Sistema Presa-Predador com Duas Escalas de Crescimento: Presa Rápida × Predador Lento

Luiz A. D. Rodrigues¹, Diomar C. Mistro², Depto. de Matemática, UFSM, Santa Maria/RS.

> Carina L. Andrade³, PPGMat, UFSM, Santa Maria/RS.

Resumo. O objetivo principal deste trabalho é analisar a presença de duas escalas distintas de tempo em um sistema presa-predador. Propomos um modelo que considera uma dinâmica vital rápida para as presas e uma dinâmica lenta para o predador. Observamos que a inclusão de diferentes escalas de tempo modifica a região de estabilidade do 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.

Palavras-chave: Múltiplas Escalas; Presa-Predador; Modelos Discretos.

1. Introdução

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.

Em sistemas presa-predador nem sempre a reprodução das espécies ocorre de maneira sincronizada. Pode ocorrer que as espécies se reproduzam em intervalos diferentes de tempo. Neste caso, a formulação tradicional dos modelos com tempo discreto não é apropriada porque supõe que a cada geração ocorre, de maneira sincronizada, a reprodução de ambos, presas e predadores.

Neste trabalho, apresentamos um modelo presa-predador no qual as presas têm dinâmica vital rápida quando comparada à dinâmica dos predadores (Andrade, 2009).

¹ladiazrodrigues@gmail.com

²dcmistro@gmail.com

³carinalandrade@gmail.com

Isto significa que as etapas reprodutivas das presas são mais frequentes que a 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) e a predação de insetos por pássaros ou répteis.

Para introduzir estas duas escalas de tempo, consideramos como geração padrão do modelo aquela em que ocorre a reprodução dos predadores e admitimos gerações intermediárias nas quais as presas se reproduzem.

2. Modelo

A escala padrão do modelo será o intervalo de tempo de reprodução dos predadores, o qual por simplicidade vamos considerar igual a 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. O parâmetro N representa o número de vezes que as presas se reproduzem em uma única geração dos predadores.

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 os 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 (etapas reprodutivas da presa) dentro deste último ano (Andrade, 2009).

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

A dinâmica rápida é descrita pelas seguintes equações discretas sujeitas às condições iniciais:

$$\begin{cases}
H_t^{n+1} = H_t^n \exp\left(r\left(1 - \frac{H_t^n}{k}\right) - aP_t^n\right), \\
P_t^{n+1} = \gamma P_t^n, \\
H_t^0 = H_t, \qquad P_t^0 = P_t.
\end{cases}$$
(2.1)

Aqui, $H_t^n \in P_t^n$ denotam, respectivamente, a densidade de presas e predadores na geração intermediária n do ano $t \in H_t \in P_t$ representam as densidades no início do ano, ou seja, imediatamente após um evento reprodutivo dos predadores.

A dinâmica lenta é descrita por:

$$\begin{cases} H_{t+1} = H_t^{N-1} \exp\left(r\left(1 - \frac{H_t^{N-1}}{k}\right) - aP_t^{N-1}\right), \\ P_{t+1} = \gamma P_t^{N-1} + b\left(\sum_{n=0}^{N-1} H_t^n\right) P_t^{N-1}, \end{cases}$$
(2.2)

onde $r,\,k,\,a,\,\gamma$ ebsão parâmetros positivos.

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. O termo γP_t , $0 < \gamma < 1$, é o número de predadores que sobrevive a cada geração.

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:

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

Aqui $h_t^n \in p_t^n$ são, respectivamente, as densidades adimensionais de presas e predadores na geração intermediária n do ano $t \in d$ é um parâmetro adimensional que relaciona a capacidade suporte das presas com a taxa de eficiência de conversão do predador.

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

$$\begin{cases}
h_t^{n+1} = h_t^n \exp(r(1 - h_t^n - p_t^n)), \\
p_t^{n+1} = \gamma p_t^n, \\
h_t^0 = h_t, \quad p_t^0 = p_t.
\end{cases}$$
(2.3)

O sistema adimensional que descreve a dinâmica lenta é:

$$\begin{pmatrix}
h_{t+1} = h_t^{N-1} \exp(r(1 - h_t^{N-1} - p_t^{N-1})), \\
p_{t+1} = \gamma p_t^{N-1} + d\left(\sum_{n=0}^{N-1} h_t^n\right) p_t^{N-1}.
\end{cases}$$
(2.4)

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 (2.3) e (2.4), 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.

3 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

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

Os diagramas de bifurcação são construídos fixando-se d = 0, 11 e variando r e, fixando-se r = 1, 8 e variando d. 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.

3.1 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 1).

Através de simulações podemos perceber que a região de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência aumenta 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 o surgimento de outro equilíbrio estável. Dependendo das condições iniciais, o sistema converge para um ou outro equilíbrio de coexistência (ver Figura 2(a)). A partir de cada um deles, observamos o surgimento de ciclos de período 2^n e comportamento aparentemente caótico, à medida que r aumenta.

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, este intervalo é maior do que nos casos anteriores (N = 1 e N = 2). Este ponto de equilíbrio de coexistência só perderá a estabilidade em $r \cong 8, 9$, quando ocorre uma bifurcação do tipo



Figura 1: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro r, para N = 1 e d = 0, 11: (a) presas e (b) predadores.

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(b)).

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 $r \approx 24, 7$, conforme podemos ver na figura 2(c).

Finalmente, para o caso N = 20 temos estabilidade de um ponto de equilíbrio de coexistência até $r \cong 35, 8$ (Figura 2(d)). Para r = 35, 9 podemos observar o surgimento de ciclos limites (ver Figura 3(a)), para r = 36, ciclos de período 5 (Figura 3(b)), e para r = 36, 1, comportamento aparentemente caótico.

3.2 Bifurcações em relação ao parâmetro d

No caso N = 1, ocorre a estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência $\left(\frac{1-\gamma}{d}, 1-\frac{1-\gamma}{d}\right)$, para valores de d entre $1-\gamma \in 2-\gamma$. Quando $d = 1-\gamma = 0, 1$, temos uma bifurcação transcrítica, 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 o ponto de coexistência perde a estabilidade e temos o surgimento de ciclos limites estáveis (ver Figura 4).

No caso N = 2, temos estabilidade do ponto de equilíbrio (1,0) até $d \approx 0,05$. Em seguida, ocorre uma bifurcação transcrítica e o equilíbrio com ausência de predadores perde a estabilidade para um ponto de equilíbrio de coexistência das duas espécies. Este ponto



Figura 2: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro r para d = 0, 11: (a) N = 2, (b) N = 4, (c) N = 12 e (d) N = 20.

permanece estável até $d \approx 0,76$ 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 temos soluções periódicas do tipo ciclos limites estáveis (ver figura 5(a)).

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 5(b)-(d).

O gráfico da Figura 6(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.

Para d = 0, 11, 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



Figura 3: (a) Plano de fase para N = 20, d = 0, 11 e r = 35, 9. (b) Densidade de presas para N = 20, d = 0, 11 e r = 36.



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

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 6(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 7 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.

4. Conclusões

Neste trabalho propomos um modelo discreto com múltiplas escalas de tempo, mais especificamente, analisamos um modelo com crescimento rápido para a presa e crescimento lento para o predador. Devido à sua formulação, modelos deste tipo são mais flexíveis



Figura 5: Diagramas de bifurcação com relação ao parâmetro d, para r=1,8: (a) N=2, (b) N=4, (c) N=12 e (d) N=20.



Figura 6: 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.



Figura 7: (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.

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.

Os resultados mostram que, de modo geral, o reconhecimento de duas escalas de tempo distintas pode alterar significativamente as previsões dos modelos presa-predador. No modelo estudado, a região de estabilidade do equilíbrio de coexistência é modificada pela inclusão de diferentes escalas de tempo para presas e predadores. O intervalo de valores de d para os quais 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 torna-se mais estreita ao introduzirmos mais uma escala de tempo no modelo e na medida em que tornamos a dinâmica das presas cada vez mais rápida (Andrade, 2009).

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 $ln10 \simeq 2,3$ (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. Além disso, verificamos que, com o aumento de N, a densidade de equilíbrio das presas diminui enquanto a densidade de equilíbrio dos predadores aumenta.

Uma extensão natural para os modelos discretos aqui explorados, 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 e Kot, 1992).

Finalmente, gostaríamos de destacar que as idéias propostas neste trabalho per-

mitem uma aplicação imediata. Elas podem ser aplicadas a outros fenômenos que apresentam diferentes escalas de tempo, como por exemplo, na modelagem de doenças transmitidas por vetores que, em geral, apresentam uma dinâmica vital em escala diferente da dos seres humanos.

Referências

- Andrade, C. L. (2009). Múltiplas Escalas em Interações Presa-Predador. Dissertação de Mestrado, PPGMat, UFSM, Santa Maria.
- Edelstein-Keshet, L. (1988). Mathematical Models in Biology. McGraw-Hill, New York.
- Kot, M. (2001). *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Murdoch, W. W., Briggs, C. J., e Nisbet, R. M. (2003). *Consumer-Resource Dynamics*. Princeton University Press, Princeton.
- Neubert, M. G. e Kot, M. (1992). The subcritical collapse of predator populations in discrete-time predator-prey models. *Mathematical Biosciences*, 110:45–66.
- Pachepsky, E., Nisbet, R. M., e Murdoch, W. W. (2008). Between discrete and continuous: Consumer-resource dynamics with syncronized reproduction. *Ecology*, 89:280–288.