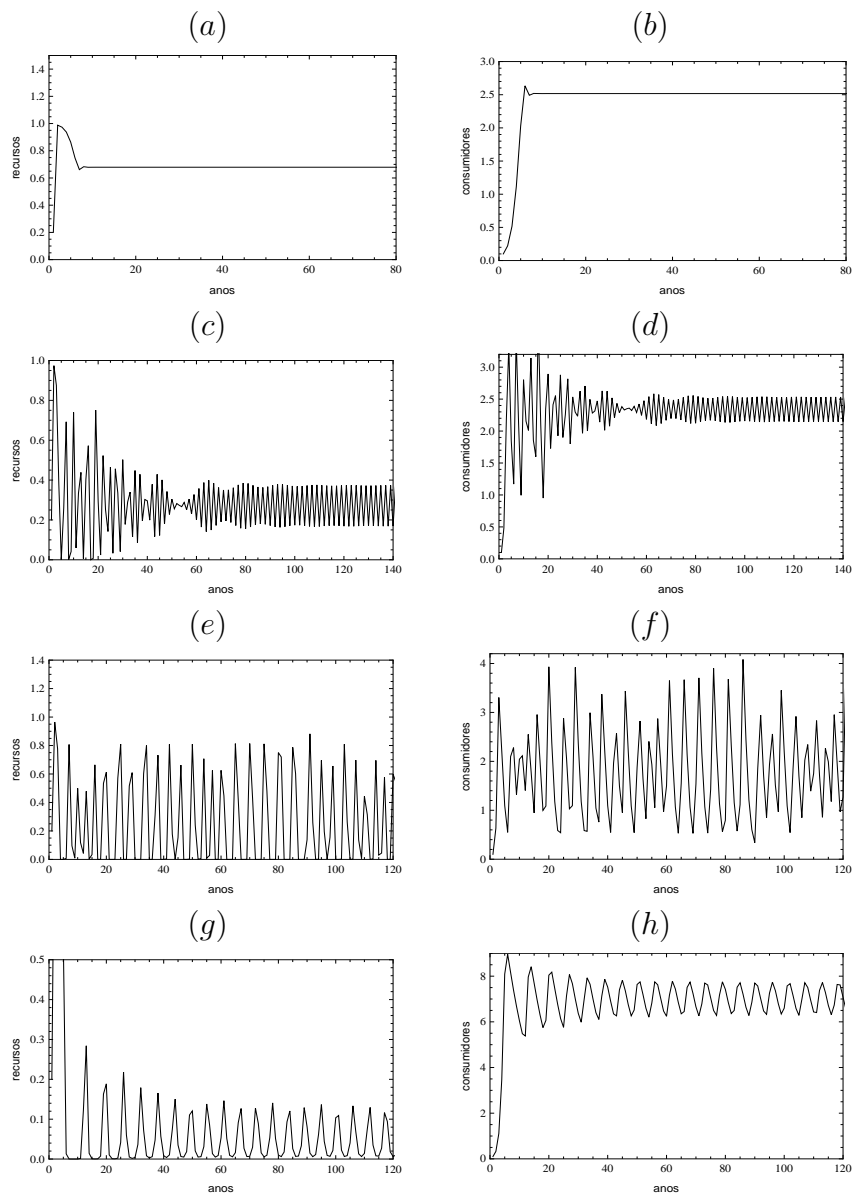


Figura 1.3: (a) e (b) dinâmica estável ($\alpha = 10$ e $\mu = 1,5$); (c) e (d) ciclo de período 2 ($\alpha = 11$ e $\mu = 0,8$); (e) e (f) dinâmica caótica ($\alpha = 13,5$ e $\mu = 0,7$); (g) e (h) ciclo limite ($\alpha = 2,88$ e $\mu = 0,1$); $\rho = 20$ em todos os casos.

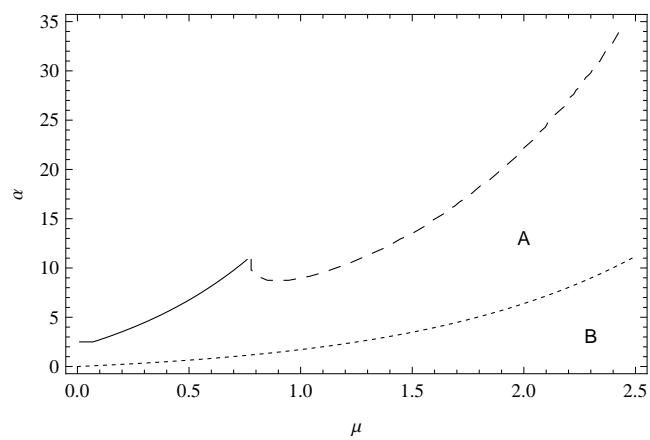


Figura 1.4: A: região de estabilidade do equilíbrio de coexistência; B: região de estabilidade do ponto de equilíbrio $(1, 0)$. A curva contínua indica a fronteira de aparecimento de ciclos limites; a curva tracejada, a fronteira onde surgem ciclos de período 2 e a curva pontilhada é a fronteira de extinção dos consumidores. ($\rho = 20$)

Capítulo 2

Modelo Presa-Predador Discreto com Duas Escalas de Tempo

Muitos organismos se reproduzem em intervalos de tempo bem definidos. Em alguns casos, os indivíduos adultos morrem após a reprodução, sendo substituídos por seus descendentes, ou seja, não há sobreposição de gerações. As plantas monocárpicas, que florescem uma vez e depois morrem, constituem-se em exemplos importantes deste tipo de organismos. Grande parte das plantas monocárpicas são anuais, mas algumas espécies de bambus chegam a crescer durante 20 anos e, então, florescem e morrem (Kot, 2001).

Para descrever eventos biológicos desta natureza a prática usual é considerar modelos em tempo discreto. Estes modelos relacionam a densidade da população na geração $t + 1$ com a densidade na geração t ,

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

para alguma função f .

As soluções da equação (2.1) podem ser obtidas recursivamente sem grandes dificuldades a partir de uma densidade inicial N_0 . Por este motivo, a equação (2.1) é algumas vezes denominada de **relação de recorrência**. Como as diferenças entre as populações de um ano para o outro podem ser calculadas, (2.1) é também chamada de **equação a diferenças** (Segel, 1984).

A dinâmica de organismos que passam por diversos estágios até atingirem a fase adulta também é bem descrita por equações a diferenças, já que os estágios de seu

ciclo de vida são discretos. Insetos estão incluídos neste caso, seu ciclo completo de vida pode levar semanas, meses ou até anos. Em princípio, cada etapa pode dar origem a uma equação, de modo que obtemos um sistema descrevendo o crescimento de uma população. Muitas vezes é possível tomar uma etapa do ciclo de vida como padrão e, então, condensar os vários estágios em uma única equação envolvendo os parâmetros principais (Edelstein-Keshet, 1988).

Entre os peixes também é possível encontrar algumas espécies para as quais não há sobreposição de gerações. A enguia de água doce europeia, *Anguilla anguilla*, passa a maior parte de sua vida em lagos e rios de água doce e, depois, migra para o mar onde desova e, então, morre. Entre os mamíferos, existem nove espécies de pequenos marsupiais, do gênero *Antechinus* e *Phascogale*, que não possuem sobreposição de gerações, eles reproduzem-se uma vez por ano e produzem uma única ninhada (Kot, 2001).

Modelos de tempo discreto também são apropriados quando há sobreposição de gerações e a reprodução ocorre em "pulsos" discretos, muitas vezes determinados pela estação do ano. Pássaros e peixes, por exemplo, tipicamente levam um ou dois anos para atingir a maturidade sexual e depois disso reproduzem-se a cada primavera, com surpreendente sincronismo (Kot, 2001; Murdoch et al., 2003).

Percebemos, assim, que numerosos eventos biológicos podem ser descritos por modelos com equações a diferenças, em particular para aquelas espécies que se reproduzem em uma época específica do ano, a estação de reprodução, por exemplo. Na maioria das vezes não é possível obter a solução das equações discretas analiticamente, mas, mesmo assim, muitas informações sobre a dinâmica das populações podem ser obtidas através de uma análise qualitativa e de simulações computacionais.

Entre as vantagens da utilização de equações a diferenças para descrever dinâmicas ecológicas está a facilidade de comunicação com profissionais e pesquisadores de outras áreas, já que os modelos discretos são muitas vezes mais simples de interpretar biologicamente.

Em sistemas presa-predador nem sempre a reprodução das espécies ocorre de maneira sincronizada. Pode ocorrer que uma das espécies se reproduza em intervalos de tempo diferentes. A formulação tradicional dos modelos com tempo discreto não é apropriada para tais dinâmicas, porque estes modelos supõem que a cada geração ocorre a reprodução de ambos, presas e predadores. Assim, vamos considerar como geração padrão do sistema aquela em que ocorre a reprodução da espécie com

dinâmica lenta e admitir gerações intermediárias nas quais ocorre a reprodução da espécie com dinâmica rápida. Para fins de simplificação, consideramos a geração padrão como um ano.

Neste capítulo, então, analisamos os efeitos de diferentes escalas de tempo em uma dinâmica presa-predador discreta. Na primeira seção, estudamos o comportamento das soluções de um sistema presa-predador discreto no qual ambas espécies reproduzem-se em um mesmo intervalo de tempo. Na segunda seção, consideramos o caso em que a dinâmica da presa é rápida e a do predador é lenta. Por fim, na terceira seção, analisamos um modelo no qual a dinâmica do predador é rápida e a da presa lenta.

2.1 Modelo Presa-Predador com Uma Única Escala de Tempo

Nesta seção analisamos um modelo presa-predador, proposto por M. Neubert e M. Kot (Neubert and Kot, 1992), considerando uma única escala de tempo. Isto significa que ambas espécies se reproduzem de maneira sincronizada no mesmo intervalo de tempo.

Consideramos a dinâmica presa-predador modelada pelo seguinte sistema de equações a diferenças

$$\begin{cases} H_{t+1} = H_t \exp \left(r \left(1 - \frac{H_t}{k} \right) - aP_t \right), \\ P_{t+1} = \gamma P_t + bH_tP_t, \end{cases} \quad (2.2)$$

onde H_t e P_t representam, respectivamente, a densidade de presas e predadores na geração t e r , k , a , γ e b são constantes positivas.

Pela primeira equação vemos que, na ausência de predadores, a população de presas H_t cresce de acordo com o modelo de Ricker (Edelstein-Keshet, 1988; Kot, 2001). A perda de presas devido à predação é modelada pelo fator e^{-aP_t} , onde o parâmetro a pode ser interpretado como a eficiência do predador. A segunda equação descreve a dinâmica dos predadores. O termo γP_t , $0 < \gamma < 1$, é o número de predadores que sobrevive a cada geração e a predação é descrita pela lei de ação das massas, bH_tP_t .

Para analisar este modelo, fazemos inicialmente uma adimensionalização do sistema. Considerando

$$h_t = \frac{H_t}{k}, \quad p_t = \frac{a}{r}P_t, \quad d = bk,$$

onde, h_t e p_t são, respectivamente, as densidades adimensionais de presas e predadores na geração t e d é um parâmetro adimensional que relaciona a capacidade suporte das presas com a taxa de eficiência de conversão do predador. Assim, o sistema (2.2) em sua forma adimensional é dado por:

$$\begin{cases} h_{t+1} = h_t \exp(r(1 - h_t - p_t)) = f(h_t, p_t), \\ p_{t+1} = \gamma p_t + dh_t p_t = g(h_t, p_t). \end{cases} \quad (2.3)$$

Agora estão presentes no sistema apenas três parâmetros adimensionais: $d > 0$, $r > 0$ e $\gamma > 0$.

Os pontos de equilíbrio do sistema (2.3) são:

$$(h_0, p_0) = (0, 0), \quad (h_1, p_1) = (1, 0) \quad \text{e} \quad (h_2, p_2) = \left(\frac{1 - \gamma}{d}, 1 - \frac{1 - \gamma}{d} \right).$$

(h_0, p_0) é o ponto de equilíbrio trivial, no qual temos extinção de ambas espécies. (h_1, p_1) representa extinção da população de predadores, com a densidade de presas igual à capacidade suporte do meio. Finalmente, (h_2, p_2) é o único ponto de equilíbrio que apresenta coexistência de presas e predadores, porém este ponto só é viável biologicamente quando $d > 1 - \gamma$.

A seguir vamos determinar as condições de estabilidade para os pontos de equilíbrio do sistema (2.3), utilizando o critério de estabilidade apresentado no Apêndice.

Devemos primeiramente calcular a matriz jacobiana do sistema (2.3):

$$J = J(h, p) = \begin{bmatrix} \frac{\partial f}{\partial h} & \frac{\partial f}{\partial p} \\ \frac{\partial g}{\partial h} & \frac{\partial g}{\partial p} \end{bmatrix}_{(h,p)}$$

e substituir nos pontos de equilíbrio:

$$\begin{aligned}
J(h_0, p_0) &= \begin{bmatrix} \exp(r) & 0 \\ 0 & \gamma \end{bmatrix}, \\
J(h_1, p_1) &= \begin{bmatrix} 1 - r & -r \\ 0 & \gamma + d \end{bmatrix}, \\
J(h_2, p_2) &= \begin{bmatrix} 1 - \frac{r(1-\gamma)}{d} & -\frac{r(1-\gamma)}{d} \\ d - 1 + \gamma & 1 \end{bmatrix}.
\end{aligned}$$

O ponto de equilíbrio será localmente estável se, e somente se,

$$|Tr J| < 1 + \det J < 2. \quad (2.4)$$

Assim, o ponto de equilíbrio (h_0, p_0) é sempre instável para quaisquer $r > 0$ e $\gamma > 0$. O ponto de equilíbrio (h_1, p_1) é estável se

$$d < 1 - \gamma \quad \text{e} \quad r < 2. \quad (2.5)$$

Finalmente, as condições para que tenhamos a estabilidade local do ponto de equilíbrio (h_2, p_2) são:

$$1 - \gamma < d < 2 - \gamma \quad \text{e} \quad r < \frac{4d}{(3 - d - \gamma)(1 - \gamma)}. \quad (2.6)$$

Para simplificar a análise do modelo, vamos considerar que a cada geração sobrevivem 90% dos predadores, ou seja, fixamos $\gamma = 0,9$.

A Figura 2.1 mostra as regiões de estabilidade dos pontos de equilíbrio (h_1, p_1) e (h_2, p_2) fixado $\gamma = 0,9$. Isto é, a região na qual os parâmetros d e r satisfazem (2.5) e (2.6), respectivamente. As fronteiras I, II e III da região de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência são curvas sobre as quais os parâmetros assumem valores de bifurcação, isto é, valores para os quais haverá mudanças no comportamento qualitativo das soluções do sistema.

Nas Figuras 2.2 e 2.3 podemos observar as densidades populacionais de presas e predadores para valores dos parâmetros d e r dentro da região de estabilidade do equilíbrio (h_2, p_2) e (h_1, p_1) , respectivamente.

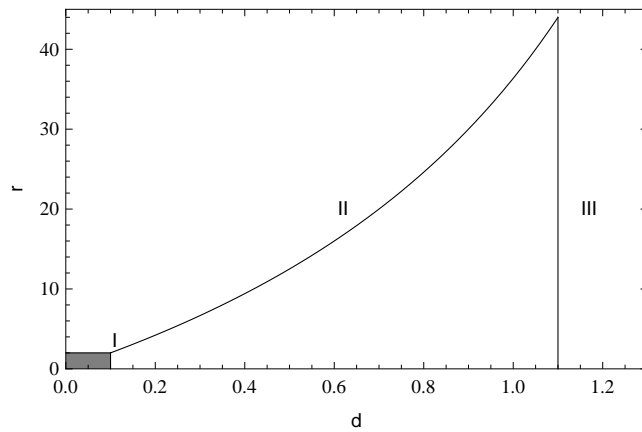


Figura 2.1: Região de estabilidade dos pontos de equilíbrio (h_1, p_1) , em cinza, e (h_2, p_2) , para $\gamma = 0, 9$.

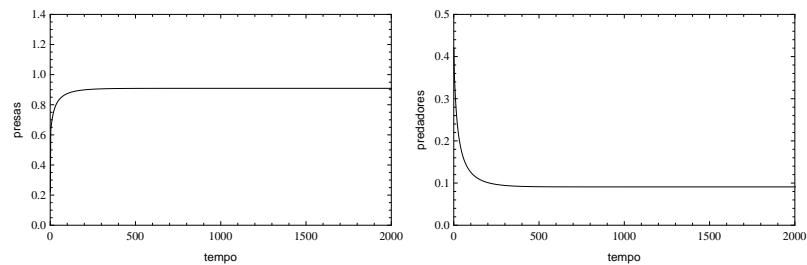


Figura 2.2: Densidades de presas e predadores para $d = 0, 11$ e $r = 1, 8$: equilíbrio de coexistência estável.

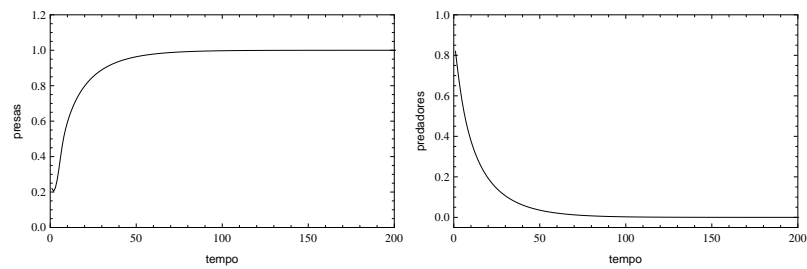


Figura 2.3: Densidades de presas e predadores para $d = 0, 05$ e $r = 1, 8$: equilíbrio $(1, 0)$ estável.

A fronteira I corresponde a uma bifurcação transcritical, quando dois pontos de equilíbrio, um estável e outro instável, se cruzam e trocam de estabilidade. Fixado

$0 < r < 2$, quando d torna-se maior do que $1 - \gamma$, o ponto de coexistência (h_2, p_2) torna-se biologicamente viável e passa a ser estável, enquanto (h_1, p_1) perde a estabilidade. Quando saímos da região de estabilidade de (h_2, p_2) através da fronteira I, a condição de instabilidade $Tr J > 1 + \det J$ é satisfeita, o que implica que continuamos a ter dois autovalores reais e o maior autovalor torna-se maior do que 1, assim o ponto (h_2, p_2) perde a estabilidade. Este comportamento pode ser visualizado nos diagramas de bifurcação para a população de presas e predadores mostrados na Figura 2.4. Como o parâmetro d refere-se à taxa de crescimento da população de predadores, é coerente que para d suficientemente grande, os predadores possam crescer.

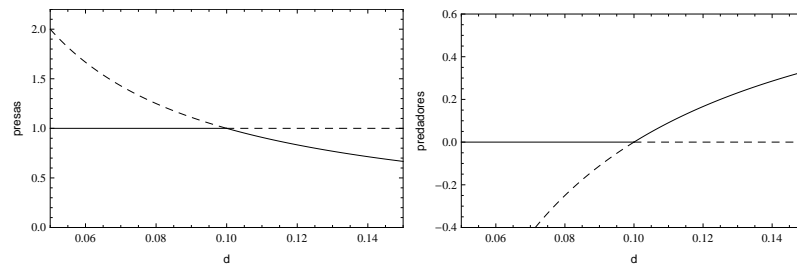


Figura 2.4: Diagramas de bifurcação para a população de presas e predadores com relação ao parâmetro d , para $0 < r < 2$ fixado (curva contínua - ponto estável e curva tracejada - ponto instável).

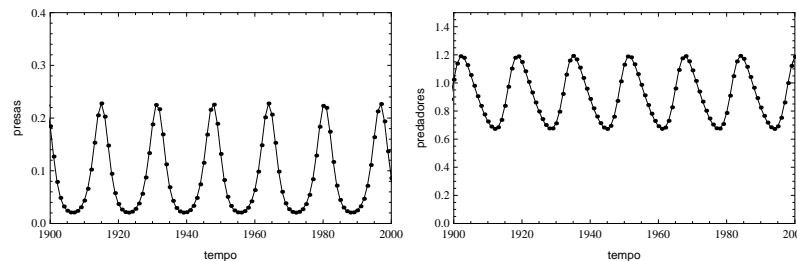


Figura 2.5: Densidades de presas e predadores para $d = 1, 15$ e $r = 1, 8$: ciclo limite.

Se continuarmos a aumentar o valor de d e atravessarmos a fronteira III, temos uma bifurcação de Hopf. O ponto de coexistência (h_2, p_2) perde a estabilidade e passamos a ter ciclos limites estáveis (ver Figura 2.5). Cruzando a fronteira III ocorre que $\det J > 1$ e, conseqüentemente, ambos autovalores complexos conjugados passam a ter módulo maior do que 1. Assim, à esquerda da fronteira III, o equilíbrio

(h_2, p_2) é um foco estável e ao passar por $d = 2 - \gamma$ o foco perde a estabilidade dando origem a uma sequência de ciclos limites estáveis, conforme podemos observar nos diagramas de bifurcação na Figura 2.6. O comportamento das soluções descrito acima é válido para valores de r entre 0 e 2. Para $r < 14$ ainda observamos o surgimento de ciclos limites próximos à fronteira III. Entretanto, se o valor do parâmetro r for fixado maior do que 14, então ambas espécies podem ir à extinção quando cruza a fronteira III.

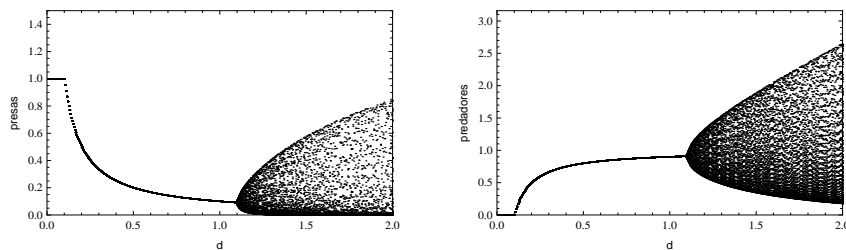


Figura 2.6: Diagramas de bifurcação para a população de presas e predadores com relação ao parâmetro d , para $r = 1, 8$.

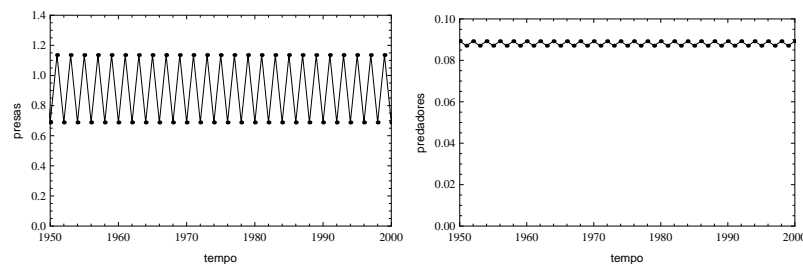


Figura 2.7: Densidades de presas e predadores para $d = 0, 11$ e $r = 2, 25$: ciclo de período 2.

Os diagramas de bifurcação na Figura 2.6, assim como todos os diagramas que virão a seguir, foram plotados desprezando-se as iterações transientes e considerando-se condições iniciais fixadas.

Escolhendo um valor do parâmetro d à direita da fronteira I e aumentando os valores de r observamos, na fronteira II, que o ponto de equilíbrio (h_2, p_2) perde a estabilidade para um ciclo de período 2, chamada bifurcação Flip (ver Figura

2.7). Nos diagramas de bifurcação mostrados na Figura 2.8, podemos observar que sucessivas bifurcações ocorrem dando origem a ciclos de período 2^n , que são seguidos de comportamento aparentemente caótico. Ao sairmos da região de estabilidade através da fronteira II, temos $TrJ < -1 - \det J$, ou seja, ainda temos dois autovalores reais mas o menor deles passa a ser menor do que -1 , implicando na perda da estabilidade do ponto de equilíbrio (h_2, p_2) .

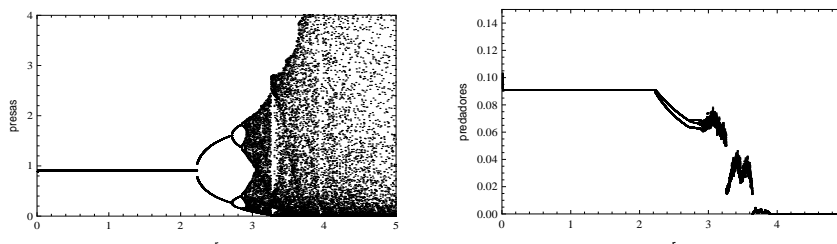


Figura 2.8: Diagramas de bifurcação para a população de presas e predadores com relação ao parâmetro r , para $d = 0, 11$.

2.2 Sistema Presa-Predador com Duas Escalas de Crescimento: Presa Rápida \times Predador Lento

Na seção anterior, analisamos um modelo presa-predador discreto com crescimento limitado para as presas, resposta funcional do tipo I e no qual apenas uma porcentagem da densidade de predadores sobrevive a cada geração. Nesta seção, vamos considerar que as presas têm dinâmica vital rápida quando comparada à dinâmica dos predadores. Isto significa que as etapas reprodutivas das presas são mais frequentes que as dos predadores. Na natureza encontramos muitos exemplos de sistemas presa-predador nos quais a presa reproduz-se em intervalos de tempo menores do que o predador: podemos citar joaninhas predando afídeos, doninhas atacando pequenos roedores (Pachepsky et al., 2008), predação de insetos por pássaros ou répteis.

Para introduzir estas duas escalas de tempo no modelo, supomos que em um intervalo de tempo as presas se reproduzem N vezes enquanto os predadores se reproduzem uma única vez. Consideramos, assim, duas escalas de tempo no modelo

e analisamos as consequências que isso traz para a dinâmica do sistema.

2.2.1 Formulação do Modelo

O parâmetro N representa o número de vezes que a presa se reproduz em uma única geração do predador. A escala padrão do modelo será o intervalo de tempo de reprodução dos predadores, o qual admitimos como um ano. Durante o ano, entre os eventos reprodutivos do predador, as presas crescem, também em etapas discretas de tempo, segundo um fator dependente da própria densidade e são predadas a uma taxa linear. Os predadores, por sua vez, morrem por causas naturais a uma taxa constante a cada etapa reprodutiva das presas. No fim de cada ano também ocorre a reprodução dos predadores que sobreviveram, levando em conta a quantidade de recursos acumulados pela predação ao longo do ano.

Nos referiremos à dinâmica que ocorre nas gerações durante o ano como dinâmica rápida e àquela que ocorre no fim de um período de um ano, ou seja, a escala padrão do modelo, como dinâmica lenta. Na dinâmica rápida, então, a população de presas cresce e é predada e predadores morrem naturalmente. Na dinâmica lenta, ocorre, além dos fenômenos mencionados acima, a reprodução dos predadores, a qual depende da quantidade de energia obtida a partir da predação realizada em todas as gerações intermediárias dentro deste último ano.

Dessa forma, o modelo é descrito por dois sistemas de equações a diferenças: o primeiro descreverá a dinâmica rápida e o segundo descreverá a dinâmica lenta. Os anos são representados por um inteiro t e as gerações intermediárias por um inteiro n , logo $0 \leq n \leq N - 1$.

A dinâmica rápida é descrita por duas equações discretas sujeitas a condições iniciais:

$$\begin{cases} H_t^{n+1} = H_t^n \exp\left(r\left(1 - \frac{H_t^n}{k}\right) - aP_t^n\right), \\ P_t^{n+1} = \gamma P_t^n, \\ H_t^0 = H_t, \quad P_t^0 = P_t. \end{cases} \quad (2.7)$$

Aqui, H_t^n e P_t^n denotam, respectivamente, a densidade de presas e predadores na geração intermediária n do ano t e H_t e P_t representam as densidades no início do

ano, ou seja, imediatamente após um evento reprodutivo dos predadores.

A dinâmica lenta é descrita por:

$$\begin{cases} H_{t+1} = H_t^{N-1} \exp\left(r\left(1 - \frac{H_t^{N-1}}{k}\right) - aP_t^{N-1}\right), \\ P_{t+1} = \gamma P_t^{N-1} + b\left(\sum_{n=0}^{N-1} H_t^n\right) P_t^{N-1}. \end{cases} \quad (2.8)$$

Os parâmetros r , k , a , γ e b são considerados positivos e têm o mesmo significado mencionado na seção 2.1.

Inicialmente fazemos uma adimensionalização do modelo, obtendo uma redução do número de parâmetros presentes nos dois sistemas. Para isso, consideramos novas variáveis e um reagrupamento dos parâmetros:

$$h_t^n = \frac{1}{k} H_t^n, \quad p_t^n = \frac{a}{r} P_t^n, \quad d = bk.$$

Aqui h_t^n e p_t^n são, respectivamente, as densidades adimensionais de presas e predadores na geração intermediária n do ano t e d é um parâmetro positivo já definido na seção 2.1.

As equações adimensionais e as condições iniciais que descrevem a dinâmica rápida são:

$$\begin{cases} h_t^{n+1} = h_t^n \exp(r(1 - h_t^n - p_t^n)), \\ p_t^{n+1} = \gamma p_t^n, \\ h_t^0 = h_t, \quad p_t^0 = p_t. \end{cases} \quad (2.9)$$

O sistema adimensional que descreve a dinâmica lenta é:

$$\begin{cases} h_{t+1} = h_t^{N-1} \exp(r(1 - h_t^{N-1} - p_t^{N-1})), \\ p_{t+1} = \gamma p_t^{N-1} + d\left(\sum_{n=0}^{N-1} h_t^n\right) p_t^{N-1}. \end{cases} \quad (2.10)$$

Como o modelo em questão é descrito por dois sistemas de equações a diferenças não é possível obter os pontos de equilíbrio explicitamente, mas podemos verificar, através de simulações numéricas com os sistemas (2.9) e (2.10), a existência de

equilíbrios com ausência de predadores e de coexistência das duas espécies, além do ponto de equilíbrio trivial $(0, 0)$, correspondente à extinção de ambas espécies.

2.2.2 Simulações

Para analisarmos o comportamento qualitativo das soluções de equilíbrio, plotamos diagramas de bifurcação com relação a um dos parâmetros presentes no modelo, mantendo o outro fixo, para os casos $N = 2, 4, 12$ e 20 .

Consideramos que a cada ano sobrevivem 90% dos predadores. Isto significa que γ será dado por

$$\gamma = \sqrt[N]{0,9}.$$

Bifurcações em relação ao parâmetro r

Inicialmente fixamos $d = 0,11$ e observamos o comportamento das soluções quando variamos o parâmetro r . No modelo com apenas uma escala de tempo, o ponto de equilíbrio de coexistência é estável aproximadamente até $r \cong 2,21$, quando ocorre uma bifurcação do tipo Flip e o ponto de equilíbrio perde a estabilidade para um ciclo de período 2 (ver Figura 2.8).

Através de simulações podemos perceber que a região de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência se altera quando acrescentamos mais uma escala de tempo ao modelo. No caso $N = 2$, temos a estabilidade global de um ponto de equilíbrio de coexistência até $r \cong 4,8$, a partir daí observamos dois comportamentos distintos dependendo das condições iniciais (ver Figura 2.9). Em um deles temos uma bifurcação Flip em $r \cong 5,1$, seguida por ciclos de período 2^n e para valores ainda maiores de r , podemos observar comportamento aparentemente caótico. Para outros valores das condições iniciais, observamos a estabilidade de um ponto de equilíbrio de coexistência diferente daquele mencionado anteriormente até $r \cong 5,4$, onde ocorre também uma bifurcação Flip seguida por ciclos de período 2^n , e comportamento aparentemente caótico. Na Figura 2.10, podemos visualizar, para diferentes condições iniciais, as duas densidades de equilíbrio localmente estáveis da população de presas.

No caso $N = 4$, mais uma vez há um intervalo de valores do parâmetro r para o qual ocorre a estabilidade de um ponto de equilíbrio de coexistência, mas, neste caso,

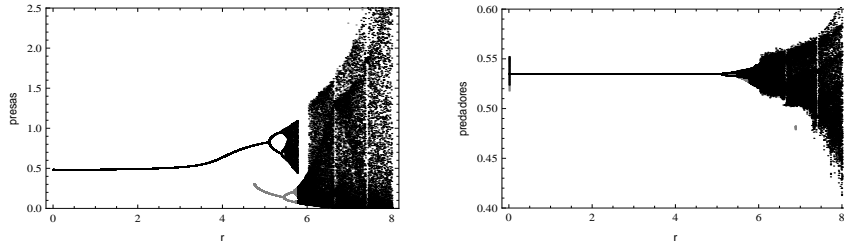


Figura 2.9: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro r , para $N = 2$ e $d = 0, 11$.

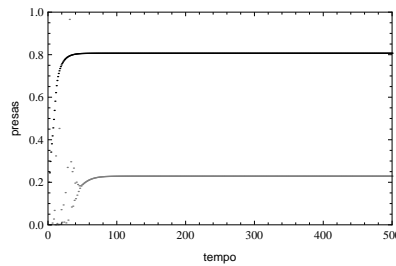


Figura 2.10: Densidade de presas para $N = 2$, $d = 0, 11$ e $r = 4, 9$ com condições iniciais: $(0, 2; 0, 8)$ em preto e $(0, 2; 0, 1)$ em cinza.

este intervalo é maior do que nos casos anteriores ($N = 1$ e $N = 2$). Este ponto de equilíbrio de coexistência só perderá a estabilidade quando $r \cong 8, 9$, quando ocorre uma bifurcação do tipo Flip, seguida por ciclos de período 2^n . Para valores ainda maiores de r , podemos observar comportamento aparentemente caótico, seguido por mais um intervalo de valores de r para os quais teremos a estabilidade de um ponto de equilíbrio de coexistência, seguido por ciclos de período 2^n e, então, comportamento aparentemente caótico novamente (ver Figura 2.11).

Para o caso $N = 12$, observamos novamente a estabilidade de um ponto de equilíbrio de coexistência, mas agora para um intervalo de valores de r ainda maior. Uma bifurcação do tipo Flip só ocorrerá em $r \cong 24, 7$, conforme podemos ver na Figura 2.12.

Finalmente, para o caso $N = 20$ temos estabilidade de um ponto de equilíbrio de coexistência até $r \cong 35, 8$ (ver Figura 2.13). Para $r = 35, 9$ podemos observar o surgimento de ciclos limites (ver Figura 2.14), para $r = 36$, ciclos de período 5 (ver

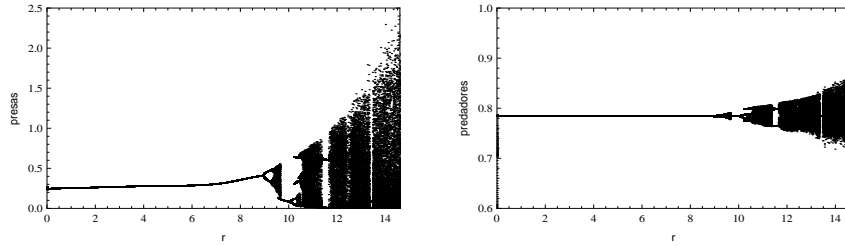


Figura 2.11: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro r , para $N = 4$ e $d = 0, 11$.

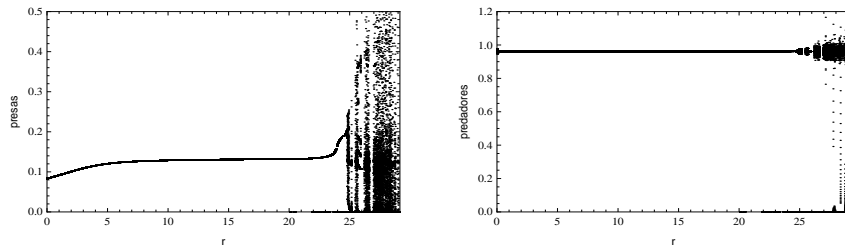


Figura 2.12: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro r , para $N = 12$ e $d = 0, 11$.

Figura 2.15), e para $r = 36, 1$, comportamento aparentemente caótico (ver Figura 2.16).

Até aqui analisamos o comportamento das soluções através de diagramas de bifurcação nos quais fixamos o parâmetro d e variamos o valor do parâmetro r . A partir de agora fixaremos $r = 1, 8$ e observaremos o comportamento das soluções quando variamos o parâmetro d .

Bifurcações em relação ao parâmetro d

No caso $N = 1$, como já vimos na seção anterior, ocorre a estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência $(\frac{1-\gamma}{d}, 1 - \frac{1-\gamma}{d})$ para valores de d entre $1 - \gamma$ e $2 - \gamma$. Quando $d = 1 - \gamma = 0, 1$, temos uma bifurcação transcritical, quando o ponto de equilíbrio $(1, 0)$ perde a estabilidade para o ponto de coexistência que passa a ser viável biologicamente. Em $d = 2 - \gamma = 1, 1$, ocorre uma bifurcação de Hopf, quando

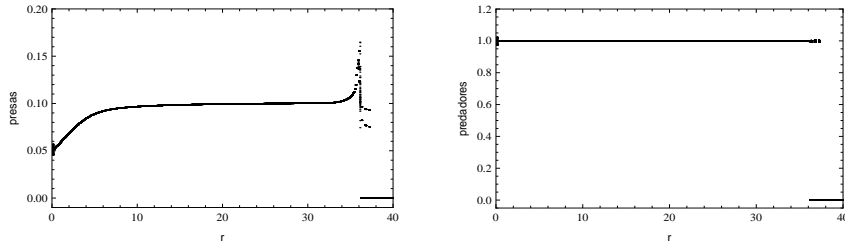


Figura 2.13: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro r , para $N = 20$ e $d = 0, 11$.

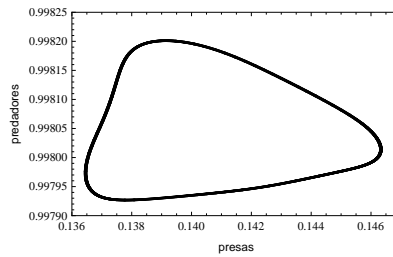


Figura 2.14: Plano de fase para $N = 20$, $d = 0, 11$ e $r = 35, 9$.

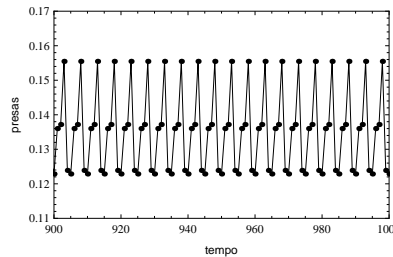


Figura 2.15: Densidade de presas para $N = 20$, $d = 0, 11$ e $r = 36$.

o ponto de coexistência perde a estabilidade e temos o surgimento de ciclos limites estáveis (ver Figura 2.6).

No caso $N = 2$, temos estabilidade do ponto de equilíbrio $(1, 0)$ até $d \cong 0, 05$. Em seguida, ocorre uma bifurcação transcritical e o equilíbrio com ausência de predadores perde a estabilidade para um ponto de equilíbrio de coexistência das duas espécies. Este ponto permanece estável até $d \cong 0, 76$ e da mesma forma que no modelo com uma única escala de tempo, o ponto de equilíbrio de coexistência perde a estabilidade

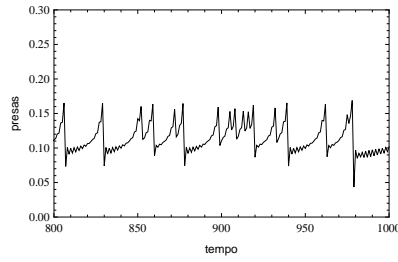


Figura 2.16: Densidade de presas para $N = 20$, $d = 0,11$ e $r = 36,1$.

em uma bifurcação de Hopf, a partir da qual temos soluções periódicas do tipo ciclos limites estáveis (ver Figura 2.17).

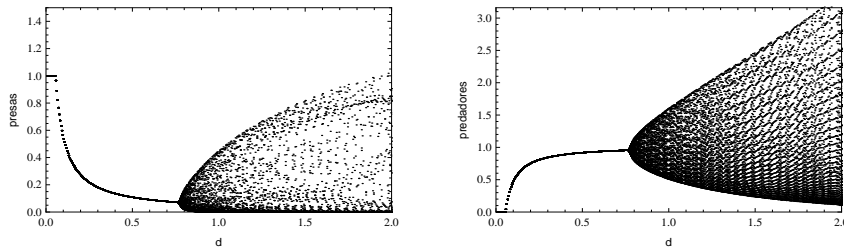


Figura 2.17: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro d , para $N = 2$ e $r = 1,8$.

Nos casos $N = 4$, $N = 12$ e $N = 20$, também observamos um ponto de equilíbrio de coexistência perdendo a estabilidade para ciclos limites, mas a bifurcação de Hopf ocorre em valores ainda menores de d , $d \cong 0,48$, $d \cong 0,21$ e $d \cong 0,14$, respectivamente, conforme podemos observar nas Figuras 2.18, 2.19 e 2.20. No caso $N = 12$, para $r = 1,8$, em um intervalo de valores do parâmetro d próximos a $d = 0,25$ podemos observar ciclos de período 6 (Figura 2.21).

O gráfico da Figura 2.22 - (a) mostra o intervalo do parâmetro d em função de N para o qual há estabilidade do ponto de coexistência das espécies. Conforme aumentamos N , menor é o valor de d a partir do qual o ponto de equilíbrio é estável. Além disso, com o aumento de N , menor é o valor de d para o qual o ponto perde a estabilidade. Para $N = 1, 2, 4, 12$ e 20 isso se dá em uma bifurcação de Hopf e este ponto perderá a estabilidade para ciclos limites.

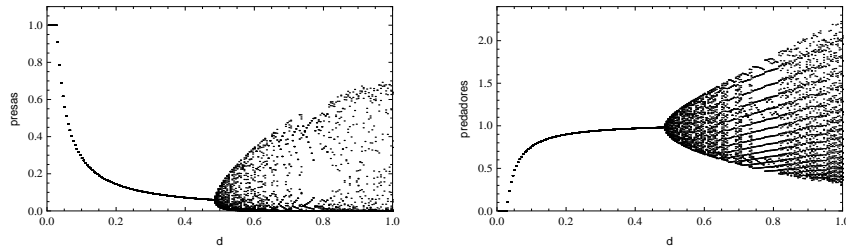


Figura 2.18: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro d , para $N = 4$ e $r = 1, 8$.

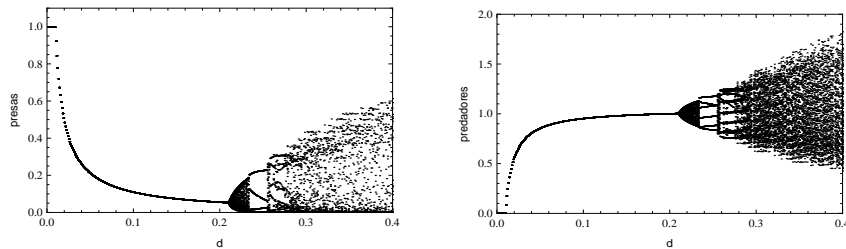


Figura 2.19: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro d , para $N = 12$ e $r = 1, 8$.

Quando mantemos $d = 0, 11$ fixo, observamos que o valor do parâmetro r , para o qual ocorre a perda da estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência, aumenta com o valor de N . Isto significa que o intervalo de r para o qual o ponto de coexistência é estável aumenta quanto maior for a diferença entre escalas de tempo (Figura 2.22 - (b)).

Observamos ainda que, com o aumento de N , a densidade de equilíbrio da população de presas diminui enquanto a densidade de equilíbrio dos predadores aumenta. A Figura 2.23 mostra as densidades de equilíbrio de presas e predadores com relação a N . Em outras palavras, quanto maior a diferença entre as escalas de tempo mais favorecido é o predador e mais prejudicada é a presa.

Assim, ao considerarmos que a dinâmica da presa é mais rápida do que a dinâmica do predador, observamos a modificação da região de estabilidade de um ponto de equilíbrio de coexistência das espécies. O intervalo de valores de d para os quais

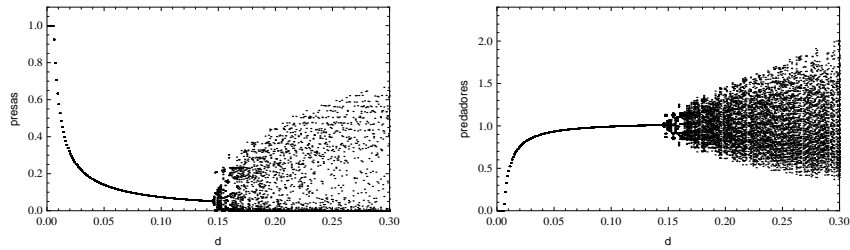


Figura 2.20: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro d , para $N = 20$ e $r = 1, 8$.

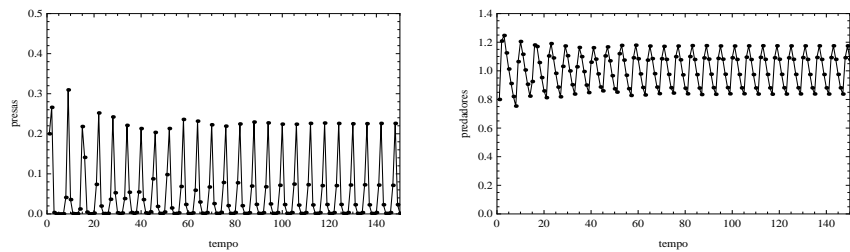


Figura 2.21: Densidades de presas e predadores para $d = 0,25$, $r = 1, 8$ e $N = 12$.

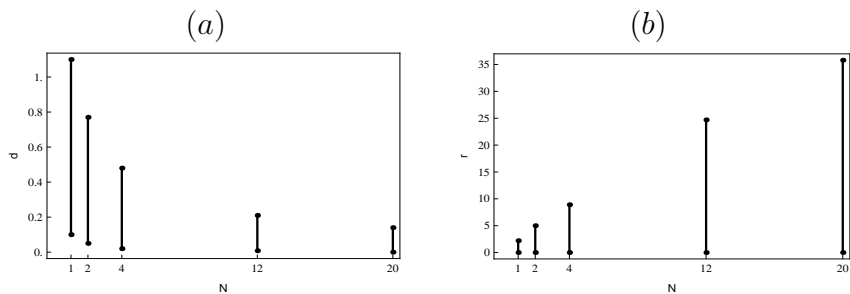


Figura 2.22: Os segmentos verticais representam (a) intervalo do parâmetro d para o qual o equilíbrio de coexistência é estável em função de N , para $r = 1, 8$; (b) intervalo do parâmetro r no qual o equilíbrio de coexistência é estável, para diferentes valores de N e $d = 0, 11$.

um ponto de equilíbrio de coexistência permanece estável diminui conforme N é aumentado, ou seja, a região de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência

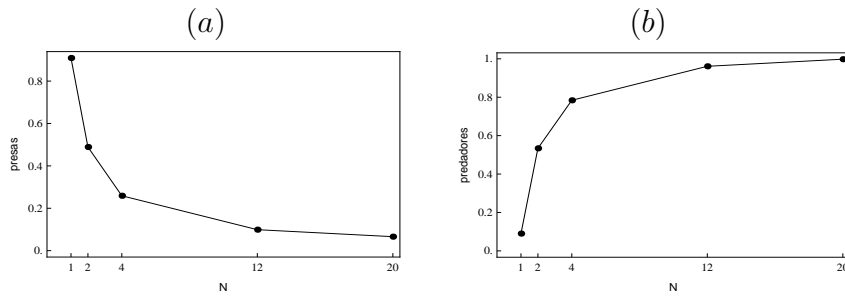


Figura 2.23: (a) densidades de equilíbrio da população de presas com relação a N para $d = 0, 11$ e $r = 1, 8$; (b) densidades de equilíbrio da população de predadores com relação a N para $d = 0, 11$ e $r = 1, 8$.

torna-se mais estreita ao introduzirmos mais uma escala de tempo no modelo e na medida em que tornarmos a dinâmica das presas cada vez mais rápida.

Já o intervalo de valores do parâmetro r para os quais temos estabilidade e coexistência das espécies aumenta. Entretanto, argumenta-se que em ambientes naturais o parâmetro r dificilmente será maior do que $\ln 10 \simeq 2,3$ (Murdoch et al., 2003).

É ainda interessante observar que, para o caso $N = 2$, temos dois pontos de equilíbrio de coexistência localmente estáveis para o mesmo intervalo de valores dos parâmetros.

2.3 Sistema Presa-Predador com Duas Escalas de Crescimento: Presa Lenta \times Predador Rápido

Na seção anterior, analisamos um modelo com duas escalas de tempo, no qual a dinâmica da presa era mais rápida do que a dinâmica do predador. Admitimos, agora, que ocorre o oposto: a dinâmica do predador é que será considerada N vezes mais rápida do que a dinâmica da presa. Mais uma vez partimos de um modelo presa-predador com crescimento limitado para as presas, resposta funcional do tipo I e no qual apenas uma porcentagem de predadores sobrevive de uma geração para a outra.

A cochonilha vermelha (*Aonidiella aurantii*) é um inseto que se alimenta de

plantas. Ela foi acidentalmente introduzida no sul da Califórnia, há mais ou menos 100 anos, vindo provavelmente da China. Ela é encontrada em todo o mundo, onde houver cultivo de limões, laranjas ou qualquer outra fruta cítrica. Quando não está controlada, a população da cochonilha vermelha em uma árvore pode atingir quantidades imensas e matar a árvore. Esta espécie tornou-se resistente a uma grande quantidade de pesticidas. Vários inimigos naturais, então, foram introduzidos na tentativa de controlar esta praga, até que finalmente, na década de 1950, o *Aphytis melinus* foi utilizado e alcançou um imediato sucesso (Murdoch et al., 2003).

Desde então, a cochonilha vermelha é controlada pelo parasitóide *Aphytis melinus*, mantendo sua população em densidades muito baixas. Esta estabilidade se deve, entre outros fatores, ao fato do *Aphytis* desenvolver-se quase três vezes mais rápido do que a cochonilha (Murdoch et al., 2005).

Este é um exemplo de interação na qual o predador (parasitóide) tem dinâmica vital em uma escala de tempo mais rápida do que a da presa.

2.3.1 Formulação do Modelo

Supomos aqui que o predador reproduz-se N vezes no intervalo de tempo no qual a presa se reproduz uma vez. Assim, consideramos como geração padrão do sistema aquela em que ocorre a reprodução das presas e consideramos gerações intermediárias nas quais ocorre a reprodução dos predadores. Para fins de simplificação, consideramos a geração padrão como um ano. Durante o ano, entre os eventos reprodutivos das presas, os predadores crescem segundo um fator dependente da densidade de presas e morrem naturalmente enquanto a população de presas reduz-se devido à predação. No final de cada ano, ocorre também a reprodução das presas.

O modelo é formulado através de dois sistemas de equações a diferenças: o primeiro descreve a dinâmica rápida, isto é, as interações entre as espécies durante o ano, e o segundo representa a dinâmica lenta, ou seja, os fenômenos que ocorrem ano a ano. Os anos são representados por um inteiro t e as gerações intermediárias por um inteiro n , logo $0 \leq n \leq N - 1$.

A dinâmica rápida é descrita por duas equações discretas juntamente com as condições iniciais:

$$\begin{cases} H_t^{n+1} = H_t^n \exp(-aP_t^n), \\ P_t^{n+1} = \gamma P_t^n + bH_t^n P_t^n, \\ H_t^0 = H_t, \quad P_t^0 = P_t. \end{cases} \quad (2.11)$$

H_t^n e P_t^n denotam, respectivamente, a densidade de presas e predadores na geração intermediária n do ano t . Os parâmetros a , γ e b são positivos e têm o mesmo significado descrito na seção 2.1. H_t e P_t representam as densidades no início do ano, ou seja, imediatamente após um evento reprodutivo das presas.

A dinâmica lenta é descrita por:

$$\begin{cases} H_{t+1} = H_t^{N-1} \exp\left(r\left(1 - \frac{H_t^{N-1}}{k}\right) - aP_t^{N-1}\right), \\ P_{t+1} = \gamma P_t^{N-1} + bH_t^{N-1} P_t^{N-1}, \end{cases} \quad (2.12)$$

onde k e r são positivos e já foram definidos anteriormente.

Sendo h_t^n e p_t^n , respectivamente, as densidades adimensionais de presas e predadores na geração intermediária n do ano t , as equações adimensionais e condições iniciais que descrevem a dinâmica rápida são:

$$\begin{cases} h_t^{n+1} = h_t^n \exp(-rp_t^n), \\ p_t^{n+1} = \gamma p_t^n + dh_t^n p_t^n, \\ h_t^0 = h_t, \quad p_t^0 = p_t. \end{cases} \quad (2.13)$$

O sistema adimensional que descreve a dinâmica lenta é:

$$\begin{cases} h_{t+1} = h_t^{N-1} \exp(r(1 - h_t^{N-1} - p_t^{N-1})), \\ p_{t+1} = \gamma p_t^{N-1} + dh_t^{N-1} p_t^{N-1}. \end{cases} \quad (2.14)$$

Conforme mencionamos na seção anterior, não é possível obter os pontos de equilíbrio do modelo explicitamente, mas podemos verificar, através de simulações, a existência de um ponto de equilíbrio com ausência de predadores e um equilíbrio de coexistência das duas espécies, além do ponto de equilíbrio trivial $(0, 0)$, correspondente à extinção de ambas espécies.

2.3.2 Simulações

A análise do modelo é feita através de diagramas de bifurcação nos quais um dos parâmetros é mantido fixo e o outro é variado, observando-se o comportamento das soluções de equilíbrio. São analisados os casos $N = 2, 4, 12$ e 20 .

Novamente consideramos que a cada ano sobrevivem 90% dos predadores e, então, γ será dado por

$$\gamma = \sqrt[N]{0,9}.$$

Bifurcações em relação ao parâmetro r

Primeiramente fixamos o parâmetro $d = 0, 11$ e variamos o parâmetro r . No modelo com apenas uma escala de tempo, o ponto de equilíbrio de coexistência é estável até aproximadamente $r \cong 2, 21$ (ver Figura 2.8), quando ocorre uma bifurcação Flip e o ponto de equilíbrio perde a estabilidade para um ciclo de período 2.

No caso $N = 2$, há um ponto de equilíbrio estável aproximadamente até $r \cong 6, 8$, quando ocorre uma bifurcação de Hopf, conforme podemos observar na Figura 2.24.

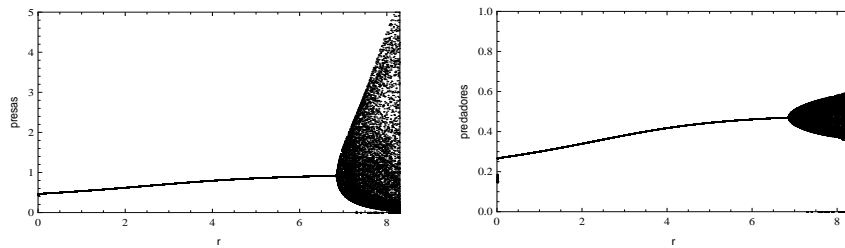


Figura 2.24: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro r , para $N = 2$ e $d = 0, 11$.

Para $N = 4$, o equilíbrio de coexistência é estável até $r \cong 4, 5$, quando ocorre uma bifurcação de Hopf (ver Figura 2.25). Para valores ainda maiores do parâmetro r observamos o surgimento de ciclos de período n . Na Figura 2.26 podemos observar um ciclo de período 12 para as populações de presas e predadores.

Nos casos $N = 12$ e $N = 20$, as soluções têm comportamento semelhante ao descrito anteriormente, mas as bifurcações de Hopf ocorrem para valores de r cada vez menores, respectivamente: $r \cong 3, 7$ e $r \cong 3, 5$ (Figuras 2.27 e 2.28).

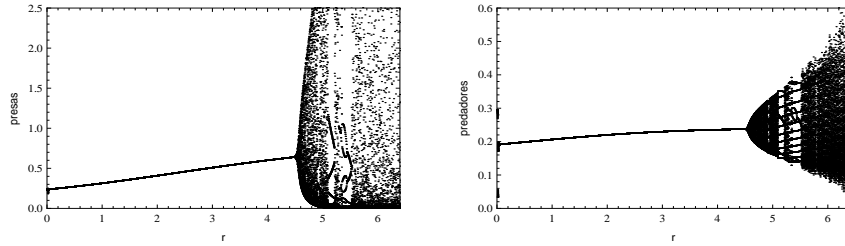


Figura 2.25: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro r , para $N = 4$ e $d = 0, 11$.

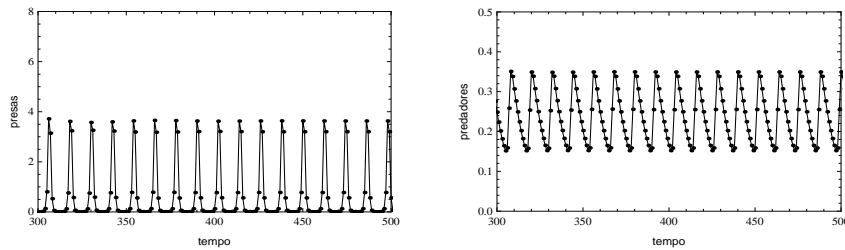


Figura 2.26: Densidades de presas e predadores para $d = 0, 11$, $r = 5, 2$ e $N = 4$.

Bifurcações em relação ao parâmetro d

Agora vamos analisar os diagramas de bifurcação das densidades de equilíbrio para presas e predadores em função do parâmetro d , mantendo $r = 1, 8$. No modelo com uma escala de tempo analisado na seção 2.1, vimos que o ponto de equilíbrio de coexistência $(\frac{1-\gamma}{d}, 1 - \frac{1-\gamma}{d})$ é estável para $1 - \gamma \leq d \leq 2 - \gamma$ (ver Figura 2.6).

Conforme podemos observar na Figura 2.29, no caso $N = 2$ temos estabilidade do ponto de equilíbrio $(1, 0)$ aproximadamente até $d \cong 0, 05$. Em seguida ocorre uma bifurcação transcítica e o equilíbrio, com ausência de predadores, perde a estabilidade para um ponto de equilíbrio de coexistência das duas espécies. Este ponto permanece estável aproximadamente até $d \cong 0, 65$ e da mesma forma que no modelo com uma única escala de tempo, o ponto de equilíbrio de coexistência perde a estabilidade em uma bifurcação de Hopf, a partir da qual teremos soluções periódicas do tipo ciclos limites estáveis.

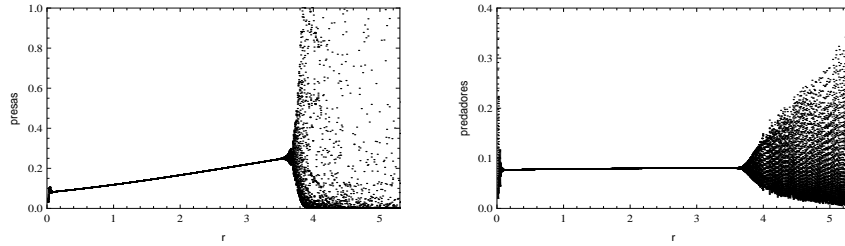


Figura 2.27: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro r , para $N = 12$ e $d = 0, 11$.

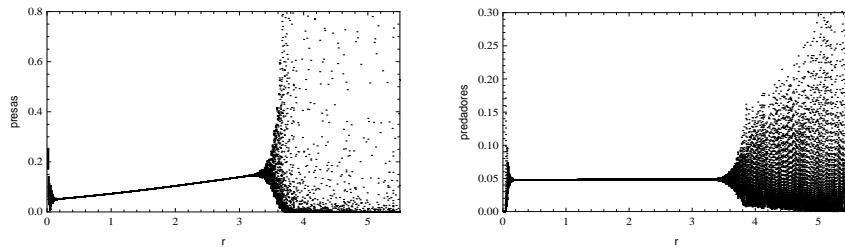


Figura 2.28: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro r , para $N = 20$ e $d = 0, 11$.

Nos casos $N = 4, 12$ e 20 temos um comportamento semelhante ao descrito anteriormente, mas a bifurcação de Hopf ocorre para valores cada vez menores de d : $d \cong 0, 48; 0, 37$ e $0, 30$, respectivamente (Figuras 2.30, 2.31 e 2.32).

Percebemos que fixado $d = 0, 11$, o ponto de equilíbrio de coexistência perde a estabilidade em uma bifurcação de Hopf, enquanto que no caso de uma escala de tempo, o ponto de equilíbrio de coexistência perde a estabilidade numa bifurcação Flip. Para cada valor de N , as barras verticais nas Figuras 2.33 (a) e (b) indicam os intervalos dos parâmetros r e d , respectivamente, para os quais o ponto de equilíbrio de coexistência é estável. Os intervalos de estabilidade do parâmetro r para $N \geq 2$ diminuem conforme aumentamos o parâmetro N (Figura 2.33 (a)). Mesmo assim, os intervalos de estabilidade para o parâmetro r são sempre maiores quando temos a presença de escalas de tempo diferentes.

Fixando-se $r = 1, 8$, o comportamento observado é semelhante àquele do modelo

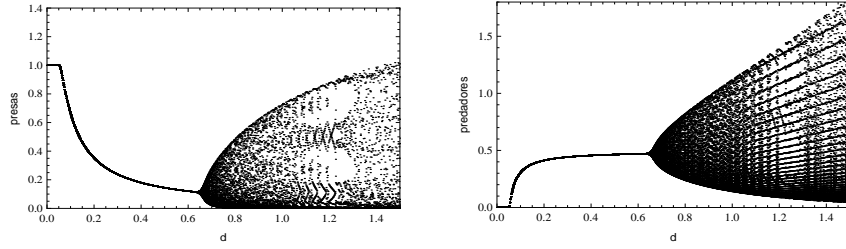


Figura 2.29: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro d , para $N = 2$ e $r = 1, 8$.

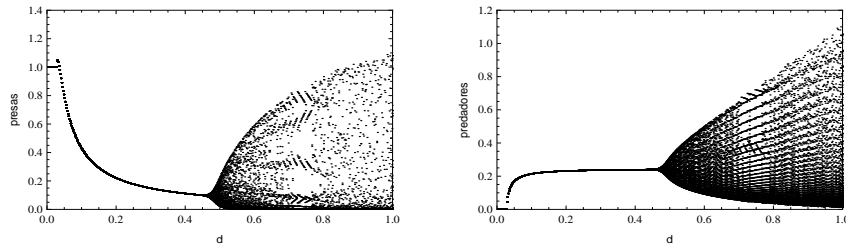


Figura 2.30: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro d , para $N = 4$ e $r = 1, 8$.

com uma única escala, mas os intervalos de estabilidade para o parâmetro d são menores nos modelos com duas escalas e tornam-se cada vez menores quanto maior é o valor de N considerado, o que pode ser observado no gráfico na Figura 2.33 (b).

Finalmente, fixando os parâmetros $d = 0, 11$ e $r = 1, 8$, plotamos as densidades de equilíbrio de presas e predadores para os casos $N = 1, 2, 4, 12$ e 20 , como podemos ver na Figura 2.34 (a) e (b), respectivamente. A densidade de equilíbrio da população de presas diminui conforme N aumenta. Já a densidade de equilíbrio de predadores aumenta quando passamos do modelo com uma única escala para o modelo com duas escalas com $N = 2$. A partir daí a densidade de predadores também diminui conforme N aumenta, chegando a valores mais baixos do que aquele obtido com o modelo com uma única escala, para $N = 12$ e $N = 20$.

Concluimos, então, que ao considerarmos a dinâmica do predador mais rápida do que a dinâmica da presa, para os valores de N considerados, novamente diminui

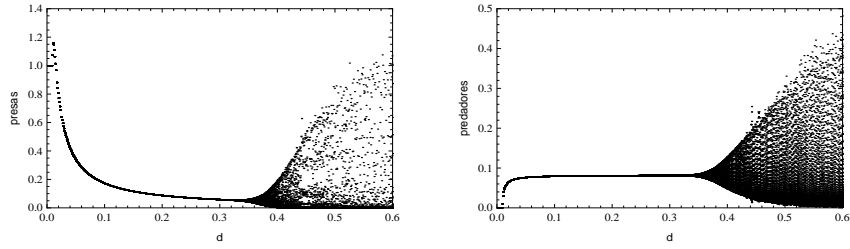


Figura 2.31: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro d , para $N = 12$ e $r = 1, 8$.

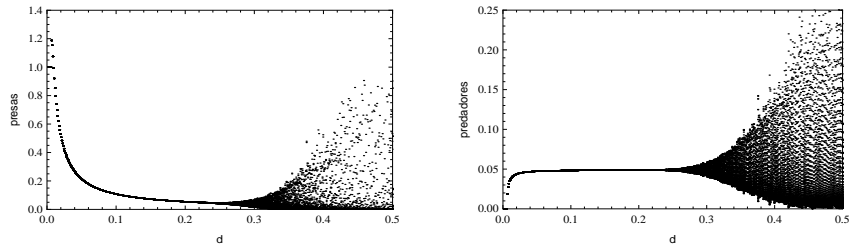


Figura 2.32: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro d , para $N = 20$ e $r = 1, 8$.

o intervalo de valores do parâmetro d no qual temos estabilidade do ponto de coexistência, enquanto aumenta o intervalo do parâmetro r . Se admitirmos que valores grandes de r não fazem sentido num contexto ecológico, então o modelo abordado nesta seção também é mais instável do que o modelo com uma única escala de tempo.

W. Murdoch e colaboradores (Murdoch et al., 2005) argumentam que a eficiência do parasitóide *A. melinus* no controle da cochonilha vermelha (*A. aurantii*) pode estar relacionada ao fato do parasitóide reproduzir-se três vezes a cada geração da cochonilha. Observamos, no modelo proposto, que a presença de múltiplas escalas em uma dinâmica presa-predador pode diminuir o valor do ponto de equilíbrio de coexistência das presas, mantendo a população de presas em níveis muito baixos (Figura 2.34 (a)). Portanto, este resultado do modelo de múltiplas escalas está de acordo com as observações experimentais acerca da interação cochonilha vermelha/parasitóide.

Observamos ainda que a população de predadores pode ser beneficiada com a

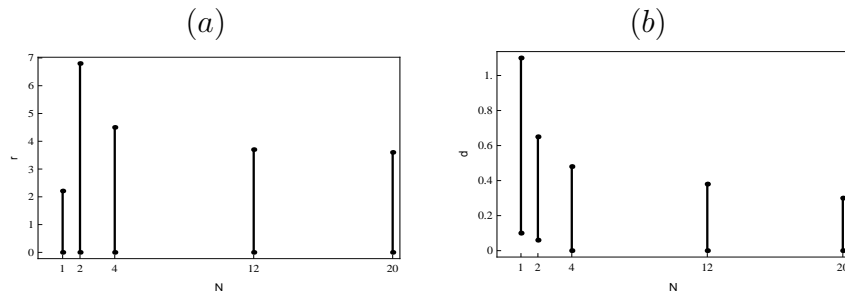


Figura 2.33: Os segmentos verticais representam (a) intervalos de estabilidade para o ponto de equilíbrio de coexistência em relação ao parâmetro r , para $N = 1, 2, 4, 12$ e 20 e $d = 0, 11$; (b) intervalos de estabilidade para o ponto de equilíbrio de coexistência em relação ao parâmetro d , para $N = 1, 2, 4, 12$ e 20 e $r = 1, 8$.

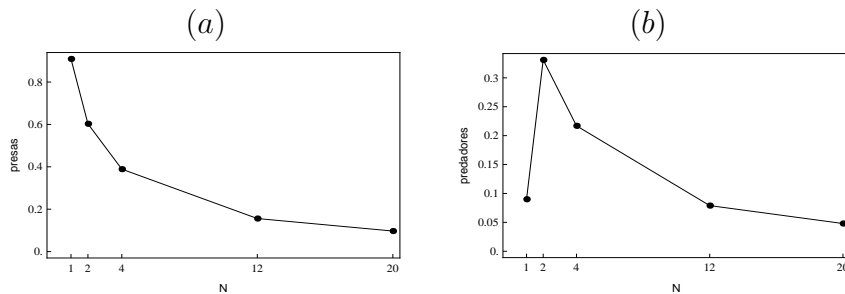


Figura 2.34: (a) densidades de equilíbrio da população de presas com relação a N para $d = 0, 11$ e $r = 1, 8$; (b) densidades de equilíbrio da população de predadores com relação a N para $d = 0, 11$ e $r = 1, 8$.

presença de mais de uma escala de tempo. Para $N = 2$, por exemplo, há um aumento na densidade de equilíbrio dos predadores (Figura 2.34 (b)).

Os diagramas de bifurcação ao longo deste capítulo foram plotados fixando-se $d = 0, 11$ ou $r = 1, 8$. Foram escolhidos estes valores para os parâmetros de forma a obter diagramas de bifurcação que contivessem soluções de equilíbrio estáveis para todos os valores de N considerados neste trabalho.

Capítulo 3

Modelo Presa-Predador Espacialmente Distribuído com Duas Escalas de Tempo

No capítulo anterior consideramos um sistema presa-predador discreto no qual as dinâmicas das espécies ocorriam em escalas de tempo distintas. Porém, não levamos em conta o espaço, ou seja, supomos que os indivíduos estavam homogeneamente distribuídos no habitat.

A consideração do espaço pode desempenhar importante papel na estabilidade populacional, mas a teoria vinha negligenciando este aspecto até recentemente (Solé and Bascompte, 2006). Hassell et al. (1991) destacam que a consideração do espaço com dispersão local entre os sítios pode fazer com que uma interação que de outra maneira seria instável, possa persistir. Isto ocorre porque a heterogeneidade espacial torna possível que, ainda que a população local de um determinado sítio vá à extinção, este seja recolonizado por indivíduos dos sítios vizinhos. Este simples exemplo demonstra o papel estabilizante da componente espacial.

Além disso, a consideração do espaço como variável independente é importante porque, mesmo que o ambiente seja homogêneo, uma distribuição inicial heterogênea das populações pode levar os indivíduos a movimentarem-se de regiões com altas densidades para aquelas com menores densidades (Rodrigues e Mistro, 2007).

Nosso objetivo neste capítulo é considerar populações espacialmente distribuídas e, para isso, utilizamos redes de mapas acoplados. Redes de mapas acoplados ("Coupled Map Lattices") são modelos com as variáveis de espaço e tempo discretas e as

variáveis de estado contínuas. Estes modelos são uma poderosa ferramenta para analisar a formação de padrões espaciais e temporais em interações biológicas e são descritos por um conjunto de equações a diferenças acopladas (Hassell et al., 1991; Solé and Bascompte, 2006).

Os modelos com espaço discreto são frequentemente bem sucedidos porque capturam os aspectos essenciais das interações que são responsáveis pela formação dos padrões macroscópicos. Em muitas situações, espaço discreto é uma melhor descrição da realidade do que modelos com espaço contínuo (Solé and Bascompte, 2006).

Neste capítulo, o modelo que utilizamos como base é o sistema presa-predador com dinâmica do predador rápida e da presa lenta, analisado na seção 2.3. Acrescentamos o espaço como variável independente discreta. O habitat é considerado um domínio bidimensional $m \times m$, dividido em sítios, ou "patches", nos quais se concentram as populações em estudo.

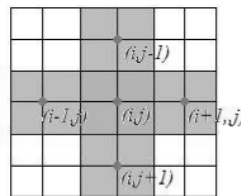


Figura 3.1: Vizinhança de Moore do sítio $x = (i, j)$.

A vizinhança de cada sítio é formada pelos sítios para onde os indivíduos podem migrar. Adotamos a vizinhança de Moore, em que a movimentação dos indivíduos ocorre em quatro direções, norte, sul, leste e oeste, que são os quatro sítios mais próximos, conforme podemos ver na Figura 3.1. Assim, a vizinhança de Moore de $x = (i, j)$ é

$$V_x = \{(i-1, j), (i+1, j), (i, j-1), (i, j+1)\}.$$

A cada etapa de movimentação uma fração constante dos indivíduos deixa o sítio onde se encontra, dispersando-se igualmente para os quatro sítios vizinhos mais próximos.

Em diversas situações ecológicas, partículas e seres vivos descrevem trajetórias

que podem ser consideradas aleatórias durante sua movimentação. Esse movimento aleatório microscópico dos indivíduos é descrito, em nível macroscópico, por um fluxo difusivo clássico (lei de Fick). Podemos citar como exemplos deste processo de espalhamento, insetos herbívoros utilizando movimentos aleatórios como estratégia de busca de alimentos e partículas de pó movimentando-se devido ao choque com as moléculas do meio (Rodrigues, 1998).

Consideramos então que o predador se reproduz N vezes no intervalo de tempo no qual a presa se reproduz uma vez. Assim, admitimos como geração padrão do sistema aquela em que ocorre a reprodução das presas e gerações intermediárias nas quais temos a reprodução dos predadores. Para fins de simplificação, consideramos esta geração padrão como um ano. Durante o ano, entre os eventos reprodutivos das presas, ambas espécies movimentam-se, os predadores crescem segundo um fator dependente da predação, morrem naturalmente e a população de presas reduz-se devido à predação. No final de cada ano, ocorre também, além dos eventos mencionados anteriormente, a reprodução das presas.

3.1 Formulação do Modelo

Os indivíduos estão inicialmente distribuídos em um domínio bidimensional $m \times m$ e movimentam-se segundo um processo de difusão simples. As interações são descritas pelas equações do sistema com dinâmica rápida para o predador e lenta para a presa, analisado na seção 2.3.

Para cada geração, a dinâmica consiste de duas fases: uma de dispersão e uma fase de interação. Na fase de dispersão, uma fração de presas, μ_h , e uma fração de predadores, μ_p , abandona seu sítio, enquanto a fração restante permanece em seu sítio original. Consideramos movimentação aleatória essencialmente local, ou seja, os indivíduos se dispersam igualmente para os quatro sítios vizinhos mais próximos. A Figura 3.2 mostra um esquema desta movimentação; μ é a fração da população que deixa seu sítio. A cada etapa de tempo, uma fração $\frac{\mu}{4}$, proveniente de cada vizinho mais próximo, chega ao sítio $x = (i, j)$ enquanto uma fração $1 - \mu$ permanece nesse sítio.

Na dinâmica rápida temos:

- movimentação das duas espécies,

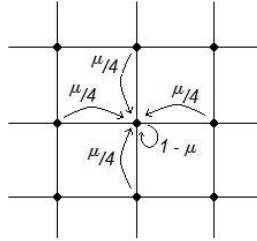


Figura 3.2: Esquema para a movimentação por difusão simples.

- predação (resposta funcional do tipo I),
- mortalidade dos predadores a uma taxa constante,
- crescimento da população de predadores segundo um fator dependente da densidade de presas.

Na dinâmica lenta:

- movimentação das duas espécies,
- predação de acordo com uma resposta funcional do tipo I,
- mortalidade de predadores a uma taxa constante,
- crescimento da população de predadores segundo um fator dependente da densidade de presas,
- reprodução das presas segundo um fator dependente da própria densidade.

Este modelo é descrito por dois sistemas de equações a diferenças: uma dinâmica que descreve o comportamento das espécies durante o ano (dinâmica rápida) e outra que descreve a dinâmica ano a ano (dinâmica lenta). Os anos são representados por um inteiro t e as gerações intermediárias por um inteiro n , logo $0 \leq n \leq N - 1$.

Aqui, $h_{x,t}^n$ e $p_{x,t}^n$ são, respectivamente, as densidades adimensionais de presas e predadores na posição x , na geração intermediária n do ano t . Os parâmetros d , r e γ já foram definidos no capítulo 2 e são considerados positivos. μ_h e μ_p são,

respectivamente, os coeficientes de dispersão da população de presas e predadores. Ainda, $h'_{x,t}{}^n$ e $p'_{x,t}{}^n$ são as densidades de presas e predadores após a movimentação, a cada etapa intermediária n de tempo.

As equações adimensionais e condições iniciais que descrevem a dinâmica rápida são:

$$\left\{ \begin{array}{l} h'_{x,t}{}^n = (1 - \mu_h)h_{x,t}{}^n + \frac{\mu_h}{4} \sum_{y \in V_x} h_{y,t}{}^n, \\ p'_{x,t}{}^n = (1 - \mu_p)p_{x,t}{}^n + \frac{\mu_p}{4} \sum_{y \in V_x} p_{y,t}{}^n, \\ h_{x,t}{}^{n+1} = h'_{x,t}{}^n \exp(-rp'_{x,t}{}^n), \\ p_{x,t}{}^{n+1} = \gamma p'_{x,t}{}^n + dh'_{x,t}{}^n p'_{x,t}{}^n, \\ h_{x,t}^0 = h_{x,t}; \quad p_{x,t}^0 = p_{x,t}. \end{array} \right. \quad (3.1)$$

As duas primeiras equações do sistema (3.1) descrevem a movimentação aleatória de presas e predadores, respectivamente. As outras duas equações retratam as interações entre as espécies detalhadas na seção 2.3.

O sistema adimensional que descreve a dinâmica lenta é:

$$\left\{ \begin{array}{l} h'_{x,t}{}^{N-1} = (1 - \mu_h)h_{x,t}{}^{N-1} + \frac{\mu_h}{4} \sum_{y \in V_x} h_{y,t}{}^{N-1}, \\ p'_{x,t}{}^{N-1} = (1 - \mu_p)p_{x,t}{}^{N-1} + \frac{\mu_p}{4} \sum_{y \in V_x} p_{y,t}{}^{N-1}, \\ h_{x,t+1} = h'_{x,t}{}^{N-1} \exp(r(1 - h'_{x,t}{}^{N-1} - p'_{x,t}{}^{N-1})), \\ p_{x,t+1} = \gamma p'_{x,t}{}^{N-1} + dh'_{x,t}{}^{N-1} p'_{x,t}{}^{N-1}. \end{array} \right. \quad (3.2)$$

Analogamente, as duas primeiras equações em (3.2) representam as movimentações de presas e predadores, respectivamente. A terceira equação incorpora a reprodução anual das presas.

3.2 Simulações

Com o objetivo de analisar a dinâmica espaço-temporal do modelo, realizamos simulações utilizando os sistemas (3.1) e (3.2).

Consideramos que o domínio é um reticulado 30×30 , com fronteiras reflexivas, ou seja, os indivíduos permanecem no interior do domínio. Em outras palavras, não há fluxo através das fronteiras (Solé and Bascompte, 2006).

Todas as simulações começam com densidade inicial de presas igual a 0,2 e de predadores igual a 0,8 no sítio (15,15) e com os demais sítios vazios.

Assim como no modelo sem movimentação, consideramos aqui a taxa de sobrevivência dos predadores, γ , dada por

$$\gamma = \sqrt[N]{0,9},$$

ou seja, a cada ano sobrevivem 90% dos predadores.

3.2.1 Simulações para $d = 0, 11$ e $r = 2, 25$

Fixamos os parâmetros $d = 0, 11$ e $r = 2, 25$ e observamos a variação da densidade total de presas e predadores e sua distribuição espacial. No modelo sem movimentação, para estes valores dos parâmetros d e r observamos ciclos de período 2 para $N = 1$ e estabilidade do equilíbrio de coexistência para $N = 2, 4, 12$ e 20. Quando consideramos o espaço e supomos $\mu_h = 0,99$ e $\mu_p = 0,01$, a população de presas e predadores em cada sítio do domínio, para $N = 1$, torna-se constante para tempos suficientemente grandes (ver Figura 3.3). A Figura 3.4 mostra a distribuição espacial destas populações; os sítios mais escuros representam densidades mais altas e os mais claros referem-se a densidades mais baixas. Observa-se um padrão espacialmente heterogêneo, chamado reticulado cristalino ou "crystal lattice" (Hassell et al., 1991), constante com relação ao tempo.

Ainda para os mesmos valores dos parâmetros, podemos observar nas Figuras 3.5 e 3.6 que, para $N = 2$, a densidade em cada sítio torna-se constante e temos um padrão heterogêneo estável com relação ao tempo do tipo reticulado cristalino, da mesma forma que para $N = 1$.

Para os demais casos, $N = 4, 12$ e 20, e ainda para os mesmos valores dos

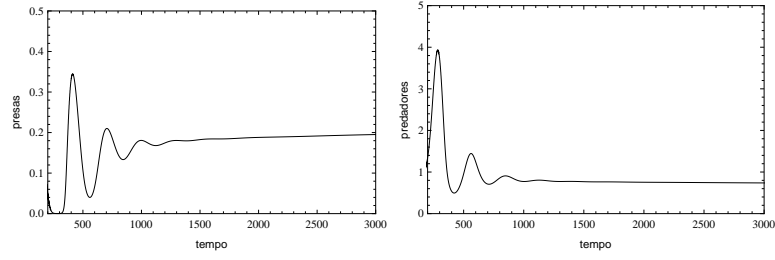


Figura 3.3: Densidades de presas e predadores para $d = 0, 11$, $r = 2, 25$, $\mu_h = 0, 99$, $\mu_p = 0, 01$ e $N = 1$ no sítio $(15, 15)$.

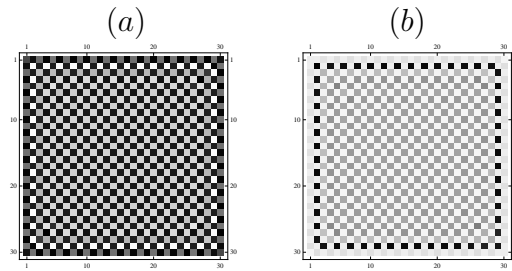


Figura 3.4: Padrões heterogêneos fixos para $d = 0, 11$, $r = 2, 25$, $\mu_h = 0, 99$, $\mu_p = 0, 01$ e $N = 1$ (após 2000 iterações): (a) presas; (b) predadores.

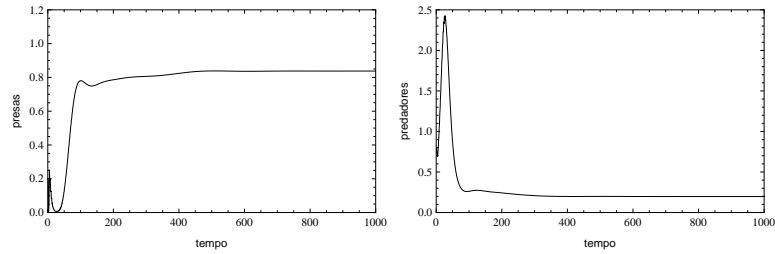


Figura 3.5: Densidades de presas e predadores para $d = 0, 11$, $r = 2, 25$, $\mu_h = 0, 99$, $\mu_p = 0, 01$ e $N = 2$ no sítio $(15, 15)$.

parâmetros, temos estabilidade homogênea do equilíbrio de coexistência; mesmo comportamento observado no modelo sem estrutura espacial.

Considerando agora que o coeficiente de difusão da presa é suficientemente pequeno e o do predador, suficientemente grande, $\mu_h = 0, 01$ e $\mu_p = 0, 99$, observamos que as populações de presas e predadores em cada sítio não ficam estáveis no caso

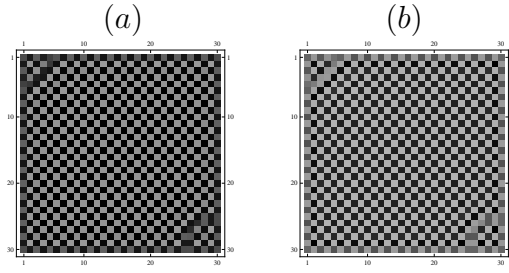


Figura 3.6: Padrões heterogêneos fixos para $d = 0, 11$, $r = 2, 25$, $\mu_h = 0, 99$, $\mu_p = 0, 01$ e $N = 2$ (após 2000 iterações): (a) presas; (b) predadores.

$N = 1$. Nas Figuras 3.7 e 3.8, observamos que a população em cada sítio apresenta um ciclo de período 2 e que o padrão espacial é um quadriculado não constante com relação ao tempo. Apesar de, em cada sítio, ocorrer um ciclo de período 2, a população total no domínio é constante para tempos suficientemente grandes (ver Figura 3.9).

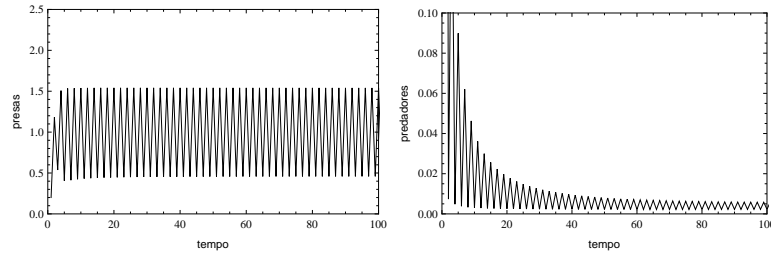


Figura 3.7: Densidades de presas e predadores para $d = 0, 11$, $r = 2, 25$, $\mu_h = 0, 01$, $\mu_p = 0, 99$ e $N = 1$ no sítio (15,15).

Para $N = 2$ ainda observamos que a população torna-se constante em cada sítio e que o padrão espacial é do tipo reticulado cristalino, estável no tempo. Também para $N = 4, 12$ e 20 temos estabilidade homogênea do equilíbrio de coexistência, mesmo comportamento observado quando tínhamos o coeficiente de movimentação da presa sendo extremamente alto e o do predador extremamente baixo.

Observamos, então, que para $N = 1$, com coeficientes de difusão $\mu_h = 0, 99$ e $\mu_p = 0, 01$, a movimentação promove a estabilidade, já que no modelo sem movimentação temos ciclos de período 2 para os valores dos parâmetros d e r considerados nesta subseção. A movimentação com coeficientes $\mu_h = 0, 01$ e $\mu_p = 0, 99$ não promove

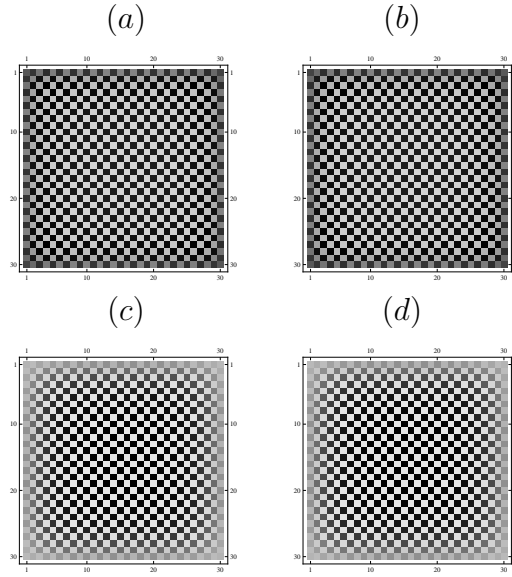


Figura 3.8: Distribuição espacial para $d = 0, 11$, $r = 2, 25$, $\mu_h = 0, 01$, $\mu_p = 0, 99$ e $N = 2$ (iterações 999 e 1000): (a) e (b) presas; (c) e (d) predadores.

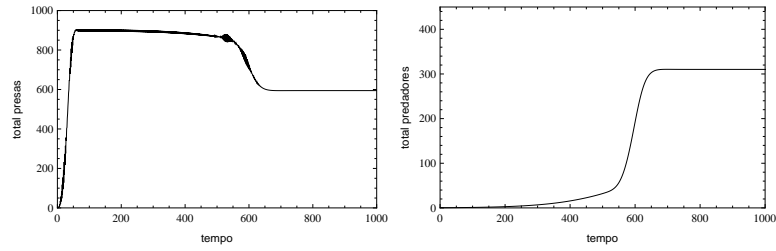


Figura 3.9: Densidades totais de presas e predadores para $d = 0, 11$, $r = 2, 25$, $\mu_h = 0, 01$, $\mu_p = 0, 99$ e $N = 1$.

mais a estabilidade em cada sítio, mas torna a população total de presas e predadores constante para tempos suficientemente grandes.

Além disso, a movimentação levou à formação de padrões espaciais heterogêneos do tipo reticulado cristalino estável, para os casos $N = 1$ e $N = 2$. Para $N \geq 4$ os efeitos homogeneizadores da difusão prevalecem.

Nesta subseção, os valores dos parâmetros de dispersão, μ_h e μ_p , foram escolhidos de tal forma que estejam dentro da região de instabilidade difusiva do modelo com uma única escala de tempo (Silveira, 2010).

3.2.2 Simulações para $d = 0,35$ e $r = 2,2$

Quando $d = 0,35$ e $r = 2,2$, observamos no modelo sem movimentação (capítulo 2) estabilidade do equilíbrio de coexistência para $N = 1, 2$ e 4 e oscilações das densidades de presas e predadores para $N = 12$ e $N = 20$ (ver Figuras 3.10 e 3.12, respectivamente). Quando acrescentamos a movimentação ao modelo, assumindo $\mu_h = 0,2$ e $\mu_p = 0,4$, observamos estabilidade homogênea para $N = 1, 2$ e 4 . Para $N = 12$, a distribuição espacial é homogênea, mas observamos oscilações na população total com relação ao tempo (ver Figura 3.11). Podemos ainda observar que a movimentação aumentou a frequência das oscilações das densidades de presas e predadores.

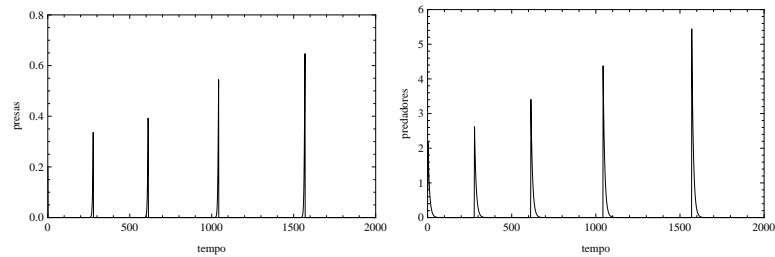


Figura 3.10: Densidades de presas e predadores do modelo sem movimentação, para $d = 0,35$, $r = 2,2$ e $N = 12$.

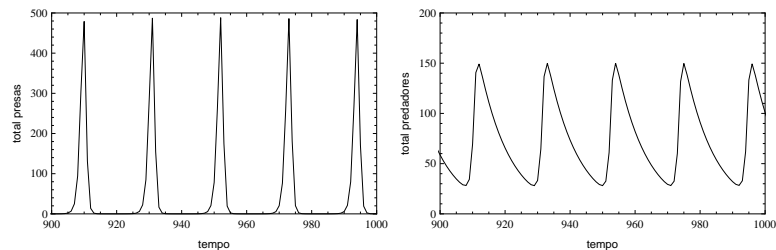


Figura 3.11: Densidades totais de presas e predadores para $d = 0,35$, $r = 2,2$, $\mu_h = 0,2$, $\mu_p = 0,4$ e $N = 12$.

Para $N = 20$ temos também oscilações com relação ao tempo (ver Figura 3.13). Novamente podemos observar um aumento da frequência dos picos de densidades altas de presas e predadores quando consideramos a movimentação. A Figura 3.14

mostra a distribuição espacial heterogênea das populações no domínio, onde podemos observar ondas de perseguição e fuga.

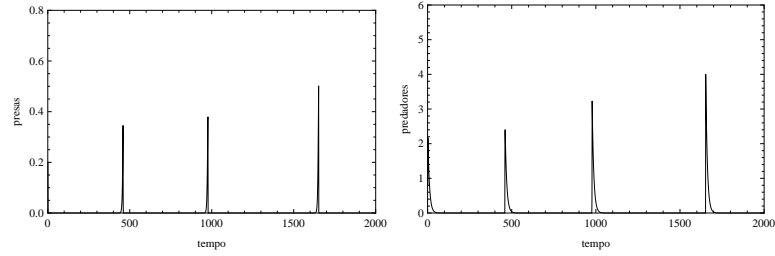


Figura 3.12: Densidades de presas e predadores do modelo sem movimentação, para $d = 0,35$, $r = 2,2$ e $N = 20$.

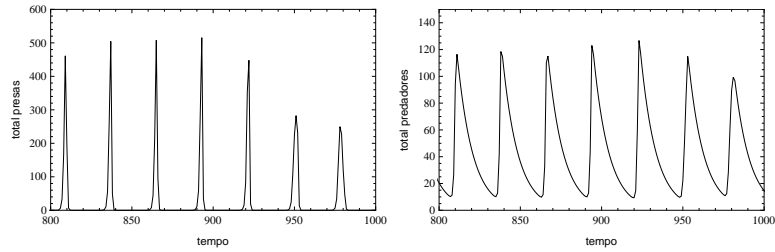


Figura 3.13: Densidades totais de presas e predadores para $d = 0,35$, $r = 2,2$, $\mu_h = 0,2$, $\mu_p = 0,4$ e $N = 20$.

Podemos perceber que para estes últimos valores dos parâmetros analisados, o acréscimo da movimentação não alterou significativamente o comportamento qualitativo do modelo.

3.2.3 Simulações para $d = 1,15$ e $r = 1,8$

Fixamos agora $d = 1,15$ e $r = 1,8$, parâmetros para os quais temos instabilidade no modelo sem movimentação para todos os valores de N considerados neste trabalho. Os coeficientes de difusão são assumidos $\mu_h = 0,99$ e $\mu_p = 0,01$. Nas Figuras 3.15 e 3.16, podemos observar a variação da densidade total de presas e predadores com relação ao tempo e a distribuição espacial heterogênea instável destas populações no domínio para $N = 1$. Da mesma forma, as Figuras 3.17 e 3.18, mostram os gráficos

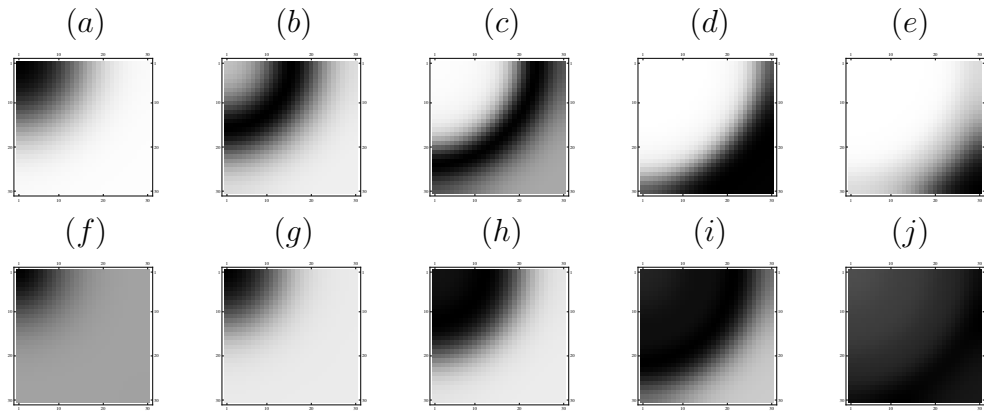


Figura 3.14: Distribuição espacial para $d = 0, 35$, $r = 2, 2$ e $N = 20$ (iterações 949 a 953): (a) - (e) presas; (f) - (j) predadores.

das densidades totais de presas e predadores e da distribuição espacial para $N = 2$. Finalmente, as Figuras 3.19 e 3.20 referem-se ao caso $N = 4$.

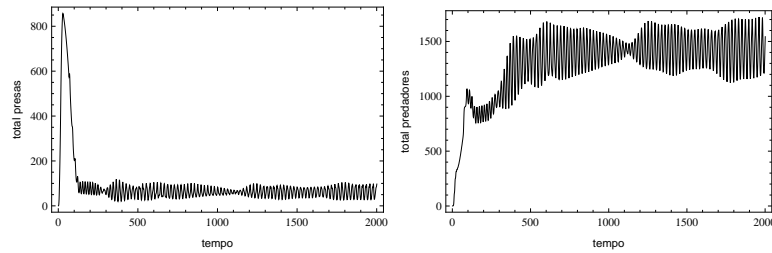


Figura 3.15: Densidades totais de presas e predadores para $d = 1, 15$, $r = 1, 8$, $\mu_h = 0, 99$, $\mu_p = 0, 01$ e $N = 1$.

Para os casos $N = 12$ e $N = 20$ temos também oscilações com relação ao tempo e distribuição espacial heterogênea que varia com o tempo semelhante aos casos $N = 2$ e $N = 4$, mas diminuem as frequências das oscilações.

Para $N = 1$ no modelo sem movimentação, as populações exibiam ciclos limite para estes valores dos parâmetros. Acrescentada a movimentação, as populações totais e as populações em cada sítio oscilam, mas não mais formam ciclos limite. Podemos perceber que para estes valores dos parâmetros a movimentação mantém a instabilidade das populações, exibindo distribuição espacial heterogênea.

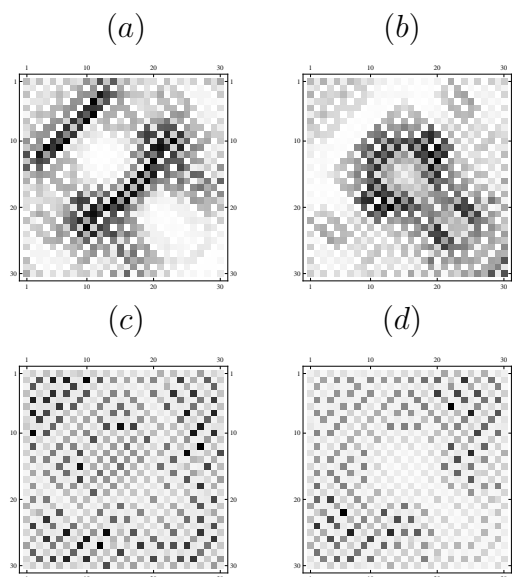


Figura 3.16: Distribuição espacial para $d = 1,15$, $r = 1,8$, $\mu_h = 0,99$, $\mu_p = 0,01$ e $N = 1$ (iterações 1000 e 2000): (a) e (b) presas; (c) e (d) predadores.

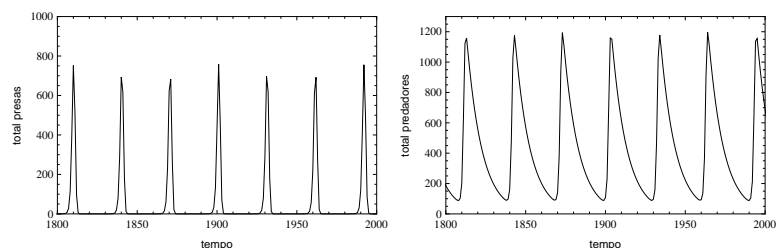


Figura 3.17: Densidades totais de presas e predadores para $d = 1,15$, $r = 1,8$, $\mu_h = 0,99$, $\mu_p = 0,01$ e $N = 2$.

3.2.4 Simulações para $d = 1,7$ e $r = 1,8$

Fixamos agora $d = 1,7$ e $r = 1,8$, parâmetros para os quais temos instabilidade no modelo sem movimentação para todos os valores de N considerados. Na Figura 3.21, podemos observar a variação da densidade total de presas e predadores com relação ao tempo, para $N = 1$.

As Figuras 3.22 e 3.23 mostram a distribuição espacial destas populações no domínio para tempos iniciais e para tempos suficientemente grandes, respectivamente.

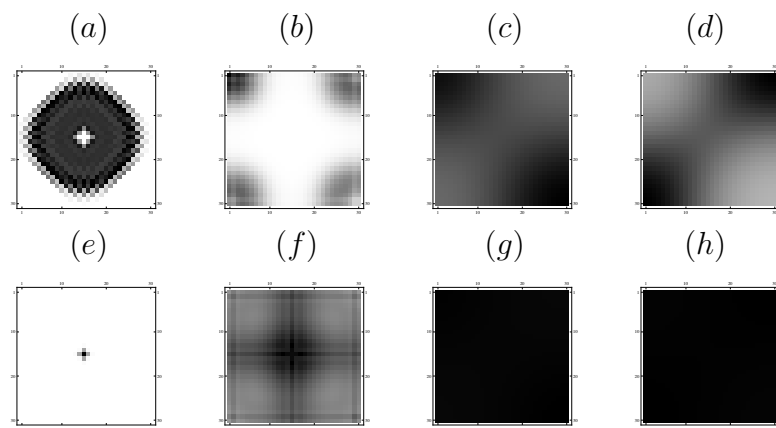


Figura 3.18: Distribuição espacial para $d = 1, 15$, $r = 1, 8$, $\mu_h = 0, 99$, $\mu_p = 0, 01$ e $N = 2$ (iterações 10, 100, 1990 e 1995): (a) - (d) presas; (e) - (h) predadores.

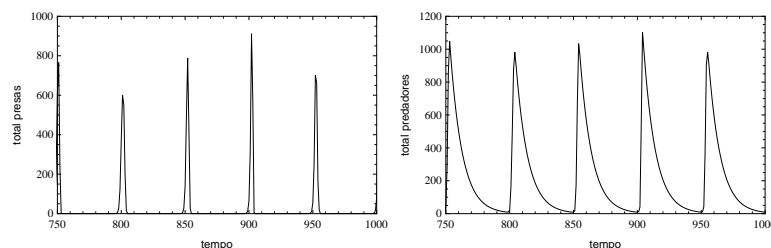


Figura 3.19: Densidades totais de presas e predadores para $d = 1, 15$, $r = 1, 8$, $\mu_h = 0, 99$, $\mu_p = 0, 01$ e $N = 4$.

A Figura 3.24 mostra um corte na distribuição espacial na linha 14, onde podemos observar a densidade de presas e predadores com relação aos sítios desta linha, em diferentes tempos. Esta figura permite visualizar as ondas de perseguição e fuga no domínio.

As Figuras 3.25 e 3.26, trazem os gráficos das densidades totais de presas e predadores e da distribuição espacial para $N = 2$. Finalmente, as Figuras 3.27 e 3.28 referem-se ao caso $N = 4$. Não se pode dizer que a distribuição espacial para $N = 2$ e $N = 4$ seja caos espacial, pois há uma certa organização na perseguição/fuga de predadores e presas.

A partir das simulações realizadas podemos perceber que ao considerarmos a movimentação dos indivíduos podemos observar a formação de alguns padrões es-

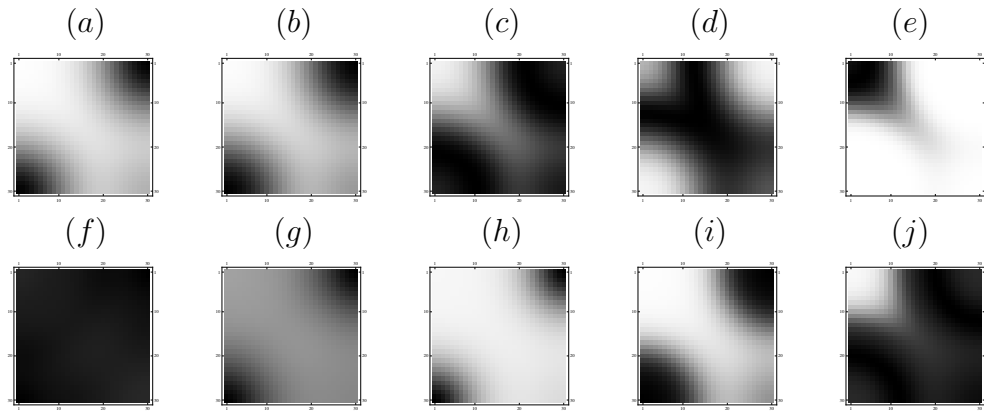


Figura 3.20: Distribuição espacial para $d = 1, 15$, $r = 1, 8$, $\mu_h = 0, 99$, $\mu_p = 0, 01$ e $N = 4$ (iterações 950-954): (a) - (e) presas; (f) - (j) predadores.

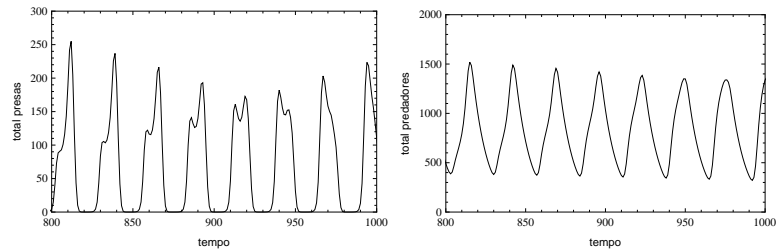


Figura 3.21: Densidades totais de presas e predadores para $d = 1, 7$, $r = 1, 8$, $\mu_h = 0, 2$, $\mu_p = 0, 4$ e $N = 1$.

paciais, como reticulado cristalino estável, ondas de perseguição e fuga, além da distribuição homogênea.

Podemos observar também que, de modo geral, a movimentação promove a estabilidade do modelo.

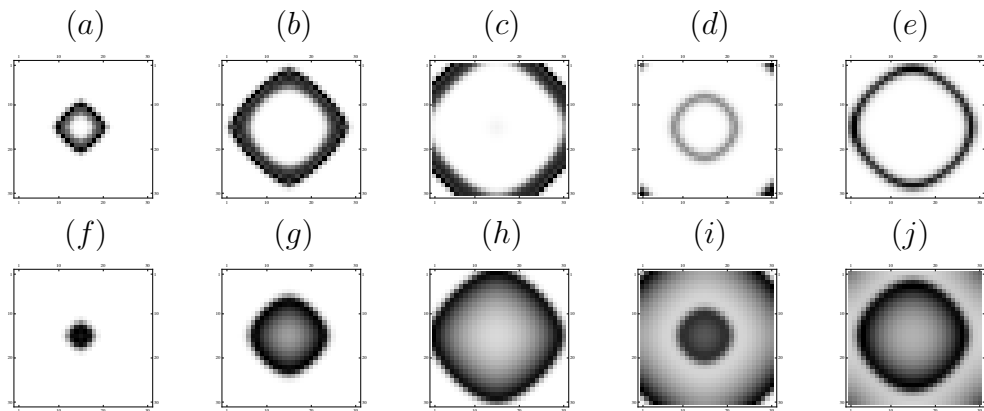


Figura 3.22: Distribuição espacial para $d = 1,7$, $r = 1,8$, $\mu_h = 0,2$, $\mu_p = 0,4$ e $N = 1$ (iterações 10, 20, 30, 40 e 50): (a) - (e) presas; (f) - (j) predadores.

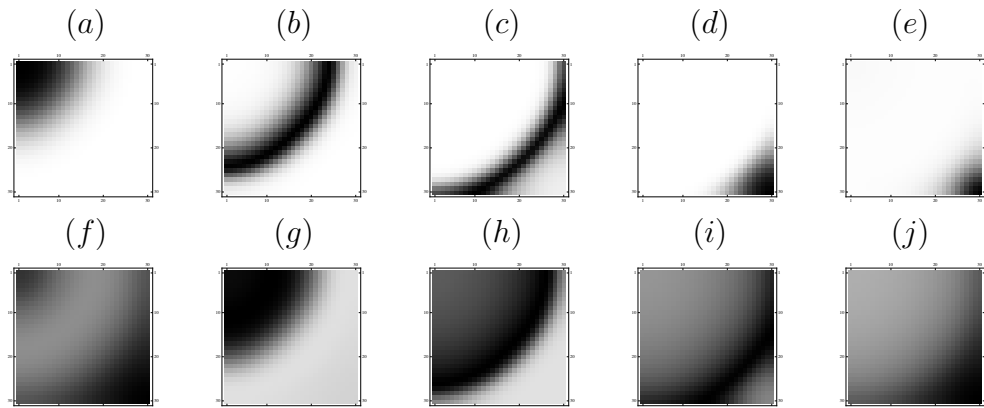


Figura 3.23: Distribuição espacial para $d = 1,7$, $r = 1,8$, $\mu_h = 0,2$, $\mu_p = 0,4$ e $N = 1$ (iterações 965, 969, 973, 977 e 981): (a) - (e) presas; (f) - (j) predadores.

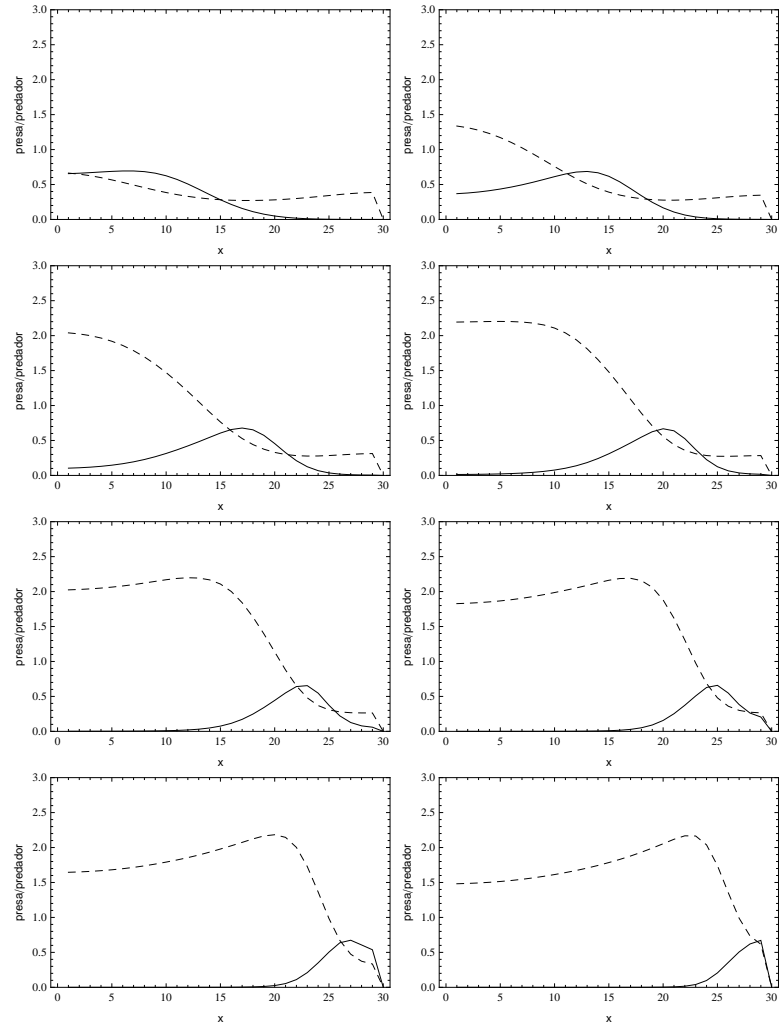


Figura 3.24: Densidades de presas (curva contínua) e predadores (curva tracejada) na linha 14 do domínio, para $d = 1, 7, 8$, $r = 1, 8$, $\mu_h = 0, 2$, $\mu_p = 0, 4$ e $N = 1$ (iterações 994 – 1001).

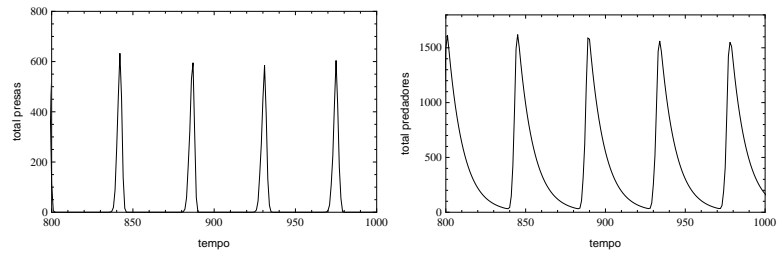


Figura 3.25: Densidades totais de presas e predadores para $d = 1,7$, $r = 1,8$, $\mu_h = 0,2$, $\mu_p = 0,4$ e $N = 2$.

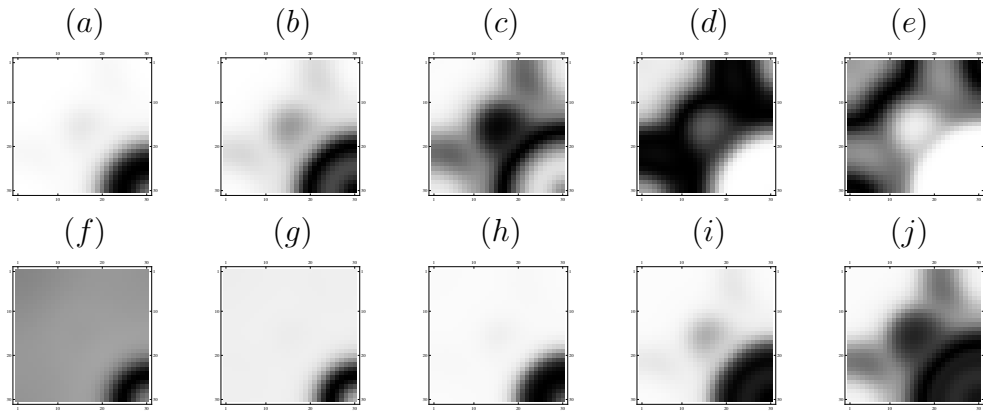


Figura 3.26: Distribuição espacial para $d = 1,7$, $r = 1,8$, $\mu_h = 0,2$, $\mu_p = 0,4$ e $N = 2$ (iterações 972-976): (a) - (e) presas; (f) - (j) predadores.

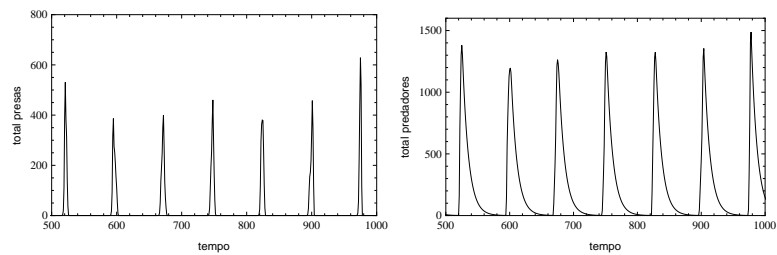


Figura 3.27: Densidades totais de presas e predadores para $d = 1,7$, $r = 1,8$, $\mu_h = 0,2$, $\mu_p = 0,4$ e $N = 4$.

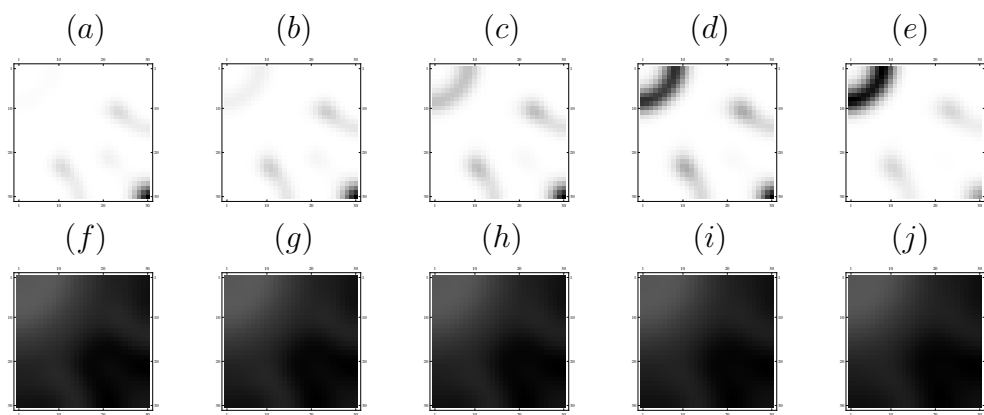


Figura 3.28: Distribuição espacial para $d = 1,7$, $r = 1,8$, $\mu_h = 0,2$, $\mu_p = 0,4$ e $N = 4$ (iterações 986 - 990): (a) - (e) presas; (f) - (j) predadores.

Conclusões

A identificação de múltiplas escalas de tempo pode auxiliar na compreensão de fenômenos observados em interações presa-predador e parasitóide-hospedeiro.

Os modelos semidiscretos para interações presa-predador apresentam a desvantagem de que as equações diferenciais que descrevem a dinâmica rápida, em geral, não podem ser resolvidas analiticamente. Em tais casos, faz-se necessário o uso de métodos numéricos para compreender o comportamento do modelo.

Neste trabalho propomos um modelo discreto com múltiplas escalas de tempo. Devido à sua formulação, modelos deste tipo são mais flexíveis no sentido que permitem uma escolha mais adequada das múltiplas escalas envolvidas no fenômeno biológico. Além disso, permitem uma implementação computacional sem maiores custos e problemas. Mais especificamente, analisamos dois modelos: um modelo com crescimento rápido para a presa e crescimento lento para o predador e outro com dinâmica da presa lenta e dinâmica do predador rápida. Um modelo discreto espacialmente distribuído com dinâmica rápida do predador e lenta da presa também foi estudado.

Os resultados mostram que, de modo geral, o reconhecimento de duas escalas de tempo distintas pode alterar significativamente as previsões dos modelos presa-predador. Nos dois modelos espacialmente homogêneos estudados, a região de estabilidade do equilíbrio de coexistência é modificada pela inclusão de diferentes escalas para presas e predadores. No modelo com dinâmica rápida para a presa e lenta para o predador, observamos que, com o aumento de N , a densidade de equilíbrio das presas diminui enquanto a densidade de equilíbrio dos predadores aumenta. Para o modelo no qual o predador apresenta dinâmica mais rápida que a presa, os predadores apresentam um aumento na densidade de equilíbrio para $N = 2$ e um posterior decréscimo com o aumento da diferença entre as escalas de tempo. A densidade de equilíbrio das presas, por outro lado, diminui conforme aumentamos o valor de N .

No modelo espacialmente distribuído, a difusão clássica promove um aumento da frequência das oscilações nas densidades populacionais totais de presas e predadores. Verificamos também a formação de padrões espaciais como reticulados cristalinos estáveis e ondas de perseguição e fuga.

Uma extensão natural para os modelos discretos explorados no capítulo 2, é a substituição da dinâmica tipo I para a predação por uma resposta funcional do tipo II, onde a predação apresenta um efeito de saturação (Neubert and Kot, 1992). Outra questão que merece ser desenvolvida é a inclusão da movimentação orientada de presas e predadores (Silveira, 2010) nos modelos espacialmente distribuídos com múltiplas escalas de tempo propostos no capítulo 3.

Finalmente, gostaríamos de destacar que as idéias propostas neste trabalho permitem uma aplicação imediata. Elas podem ser aplicadas a outros fenômenos que apresentam diferentes escalas, como por exemplo, na modelagem de doenças transmitidas por vetores que, em geral, apresentam uma dinâmica vital em escala diferente da dos seres humanos.

Apêndice: Critério de Estabilidade para Sistemas de Equações a Diferenças

A seguir apresentamos um critério para a verificação da estabilidade assintótica local de uma solução de equilíbrio para um sistema de equações a diferenças de primeira ordem bidimensional, retirado do livro *An Introduction to Mathematical Biology*, de L. J. S. Allen (Allen, 2007).

Theorem 1. *Suponha que as funções $f(h, p)$ e $g(h, p)$ têm derivadas parciais de primeira ordem contínuas em h e p em algum conjunto aberto em \mathbb{R}^2 que contém o ponto (\bar{h}, \bar{p}) . Assim o ponto de equilíbrio (\bar{h}, \bar{p}) do sistema não linear*

$$\begin{cases} h_{t+1} = f(h_t, p_t), \\ p_{t+1} = g(h_t, p_t), \end{cases}$$

é localmente assintoticamente estável, ou seja, os autovalores λ_i da matriz jacobiana J avaliada no ponto de equilíbrio satisfazem $|\lambda_i| < 1$, se e somente se

$$|\text{Tr} J| < 1 + \det J < 2. \quad (\text{A.1})$$

O equilíbrio é instável se algum $|\lambda_i| > 1$, isto é, se alguma das três desigualdades é satisfeita:

$$\text{Tr} J > 1 + \det J, \quad \text{Tr} J < -1 - \det J, \quad \text{ou} \quad \det J > 1. \quad (\text{A.2})$$

Demonstração. É preciso mostrar que a condição (A.1) vale se e somente se os auto-

valores λ_i da matriz jacobiana J avaliada no ponto de equilíbrio satisfazem $|\lambda_i| < 1$.

Denotemos $\tau = \text{Tr}J$ e $\delta = \det J$. Assim, a equação característica da matriz Jacobiana J é

$$p(\lambda) = \lambda^2 - \tau\lambda + \delta.$$

Os autovalores são os zeros de $p(\lambda)$, isto é,

$$\lambda_{1,2} = \frac{\tau \pm \sqrt{\tau^2 - 4\delta}}{2}.$$

Mostraremos que $|\lambda_i| < 1$ se e somente se $|\tau| < 1 + \delta < 2$.

Primeiramente provaremos que $|\lambda_i| < 1$ implica $|\tau| < 1 + \delta < 2$. Dois casos serão considerados: quando os autovalores são reais e quando eles são complexos conjugados.

Caso 1: Suponha $|\lambda_i| < 1$ e que os autovalores são reais. Então $\tau^2 \geq 4\delta$. A parábola cruza o eixo λ em dois lugares: λ_1 e λ_2 . Suponha $\lambda_2 \leq \lambda_1$. Como o vértice da parábola ocorre em $\frac{\tau}{2}$, segue a partir da hipótese de que $|\lambda_i| < 1$ que

$$-1 < \lambda_2 \leq \frac{\tau}{2} \leq \lambda_1 < 1.$$

Assim, $\frac{\tau}{2} < 1$. Então

$$4 > \tau^2 \geq 4\delta \implies \delta < 1.$$

Além disso,

$$\left| \frac{\tau}{2} - 1 \right| > \left| \frac{\tau}{2} - \lambda_1 \right| \text{ e } \left| \frac{\tau}{2} + 1 \right| > \left| \frac{\tau}{2} - \lambda_2 \right|.$$

Como

$$\left| \frac{\tau}{2} - \lambda_i \right| = \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\delta}}{2},$$

segue que

$$1 - \frac{|\tau|}{2} > \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\delta}}{2}.$$

Elevando-se ao quadrado ambos os lados da desigualdade acima, obtemos

$$1 - |\tau| + \frac{\tau^2}{4} > \frac{(\tau^2 - 4\delta)}{4}.$$

Simplificando, obtemos $1 + \delta > |\tau|$. Assim, $|\lambda_i| < 1$ implica $|\tau| < 1 + \delta < 2$.

Caso 2: Suponha $|\lambda_i| < 1$ e que os autovalores são complexos conjugados. Então

$\tau^2 < 4\delta$ e os autovalores são

$$\lambda_{1,2} = \frac{\tau}{2} \pm i \frac{\sqrt{4\delta - \tau^2}}{2},$$

e satisfazem

$$|\lambda_i|^2 = \frac{\tau^2}{4} + \delta - \frac{\tau^2}{4} = \delta.$$

Assim, $0 < \delta < 1$. Mas

$$\tau^2 < 4\delta \implies |\tau| < 2\sqrt{\delta} \text{ e } 2\sqrt{\delta} < 1 + \delta.$$

Logo, $|\lambda_i| < 1$ implica $|\tau| < 1 + \delta < 2$.

Agora mostraremos que $|\tau| < 1 + \delta < 2$ implica $|\lambda_i| < 1$. Novamente consideraremos dois casos: quando os autovalores são reais e quando eles são complexos.

Caso 1: Suponha $|\tau| < 1 + \delta < 2$ e que os autovalores λ_i são reais, ou seja, $\tau^2 \geq 4\delta$. Denote

$$\lambda_1 = \frac{\tau}{2} + \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\delta}}{2},$$

e

$$\lambda_2 = \frac{\tau}{2} - \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\delta}}{2},$$

tal que $\lambda_2 \leq \lambda_1$. Precisamos mostrar que $\lambda_1 < 1$ e $\lambda_2 > -1$. Rearranjando a desigualdade $|\tau| < 1 + \delta$ obtemos $1 - |\tau| > -\delta$. Adicionando $\tau^2/4$ a ambos os lados da desigualdade, resulta

$$\left(1 - \frac{|\tau|}{2}\right)^2 > \tau^2/4 - \delta \geq 0,$$

e tomando a raiz quadrada de ambos os lados,

$$1 - \frac{|\tau|}{2} > \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\delta}}{2}.$$

Assim,

$$1 > \frac{|\tau|}{2} + \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\delta}}{2} \geq \lambda_1$$

e

$$-1 < -\frac{|\tau|}{2} - \frac{\sqrt{\tau^2 - 4\delta}}{2} \leq \lambda_2.$$

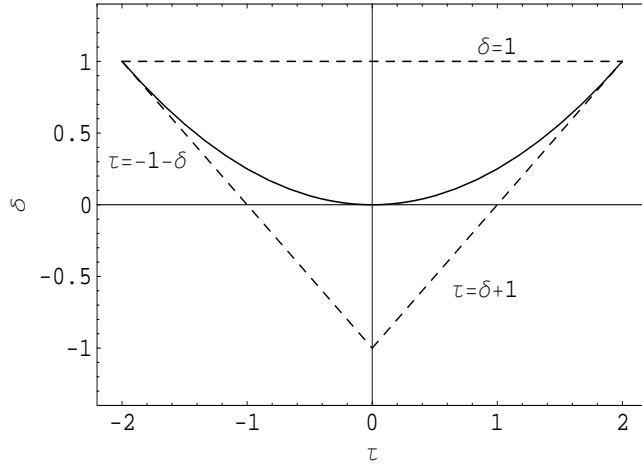


Figura A.1: Região de estabilidade do ponto de equilíbrio.

O primeiro caso está provado.

Caso 2: Suponha $|\tau| < 1 + \delta < 2$ e que os autovalores λ_i são complexos. Então $|\lambda_i|^2 = \delta < 1$. Todos os casos foram verificados. \square

Na Figura A.1, a região triangular dentro das curvas pontilhadas são os valores de τ e δ para os quais a condição (A.1) é satisfeita e ambos autovalores têm módulo menor do que um. A curva contínua representa a equação $\tau^2 = 4\delta$, então abaixo dela os autovalores são reais e acima os autovalores são complexos conjugados. Tomando-se valores de τ e δ de modo que a fronteira $\tau = \delta + 1$ seja ultrapassada temos autovalores reais, $\lambda_1 > 1$ e é satisfeita a primeira condição de instabilidade (A.2), $\tau > \delta + 1$. Saindo da região triangular pela fronteira $\tau = -1 - \delta$ também temos autovalores reais, mas agora $\lambda_2 < -1$ e $\tau < -1 - \delta$. Por fim, cruzando-se a fronteira $\delta = 1$ resulta que ambos os autovalores são complexos conjugados e $|\lambda_i| > 1$ para $i = 1, 2$.

Referências Bibliográficas

- [1] Allen, L. J. *An Introduction to Mathematical Biology*. Pearson Prentice Hall, New Jersey, 2007.
- [2] Boyce, W. E., DiPrima, R. C. *Equações Diferenciais Elementares e Problemas de Valores de Contorno*. LTC, Rio de Janeiro, 2005.
- [3] Bronson, R. *Moderna Introdução às Equações Diferenciais*. Coleção Schaum. McGRAW-HILL, São Paulo, 1977.
- [4] Edelstein-Keshet, L. *Mathematical Models in Biology*. McGraw-Hill. New York, 1988.
- [5] Hassell, M. P., Comins, H. N., May, R. M. *Spatial structure and chaos in insect population dynamics*, Nature 353 (1991), 255-258.
- [6] Holmes, M. H. *Introduction to Perturbation Methods*, Texts in Applied Mathematics 20, Springer-Verlag, New York, 1995.
- [7] Holmes, M. H. *The Method of Multiple Scales*, Proceedings of Symposia in Applied Mathematics 56 (1999), 23-46.
- [8] Kot, M. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 2001.
- [9] Kot, M., Lewis, M. A., Neubert, M. G. *Dispersal and Pattern Formation in a Discrete-Time Predator-Prey Model*. *Theoretical Population Biology* 48 (1995), 7-43.
- [10] Levin, S. A. *The Problem of Pattern and Scale in Ecology*, Ecology 73 (1992), 1943-1967.

- [11] Murdoch, W. W., Briggs, C. J., Nisbet, R. M. *Consumer-resource dynamics*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 2003.
- [12] Murdoch, W. W., Briggs, C. J., Swarbrick, S. *Host Suppression and Stability in a Parasitoid-Host System: Experimental Demonstration*, *Science* 309 (2005), 610-613.
- [13] Murray, J. D. *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, Berlin, 1993.
- [14] Neubert, M. G., Kot, M. *The Subcritical Collapse of Predator Populations in Discrete-Time Predator-Prey Models*, *Mathematical Biosciences* 110 (1992), 45-66.
- [15] Pachepsky, E., Nisbet, R. M., Murdoch, W. W. *Between Discrete and Continuous: Consumer-Resource Dynamics with Synchronized Reproduction*, *Ecology* 89 (2008), 280-288.
- [16] Rodrigues, L. A. D. *O Acaso e a Decisão: Modelos Matemáticos para Dispersão Populacional*. Tese de Doutorado, Matemática Aplicada, IMECC - UNICAMP, 1998.
- [17] Rodrigues, L. A. D., Mistro, D. C. *Modelos Discretos Espacialmente Distribuídos em Dinâmica Populacional*. XIV Congresso Latino-Americano de Biomatemática. Campinas - Brasil, 2007.
- [18] Segel, L. A. *Modeling dynamic phenomena in molecular and cellular biology*, Cambridge University Press, 1984.
- [19] Shigesada, N. *Spatial Distribution of Rapidly Dispersing Animals in Heterogeneous Environments*. In: *Lecture Notes in Biomathematics 54: Mathematical Ecology*, S. A. Levin and T. G. Hallam (eds). Springer (1984), 478-491.
- [20] Shigesada, N. *On the spatial distributions of dispersing animals*. In: *Lectures in Applied Math and Informatics*, L. A. Ricciardi (ed). Manchester University Press (1990), 170-205.
- [21] Silveira, P. A. *Perseguição e Fuga em Modelos Presa-Predador*. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Matemática, UFSM, 2010.

- [22] Solé, R., Bacompte, J. *Self-Organization in Complex Ecosystems*. Princeton University Press, 2006.
- [23] Sotomayor, J. *Lições de equações diferenciais ordinárias*. Instituto de Matemática Pura e Aplicada, Rio de Janeiro, 1979.
- [24] Strogatz, S. H. *Nonlinear Dynamics and Chaos*. The Advanced Book Program. Addison-Wesley Publishing Company, Massachusetts, 1994.