**Modelos predador – presa incorporando
o comportamento individual dos
predadores**

Leila Sueli Paulo Barbosa

**DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO INSTITUTO DE
MATEMÁTICA E ESTATÍSTICA DA UNIVERSIDADE DE SÃO
PAULO PARA OBTER O GRAU DE MESTRE EM CIÊNCIAS**

Área de concentração – Matemática

Orientador – Prof. Dr. Luciano Barbanti

São Paulo – Junho de 2004

A todos os meus

Mestres.

Agradecimentos

Agradeço a todas as pessoas que ajudaram, direta ou indiretamente, na realização deste trabalho.

Meus sinceros agradecimentos especiais:

Ao professor Luciano Barbanti, pelo seu incentivo e orientação;

À professora Elvira Mureb Sallum, pela dedicação e pelas valiosas sugestões.

Aos meus pais e aos meus filhos, por tudo que são e pelo apoio e incentivo que deram durante esta jornada.

Ao meu marido Carlos pelo carinho e dedicação.

Resumo

Objetivo deste trabalho é estudar os efeitos comportamentais do predador na dinâmica do sistema predador – presa. Os predadores podem usar as táticas gavião, pomba e valentão para disputar uma presa, quando se encontram. Para descrever a mudança de tática dos predadores será utilizado um modelo baseado nos jogos dinâmicos, que representa a parte rápida do sistema completo. A parte lenta do sistema é construída tendo como base o clássico modelo Lotka-Volterra com dependência densidade – presa. Será utilizada a vantagem de ter duas escalas de tempo para reduzir a dimensão do sistema completo, aplicando o método de agregação. Este método está baseado no Teorema da Variedade Central.

Abstract

The aim of this work is to study the effects of individual predator behavior on the dynamics of the predator – prey system. Predator individuals can use the classical hawk, dove and bully tactics to dispute a prey when they meet. To describe the change of tactics of predator, we are going to use a game dynamic model, which represents the fast part of the complete system. The slow part of the system is built upon the classical Lotka-Volterra model with prey-density dependence. We shall take advantage of the two time scales to reduce the dimension of the complete system by use of aggregation methods. The method is based on the Center Manifold Theorem.

Índice

MOTIVAÇÃO	3
PARTE I – MODELO PREDADOR – PRESA COM PREDADORES USANDO AS TÁTICAS GAVIÃO E POMBA.....	4
1. INTRODUÇÃO	4
2. O MODELO PREDADOR – PRESA	7
2.1. <i>Jogo dinâmico dos predadores na escala de tempo rápido</i>	7
2.2. <i>Dinâmica da densidade da presa na escala de tempo lento</i>	11
2.3. <i>Dinâmica da densidade do predador na escala de tempo lento</i>	12
2.4. <i>Obtenção de um modelo completo</i>	13
2.5. <i>O modelo completo predador – presa</i>	15
3. O MODELO AGREGADO PREDADOR – PRESA	16
3.1. <i>Derivação do modelo agregado</i>	20
3.2. <i>Estudo da dinâmica do modelo agregado</i>	24
4. DISCUSSÃO.....	29
5. CONCLUSÃO.....	35
• APÊNDICE A – ESTABILIDADE LOCAL DO EQUILÍBRIO	36
A.1. <i>O caso do modelo I</i>	36
A.2. <i>O caso do modelo II</i>	40
PARTE II – FDEMODELO PREDADOR PRESA COM PREDADORES USANDO TÁTICAS GAVIÃO, POMBA E VALENTÃO	42
1. INTRODUÇÃO	43
2. O MODELO PREDADOR – PRESA	45
2.1. <i>Jogo dinâmico dos predadores na escala de tempo rápido</i>	45
2.2. <i>Dinâmica da densidade da presa na escala de tempo lento</i>	49
2.3. <i>Dinâmica da densidade do predador na escala de tempo lento</i>	50
2.4. <i>O modelo completo predador – presa</i>	51

3.	O MODELO AGREGADO PREDADOR – PRESA.....	52
3.1.1.	Derivação do modelo agregado	52
4.	DISCUSSÃO E CONCLUSÃO	56
PARTE III – MODELO ECOLÓGICO COMPLEXO DE INDIVÍDUOS A POPULAÇÃO COM DINÂMICA SIMPLES.....		57
1.	INTRODUÇÃO.....	57
2.	CINEMÁTICA DAS SUB-POPULAÇÕES.....	59
2.1.	<i>Sistema de equações diferenciais das sub-populações</i>	<i>60</i>
2.2.	<i>De sub-populações para populações</i>	<i>62</i>
2.3.	<i>Populações variando lento, sub-populações variando rápido.....</i>	<i>63</i>
2.4.	<i>Equações para frequência das populações.....</i>	<i>64</i>
2.5.	<i>O sistema de equações completo.....</i>	<i>66</i>
2.6.	<i>Teorema da Variedade Central.....</i>	<i>68</i>
2.7.	<i>Conjunto de equações reduzidas para n populações.....</i>	<i>69</i>
APÊNDICE B – CÁLCULO DA VARIEDADE CENTRAL.....		70
APÊNDICE C – ESTABILIDADE ESTRUTURAL.....		71
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS		72
ÍNDICE DE FIGURAS.....		74

Motivação

Este trabalho tem por finalidade estudar os efeitos do comportamento individual dos predadores na dinâmica do sistema predador – presa. Consta de três partes:

- Parte I – estuda o modelo predador – presa, com predadores utilizando as táticas gavião e pomba;
- Parte II – estuda o modelo predador – presa, com predadores usando as táticas gavião, pomba e valentão;
- Parte III – estudo de um modelo ecológico complexo em caráter geral, exibindo uma dinâmica simples.

A parte I tem por base o estudo “A predator – prey model with predators using hawk and dove tactics”, publicado em Math. Biosciences, 177 & 178 (2002) 185 – 200, onde se trata dos assuntos: modelos predador – presa, jogos dinâmicos, métodos de agregação, teoria da perturbação e coevolução.

A parte II é um estudo em extensão, de minha autoria, da Parte I, onde nos jogos dinâmicos os predadores jogam com três táticas mencionadas acima.

A Parte III descreve a construção de um modelo teórico, que serviu de base para se construir a dinâmica das equações das sub-populações dos predadores nas Partes I e II.

O modelo da Parte III segue a publicação “Complex Ecological Models with Simple Dynamics: from individuals to population”, de P. Auger e R. Roussarie, publicado em Acta Biotheoretica 42, 111-136 ano 1994, tratando dos assuntos: métodos de agregação, competição, predação, teoria da perturbação, escalas de tempo e variedade central.

O objetivo deste estudo é mostrar que o método de agregação pode ser aplicado quando há diferentes escalas de tempo nos sistemas dinâmicos. O sistema agregado é então descrito com o auxílio dos métodos de aproximação baseado na teoria da perturbação. O teorema da variedade central é usado a fim de se obter uma redução no modelo lento como uma expansão de Taylor de um pequeno parâmetro.

Parte I – Modelo predador – presa com predadores usando as táticas gavião e pomba

1. Introdução

Há várias experiências mostrando que indivíduos podem competir por recursos, tais como companheirismo, território ou comida. Quando os itens do recurso, por exemplo, presa para predador, tem uma distribuição homogênea em seu meio ambiente, a probabilidade de competição é aumentada. Há várias razões para se esperar que os competidores variem em sua habilidade para competir dependendo da habilidade da presa e/ou motivação de outros competidores. Tal competição é chamada “interference” e pode ser aumentada através das competições “scramble” e “contest”.

Na competição scramble, cada predador explora o recurso tanto quanto ele pode sem agredir os outros competidores. Então a depleção de recursos afeta todos os predadores de um mesmo modo.

Na competição contest, um predador pode perseguir o outro longe da presa e ocorrem custos da perseguição e da luta, cujo resultado pode ser mais baixo do que o benefício da monopolização presa – recurso. Nesta competição, onde existe concorrência, o resultado depende das estratégias utilizadas pelos adversários. A teoria dos jogos é um modo para explorar este resultado e encontrar uma estratégia ideal, isto é, a estratégia estável evolutivamente (ESS)[1,14]. As competições scramble ou contest podem afetar as dinâmicas de ambos, predadores e presas, o que raramente foi investigado.

Em um mundo real, se espera que cada competidor escolha sua estratégia em relação à densidade da presa e na relação com as estratégias adaptadas por outros competidores. Uma previsão intuitiva é observar o comportamento quando o recurso – presa é difícil de encontrar e/ou quando a densidade da presa é baixa. Neste caso, predadores que estão privados de comida, ou quando a densidade de presa é muito baixa, adotariam uma estratégia agressiva com a finalidade de monopolizar o recurso raro.

Neste estudo, será apresentado um modelo predador – presa que incorpora o comportamento individual dos predadores. A maioria dos modelos predador – presa não

levam em conta a estrutura comportamental da população. Geralmente as populações de presa e predador são assumidas homogêneas, isto é, todos os indivíduos se comportam de modo similar. Aqui, tendo-se apresentado previamente o problema, será levado em conta as diferentes táticas que os predadores podem usar para explorar um recurso comum, a população de presas.

Como uma primeira tentativa de se reunir em um modelo de comportamento individual e relação predador – presa, fazemos algumas hipóteses. Todo predador individualmente caça a mesma presa. Assumimos dois estágios neste processo. Em primeiro, um predador captura uma presa. Em um segundo passo, esse predador deverá lutar com um outro para manter a presa. Simplificando, assumimos que uma vez que a presa está morta, um segundo predador está chegando e disputa a presa com um predador que a tinha capturado.

Em nosso modelo, a luta entre dois predadores somente ocorre quando um deles captura uma presa e um outro predador, que se encontrava na vizinhança, se aproxima com o intuito de disputar a presa com o predador que a tinha capturado. Sob estas condições, predadores sempre lutam com a finalidade de manter ou ter acesso a presa capturada. Assumimos que os indivíduos predadores podem usar duas táticas para disputar uma presa quando eles se encontram, a clássica tática de gavião e tática de pomba.

O indivíduo com tática de gavião é sempre agressivo e luta em qualquer caso. O indivíduo com tática de pomba nunca é agressivo e nunca intensifica a competição. Quanto dois gaviões se encontram, eles lutam. Um deles é vencedor e guarda a presa. Entretanto, ambos podem receber ferimentos devido à luta. Quando duas pombas se encontram, elas nunca lutam e, na média, elas dividem a presa. Assumimos que cada indivíduo predador pode usar ambas as táticas ao longo de sua vida. Desta maneira, o mesmo predador não é sempre gavião ou pomba, podendo mudar de tática. Na ocasião de um encontro, um predador pode usar a tática gavião, mas em alguma outra ocasião, ele pode usar a tática pomba. Após certo número de encontros, assumimos que, na média, predadores estão usando a tática que lhes deram um melhor resultado. Para descrever a mudança de tática dos predadores, vamos usar um modelo de jogo dinâmico baseado nas equações “replicator”[1].

Assumimos, também, duas diferentes escalas de tempo:

- Uma escala de tempo rápido correspondendo às disputas e lutas entre os predadores que ocorrem em cada dia.
- Uma escala de tempo lento que corresponde ao crescimento da população da presa, à mortalidade do predador e às interações predador-presa.

Assumido que o termo predador – presa corresponde a escala de tempo lento significa que poucas presas são mortas cada dia em comparação com a reserva total de presas. Entretanto, encontro e luta entre predadores acontecem freqüentemente para manter uma presa capturada ou para disputar uma presa com outro predador. Conseqüentemente, o jogo dinâmico corresponde a uma escala de tempo rápido.

Adotam-se duas escalas de tempo com o objetivo de obter como benefício a redução da dimensão do modelo e se conseguir um modelo agregado que descreve a dinâmica do total da densidade da presa e do predador na escala de tempo lento[2].

O objetivo deste trabalho é estudar os efeitos comportamentais do indivíduo predador na dinâmica do sistema presa – predador. Em particular, procura-se pela existência de diferentes equilíbrios coexistindo entre a presa e o predador, e uma correspondente estrutura interna da população de predador. A estrutura monomorfa é tal que todos são ditos gaviões. A estrutura polimorfa é tal que existem gaviões e pombas.

Estudam-se as associações dinâmicas das mudanças de tática do predador individualmente na escala de tempo rápido, bem como as mudanças da estrutura da comunidade predador – presa na escala de tempo lento.

No item 2, será apresentado o modelo de jogo dinâmico, que representa a parte rápida do sistema completo. Depois, será apresentada a parte lenta do sistema que foi edificada baseada no clássico modelo Lotka – Volterra, com a dependência presa – densidade. Finalmente, o modelo é proposto incluindo a parte comportamental rápida e a parte demográfica lenta.

O item 3 será dedicado à construção e análise do modelo chamado agregado. Ele é um modelo presa – predador de duas dimensões onde, devido a vantagem das duas escalas de tempo, o jogo dinâmico desaparece e é levado em conta nos parâmetros do sistema. A interpretação deste estudo é desenvolvida no item 4.

O item 5 será dedicado às conclusões gerais. Finalmente, alguns detalhes da análise matemática do modelo serão dados no apêndice A.

2. O modelo predador – presa

Serão dadas as denominações de $n(t)$ para o tamanho da população da presa e $p(t)$ para o total da população do predador, ambas em função do tempo.

O modelo é composto de duas partes. Uma parte rápida, que descreve a mudança de tática dos predadores, e uma parte lenta, que descreve o crescimento da população da presa, a mortalidade do predador e as interações predador – presa.

2.1. Jogo dinâmico dos predadores na escala de tempo rápido

Assume-se que os predadores estão divididos em dois subgrupos com táticas de gavião e pomba. Sejam $p_H(t)$ e $p_D(t)$, respectivamente a densidade de gavião e pomba no tempo t . O total da densidade dos predadores é dada por

$$p(t) = p_H(t) + p_D(t) \quad (1)$$

Predadores lutam para manter ou ter acesso a presa capturada. Este processo ocorre na escala rápida de tempo. Na ocasião de cada encontro, cada predador deve adaptar-se a tática gavião ou a tática pomba. O clássico gavião – pomba descreve este processo de conflito entre dois predadores. Em nosso caso, o ganho G do jogo corresponde a quantidade de presas que dois predadores disputam a cada dia. Esta quantidade de presas mortas por unidade de tempo (por exemplo, a cada dia) e por predador é a clássica resposta funcional. Simplificando, será assumida uma resposta funcional do tipo I, que é uma resposta funcional linear e também o ganho $G(n)$ do jogo, onde a é um parâmetro positivo.

$$G(n) = na \quad (2)$$

No caso da tática gavião, o predador é sempre agressivo. Quando dois gaviões lutam, eles podem ganhar ferimentos. Seja C o custo devido a luta entre dois gaviões. C é um parâmetro positivo.

“Fitness” aqui significa sucesso reprodutivo. Logo um ganho aumenta a fitness em G , enquanto um dano (ferimento) reduz a fitness para C .

Quando dois gaviões se encontram, eles repartem o ganho na média, mas também ocorrem custos devido aos ferimentos. Assim, a média de aumento em fitness é $\frac{G - C}{2}$.

Uma pomba encontrando um gavião foge e sua fitness permanece inalterada, enquanto que

a fitness do gavião cresce para G . Quando duas pombas se encontram repartem o ganho e também não há custos, portanto, em média, sua fitness aumenta para $\frac{G}{2}$.

Resumindo os resultados ocorridos nos encontros entre gavião e pomba:

$$a_{HH} = \frac{G-C}{2} ; \quad a_{HD} = G \quad ; \quad a_{DH} = 0 \quad \text{e} \quad a_{DD} = \frac{G}{2}$$

,onde a letra H denomina o gavião e a letra D denomina a pomba.

Denota-se por a_{ij} o ganho de um jogador usando a estratégia i contra a estratégia j .

A matriz $A = (a_{ij})$ do tipo 2×2 , no caso do estudo desenvolvido aqui, chama-se matriz “pay off”, e é a clássica matriz gavião – pomba.

$$A = \begin{matrix} & \begin{matrix} H & D \end{matrix} \\ \begin{matrix} H \\ D \end{matrix} & \begin{bmatrix} \frac{G-C}{2} & G \\ 0 & \frac{G}{2} \end{bmatrix} \end{matrix} \quad (3)$$

Sejam $x(t)$ e $y(t)$ respectivamente as proporções de gavião e de pomba na população de predadores no tempo t . Temos

$$x(t) = \frac{p_H(t)}{p(t)} \quad \text{e} \quad y(t) = 1 - x(t) = \frac{p_D(t)}{p(t)} \quad (4)$$

pois $x(t) + y(t) = 1$.

Também serão usadas as equações “replicator” para descrever a mudança de tática dos predadores. Por isso será feito um breve comentário sobre o assunto.

Em certas situações, a dinâmica subjacente pode ser modelada por uma equação diferencial no conjunto:

$$S_n = \left\{ x = (x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n : x_i \geq 0, \sum_{i=1}^n x_i = 1 \right\}$$

Dessa forma, assumimos que a população é dividida em n tipos E_1 até E_n com frequências x_1 até x_n . A fitness f_i de E_i será uma função da composição da população, isto é, da condição x . Se uma população é muito grande, e se as gerações se combinam continuamente, podemos assumir que a disposição $x(t)$ evolui em S_n como uma função diferenciável de t . A razão de aumento $\dot{x}(t) = \frac{\dot{x}_i}{x_i}$ do tipo E_i é uma medida do seu sucesso

evolucionário. Segundo princípios básicos de Darwin, é possível expressar este sucesso

com a diferença entre a fitness $f_i(x)$ de E_i e a média da fitness $\bar{f}(x) = \sum_i x_i f_i(x)$ de uma população. Dessa forma obtemos $\frac{\dot{x}_i}{x_i} = \text{fitness de } E_i - \text{média das fitness}$, a qual produz a equação replicator

$$\dot{x}_i = x_i (f_i(x) - \bar{f}(x))$$

Maynard Smith usou a teoria dos jogos em modelos de animais em conflito, a fim de explicar o fenômeno do combate realizado individualmente em vez de seleção de grupo. Consideremos um dado tipo de conflito dentro de uma espécie animal e n possibilidades de estratégias. Denotando-se por $x_1, \dots, x_n$ suas frequências na população e por a_{ij} a expectativa média de ganho em alguma escala evolucionária, para um animal usando a estratégia i contra um outro animal usando a estratégia j certamente $\sum_j x_j a_{ij}$ é a expectativa média de ganho para a estratégia i e $\sum_{ij} x_i a_{ij} x_j$ a expectativa média de ganho em toda a população.

Como a expectativa média de ganho está relatando o número do sucesso reprodutivo, que tende a espalhar uma estratégia bem sucedida: assume-se que a razão de crescimento $\frac{\dot{x}_i}{x_i}$ da estratégia i será dada pela diferença entre a expectativa média de ganho da estratégia i e a expectativa média de ganho de toda população.

$$\frac{\dot{x}_i}{x_i} = (\text{expectativa de ganho para } i) - (\text{expectativa de ganho para } x)$$

$$\dot{x}_i = x_i \left(\sum_j a_{ij} x_j - \sum_{rs} a_{rs} x_r x_s \right)$$

Estão, podemos escrever a equação replicator dada anteriormente do seguinte modo: $\dot{x}_i = x_i ((Ax)_i - xAx)$.

No tempo t a fitness (= sucesso reprodutivo) Δ_H de um indivíduo sempre usando a estratégia gavião contra uma população $x(t)$ de gavião e $y(t)$ de pomba é dada por:

$$\Delta_H = (1 \ 0) A \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix} = \left(\frac{G-C}{2} \right) x + GY = G - \frac{G}{2} x - \frac{C}{2} x$$

A fitness Δ_D de um indivíduo sempre jogando a estratégia pomba é a seguinte:

$$\Delta_D = (0 \ 1)A\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \frac{G}{2}y = \frac{G}{2} - \frac{G}{2}x$$

A média da fitness Δ de um indivíduo jogando as duas táticas nas proporções $(x(t), y(t))$ correspondente a atual distribuição de gavião e pomba no total da população é a seguinte:

$$\Delta = (x \ y)A\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \frac{G}{2} - \frac{C}{2}x^2$$

Calculando as diferenças entre as fitness temos:

$$\begin{aligned}\Delta_H - \Delta &= \frac{G}{2} + \frac{C}{2}x^2 - \frac{C}{2}x - \frac{G}{2}x \\ \Delta_D - \Delta &= -\frac{G}{2}x + \frac{C}{2}x^2\end{aligned}$$

Com esses dados vamos escrever as equações replicator para este caso:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{d\tau} &= x(\Delta_H - \Delta) \\ \frac{dy}{d\tau} &= y(\Delta_D - \Delta)\end{aligned}\tag{5}$$

Como para cada caso nas equações acima, calculamos a diferença entre cada fitness e a sua média em fitness na população. Se esta diferença é positiva (respectivamente negativa), assume-se que a proporção de jogadores com esta estratégia é crescente (ou decrescente).

Usando o modelo (5), assumimos que se uma tática conduz a uma melhor fitness do que a média da fitness da população, a proporção de indivíduos jogando esta estratégia aumenta e reciprocamente. Na equação (5) τ é a escala de tempo rápido. Dessa forma, assumimos que o jogo gavião – pomba é rápido em relação ao outro processo que vamos considerar no modelo, tal como a mortalidade do predador, crescimento da presa e captura pelo predador.

2.2. Dinâmica da densidade da presa na escala de tempo lento

As presas mortas pelos predadores constituem um recurso comum para os predadores. Assumimos uma equação simples para o total da densidade da presa, o clássico modelo Lotka – Volterra com presas auto – limitadas.

$$\frac{dn}{dt} = rn\left(1 - \frac{n}{k}\right) - anp \quad (6)$$

, onde t corresponde a escala de tempo lento. Como usual, tem-se a seguinte relação entre as escalas dos dois tempos, $t = \varepsilon \tau$. De acordo com a equação anterior, na ausência de predadores, a população de presa cresce de acordo com a equação logística com razão de crescimento r , tendendo para uma população de estado estacionário k . Além disso, é assumida uma resposta funcional Lotka – Volterra do tipo I. Tem-se ainda que, “ a ” é um parâmetro positivo, e é o mesmo que se usa na resposta funcional, que é também o ganho $G(n)$ do jogo.

2.3. Dinâmica da densidade do predador na escala de tempo lento

Para os predadores assumimos uma constante μ de mortalidade natural idêntica para gaviões e pombas., $\mu > 0$. Nas equações dos predadores assumimos que a razão de crescimento de cada sub – grupo, gavião (respec. pomba), é proporcional à média do saldo obtido por um indivíduo usando a tática gavião (resp. pomba) na ocasião de cada tipo de encontro, gavião – pomba ou gavião – gavião para um indivíduo gavião (resp. pomba – pomba ou pomba – gavião para um indivíduo pomba). Estas médias dos saldos devem ser ponderadas pela proporção de cada tipo de encontro. Por exemplo, um gavião pode encontrar outro gavião na proporção p_H / p e obter um ganho de $(G - C) / 2$ ou uma pomba na proporção p_D / p e obter um ganho G . Como consequência, o crescimento da sub – população gavião obedece a seguinte equação:

$$\frac{dp_H}{dt} = -\mu p_H + \left[\alpha \left(\frac{G - C}{2} \right) \frac{p_H}{p} + \alpha G \frac{p_D}{p} \right] p_H \quad (7)$$

onde α é um coeficiente de conversão positivo do ganho e custo para a biomassa de predadores. Com hipóteses similares para uma sub – população de predadores com tática pomba, obtemos:

$$\frac{dp_D}{dt} = -\mu p_D + \alpha \frac{G}{2} \frac{p_D}{p} p_D \quad (8)$$

O crescimento do predador é assumido ser lento em comparação com os jogos dinâmicos. Este fato pode ser interpretado no sentido de que poucas presas são capturadas cada dia, mas predadores lutam freqüentemente para mantê-las ou disputá-las com outros predadores.

Como foi comentado, a população dinâmica ocorre na escala de tempo lento, denotado por t , tal que $t = \varepsilon \tau$, sendo ε um pequeno parâmetro. Como consequência tem-se, para alguma variável x , que

$$\frac{dx}{d\tau} = \frac{dx}{dt} \frac{dt}{d\tau} = \varepsilon \frac{dx}{dt}$$

Por exemplo, se ocorrer uma variação $\frac{dx}{dt}$ de 365 indivíduos por ano, podemos esperar uma média de variação $\frac{dx}{d\tau}$ de um indivíduo por dia. Neste caso $\varepsilon = \frac{1}{365}$.

2.4. Obtenção de um modelo completo

De acordo com (4), podemos expressar as densidades das sub – populações gavião e pomba do seguinte modo:

$$P_H = xp \quad e \quad P_D = yp \quad (9)$$

Então, derivando as densidades das sub – populações H e D em relação ao tempo t temos:

$$\begin{cases} \frac{dp_H}{dt} = p \frac{dx}{dt} + x \frac{dp}{dt} \\ \frac{dp_D}{dt} = p \frac{dy}{dt} + y \frac{dp}{dt} \end{cases} \quad (10)$$

O primeiro termo das adições corresponde a variação do tempo nas proporções das sub – populações H e D em uma população total constante p que são dadas pelas equações (5):

$$\begin{cases} p \frac{dx}{dt} = px(\Delta_H - \Delta) \\ p \frac{dy}{dt} = py(\Delta_D - \Delta) \end{cases} \quad (11)$$

O segundo termo das equações (10) corresponde a variação do tempo nas sub – populações H e D em proporções constantes de H e D, dadas abaixo:

$$\begin{cases} \frac{dp_H}{dt} = x \frac{dp}{dt}, \text{ com } x \text{ constante} \\ \frac{dp_D}{dt} = y \frac{dp}{dt}, \text{ com } y \text{ constante} \end{cases} \quad (12)$$

Devido ao fato de x e y serem constantes, temos :

$$\begin{cases} x \frac{dp}{dt} = x \frac{d\left(\frac{p_H}{x}\right)}{dt} = \frac{x}{x} \frac{dp_H}{dt} = \frac{dp_H}{dt} \\ y \frac{dp}{dt} = y \frac{d\left(\frac{p_D}{y}\right)}{dt} = \frac{y}{y} \frac{dp_D}{dt} = \frac{dp_D}{dt} \end{cases}$$

Assumimos que estes termos correspondem ao efeito negativo da mortalidade de cada sub – população e a razão de crescimento de cada sub – população, que é

proporcional a média do ganho obtido por um indivíduo na ocasião do encontro. Conseqüentemente, as equações (12) são dadas pelas equações (7) e (8).

$$\begin{cases} x \frac{dp}{dt} = \frac{dp_H}{dt} = -\mu p_H + \left[\alpha \left(\frac{G-C}{2} \right) \frac{p_H}{p} + \alpha G \frac{p_D}{p} \right] p_H \\ y \frac{dp}{dt} = \frac{dp_D}{dt} = -\mu p_D + \alpha \frac{G}{2} \frac{p_D}{p} p_D \end{cases} \quad (13)$$

A ultima hipótese é considerar que a parte do jogo dinâmico, equações (11), é rápida em comparação com a parte do crescimento e das interações, equações (13), logo as equações (10) são reescritas como:

$$\begin{cases} \frac{dp_H}{dt} = R p \frac{dx}{dt} + x \frac{dp}{dt} \\ \frac{dp_D}{dt} = R p \frac{dy}{dt} + y \frac{dp}{dt} \end{cases} \quad (14)$$

Onde R é um numero grande e sem dimensão ($R \gg 1$). É mais conveniente dividirmos as equações (14) por R e definirmos um pequeno parâmetro $\varepsilon = \frac{1}{R}$, $\varepsilon \ll 1$.

Assim são obtidas as seguintes equações:

$$\begin{cases} \varepsilon \frac{dp_H}{dt} = p \frac{dx}{dt} + \varepsilon x \frac{dp}{dt} \\ \varepsilon \frac{dp_D}{dt} = p \frac{dy}{dt} + \varepsilon y \frac{dp}{dt} \end{cases} \quad (15)$$

Substituindo as equações (11) e (13) em (15) é obtido o modelo completo lento e rápido predador – presa, o qual estão escritos de acordo com a teoria da perturbação.

2.5. O modelo completo predador – presa

Conforme o item 2.4, vimos que o modelo completo associa os processos lento e rápido.

Segue-se o modelo rápido:

$$\left\{ \begin{array}{l} \varepsilon \frac{dn}{dt} = \varepsilon \left[rn \left(1 - \frac{n}{k} \right) - anp \right] \\ \varepsilon \frac{dp_H}{dt} = px(\Delta_H - \Delta) + \varepsilon \left\{ -\mu p_H + \left[\alpha \left(\frac{G-C}{2} \right) \frac{p_H}{p} + \alpha G \frac{p_D}{p} \right] p_H \right\} \\ \varepsilon \frac{dp_D}{dt} = py(\Delta_D - \Delta) + \varepsilon \left(-\mu p_D + \alpha \frac{G}{2} \frac{p_D}{p} p_D \right) \end{array} \right. \quad (16)$$

Onde $\varepsilon \ll 1$ é um pequeno parâmetro. Este modelo é também usual na escala de tempo τ .

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dn}{d\tau} = \varepsilon \left[rn \left(1 - \frac{n}{k} \right) - anp \right] \\ \frac{dp_H}{d\tau} = px(\Delta_H - \Delta) + \varepsilon \left\{ -\mu p_H + \left[\alpha \left(\frac{G-C}{2} \right) \frac{p_H}{p} + \alpha G \frac{p_D}{p} \right] p_H \right\} \\ \frac{dp_D}{d\tau} = py(\Delta_D - \Delta) + \varepsilon \left(-\mu p_D + \alpha \frac{G}{2} \frac{p_D}{p} p_D \right) \end{array} \right. \quad (17)$$

Nesta última forma, é óbvio que a dinâmica do jogo corresponde à escala de tempo rápido, enquanto que os pequenos termos de ordem ε correspondem à escala de tempo lento. Este modelo é um sistema de equações diferenciais ordinárias de três dimensões.

Nas duas últimas equações dos sistemas de equações (16) e (17), o primeiro termo é a parte rápida (isto é, os jogos dinâmicos) e o segundo termo é a parte lenta (isto é, a população dinâmica). Devemos notar ainda que a parte rápida é conservativa, porque a população total $p = p_H + p_D$ é uma constante de movimento. Jogos dinâmicos são responsáveis pela variação das proporções dos indivíduos tipo gavião e pomba, mas não pelo total da população.

3. O modelo agregado predador – presa

Agora será utilizada a vantagem de se ter duas escalas de tempo, para reduzir a dimensão do sistema completo (16) de três equações para um sistema de duas equações. Esta redução se dará nas duas ultimas equações do sistema (16), onde será obtida uma equação simples governando o total da população p .

A técnica agregação constitui um método alternativo entre dois modelos aproximados. O conceito de agregação foi primeiro desenvolvido em economia e introduzido em ecologia por Iwasa. Este conceito aplica-se em modelos onde estratégias individuais e população dinâmica estão sempre envolvidas.

A vantagem mais interessante do método de agregação consiste na possibilidade de reduzir a dimensão do modelo matemático. A redução pode ser realizada por uma adequada mudança de variável (agregação ideal) ou por técnicas de aproximação (agregação aproximada). Quando a dinâmica do sistema envolve pelo menos duas escalas de tempo diferentes, propomos utilizar o método de agregação aproximada baseado na teoria da perturbação. O modelo agregado não é apenas um processo matemático que aproxima o modelo inicial, mas também há uma forte relação entre o modelo completo e o modelo agregado devido ao fato da utilização da estrutura dinâmica do modelo inicial a fim de construir o modelo agregado. Em muitos exemplos o tempo rápido relata o plano individual e o tempo lento relata o plano da população e comunidade.

Do ponto de vista da modelagem matemática, tais suposições acima têm consequências importantes, porque elas nos permitem escrever um conjunto de equações diferenciais ordinárias que governam as variáveis sub – populações com:

- a. A parte rápida relatando o processo que ocorre no plano individual
- b. A parte lenta relatando o processo que ocorre na população. Então, métodos matemáticos baseados na técnica de perturbação permitem reduzir a dimensão do sistema de ODE's e obter um modelo agregado governado por poucas variáveis (por exemplo, a população total) na escala de tempo lento.

Nas linhas que seguem abaixo, será apresentada uma breve revisão do método para tempo contínuo e maior detalhes em [5,6,7,8,10].

Será estudado, o caso geral de uma população, que pode ser dividida em várias classes ou sub – populações. Seja $n_i(t)$ o numero de indivíduos que pertencem classe i no

tempo t , $i = 1, 2, \dots, N$. Assume-se que processos diferentes ocorrem em duas escalas de tempo diferentes. Um processo rápido corresponde a mudança de classes dos indivíduos e um processo lento corresponde a dinâmica interna de cada classe. Sob estas suposições, a dinâmica das variáveis pode geralmente ser escrita da seguinte forma:

$$\varepsilon \frac{dn_i}{dt} = f_i(n_1, \dots, n_N) + \varepsilon g_i(n_i), \varepsilon > 0, i = 1, \dots, N \quad (18)$$

, onde a função $f_i(n_1, \dots, n_N)$ relata a dinâmica rápida e depende de todas as variáveis. As funções $g_i(n_i)$ relatam a dinâmica lenta e somente depende da correspondente variável. É usual definir a escala rápida em comparação com a escala lenta t , tal que $\tau = \frac{t}{\varepsilon}$, o que nos permite reescrever o sistema (18), chamado completo, como:

$$\frac{dn_i}{d\tau} = f_i(n_1, \dots, n_N) + \varepsilon g_i(n_i), \varepsilon > 0, i = 1, \dots, N \quad (19)$$

A fim de procedermos na agregação, devemos definir uma variável global. A variável global depende das N variáveis. Além disso, necessitamos que esta variável global seja constante de movimento para a dinâmica rápida. Para a variável global escolhemos a soma de todas as variáveis:

$$n(t) = \sum_{i=1}^N n_i(t) \quad (20)$$

Neste caso, a condição para a variável global ser constante de movimento na escala de tempo rápido é a seguinte:

$$\sum_{i=1}^N f_i(n_1, \dots, n_N) = 0 \quad (21)$$

O seguinte passo consiste em calcular o equilíbrio rápido. O equilíbrio rápido se obtém negligenciando os pequenos termos ε do sistema completo e procurando por soluções para o qual a velocidade seja igual a zero.

$$\begin{cases} f_i(n_1, \dots, n_N) = 0 \\ \sum_{i=1}^N n_i = n \end{cases}, i = 1, \dots, N \quad (22)$$

O sistema (22) pode ter várias soluções ou não ter solução. Assumindo que existe uma solução que é um equilíbrio assintoticamente estável do sistema $\frac{dn_i}{dt} = f_i(n_1, \dots, n_N)$, $i = 1, \dots, N$ quando consideremos a variedade $\sum_{i=1}^N n_i = n$.

Esta condição assintótica estável é necessária para realizar a agregação. Denotamos o equilíbrio rápido com uma estrela acima e obviamente verifica-se:

$$f_i(n_1^*, \dots, n_{N-1}^*, n - \sum_{i=1}^{N-1} n_i^*) = 0, \quad i = 1, \dots, N$$

Como consequência o equilíbrio rápido é uma função da variável global n e denotamos suas coordenadas $(n_1^*(n), \dots, n_N^*(n))$.

O próximo passo consiste em somar as N equações do sistema completo inicial (18) e substituir o equilíbrio rápido calculado previamente como uma função de n para as variáveis n_i na equação (18) chegando em

$$\frac{dn}{dt} = \sum_{i=1}^N g_i(n_i^*(n)) + O \cdot \varepsilon \quad (23)$$

Esta equação governa a variável global n e é chamada de modelo agregado. Este modelo agregado é uma aproximação do modelo original. Ele é obtido com uma expansão de Taylor com respeito as potências do pequeno parâmetro $\varepsilon > 0$. O primeiro termo da série é uma boa aproximação da dinâmica real do sistema completo quando duas condições estão satisfeitas:

- O sistema $\frac{dn}{dt} = \sum_{i=1}^N g_i(n_i^*(n))$ é estruturalmente estável.
- O parâmetro $\varepsilon > 0$ é bem pequeno.

No caso de uma equação agregada não ser estruturalmente estável, é necessário calcular o próximo termo da expansão de Taylor com respeito ao parâmetro ε , com a finalidade de aproximar a dinâmica real. Este método de agregação está baseado no Teorema da Variedade Central, mais detalhes em [7,8].

Pela agregação, reduzimos a dimensão do modelo de N para 1. De fato, a dimensão do modelo completo inicial é N , que é o número de variáveis, enquanto que a dimensão do modelo agregado é 1, porque é considerada uma única variável global.

Em geral, a análise matemática de um modelo inicial completo é impossível, devido ao fato dele envolver várias equações e variáveis. Porém a análise matemática de uma equação agregada pode ser possível estudando-se somente o primeiro termo das séries, podendo negligenciar termos de ordem maior.

A agregação não proporciona apenas a redução da dimensão de um modelo inicial e sua simplificação, mas também proporciona informações interessantes pelo surgimento do processo rápido em um plano global ao longo da vida. De fato, embora a equação agregada não depende explicitamente das funções $f_i(n_1, \dots, n_N)$, $i = 1, \dots, N$ da dinâmica rápida, os pontos de equilíbrio rápido dependem da escolha destas funções.

Diferentes funções f_i têm diferentes pontos de equilíbrio rápido $(n_1^*(n), \dots, n_N^*(n))$. Lembre-se que para agregar, o equilíbrio da parte rápida é substituído nas equações do sistema completo. Conseqüentemente, diferentes modelos rápidos levam a diferentes equações agregadas.

3.1. Derivação do modelo agregado

Como primeiro passo, negligenciam-se os pequenos termos de ordem ε em (17) e é investigada a existência de um equilíbrio estável da parte rápida do sistema, que relata a dinâmica do jogo.

$$\begin{cases} \frac{dp_H}{d\tau} = px(\Delta_H - \Delta) \\ \frac{dp_D}{d\tau} = py(\Delta_D - \Delta) \end{cases} \quad (24)$$

Usando-se o fato de que $x+y = 1$ para todo tempo t , obtemos derivando esta mesma equação em relação a t :

$$\frac{dx}{dt} = -\frac{dy}{dt}, \text{ onde } x = \frac{p_H}{p} \text{ e } y = 1 - x = \frac{p_D}{p}$$

Podemos escrever o sistema (24) como uma equação simples governando a proporção dos predadores gavião da seguinte maneira:

$$\frac{dx}{d\tau} = x(\Delta_H - \Delta) = \frac{x}{2}(G + Cx^2 - Cx - Gx)$$

logo,

$$\frac{dx}{d\tau} = \frac{x}{2}(1-x)(G - Cx) \quad (25)$$

Esta equação (25) tem três pontos de equilíbrio: 0 , 1 e G/C , os quais representam as proporções de gaviões em equilíbrio. Denotamos por x^* os equilíbrios estáveis.

Seja $g(x) = \frac{x}{2}(1-x)(G - Cx)$, derivando $g(x)$ em relação a x , obtemos:

$$g'(x) = \frac{G}{2} - Cx - Gx + \frac{3Cx^2}{2}$$

Assim, analisamos o tipo de equilíbrio dos pontos $x=0$, $x=1$ e $x = G/C$:

$$g'(0) = \frac{G}{2}, 0 \text{ é sempre instável}$$

$$g'(1) = \frac{C - G}{2}$$

$$g'\left(\frac{G}{C}\right) = \frac{G}{2C}(G - C)$$

De acordo com os valores dos parâmetros, podem ocorrer dois casos:

- Se $G < C$, $x^* = G/C$ é assintoticamente estável para alguma condição inicial $0 < x(0) < 1$. Neste caso, em equilíbrio, a população é polimorfa com a proporção G/C de gaviões e $1 - G/C$ de pombas;
- se $G > C$, G/C não pertence ao intervalo $[0, 1]$.

O equilíbrio $x^* = 1$ é assintoticamente estável, a população é monomorfa e composta totalmente por gaviões em equilíbrio.

Com a finalidade de agregar, faz-se a suposição de que o processo rápido está em equilíbrio estável rápido.

Assim, volta-se ao sistema completo inicial (16), substituem-se os equilíbrios estáveis rápidos anteriores e são somadas as duas equações dos predadores. É necessária a substituição das variáveis rápidas em termos dos equilíbrios estáveis rápidos como segue:

$$p_H = x^* p \quad e \quad p_D = (1 - x^*) p$$

Daí é possível chegar-se ao modelo agregado.

Os passos que estão sendo sugeridos acima são detalhados a seguir:

Substituindo-se (25) em (16):

$$\begin{cases} \varepsilon \frac{dp_H}{dt} = p \left(\frac{x}{2} (1 - x)(G - Cx) \right) + \varepsilon \left\{ -\mu p_H + \left[\alpha \left(\frac{G - C}{2} \right) \frac{p_H}{p} + \alpha G \frac{p_D}{p} \right] p_H \right\} \\ \varepsilon \frac{dp_D}{dt} = -p \left(\frac{x}{2} (1 - x)(G - Cx) \right) + \varepsilon \left(-\mu p_D + \alpha \frac{G}{2} \frac{p_D}{p} p_D \right) \end{cases} \quad (26)$$

Somando-se estas duas últimas equações, obtemos:

$$\frac{dp_H}{dt} + \frac{dp_D}{dt} = -\mu p_H + \left[\alpha \left(\frac{G - C}{2} \right) \frac{p_H}{p} + \alpha G \frac{p_D}{p} \right] p_H - \mu p_D + \alpha \frac{G}{2} \frac{p_D}{p} p_D$$

A parte rápida é conservativa, isto é, $p = p_H + p_D$ é integral primeira para a dinâmica rápida, o que nos leva a uma equação com o total da densidade p . Após alguma álgebra na equação anterior e substituindo $p_H = x^* p$ e $p_D = (1 - x^*) p$, obtém-se um sistema de duas equações governando o total da densidade das presas e dos predadores na escala de tempo lento, que é chamada de modelo agregado. Este modelo foi obtido utilizando o método de agregação aproximada, baseado no Teorema da Variedade Central [7,8].

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{k}\right) - anp + o(\varepsilon) \\ \frac{dp}{dt} = -\mu p + \frac{\alpha G}{2} p - \frac{\alpha C}{2} (x^*)^2 p + o(\varepsilon) \end{cases} \quad (27)$$

Nas equações (27), usou-se o termo $o(\varepsilon)$. Isto significa que o modelo agregado é dado pelas duas equações anteriores e mais alguns termos que poderiam ser adicionados.

Pode-se mostrar, utilizando-se o Teorema da Variedade Central, que o modelo agregado completo é uma expansão da série de Taylor em termos das potências do pequeno parâmetro ε . Estes termos da série poderiam ser calculados se necessários, isto é, caso o sistema agregado não seja estruturalmente estável, com a necessidade de aproximar a dinâmica real. Negligenciando os termos de ordem ε no sistema (27) tem-se o seguinte modelo simplificado:

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{k}\right) - anp \\ \frac{dp}{dt} = -\mu p + \frac{\alpha G}{2} p - \frac{\alpha C}{2} (x^*)^2 p \end{cases} \quad (28)$$

O sistema (27) é uma ε - perturbação do sistema (28), obtida para $\varepsilon = 0$.

O sistema de equações (27) permanece inalterado para pequenos valores de ε , se (28) é estruturalmente estável.

A dinâmica do sistema (28) é uma boa aproximação da dinâmica real [7,8], caso as duas condições estejam satisfeitas:

- O sistema é estruturalmente estável, que é o caso, vide apêndice A;
- ε é bastante pequeno, o qual é assumido.

Convém lembrar, que neste caso, é possível ter duas possibilidades para o equilíbrio rápido e que o ganho depende da densidade da presa ($G = na$).

Como consequência são obtidos dois modelos agregados diferentes, que são validos em dois domínios do plano de fase. Tais domínios são dados a seguir:

Modelo I: Se $G < C \Rightarrow na < C \Rightarrow n < C/a$, $x^* = na/C$ é assintoticamente estável na equação (25).

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{k}\right) - anp \\ \frac{dp}{dt} = -\mu p + \frac{\alpha a}{2} np - \frac{\alpha a^2}{2C} n^2 p \end{cases} \quad (29)$$

Modelo II: Se $G > C \rightarrow n > C/a$, $x^* = I$ é assintoticamente estável na equação (25).

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{k}\right) - anp \\ \frac{dp}{dt} = -\mu p + \frac{\alpha a}{2} np - \frac{\alpha c}{2} p \end{cases} \quad (30)$$

Estes dois modelos se conectam na linha vertical $n = c/a$ do espaço fase (n,p) .

3.2. Estudo da dinâmica do modelo agregado

Os O-isóclinas $\frac{dn}{dt} = 0$ são as mesmas para os modelos I e II.

$$n \left[r \left(1 - \frac{n}{k} \right) - ap \right] = 0, \text{ tem-se:}$$

$$n = 0 \quad \text{ou} \quad r - \frac{rn}{k} - ap = 0 \rightarrow p = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{n}{k} \right)$$

Logo, as O – isóclinas são duas linhas retas: a linha $n = 0$ e a linha com uma inclinação negativa, cuja equação é dada por $p = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{n}{k} \right)$.

Agora, serão procuradas as O-isóclinas $\frac{dp}{dt} = 0$. Neste caso, tem-se vários casos diferentes dependendo dos valores dos parâmetros. Para o modelo I, sistema (29) tem-se:

$$p \left(-\mu + \frac{\alpha an}{2} - \frac{\alpha a^2 n^2}{2C} \right) = 0$$

Se $\alpha C < 8\mu$, então a única O-isóclina $\frac{dp}{dt} = 0$ é $p = 0$, e se $\alpha C > 8\mu$, além de se ter $p = 0$, tem-se ainda mais duas O-isóclinas $\frac{dp}{dt} = 0$, que são as linhas verticais.

$$n = n_1^* = \frac{C}{2a} - \frac{\sqrt{\alpha a^2 C (\alpha C - 8\mu)}}{2\alpha a^2} \quad \text{e} \quad n = n_2^* = \frac{C}{2a} + \frac{\sqrt{\alpha a^2 C (\alpha C - 8\mu)}}{2\alpha a^2}$$

, obtidas com a resolução da seguinte equação:

$$\frac{\alpha a^2 n^2}{2C} - \frac{\alpha an}{2} + \mu = 0$$

, onde:

$$\Delta = \frac{\alpha^2 a^2}{4} - \frac{2\alpha a^2 \mu}{C} = \frac{\alpha^2 a^2 C - 8\alpha a^2 \mu}{4C}$$

Para o modelo II (sistema de equações (30)), fazendo $\frac{dp}{dt} = 0$, isto é,

$$p\left(-\mu + \frac{\alpha an}{2} - \frac{\alpha C}{2}\right) = 0, \text{ obtém-se duas O-isóclinas: } p=0 \text{ e a linha vertical}$$

$$n = n_3^* = \frac{2\mu + \alpha C}{\alpha a}.$$

As O-isóclinas verticais estão ordenadas do seguinte modo:

$$0 < n_1^* < C/2a < n_2^* < c/a < n_3^* \quad (31)$$

Conforme mencionado, $n=n_1^*$ e $n=n_2^*$ serão encontrados caso eles existam, isto é, $\alpha C > \delta\mu$, no domínio do modelo I, sistema (29), enquanto $n=n_3^*$ será sempre encontrado no domínio do modelo II, sistema (30).

Agora serão procurados os pontos de equilíbrio:

- Para o modelo I:

$$n\left(r - \frac{rn}{k} - ap\right) = 0 \quad \text{e} \quad p\left(-\mu + \frac{\alpha an}{2} - \frac{\alpha a^2 n^2}{2C}\right) = 0;$$

Tem-se os seguintes pontos de equilíbrio:

- Se $n=0 \Rightarrow p=0$, ponto $(0,0)$;
- Se $n=K \Rightarrow p=0$, ponto $(K,0)$;
- Se $n=n_i^* \Rightarrow p_i^* = \frac{r}{a}\left(1 - \frac{n_i^*}{k}\right)$, para $i \in \{1,2\}$, ponto crítico (n_i^*, p_i^*) .

- Para o modelo II

$$n\left(r - \frac{rn}{k} - ap\right) = 0 \quad \text{e} \quad p\left(-\mu + \frac{\alpha an}{2} - \frac{\alpha C}{2}\right) = 0;$$

Tem-se os seguintes pontos de equilíbrio:

- Se $n=0 \Rightarrow p=0$, ponto $(0,0)$
(porém, neste modelo $n > c/a$)
- Se $n=K \Rightarrow p=0$, ponto $(0,K)$;
- Se $n=n_3^* \Rightarrow p_3^* = \frac{r}{a}\left(1 - \frac{n_3^*}{k}\right)$, ponto crítico (n_3^*, p_3^*) .

Como se pode observar, os pontos de equilíbrio (n_i^*, p_i^*) para $i \in \{1, 2, 3\}$ podem ser encontrados no quadrante positivo contanto que $p_i^* > 0$, isto ocorre se $n_i^* < K$.

Pode-se notar que devido ao fato dos eixos $n=0$ e $p=0$ serem invariantes, o quadrante positivo também é invariante.

No apêndice A é mostrado que a origem é um ponto de sela para quaisquer valores dos parâmetros. De acordo com os valores dos parâmetros os retratos de fases podem ser agrupados em seis categorias, que estão esboçadas nas figuras 1 e 2 abaixo. Estas figuras sintetizam o estudo da estabilidade local dos pontos de equilíbrio dos modelos que estão detalhadas no apêndice A referido acima.

A figura 1 corresponde ao caso $\alpha C < 8\mu$. Quando $K > n_3^* > c/a$, $l(a)$, o equilíbrio $(K, 0)$ é um ponto de sela e o equilíbrio positivo (n_3^*, p_3^*) é assintoticamente estável. Assim presa e predadores coexistem, enquanto, que para $n_3^* > K > c/a$, o equilíbrio $(K, 0)$ é assintoticamente estável. Este fato significa que o predador tende a extinção, enquanto a presa tende para população de estado estacionário K .

Figura 1 - Esboço do retrato de fases do sistema agregado quando $\alpha C < 8\mu$

- $K > n_3^*$, onde (n_3^*, p_3^*) é assintoticamente estável e $(K, 0)$ é um ponto de sela;
- $K < n_3^*$, onde $(K, 0)$ é um nó estável.

Legenda:

- Assintoticamente estável;

- Ponto de sela.

No caso da *Figura 1(a)*, tomando valores particulares para os parâmetros: $r = 10$, $k = 16$, $a = 1$, $\alpha = 1$, $C = 6$ e $\mu = 1$, e utilizando os resultados obtidos no apêndice A, é possível esboçar seu retrato de fase:

De $\alpha C - 8\mu = -2 < 0$, logo não existem os pontos de equilíbrio (n_1^*, p_1^*) e (n_2^*, p_2^*) .

$$n_3^* = 2 + 6 = 8 \quad ; \quad p_3^* = 10(1 - 8/16) = 5 \quad ; \quad (n_3^*, p_3^*) = (8, 5)$$

$$J(8, 5) = \begin{pmatrix} -5 & -8 \\ \frac{5}{2} & 0 \end{pmatrix}$$

$$\tau = -5;$$

$$\Delta = 20;$$

$$\tau^2 - 4\Delta = 25 - 80 = -55.$$

O ponto de equilíbrio (n_3^*, p_3^*) é um foco estável.

$$J(K, 0) = \begin{pmatrix} -10 & -16 \\ 0 & 4 \end{pmatrix}$$

$$\tau = -6;$$

$$\Delta = 40;$$

$$\tau^2 - 4\Delta = 196.$$

O ponto de equilíbrio $(K, 0)$ é um ponto de sela.

A figura 2 corresponde ao caso $\alpha C > 8\mu$ e está subdividida em quatro casos de acordo com a posição de K em relação aos outros três valores do equilíbrio das presas: n_1^* , n_2^* , n_3^* .

A figura 2(a) corresponde ao subcaso $n_3^* < K$. O equilíbrio $(K, 0)$ é um ponto de sela. Há três equilíbrios positivos: (n_1^*, p_1^*) , o qual é um foco estável, (n_2^*, p_2^*) , o qual é um ponto de sela e (n_3^*, p_3^*) , o qual é um foco estável.

Existe uma separatriz. De acordo com a condição inicial, ou a trajetória tende para (n_1^*, p_1^*) ou para (n_3^*, p_3^*) . Neste caso, presas e predadores sempre coexistem, embora em

diferentes planos de densidade. Para a densidade da presa é verificado que $n_3^* > n_1^*$, enquanto que para a densidade do predador a igualdade é contrária, $p_3^* < p_1^*$.

A figura 2 (b) descreve o subcaso $n_2^* < k < n_3^*$. O equilíbrio $(K, 0)$ é um nó estável. Há dois pontos de equilíbrio positivo (n_1^*, p_1^*) , o qual é um foco estável e (n_2^*, p_2^*) , o qual é um ponto de sela. Há também uma separatriz marcando o limite das bacias de atração dos dois equilíbrios estáveis. Dependendo da condição inicial, ou a trajetória tende a $(k, 0)$ ou a (n_1^*, p_1^*) . Assim ou o predador tende a extinção ou presa e predador coexistem.

Figura 2 - Retrato de fase do sistema agregado quando $\alpha C > 8\mu$:

(a) $n_3^* < k$; (b) $n_2^* < k < n_3^*$; (c) $n_1^* < k < n_2^*$; (d) $k < n_1^*$

No subcaso $n_1^* < k < n_2^*$ mostrado na figura 2 (c) o equilíbrio $(k, 0)$ é um ponto de sela. Há somente um equilíbrio positivo (n_1^*, p_1^*) , que é um foco estável. Assim presa e predador coexistem.

Finalmente, na figura 2 (d) ilustrada no caso $k < n_1^*$. O equilíbrio $(k, 0)$ é um nó estável. O predador tende a extinção e as presas tendem a uma população de estado estacionário k .

4. Discussão

Do ponto de vista matemático, distinguem-se seis retratos de fase diferentes. De um ponto de vista ecológico são levadas em conta quatro possibilidades com respeito a estabilidade na relação presa – predador: *coexistência, exclusão do predador, coexistência ou exclusão do predador dependendo das condições iniciais e coexistência em dois planos de densidades diferentes dependendo das condições iniciais*. Além disso, pode-se prestar atenção na composição comportamental da população de predadores em equilíbrio.

Nos casos das figuras 1(a) e 2(c), predador e presa coexistem. Entretanto, existem diferenças entre estes dois casos. Na figura 1(a) o equilíbrio estável pertence ao modelo II, e isto significa que a população de predadores é composta apenas por indivíduos do tipo gavião. Na figura 2(c), o equilíbrio estável pertence ao modelo I e conseqüentemente a população de indivíduo é polimorfa com proporções correspondendo a indivíduos com comportamento gavião e pomba.

Nos casos das figuras 1(b) e 2(d), o predador caminha para a extinção e as presas tendem a uma capacidade elevada.

Na figura 1(b) o equilíbrio $(k, 0)$ pertence ao modelo II e desta forma o predador é monomorfo (composto apenas por indivíduos do tipo gavião) quando aproxima a extinção.

Mostrando-se o resultado de uma simulação do caso da figura 1(a), para os seguintes valores dos parâmetros, $r=10$, $k=20$, $a=1$, $\alpha=1$, $c=2$, $\mu=1$, de acordo com os valores dos parâmetros o ponto de equilíbrio $(n_3^*, p_3^*)=(4,8)$ pertence ao modelo II, pois $\alpha C - 8\mu = -6$, logo não existem n_1^* e n_2^* . Como $k=20$, temos que $k > n_3^*$ e conforme vimos no apêndice A o ponto de equilíbrio $(k, 0)$ é um ponto de sela e (n_3^*, p_3^*) é um ponto de equilíbrio assintoticamente estável e mais precisamente um foco estável, conforme nos mostra os cálculos efetuados abaixo, de acordo com a matriz Jacobiana.

$$J(4,8) = \begin{pmatrix} -2 & -4 \\ 4 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\tau = -2;$$

$$\Delta = 16;$$

$$\tau^2 - 4\Delta = 4 - 64 = -60.$$

Como $\tau < 0$ e $\tau^2 - 4\Delta < 0$ é possível concluir que o ponto de equilíbrio $(4,8)$ é um foco estável.

Figura 3 - Coexistência. Retrato de fase do sistema agregado para valores $r = 10$, $k=20$, $a=1$, $\alpha=1$, $C=2$ e $\mu=1$.

Nos casos das figuras 1(b) e 2(d), o predador caminha para extinção e a presa tende para sua capacidade auto – limitante. A figura 4 mostra o típico retrato de fase do modelo agregado para $r=10$, $k=2$, $a=1$, $\alpha=1$, $C=10$, $\mu=1$.

Neste caso $\alpha C - 8\mu = 2 > 0$, logo existem n_1^* e n_2^* . $n_1 = 10 - \sqrt{5}$, logo n_1 já é maior do que o valor de k , portanto p_1^* , p_2^* e p_3^* não pertencem ao quadrante positivo. Como $k=2$ e $c/a=10$, tem-se que o ponto de equilíbrio $(k,0)$ pertence ao modelo I.

$$J(k,0) = \begin{pmatrix} -10 & -2 \\ 0 & -\frac{1}{5} \end{pmatrix}$$

$$\tau = -10 - 1/5 = -51/5;$$

$$\Delta = 2;$$

O ponto $(k,0)$ é um ponto de sela.

Figura 4 - Exclusão do predador - Retrato de fases do sistema agregado para valores: $r=10, k=2, a=1, \alpha=1, c=10, \mu=1$.

Na figura 2(d) o equilíbrio $(k, 0)$ pertence ao modelo I, desta forma o predador é polimorfo quando se aproxima da extinção. Este processo ocorre para duas composições comportamentais diferentes da população de predadores.

No caso da figura 2(a), há uma separatriz. Existem, também, dois equilíbrios estáveis. De acordo com a condição inicial, presa e predador coexistem para um destes equilíbrios.

Dos dois equilíbrios estáveis mencionados acima, (n_1^*, p_1^*) pertence ao modelo I (predadores são polimorfos) e (n_3^*, p_3^*) pertence ao modelo II (predadores são monomorfos). Observa-se, neste caso dos predadores uma conexão entre o grau de agressividade e o plano da densidade: baixo grau de agressividade em alto plano de densidade e alto grau de agressividade em baixa densidade. Este tipo de resultado já foi encontrado no caso do estudo da população do gato doméstico em área urbana[3], onde, em alto plano de densidade, a maioria destes animais apresentam comportamento do tipo pomba.

A figura 5 mostra o retrato de fase do sistema agregado, com $r=20, k=30, a=1, \alpha=1, c=20, \mu=1$ (relativo ao esboço da figura 2(a)).

Neste caso, como $\alpha C - 8\mu = 12 > 0$, existem n_1^* e n_2^* . Logo os pontos de equilíbrio são $(n_1^*, p_1^*) = (2,26; 18,5)$, $(n_2^*, p_2^*) = (17,54; 8,2)$ e $(n_3^*, p_3^*) = (22; 5,4)$.

$$J(2,26;18,5) = \begin{pmatrix} -1,5 & -2,26 \\ 7,16 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\tau = -1,5;$$

$$\Delta = 16,18;$$

$$\tau^2 - 4\Delta = 2,25 - 64,72 = -62,5.$$

O ponto de equilíbrio (n_1^*, p_1^*) é um foco estável.

$$J(17,74;5,4) = \begin{pmatrix} -11,8 & -17,74 \\ -3,17 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\tau = -11,8;$$

$$\Delta = -56,3;$$

$$\tau^2 - 4\Delta = 139,24 + 225,2 = 364,4.$$

O ponto de equilíbrio (n_2^*, p_2^*) é uma sela.

$$J(22;5,4) = \begin{pmatrix} -14,6 & -22 \\ 2,7 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\tau = -14,6;$$

$$\Delta = 59,4;$$

$$\tau^2 - 4\Delta = 213,16 - 237,6 = -24,44.$$

O ponto de equilíbrio (n_3^*, p_3^*) é um foco estável.

Figura 5 - Coexistência em dois planos de densidade e comportamento diferentes. O retrato de fases do sistema agregado para valores: $r=20, k=30, a=1, \alpha=1, c=20, \mu=1$.

No caso da figura 2(b) há outra separatriz. De acordo com a condição inicial, o predador e a presa coexistem (em baixa densidade) ou o predador caminha para a extinção e a presa tende para sua capacidade autolimitante.

A figura 6 mostra o retrato de fase do modelo agregado com $r=10, k=11, a=1, \alpha=1, c=10, \mu=1$ (relativo ao esboço da figura 2(b)).

Neste caso, como $\alpha C - \delta \mu = 12 > K$, temos que o ponto de equilíbrio (n_3^*, p_3^*) não pertence ao quadrante positivo. O ponto de equilíbrio: $(n_1^*, p_1^*) = (2,8; 7,5)$ e $(n_2^*, p_2^*) = (7,2; 3,5)$.

$$J(2,8;7,5) = \begin{pmatrix} -2,5 & -2,8 \\ 1,6 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\tau = -2,5;$$

$$\Delta = 4,48;$$

$$\tau^2 - 4\Delta = 6,25 - 17,92 = -11,67.$$

O ponto de equilíbrio (n_1^*, p_1^*) é um foco estável.

$$J(7,2;3,5) = \begin{pmatrix} -6,5 & -7,2 \\ -0,8 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\tau = -6,5;$$

$$\Delta = -5,76;$$

$$\tau^2 - 4\Delta = 42,25 - 23,04 = 19,21.$$

O ponto de equilíbrio (n_2^*, p_2^*) é uma sela.

O ponto de equilíbrio $(k, 0)$ é um nó estável e já foi analisado no apêndice A.

Figura 6 - Coexistencia e exclusao. Retrato de fase do sistema agregado para os parâmetros cujos valores sao : $r=10$, $k=11$, $a=1$, $\alpha=1$, $c=10$, $\mu=1$.

Os pontos de equilíbrios estáveis pertencem a modelos diferentes, (n_1^*, p_1^*) ao modelo I, onde os predadores são polimorfos, e $(k, 0)$ no modelo II, onde os predadores são monomorfos. Percebe-se que a extinção dos predadores ocorre quando todos os predadores são do tipo gavião, enquanto há coexistência quando os predadores estão misturados (isto é, compostos de indivíduos do tipo gavião ou pomba).

5. Conclusão

Poucos estudos teóricos são direcionados para relacionar comportamento e população dinâmica. O uso da modelagem dinâmica era uma tentativa aproximada para investigar este comportamento em ecologia. A aproximação matemática apresentada é uma alternativa promissora que combina estratégia evolutivamente estável (ESS)* e população demográfica.

A principal conclusão que emerge deste estudo é a existência de uma relação entre densidade da presa e a estratégia adaptada pelos predadores. O comportamento agressivo (estratégia gavião) é um ESS em altas densidades de presa, enquanto que um polimorfismo com a presença de indivíduos com comportamento gavião e pomba é encontrado em baixas densidades de presa.

Como uma observação alternativa, é possível citar que o comportamento agressivo não é vantajoso, quando as presas são raras e a colaboração pode favorecer. Em consequência, em altas densidades de presas, a invasão de predadores agressivos é facilitada e não há necessidade de colaboração. Além disso, há uma forte conexão entre estratégias adaptadas e densidade dos predadores. O equilíbrio da população de predadores é sempre mais elevado quando nas estratégias ocorre o polimorfismo.

Isto reforça a conclusão de que predadores agressivos só podem invadir quando a densidade da presa é alta. Também é possível estudá-los em relação ao tamanho do grupo. Logo, em baixa densidade de presas, o tamanho do grupo de predadores pode ser elevado e composto principalmente de indivíduos cooperativos (estratégia pomba), enquanto, que em alta densidade de presas os predadores agressivos (estratégia gavião) seriam favorecidos.

* - No modelo foi considerada uma classe de jogos na qual as estratégias bem sucedidas são recompensadas por alta razão reprodutiva. Deste modo estas estratégias tornam-se mais prováveis de participar em etapas subsequentes do jogo. Estas estratégias mistas evoluem através do tempo para algum tipo ideal ou condição estável. Esta estratégia ideal é chamada estratégia evolutivamente estável (ESS). Maiores detalhes e definições em [1,14].

Apêndice A – Estabilidade local do equilíbrio

A.1. O caso do modelo I

Modelo I: $G < C \rightarrow na < C \rightarrow n < c/a$, $x^* = na/C$ é assintoticamente estável na equação (25).

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{k}\right) - anp \\ \frac{dp}{dt} = -\mu p + \frac{\alpha a}{2} np - \frac{\alpha a^2}{2C} n^2 p \end{cases} \quad (1.A)$$

Achar os pontos críticos do sistema (1.A).

$$\begin{aligned} rn \left(1 - \frac{n}{k}\right) - anp &= 0 \\ -\mu p + \frac{\alpha a}{2} np - \frac{\alpha a^2}{2C} n^2 p &= 0 \end{aligned}$$

$$p=0 \therefore rn - \frac{rn^2}{k} = 0 \rightarrow k - n = 0 \rightarrow n = k$$

$$n=0 \rightarrow p=0$$

$\therefore (0,0)$ e $(k,0)$ são pontos críticos de (1.A).

A matriz Jacobiana para o modelo I, do sistema (1.A) é o seguinte:

$$J(n,p) = \begin{bmatrix} r \left(1 - \frac{2n}{k}\right) - ap & -an \\ \frac{\alpha a}{2} p - \frac{\alpha a^2}{2C} np & -\mu + \frac{\alpha a}{2} n - \frac{\alpha a^2}{2C} n^2 \end{bmatrix}$$

$$J(0,0) = \begin{bmatrix} r & 0 \\ 0 & -\mu \end{bmatrix}$$

Na origem tem-se dois autovalores reais com sinais opostos. A origem é um ponto de sela para quaisquer valores dos parâmetros.

Quando o ponto de equilíbrio $(k,0)$ está no domínio do modelo I, isto é, $k < c/a$, a matriz jacobiana será:

$$J(k,0) = \begin{bmatrix} -r & -ak \\ 0 & -\mu + \frac{\alpha a}{2} k - \frac{\alpha a^2}{2C} k^2 \end{bmatrix} \quad (2.A)$$

Calculemos os valores de (2.A):

$$\begin{bmatrix} -r-\lambda & -ak \\ 0 & -\mu + \frac{\alpha a}{2}k - \frac{\alpha a^2}{2C}k^2 - \lambda \end{bmatrix} = 0$$

Segue que: $\lambda_1 = -r$ e $\lambda_2 = -\mu + \frac{\alpha a}{2}k - \frac{\alpha a^2}{2C}k^2$.

Como n_1^* e n_2^* são raízes da polinomial $f(x) = -\mu + \frac{\alpha a}{2}x - \frac{\alpha a^2}{2C}x^2$, se elas não existem, isto ocorre quando $\alpha C < 8\mu$, então λ_2 é também negativo e assim $(k, 0)$ é estável.

Quando n_1^* e n_2^* existem, isto ocorre quando $\alpha C > 8\mu$, então λ_2 é negativo para

$$k \in (0, n_1^*) \cup \left(n_2^*, \frac{c}{a}\right), \text{ lembrando que } n_1^* = \frac{C}{2a} - \frac{\sqrt{\alpha a^2 C (\alpha C - 8\mu)}}{2\alpha a^2} \quad \text{e}$$

$$n_2^* = \frac{C}{2a} + \frac{\sqrt{\alpha a^2 C (\alpha C - 8\mu)}}{2\alpha a^2}.$$

Agora serão procurados outros pontos críticos do sistema (1.A) para $p \neq 0$, resolvendo o sistema:

$$rn\left(1 - \frac{n}{k}\right) - anp = 0 \quad (3A_1)$$

$$-\mu + \frac{\alpha a}{2}n - \frac{\alpha a^2}{2C}n^2 = 0 \quad (3A_2)$$

De (3A₂) tem-se os valores de n_1^* e n_2^* , mencionados acima e de (3A₁) é obtido

$$p_i^* = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{n_i^*}{k}\right) \text{ para } i = 1, 2.$$

Analisando os pontos críticos (n_1^*, P_1^*) e (n_2^*, P_2^*) para $n < c/a$ e $\alpha C > 8\mu$:

$$J(n_i^*, p_i^*) = \begin{bmatrix} r\left(1 - \frac{2n_i^*}{k}\right) - ap_i^* & -an_i^* \\ \frac{\alpha a}{2}p_i^* - \frac{\alpha a^2}{2C}n_i^*p_i^* & -\mu + \frac{\alpha a}{2}n_i^* - \frac{\alpha a^2}{2C}(n_i^*)^2 \end{bmatrix}$$

Substituindo-se $p_i^* = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{n_i^*}{k} \right)$ na posição J_{11} da matriz jacobiana acima e sabendo que n_1^* e n_2^* são raízes da polinomial $f(x) = -\mu + \frac{\alpha a}{2}x - \frac{\alpha a^2}{2C}x^2$, a matriz jacobiana para ambos equilíbrios (n_1^*, p_1^*) e (n_2^*, p_2^*) se reduzem a :

$$J(n_i^*, p_i^*) = \begin{bmatrix} -r \frac{n_i^*}{k} & -an_i^* \\ \frac{\alpha a^2}{C} \left(\frac{c}{2a} - n_i^* \right) p_i^* & 0 \end{bmatrix}$$

Quando os pontos (n_1^*, p_1^*) e (n_2^*, p_2^*) pertencem ao quadrante positivo, o traço da matriz jacobiana é negativa e, conseqüentemente, se o determinante é positivo, então o equilíbrio é estável. Por outro lado, se o determinante for negativo, então o ponto de equilíbrio é um ponto de sela.

Traço da matriz $= \tau = -rn_i^*$ (para $i=1,2$) é negativo.

Determinante $\Delta = an_1^* \frac{\alpha a^2}{C} \left(\frac{c}{2a} - n_1^* \right) p_1^*$, como $\frac{c}{2a} - n_1^* > 0$ segue que $\Delta > 0$.

$\Delta = an_2^* \frac{\alpha a^2}{C} \left(\frac{c}{2a} - n_2^* \right) p_2^*$, como $\frac{c}{2a} - n_2^* < 0$ segue que $\Delta < 0$.

Estas conclusões podem ser feitas observando a expressão (31), isto é, $0 < n_1^* < C/2a < n_2^* < C/a < n_3^*$. Assim quando (n_1^*, p_1^*) pertencem ao quadrante positivo é sempre um ponto estável. Quando (n_2^*, p_2^*) pertence ao quadrante positivo é sempre um ponto de sela.

Resumindo os resultados do modelo I :

- Se $\alpha C < 8\mu$ o equilíbrio $(k, 0)$ é estável;
- Se $\alpha C > 8\mu$ e $k < n_1^* < n_2^*$ o equilíbrio $(k, 0)$ é estável (figura 2(d));
- Se $\alpha C > 8\mu$ e $n_1^* < k < n_2^*$ o equilíbrio (n_1^*, p_1^*) é estável e $(k, 0)$ é ponto de sela (figura 2(c));
- Se $\alpha C > 8\mu$ e $n_1^* < n_2^* < k$ o equilíbrio (n_1^*, p_1^*) é estável, (n_2^*, p_2^*) é ponto de sela e $(k, 0)$ é estável;

A.2. O caso do modelo II

Modelo II: $G > C \rightarrow n > C/a$ e o ponto crítico $x^*=I$ é assintoticamente estável na equação (25).

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt} = rn\left(1 - \frac{n}{k}\right) - anp \\ \frac{dp}{dt} = -\mu p + \frac{\alpha a}{2} np - \frac{\alpha c}{2} p \end{cases} \quad (2.A)$$

Achar os ponto de equilíbrio

$$\begin{cases} rn\left(1 - \frac{n}{k}\right) - anp = 0 \\ -\mu p + \frac{\alpha a}{2} np - \frac{\alpha c}{2} p = 0 \end{cases}$$

$p = 0 \rightarrow n=0 \therefore (0,0)$ é ponto crítico

$p = 0 \rightarrow n=k \therefore (k,0)$ é ponto crítico

para $p \neq 0 \rightarrow -\mu + \frac{\alpha a}{2} n - \frac{\alpha c}{2} = 0 \rightarrow n = \frac{2\mu + \alpha c}{\alpha a} \rightarrow n_3^* = \frac{2\mu + \alpha c}{\alpha a}$

$$p = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{n}{k}\right) \rightarrow p_3^* = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{n_3^*}{k}\right)$$

Logo (n_3^*, p_3^*) é o outro ponto crítico para o modelo II.

A matriz jacobiana para o modelo II do sistema (2.A) é a seguinte:

$$J(n, p) = \begin{bmatrix} r\left(1 - \frac{2n}{k}\right) - ap & -an \\ \frac{\alpha a}{2} p & -\mu + \frac{\alpha a}{2} n - \frac{\alpha c}{2} \end{bmatrix}$$

No caso do ponto de equilíbrio $(k,0)$, temos a matriz jacobiana abaixo:

$$J(n, p) = \begin{bmatrix} -r & -ak \\ 0 & -\mu + \frac{\alpha a}{2} k - \frac{\alpha c}{2} \end{bmatrix}$$

$$\tau = -r + \left(-\mu + \frac{\alpha a}{2} k - \frac{\alpha c}{2}\right)$$

$$\Delta = -r \left(-\mu + \frac{\alpha a}{2} k - \frac{\alpha c}{2}\right)$$

Logo, de $\lambda^2 - \tau\lambda + \Delta = 0$, conclui-se que um dos autovalores é $\lambda_1 = -r$, logo é negativo. O segundo é $\lambda_2 = -\mu + \frac{\alpha a}{2}k - \frac{\alpha C}{2}$, sabendo que n_3^* é a raiz da polinomial $f(x) = -\mu + \frac{\alpha a}{2}x - \frac{\alpha C}{2}$ é possível concluir que λ_2 é negativo se $k < n_3^*$ e positivo se $k > n_3^*$. Consequentemente o equilíbrio $(k, 0)$ é um nó estável se $k < n_3^*$ e um ponto de sela se $k > n_3^*$.

Para o equilíbrio (n_3^*, p_3^*) , temos a seguinte matriz jacobiana:

$$J(n, p) = \begin{bmatrix} r \left(1 - \frac{2n_3^*}{k} \right) - ap_3^* & -an_3^* \\ \frac{\alpha a}{2} p_3^* & -\mu + \frac{\alpha a}{2} n_3^* - \frac{\alpha C}{2} \end{bmatrix}$$

Substituindo $p_3^* = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{n_3^*}{k} \right)$ na posição J_{11} da matriz jacobiana acima e sabendo que n_3^* é raiz da polinomial $f(x) = -\mu + \frac{\alpha a}{2}x - \frac{\alpha C}{2}$, a matriz jacobiana para o equilíbrio (n_3^*, p_3^*) se reduz a:

$$J(n_3^*, p_3^*) = \begin{bmatrix} -r \frac{n_3^*}{k} & -an_3^* \\ \frac{\alpha a}{2} p_3^* & 0 \end{bmatrix}$$

$$\text{Traço} = \tau = -r \frac{n_3^*}{k}$$

$$\text{Determinante} = \Delta = \frac{\alpha a^2}{2} p_3^* n_3^*$$

Quando o ponto (n_3^*, p_3^*) pertence ao quadrante positivo, o traço da matriz jacobiana é negativo e o determinante Δ é positivo, o que implica na estabilidade.

- Se $k < n_3^*$ o equilíbrio $(k, 0)$ é estável (figuras 1(b) e 2 (b));
- Se $k > n_3^*$ o equilíbrio (n_3^*, p_3^*) é estável e $(k, 0)$ é ponto de sela (figuras 1(a) e 2 (a));

Parte II – Modelo predador presa com predadores usando táticas gavião, pomba e valentão

Resumo

Em uma extensão do modelo predador – presa, que incorpora ao comportamento individual dos predadores as táticas gavião e pomba, será apresentado um modelo utilizando três táticas.

Os indivíduos predadores poderão utilizar as táticas gavião, pomba e valentão quando encontram uma presa. Cada indivíduo predador pode utilizar estas diferentes táticas ao longo de sua vida e esta mudança comportamental do predador é descrita através dos jogos dinâmicos, que ocorre na escala de tempo rápido. Será assumido que o processo demográfico e as interações predador – presa ocorrem na escala de tempo lento.

A existência de duas escalas de tempo permite estudar o sistema completo de um sistema reduzido, utilizando o método de agregação. O objetivo deste trabalho é estudar os efeitos do comportamento individual do predador na dinâmica do sistema predador – presa.

1. Introdução

Auger, de la Parra, Morand e Eva Sánchez (2002) apresentaram um modelo predador – presa [15] com o objetivo de estudar os efeitos do comportamento individual do predador, que pode utilizar as táticas de gavião ou pomba.

O objetivo do presente estudo é incorporar mais táticas ao modelo original, que tem como autores os nomes citados acima.

Serão consideradas as mesmas hipóteses utilizadas no modelo original, com acréscimo devido a tática valentão.

Todo predador individualmente caça a mesma presa. Neste processo, serão assumidos dois estágios. Num primeiro estágio cada predador captura uma presa, e no segundo estágio este predador terá que lutar com outro predador para manter esta presa. Logo predadores lutam entre si para manter ou ter acesso à presa capturada. Será assumido que os predadores podem utilizar três táticas: gavião, pomba e valentão.

O indivíduo com tática de gavião é sempre agressivo e luta sempre. O indivíduo com tática de pomba nunca é agressivo e nem se intimida. Os indivíduos com a estratégia valentão iniciam o conflito intimidando o adversário, porém batem em retirada se o adversário reage.

Estes três comportamentos são assumidos como encontrados em todos os indivíduos, e eles podem escolher estas táticas ao longo de suas vidas, de acordo com suas necessidades de momento.

Para descrever as mudanças de táticas dos predadores será utilizado um modelo de jogo dinâmico baseado nas equações replicator. A teoria dos jogos dinâmicos também permite encontrar a estratégia ideal que pode ser utilizada pelo predador, isto é, a estratégia estável evolutivamente (ESS)[1,14].

São assumidas duas escalas de tempo diferentes:

- Escala de tempo rápido – corresponde a disputa e luta entre os predadores que ocorrem em cada dia;
- Escala de tempo lenta – corresponde ao crescimento da população da presa, à mortalidade do predador e às intenções presa – predador.

O objetivo deste trabalho é estudar os efeitos do comportamento do indivíduo predador na dinâmica do sistema presa – predador.

Na seção 2, será apresentado o modelo do jogo dinâmico que representa a parte rápida do sistema completo. Depois, será apresentada a parte lenta do sistema que foi edificada baseada no modelo clássico Lokta – Volterra com a dependência presa – densidade.

A seção 3, é dedicada à construção e análise do modelo chamado agregado. A interpretação deste estudo será desenvolvida na seção 4.

2. O modelo predador – presa

Seja $n(t)$ o tamanho da população da presa e $p(t)$ o total da população do predador na escala de tempo t . O modelo é composto de uma parte rápida, que descreve a mudança de tática dos predadores, e de uma parte lenta, que descreve o crescimento da população da presa, a mortalidade do predador e as intenções presa – predador.

2.1. Jogo dinâmico dos predadores na escala de tempo rápido

Assume-se que estes predadores estão subdivididos em três subgrupos com táticas de gavião, pomba e valentão.

Sejam $p_H(t)$, $p_D(t)$ e $p_B(t)$ respectivamente as densidades do gavião, da pomba e a do valentão no tempo t . O total das densidades dos predadores é dada por

$$p(t) = p_H(t) + p_D(t) + p_B(t) \quad (1)$$

Predadores lutam para manter ou ter acesso a presa capturada. Este processo ocorre na escala de tempo rápido. Na ocasião de cada encontro cada predador deve adaptar-se a tática gavião, pomba ou valentão. No caso estudado, o ganho $G(n)$ do jogo é uma resposta funcional linear e corresponde a quantidade de presas que dois predadores disputam cada dia, tendo como expressão:

$$G(n) = an \quad (2)$$

, onde a é um parâmetro positivo.

Por fitness, entendemos sucesso reprodutivo, logo um ganho aumenta a fitness em G , enquanto que um dano (ferimento) reduz a fitness para C .

Quando dois gaviões se encontram ambos intensificam a luta até se ferirem. Na média eles repartem o ganho, mas também ocorrem custos devido aos ferimentos obtidos, assim a média de aumento em fitness é $\frac{G-C}{2}$. Uma pomba encontrando um gavião foge e sua fitness permanece inalterada, enquanto que a fitness do gavião cresce para G . Quando duas pombas se encontram, elas repartem o ganho e não há custo, portanto sua média em fitness aumenta $\frac{G}{2}$.

Quando um valentão encontra um gavião o primeiro foge, e sua fitness permanece inalterada, enquanto que a fitness do gavião cresce para G . Quando uma pomba encontra

um valentão ela foge, e sua fitness permanece inalterada, enquanto que a fitness do valentão cresce para G .

Quando dois valentões se encontram o primeiro intimida, fazendo com que o segundo bata em retirada, assim a expectativa de aumento de fitness na média é $\frac{G}{2}$, pois não existem custos.

Resumindo os resultados ocorridos nos encontros entre gavião, pomba ou valentão:

$$\begin{aligned} a_{HH} &= \frac{G-C}{2} & ; & & a_{HD} &= G & ; & & a_{HB} &= G \\ a_{DH} &= 0 & ; & & a_{DD} &= \frac{G}{2} & ; & & a_{DB} &= 0 \\ a_{BH} &= 0 & ; & & a_{BD} &= G & ; & & a_{BB} &= \frac{G}{2} \end{aligned}$$

, onde as letra H, D e B representam respectivamente gavião, pomba e valentão.

Denota-se por a_{ij} o ganho de um jogador usando a estratégia i contra a estratégia j .

A matriz $A=(a_{ij})$ do tipo 3x3 é chamada matriz payoff (=expectativa de ganho).

$$A = \begin{array}{c} \begin{array}{ccc} H & D & B \end{array} \\ \left[\begin{array}{ccc} \frac{G-C}{2} & G & G \\ 0 & \frac{G}{2} & 0 \\ 0 & G & \frac{G}{2} \end{array} \right] \begin{array}{l} H \\ D \\ B \end{array} \end{array} \quad (3)$$

Sejam $x(t)$, $y(t)$ e $z(t)$ respectivamente as proporções de gavião, pomba e valentão na população de predador no tempo t :

$$\begin{aligned} x(t) &= \frac{p_H(t)}{p(t)} & ; & & y(t) &= \frac{p_D(t)}{p(t)} \\ z(t) &= 1 - x(t) - y(t) = \frac{p_B(t)}{p(t)} \end{aligned} \quad (4)$$

, pois $x(t) + y(t) + z(t) = 1$.

Serão utilizadas as equações replicator[1] para descrever a mudança de tática dos predadores. No caso estudado, será utilizada a matriz payoff para obter a fitness do gavião, pomba e valentão. A equação replicator tomará a forma $\dot{x}_i = x_i((Ax)_i - xAx)$.

No tempo t , a fitness Δ_H de um indivíduo, usando a estratégia gavião contra uma população $x(t)$ de gaviões, $y(t)$ de pomba e $z(t)$ de valentão, é dada por:

$$\Delta_H = (1 \ 0 \ 0)A \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \frac{G-C}{2}x + Gy + Gz = G - \frac{G}{2}x - \frac{C}{2}x$$

A fitness Δ_D de um indivíduo, sempre jogando com a estratégia pomba, é dada por:

$$\Delta_D = (0 \ 1 \ 0)A \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \frac{G}{2}y$$

A fitness Δ_B de um indivíduo sempre jogando com a estratégia valentão, é dada por:

$$\Delta_B = (0 \ 0 \ 1)A \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = Gy + \frac{G}{2}z = \frac{G}{2} - \frac{G}{2}x + \frac{G}{2}y$$

A média da fitness Δ de um indivíduo jogando as três táticas nas proporções $(x(t), y(t), z(t))$ corresponde à distribuição real de gavião, pomba e valentão no total da população é a seguinte:

$$\Delta = (x \ y \ z)A \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \left(\frac{G-C}{2}x \quad Gx + \frac{G}{2}y + Gz \quad Gx + \frac{G}{2}z \right) \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix}$$

$$\Delta = \frac{G}{2}x^2 - \frac{C}{2}x^2 + Gxy + \frac{G}{2}y^2 + Gyz + Gxz + \frac{G}{2}z^2$$

$$\Delta = \frac{G}{2}(x^2 + y^2 + z^2 + 2xy + 2yz + 2xz) - \frac{C}{2}x^2 = \frac{G}{2} - \frac{C}{2}x^2$$

pois $x+y+z=1$, logo $(x+y+z)^2=1$

Calculando as diferenças entre as fitness tem-se:

$$\Delta_H - \Delta = \frac{G}{2} - \frac{G}{2}x - \frac{C}{2}x + \frac{C}{2}x^2 = \frac{1}{2}(1-x)(G-Cx)$$

$$\Delta_D - \Delta = \frac{G}{2}y - \frac{G}{2} + \frac{C}{2}x^2 = \frac{G}{2}(y-1) + \frac{C}{2}x^2$$

$$\Delta_B - \Delta = \frac{G}{2} - \frac{G}{2}x + \frac{G}{2}y - \frac{G}{2} + \frac{C}{2}x^2 = \frac{G}{2}y - \frac{G}{2}x + \frac{C}{2}x^2$$

Com estes dados, é possível escrever as equações replicator:

$$\begin{cases} \frac{dx}{d\tau} = x(\Delta_H - \Delta) = \frac{x}{2}(1-x)(G-Cx) \\ \frac{dy}{d\tau} = y(\Delta_D - \Delta) = \frac{y}{2}(Gy-G+Cx^2) \\ \frac{dz}{d\tau} = z(\Delta_B - \Delta) = \frac{z}{2}(Gy-Gx+Cx^2) \end{cases} \quad (5)$$

Nas equações (5), τ é a escala de tempo rápido. Dessa forma, é assumido que o jogo gavião – pomba – valentão é rápido em comparação ao outro processo que será considerado no modelo, tal como mortalidade do predador, crescimento da presa e captura das presas pelo predador.

2.2. Dinâmica da densidade da presa na escala de tempo lento

As presas mortas pelos predadores constituem um recurso comum para os predadores. Será utilizado o clássico modelo Lokta – Volterra com as presas autolimitada para o total da densidade das presas:

$$\frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{k} \right) - anp \quad (6)$$

onde t corresponde a escala de tempo lento.

Como de costume, tomou-se a seguinte relação entre as escalas dos dois tempos, $t = \varepsilon \tau$. De acordo com a equação anterior, na ausência de predadores, a população de presa cresce de acordo com a equação logística de razão de crescimento r , tendendo a uma população de estado estacionário k . Observa-se, ainda, que o parâmetro “ a ” é positivo e é o mesmo utilizado para o ganho $G(n)$ do jogo.

2.3. Dinâmica da densidade do predador na escala de tempo lento

Para predadores, é assumida uma constante μ de mortalidade natural idêntica para gaviões, pombas e valentões, com $\mu > 0$. Nas equações dos predadores, é assumido que a razão de crescimento de cada sub-grupo é proporcional à média do saldo obtido (matriz payoff) por um indivíduo usando a tática gavião (respec. pomba, valentão) na ocasião de cada tipo de encontro.

Estas médias dos saldos obtidos devem ser ponderadas pela proporção de cada tipo de encontro. Por exemplo, um gavião pode encontrar outro gavião na proporção p_H / p e obter um ganho $(G - C) / 2$, uma pomba na proporção p_D / p e obter um ganho G ou um valentão na proporção p_B / p e obter um ganho G . Como consequência, o crescimento da população do gavião obedece a equação:

$$\frac{dp_H}{dt} = -\mu p_H + \left(\alpha \left(\frac{G - C}{2} \right) \frac{p_H}{p} + \alpha G \frac{p_D}{p} + \alpha G \frac{p_B}{p} \right) p_H \quad (7)$$

onde α é um coeficiente de conversão positivo do ganho e custo para biomassa dos predadores.

Com hipótese similar, são obtidas as equações para as sub-populações abaixo:

$$\frac{dp_D}{dt} = -\mu p_D + \alpha \frac{G}{2} \frac{p_D}{p} p_D \quad (8)$$

$$\frac{dp_B}{dt} = -\mu p_B + \left(\alpha G \frac{p_D}{p} + \alpha \frac{G}{2} \frac{p_B}{p} \right) p_B \quad (9)$$

O crescimento do predador é assumido ser lento em comparação com os jogo dinâmicos. Este fato pode ser interpretado no sentido de que poucas presas são capturadas cada dia, mas predadores lutam frequentemente para mantê-las ou disputá-las.

2.4. O modelo completo predador – presa

O modelo completo associa os processos lento e rápido.

Segue o modelo completo:

$$(10) \quad \left\{ \begin{array}{l} \varepsilon \frac{dn}{dt} = \varepsilon \left[rn \left(1 - \frac{n}{k} \right) - anp \right] \\ \varepsilon \frac{dp_H}{dt} = px(\Delta_H - \Delta) + \varepsilon \left\{ -\mu p_H + \left[\alpha \left(\frac{G-C}{2} \right) \frac{p_H}{p} + \alpha G \frac{p_D}{p} + \alpha G \frac{p_B}{p} \right] p_H \right\} \\ \varepsilon \frac{dp_D}{dt} = py(\Delta_D - \Delta) + \varepsilon \left(-\mu p_D + \alpha \frac{G}{2} \frac{p_D}{p} p_D \right) \\ \varepsilon \frac{dp_B}{dt} = pz(\Delta_B - \Delta) + \varepsilon \left[-\mu p_B + \left(\alpha G \frac{p_D}{p} + \alpha \frac{G}{2} \frac{p_B}{p} \right) p_B \right] \end{array} \right.$$

onde $\varepsilon \ll 1$ é um pequeno parâmetro. Este modelo é, também, usual na escala de tempo τ .

$$(11) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{dn}{d\tau} = \varepsilon \left[rn \left(1 - \frac{n}{k} \right) - anp \right] \\ \frac{dp_H}{d\tau} = px(\Delta_H - \Delta) + \varepsilon \left\{ -\mu p_H + \left[\alpha \left(\frac{G-C}{2} \right) \frac{p_H}{p} + \alpha G \frac{p_D}{p} + \alpha G \frac{p_B}{p} \right] p_H \right\} \\ \frac{dp_D}{d\tau} = py(\Delta_D - \Delta) + \varepsilon \left(-\mu p_D + \alpha \frac{G}{2} \frac{p_D}{p} p_D \right) \\ \frac{dp_B}{d\tau} = pz(\Delta_B - \Delta) + \varepsilon \left[-\mu p_B + \left(\alpha G \frac{p_D}{p} + \alpha \frac{G}{2} \frac{p_B}{p} \right) p_B \right] \end{array} \right.$$

Este modelo é um sistema de equações ordinárias de quatro dimensões.

Convém observar que a parte rápida é conservativa, pois a população total $p = p_H + p_D + p_B$ é integral primeira da dinâmica rápida.

Os jogos dinâmicos são responsáveis pela variação das proporções dos indivíduos tipo gavião, pomba e valentão, mas não pelo total da população.

3. O modelo agregado predador – presa

Agora será usada a vantagem de ter duas escalas de tempo para reduzir a dimensão do sistema completo (10) de quatro equações para um sistema de duas equações. Esta redução se dará nas três últimas equações do sistema (10), onde obteremos uma equação simples governando o total da população p .

3.1.1. Derivação do modelo agregado

Como um primeiro passo, negligenciam-se os pequenos termos de ordem ε em (11) e se investiga a existência de um equilíbrio estável da parte rápida do sistema, que relata a dinâmica do jogo:

$$(12) \quad \begin{cases} \frac{dp_H}{d\tau} = px(\Delta_H - \Delta) \\ \frac{dp_D}{d\tau} = py(\Delta_D - \Delta) \\ \frac{dp_B}{d\tau} = pz(\Delta_B - \Delta) \end{cases}$$

Usando-se o fato de que $x + y + z = 1$ para todo tempo t , obtemos derivando a sentença (13) acima em relação a t .

$$\frac{dz}{dt} = -\frac{dx}{dt} - \frac{dy}{dt}, \text{ onde } x = \frac{p_H}{p}, y = \frac{p_D}{p} \text{ e } z = 1 - x - y = \frac{p_B}{p}$$

Podemos escrever o sistema (12) como um sistema de duas equações governando a proporção de predadores gavião e pomba da seguinte maneira:

$$(13) \quad \begin{cases} \frac{dx}{d\tau} = \frac{x}{2}(1-x)(G - Cx) \\ \frac{dy}{d\tau} = \frac{y}{2}(G(y-1) + Cx^2) \end{cases}$$

O sistema de equações (13) tem pontos de equilíbrio: $(0,0)$, $(0,1)$, $(1,0)$, $(G/C,0)$ e $\left(\frac{G}{C}, 1 - \frac{G}{C}\right)$, os quais representam no primeiro elemento do par ordenado as proporções de indivíduos do tipo gavião em equilíbrio e no segundo elemento do par ordenado as proporções de pomba em equilíbrio.

Vamos analisar o tipo de equilíbrio dos pontos, calculando a matriz jacobiana de (x,y) .

$$J(x,y) = \begin{bmatrix} \frac{G}{2} - Gx - Cx + \frac{3Cx^2}{2} & 0 \\ Cxy & Gy - \frac{G}{2} + \frac{C}{2}x^2 \end{bmatrix}$$

$$J(0,0) = \begin{bmatrix} \frac{G}{2} & 0 \\ 0 & -\frac{G}{2} \end{bmatrix} \text{ é um ponto de sela.}$$

$$J(0,1) = \begin{bmatrix} \frac{G}{2} & 0 \\ 0 & \frac{G}{2} \end{bmatrix} \text{ é um equilíbrio instável}$$

$$J(1,0) = \begin{bmatrix} -\frac{G}{2} + \frac{C}{2} & 0 \\ 0 & -\frac{G}{2} + \frac{C}{2} \end{bmatrix}$$

, se $G > C$ existe um equilíbrio estável, porém se $G < C$ o equilíbrio será instável.

$$J\left(\frac{G}{C}, 0\right) = \begin{bmatrix} \frac{G}{2}\left(\frac{G}{C} - 1\right) & 0 \\ 0 & \frac{G}{2}\left(\frac{G}{C} - 1\right) \end{bmatrix}$$

, quando $G < C$ tem-se que o equilíbrio será estável, pois os autovalores são negativos.

$$J\left(\frac{G}{C}, 1 - \frac{G}{C}\right) = \begin{bmatrix} \frac{G^2}{2C} - \frac{G}{2} & 0 \\ G - \frac{G^2}{C} & \frac{G}{2} - \frac{G^2}{2C} \end{bmatrix}$$

Calculando-se o valor do determinante da matriz jacobiana $\Delta = -\left(\frac{G}{2} - \frac{G^2}{2C}\right)^2$, logo

é negativo, portanto é um ponto de sela.

De acordo com os valores dos parâmetros podem ocorrer dois casos:

- Se $G < C$, $(x^*, y^*) = (G/C, 0)$ é assintoticamente estável para alguma condição inicial $0 < x(0) < 1$ e $0 < y(0) < 1$. Neste caso, em equilíbrio, a população é polimorfa com a proporção G/C de gaviões e de $1 - G/C$ de valentões.

- Se $G > C$, G/C não pertence ao intervalo $[0, 1]$. O equilíbrio $(x^*, y^*) = (1, 0)$ é assintoticamente estável, a população é monomorfa e composta totalmente de gaviões em equilíbrio.

Com a finalidade de agregar é feita a suposição de que o processo rápido está em equilíbrio estável rápido[7].

Assim, voltando ao sistema completo inicial (11), substituindo-se os equilíbrios estáveis rápidos anteriores e adicionando-se as três equações dos predadores, chega-se ao modelo agregado(14). É necessário substituir-se as variáveis rápidas em termos dos equilíbrios rápidos como segue: $p_H = x^* p$, $p_D = y^* p$ e $p_B = (1 - x^* - y^*)p$.

$$(14) \quad \begin{cases} \frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{k} \right) - anp + O(\varepsilon) \\ \frac{dp}{dt} = -\mu p + \alpha \frac{G}{2} p - \frac{\alpha C}{2} (x^*)^2 p + O(\varepsilon) \end{cases}$$

Nas equações (14) foi usado o termo $O(\varepsilon)$. Isto significa que o modelo agregado é dado pelas duas equações anteriores e mais alguns termos que poderiam ser adicionados. Pode-se mostrar que o modelo completo agregado é uma expansão de Taylor em termos das potências do pequeno parâmetro ε . Estes termos de ordem ε devem ser calculados caso o sistema agregado, após se negligenciar os termos de ordem ε , não seja estruturalmente estável, utilizando-se o Teorema da Variedade Central

Negligenciando-se os termos de ordem ε em (14), chegamos ao modelo simplificado:

$$(15) \quad \begin{cases} \frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{k} \right) - anp \\ \frac{dp}{dt} = -\mu p + \alpha \frac{G}{2} p - \frac{\alpha C}{2} (x^*)^2 p \end{cases}$$

O sistema (14) é uma ε -perturbação do sistema (15), obtido para $\varepsilon = 0$.

A dinâmica do sistema (15) é uma boa aproximação da dinâmica real (vide páginas 68 e 69 desta dissertação), quando duas condições estão satisfeitas:

- O sistema é estruturalmente estável;
- ε é bastante pequeno, o qual é assumido.

Convém lembrar, que neste caso se tem duas possibilidades para o equilíbrio rápido e que o ganho depende da densidade da presa ($G = na$).

Como consequência são obtidos dois modelos agregados diferentes que são válidos em dois domínios do plano de fase.

Modelo I: Se $G < C \rightarrow an < C \rightarrow n < C/a$, e que $x^* = an/C$ e que $(x^*, y^*) = (an/C, 0)$ é assintoticamente estável no sistema de equações (13).

$$(16) \quad \begin{cases} \frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{k} \right) - anp \\ \frac{dp}{dt} = -\mu p + \frac{\alpha a}{2} np - \frac{\alpha a^2}{2C} n^2 p \end{cases}$$

Modelo II: Se $G > C \rightarrow n > C/a$, $(x^*, y^*) = (1, 0)$ é assintoticamente estável no sistema de equações (13).

$$(17) \quad \begin{cases} \frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{k} \right) - anp \\ \frac{dp}{dt} = -\mu p + \frac{\alpha a}{2} np - \frac{\alpha C}{2} p \end{cases}$$

Estes dois modelos se conectam na linha vertical $n = C/a$ no espaço de fase (n, p) .

A partir deste ponto, a análise do modelo agregado segue similar ao modelo predador – presa com as estratégias gavião e pomba (Auger, Parra, Morand e Eva Sanchez (2000))[15].

4. Discussão e conclusão

A discussão segue nos mesmos moldes do modelo predador – presa com as táticas gavião e pomba (Auger, Parra, Morand e Eva Sanchez (2000)). Porém, na generalização do modelo envolvendo as táticas gavião, pomba e valentão, ocorrem mudanças na população polimorfa dos predadores em equilíbrio.

Esta mudança se faz notar no estudo das figuras 2(a), 2(b) e 2(c), no modelo predador – presa com táticas gavião e pomba (página 28), onde no modelo I o polimorfismo é composto por indivíduos do tipo gavião e pomba. Porém, no modelo com táticas gavião, pomba e valentão o polimorfismo é composto por indivíduos do tipo gavião e valentão.

Conclui-se, então, que os indivíduos com a tática de pomba desaparecem da população dos predadores.

A principal conclusão que emerge deste estudo é a existência de uma relação entre densidade de presa e estratégia adaptada pelos predadores. Comportamento agressivo (estratégia de gavião) é uma estratégia evolutivamente estável (E.E.S.) [1,14] em altas densidades de presa, enquanto que um polimorfismo com a presença de indivíduos com comportamento gavião e valentão é encontrado em baixa densidade de presas.

Parte III – Modelo Ecológico Complexo de indivíduos a população com dinâmica simples

1. Introdução

O objetivo de se comentar esse modelo se deve ao fato de que nos modelos estudados nas partes I e II, devido à estabilidade do sistema agregado, não houve necessidade de se aplicar o Teorema da Variedade Central.

Este é um modelo teórico, que propicia a aplicação do teorema citado acima e segue o estudo de P. Auger e R. Roussarie [8]. Nele são estudados modelos ecológicos complexos exibindo uma dinâmica simples. Consideram-se sistemas em grande escala, que podem ser decompostos em subsistemas.

A Teoria da Perturbação é utilizada a fim de reduzir o conjunto de equações diferenciais que dirigem no tempo lento à variação das variáveis globais. Como exemplo, o estudo da influência do comportamento individual em animais em competição e modelos predador – presa.

Assume-se que os animais realizam várias atividades ao longo do dia, tal como procura por alimento. O grau de competição e predação dependem destas atividades. Os sistemas ecológicos freqüentemente são considerados como sistemas complexos.

Realmente, um grande número de espécies interagem em ecossistemas, e, às vezes, elas podem ser reunidas em grupos que interagem fortemente nas espécies. Como consequência, as populações devem ser divididas em subpopulações correspondendo às idades, às atividades, aos fenótipos e à exposição a predação. Além disso, esses animais podem mover-se, encontrar-se e interagir no ambiente. A dinâmica do sistema ecológico é uma associação de processos em cada um destes planos, que necessita desenvolvimento de métodos para a integração destes planos.

Os métodos que utilizam a hierarquia dos grupos são ótimas ferramentas para se estudar populações, que são divididas em sub-populações, e estas em sub-sub-populações e assim por diante. Estes métodos são, principalmente, auxiliados pela integração de escalas de tempo.

O método de agregação tem sido desenvolvido em diferentes campos, principalmente em modelos ecológicos. O objetivo deste estudo é mostrar, que os métodos de agregação também podem ser aplicados, quando existem escalas de tempo diferentes nos sistemas dinâmicos.

O sistema agregado é, então, descrito com o auxílio dos métodos de aproximação baseados na teoria da perturbação. Este estudo mostra, que modelos complexos particulares ou sistemas em grande escala, podem exibir dinâmica simples.

A redução da complexidade do sistema pode ser obtida, quando o sistema pode ser dividido em subsistemas ou grupos, tal que, a força das interações dentro de um subsistema é maior do que as interações entre subsistemas. As importantes diferenças na força das interações levam a escalas de tempo diferentes, respectivamente associadas às dinâmicas intragrupos e intergrupos.

Como cada subsistema está associado , pelo menos, a uma variável global, que varia na escala de tempo lento , a qual deve ser integral primeira para a dinâmica rápida, isto é, invariante para as dinâmicas intra-grupos . Conseqüentemente a diferença nas ordens das escalas de tempo permitem-nos aplicar aproximações que levam a uma redução dos conjuntos de equações governando as variáveis globais ou agregadas. Será mostrado que, sob certas condições, a teoria da perturbação permite obter uma redução do conjunto de equações diferenciais governando as variáveis globais [17,20,21].

2. Cinemática das sub-populações

Na introdução foram comentados alguns detalhes que envolvem modelos dinâmicos de populações organizadas hierarquicamente. Aqui se apresentará o método para estudo dos modelos dinâmicos na estrutura da teoria da perturbação regular.

2.1. Sistema de equações diferenciais das sub-populações

Será considerado um conjunto de populações, que podem ser subdivididos em sub-populações. Em geral, o sistema é composto por várias sub-populações i que podem variar com o tempo, $i \in \{1, \dots, N\}$. Seja $n_i(t)$ o número de indivíduos na sub-população i no tempo t . O comportamento do sistema é descrito por um conjunto de equações diferenciais governando as variáveis das sub-populações $n_i(t)$:

$$\frac{dn_i}{dt} = f_i(n_1, n_2, \dots, n_N) \quad (1)$$

Geralmente tais equações são não lineares, e o comportamento do sistema pode ser muito complexo. Em particular, existem várias sub-populações conduzindo às várias equações diferenciais.

Considera-se uma partição de duas populações em sub-populações. Seja N^* o número de sub-populações na população $\alpha \in \{1, 2\}$. Seja i_α o índice para sub-população i da população $i \in \{1, \dots, N^*\}$. As variáveis são $n_i^\alpha(t)$, isto é, números de indivíduos na i -ésima sub-população da α no tempo t . Usa-se um índice acima para indicar a população e um índice abaixo para indicar a sub-população. Com estas notações, a equação (1) torna-se:

$$\frac{dn_i^\alpha}{dt} = R f_i^\alpha(n^\alpha) + f_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta) \quad (2)$$

com $n^\alpha = (n_1^\alpha, n_2^\alpha, \dots, n_{N^*}^\alpha)$ e $n^\beta = (n_1^\beta, n_2^\beta, \dots, n_{N^*}^\beta)$

onde $R \gg 1$ ou ainda $\varepsilon = 1/R \ll 1$ e $f_i^\alpha(n^\alpha) = 0$ $|n^\alpha|$ e $f_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta) = 0$ $|n^\alpha|$

Nas equações (2) se $\alpha=1$ então $\beta = 2$ e reciprocamente, R é uma constante, chamada fator em larga escala com respeito a 1. Usando a equação (2), considera-se, separadamente, interações intra-população α , somente dependendo dos grupos n^α , enquanto $f_i^{\alpha\beta}$ são funções inter-população dependendo dos vetores n^α e n^β acima. Assume-se que os termos intra-população são maiores do que os termos inter-população. Dessa forma, podemos observar termos inter-população como perturbações com respeito aos termos intra-população.

Devido às informações acima, a equação (2) pode ser escrita de acordo com a estrutura da teoria da perturbação [17]. Segue-se:

$$\frac{dn_i^\alpha}{dt} = f_i^\alpha(n^\alpha) + \varepsilon f_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta) \quad (3)$$

onde $\varepsilon = \frac{1}{R}$ e $t = \varepsilon\tau$. τ é um tempo de escala rápida com respeito a t . Agora, usa-se o Teorema da Variedade Central. [20]

2.2. De sub-populações para populações

Agora serão recordados os métodos que permitem obter as equações diferenciais que governam as variáveis da população n^α , que são as seguintes variáveis:

$$n^\alpha = \sum_i n_i^\alpha \quad (4)$$

No estudo que segue abaixo serão utilizadas como macro-variáveis o total da biomassa de cada população (4). As equações dinâmicas das populações n^α podem ser obtidas como segue:

$$\frac{dn^\alpha}{d\tau} = \sum_{i=1}^{N^\alpha} \frac{dn_i^\alpha}{d\tau} \quad (5)$$

A equação (5) é composta de duas equações, enquanto que as equações (2) ou (3) são compostas de $N^I + N^2$ equações.

2.3. Populações variando lento, sub-populações variando rápido

Agora substituem-se as equações (3) na equação (5).

$$\frac{dn^\alpha}{dt} = \sum_{i=1}^{N^\alpha} f_i^\alpha(n^\alpha) + \varepsilon \sum_{i=1}^{N^\alpha} f_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta) = I + E \quad (6)$$

Por conveniência I representa processos intra-população e E processos inter-população, que são definidos como segue:

$$I = \sum_{i=1}^{N^\alpha} f_i^\alpha(n^\alpha) \quad \text{e} \quad E = \varepsilon \sum_{i=1}^{N^\alpha} f_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta) \quad (7)$$

Deste modo, a dinâmica da população (6) pode ser representada pelos termos I e E . Ela requer que o termo intra-população I desapareça na equação (6). Isto significa que a variável população n^α é integral primeira para a dinâmica da intra-população, no tempo rápido. Por este fato, a equação (6) fica reduzida à equação (8).

$$\frac{dn^\alpha}{d\tau} = \varepsilon \sum_{i=1}^{N^\alpha} f_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta) \quad (8)$$

Ou ainda, na escala t :

$$\frac{dn^\alpha}{dt} = \sum_{i=1}^{N^\alpha} f_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta)$$

A escala de tempo característico para as variáveis população é t , enquanto que τ é utilizada para sub-populações.

Realmente, a equação (6) mostra como um resultado da eliminação da intra-população I , a variável população n^α são somente governadas pelos pequenos termos inter-população, que são perturbações nas equações (3). Ao contrário, as sub-populações são principalmente governadas pelos fortes termos intra-população que são parte dominante da equação (3).

2.4. Equações para frequência das populações

Sejam $v_i^\alpha(t)$ variáveis que são as frequências das intra-populações, definidas como segue:

$$v_i^\alpha(t) = \frac{n_i^\alpha(t)}{n^\alpha(t)} \quad (9)$$

Estas frequências são as proporções de indivíduos nas diferentes sub-populações i de cada população α . Considerando-se a parte da intra-população da equação (3) sozinha, ou também colocando-se $\varepsilon=0$ na equação (3).

$$\frac{dn^\alpha}{d\tau} = f_i^\alpha(n^\alpha) \quad (10)$$

Em geral, a equação (11) será caracterizada por vários pontos de equilíbrio. Assume-se que a equação (10) tem pelo menos um ponto de equilíbrio. Vamos considerar uma vizinhança de um destes pontos em equilíbrio. Assumindo-se positivo o equilíbrio das sub-populações $n_i^{\alpha*}$ e frequências $v_i^{\alpha*}$ como soluções das equações (11).

$$f_i^\alpha(n^{\alpha*}) = 0 \quad (11)$$

Na vizinhança deste ponto se define a frequência relativa como segue:

$$V_K^\alpha(t) = v_K^\alpha(t) - v_K^{\alpha*} \quad (12)$$

Usando-se a frequência relativa, tem-se que o ponto de equilíbrio é zero. Agora, considerando-se a parte linear da equação (10) em torno deste ponto de equilíbrio estável:

$$\frac{dV_i^\alpha}{d\tau} = \sum_j^{N^\alpha} A_{ij}^\alpha V_j^\alpha, \quad i \in \{1, \dots, N^\alpha\} \quad (13)$$

, onde $\sum_i V_i^\alpha = 0$ e $A_{ij}^\alpha = \frac{\partial f_i^\alpha}{\partial V_j^\alpha}$ em 0.

Além disso, para aplicar o Teorema da Variedade Central, deve-se reescrever estas equações anteriores considerando-se somente $N^\alpha - 1$ variáveis V_i^α .

$$\frac{dV_i^\alpha}{d\tau} = \sum_{j=1}^{N^\alpha-1} \bar{A}_{ij}^\alpha V_j^\alpha + O(|V^\alpha|^2), \quad i \in \{1, \dots, N^\alpha - 1\} \quad (14)$$

, onde $|V^\alpha|^2$ é o quadrado da norma do vetor $V^\alpha = (V_1^\alpha, V_2^\alpha, \dots, V_{N^\alpha-1}^\alpha)$ e onde os parâmetros $\bar{A}_{ij}^\alpha$ podem ser facilmente expressos em termos dos parâmetros A_{ij}^α . Na equação (14), $V_{N^\alpha}^\alpha$ é

substituído por $\left[1 - \sum_{i=1}^{N^a-1} V_i^\alpha\right]$. Assume-se que todos os autovalores λ_i^α associado a equação

(14) tem parte real negativa. Esta é uma condição de estabilidade para cada sub-população.

Esta condição é exigida a fim de aplicar o Teorema da Variedade Central.

2.5. O sistema de equações completo

Da definição de (9) e (12), tem-se que:

$$n_i^\alpha(t) = [V_i^\alpha(t) - v_i^{\alpha*}] n^\alpha(t) \quad (15)$$

Na equação (8), obtém-se as equações dinâmicas para as populações.

$$\frac{dn^\alpha}{d\tau} = \varepsilon \sum_{i=1}^{N^\alpha} F_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, V^\alpha, V^\beta, v^{\alpha*}, v^{\beta*}) = \varepsilon n^\alpha N^\alpha(n^\alpha, n^\beta, V^\alpha, V^\beta, v^{\alpha*}, v^{\beta*}) \quad (16)$$

$$\text{, onde } F_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, V^\alpha, V^\beta, v^{\alpha*}, v^{\beta*}) = f_i^{\alpha\beta}([V_i^\alpha + v_i^{\alpha*}] n^\alpha, [V_K^\beta + v_K^{\beta*}] n^\beta)$$

$$\text{, onde } v^{\alpha*} = (v_1^{\alpha*}, \dots, v_{N^\alpha}^{\alpha*}) \text{ e } v^{\beta*} = (v_1^{\beta*}, \dots, v_{N^\beta}^{\beta*})$$

Desta maneira, as funções $F_i^{\alpha\beta}$ são obtidas substituindo-se as expressões (15) nas funções $f_i^{\alpha\beta}$. Entretanto, devido às hipóteses com respeito às funções f_i^α e $f_i^{\alpha\beta}$ as variáveis n^α podem ser fatoradas definindo funções N^α . Outro conjunto de equações relata a frequência relativa V_i^α .

Derivando-se as equações (15) com respeito a τ :

$$\frac{dn_i^\alpha}{d\tau} = [V_i^\alpha - v_i^{\alpha*}] \frac{dn^\alpha}{d\tau} + n^\alpha \frac{dV_i^\alpha}{d\tau} \quad (17)$$

Substituindo-se $\frac{dn_i^\alpha}{d\tau}$ pela expressão (3) e $\frac{dn^\alpha}{d\tau}$ pela expressão (16) em (17) tem-se:

$$\frac{dV_i^\alpha}{d\tau} = \sum_{j=1}^{N^\alpha-1} \bar{A}_{ij}^\alpha V_j^\alpha + O(|V^\alpha|^2) + \varepsilon \phi_i^\alpha(n^\alpha, n^\beta, V^\alpha, V^\beta, v^{\alpha*}, v^{\beta*}) \quad (18)$$

ou ainda:

$$\frac{dV^\alpha}{d\tau} = \bar{A}^\alpha V^\alpha + O(|V^\alpha|^2) + \varepsilon \phi_i^\alpha(n^\alpha, n^\beta, V^\alpha, V^\beta, v^{\alpha*}, v^{\beta*})$$

As funções ϕ_i^α podem ser escritas facilmente. ϕ^α é o vetor (ϕ_i^α) . A última equação consiste em $\frac{d\varepsilon}{d\tau} = 0$.

Agrupando-se as equações (16) e (18) e uma com relação a ε é obtido o seguinte modelo completo:

$$\begin{aligned}
\frac{dn^\alpha}{d\tau} &= \varepsilon n^\alpha N^\alpha(n^\alpha, n^\beta, V^\alpha, V^\beta, v^{\alpha*}, v^{\beta*}) \\
\frac{dV^\alpha}{d\tau} &= \bar{A}^\alpha V^\alpha + O(|V^\alpha|^2) + \varepsilon \psi^\alpha(n^\alpha, n^\beta, V^\alpha, V^\beta, v^{\alpha*}, v^{\beta*}) \\
\frac{d\varepsilon}{d\tau} &= 0
\end{aligned} \tag{19}$$

Escrito desta forma, pode-se aplicar o Teorema da Variedade Central. Primeiro o teorema será apresentado em uma forma adequada para o estudo realizado.

2.6. Teorema da Variedade Central

É assumida a existência de um campo de vetores X em $\mathfrak{R}^Z$, com $Z = K_I + N + I$, nesse caso, como se consideraram duas populações, tem-se $N=2$, logo $Z=K_I+3$, X é C^∞ . $[(0), \mathfrak{R}^2, 0]$ é um conjunto de zeros para X . Na aplicação deste modelo as variáveis são $V^\alpha = [V^\alpha] \in \mathfrak{R}^{K_I}$, tal que $K_I = N^1 + N^2 - 2$, $n = (n^1, n^2) \in \mathfrak{R}^2$ e $\varepsilon \in \mathfrak{R}$.

Para cada ponto $n \in \mathfrak{R}^2$, $(0, n, 0)$ é um ponto de equilíbrio de X . Seja $DX(n)$ a parte linear do campo de vetor neste ponto fixado. Assume-se que $DX(n)$ possui K_I autovalores com a parte real negativa, e que zero é um autovalor com multiplicidade 3. Para qualquer ponto $n \in \mathfrak{R}^2$, pode-se considerar dois espaços E_n^e e E_n^c , respectivamente o espaço estável e o espaço central, cujas dimensões são: $\dim(E_n^e) = K_I$ e $\dim(E_n^c) = 3$. Todos os autovalores $DX(n)$, restrito a E_n^e , têm a parte real negativa, e zero é o autovalor da restrição de $DX(n)$ ao espaço central. Usando estas notações e suposições, o Teorema da Variedade Central de Fenichel [21] pode ser expresso na forma seguinte:

Teorema: Para cada compacto $\Delta \subset \mathfrak{R}^2$ e para cada inteiro positivo K , existe um número real positivo ε_0 e uma aplicação h^α de classe C^K , de modo $V^\alpha = h^\alpha(n, \varepsilon)$, $h: \Delta \times]-\varepsilon_0, \varepsilon_0[\rightarrow \mathfrak{R}^{K_I}$ tal que:

- i. $h^\alpha(n, 0) = 0$;
- ii. o gráfico $\mathcal{W}$ da aplicação h^α , chamado variedade central, é invariante ao longo de X ;
- iii. $\mathcal{W}$ é tangente a E_n^c em cada ponto $(0, n, 0)$.

A invariabilidade de w significa que para qualquer ponto $(V^\alpha, n, \varepsilon) \in w$, o campo X é tangencial a w . Maiores detalhes sobre o teorema citado acima, vide: Jack Carr [16] e Fenichel[20,21].

2.7. Conjunto de equações reduzidas para n populações

Considerando-se apenas a parte linear das equações intra-população do sistema (19), isto é, $\bar{A}^\alpha V^\alpha$ na vizinhança de um ponto de equilíbrio tal como indicado anteriormente a variedade central h^α pode ser calculada como segue.

$$h^\alpha(n, \varepsilon) = \varepsilon W_1^\alpha(n) + O(\varepsilon^2) \quad (20)$$

com $w_1^\alpha = -(\bar{A}^\alpha)^{-1}(\psi^\alpha(n^\alpha, v^{\alpha*}, v^{\beta*}))$

onde $\psi^\alpha(n, v^{\alpha*}, v^{\beta*}) = \phi^\alpha(n^\alpha, n^\beta, 0, 0, v^{\alpha*}, v^{\beta*})$

Os detalhes do cálculo da variedade central são dados no apêndice B. A variedade central é o gráfico de uma função que depende de (n, ε) . Conseqüentemente, a equação (21) é obtida por substituição de $V^\alpha = h^\alpha(n, \varepsilon)$ nas equações (19),

$$\frac{dn^\alpha}{d\tau} = \varepsilon g^\alpha(n^\alpha, n^\beta, v^{\alpha*}, v^{\beta*}, \varepsilon) \quad (21)$$

onde $g^\alpha(n^\alpha, n^\beta, v^{\alpha*}, v^{\beta*}, \varepsilon) = n^\alpha N^\alpha(n^\alpha, n^\beta, h^\alpha(n, \varepsilon), h^\beta(n, \varepsilon), v^{\alpha*}, v^{\beta*})$

Usando tempo t tem-se:

$$\frac{dn^\alpha}{dt} = g^\alpha(n^\alpha, n^\beta, v^{\alpha*}, v^{\beta*}, \varepsilon)$$

Deste modo, pode-se reduzir o sistema (21) governando a variação das populações n^1 e n^2 na escala de tempo lento. Pode-se expandir g^α em potências de ε .

$$\frac{dn^\alpha}{dt} = g_0^\alpha(n^\alpha, n^\beta, v^{\alpha*}, v^{\beta*}, 0) + O(\varepsilon) \quad (22)$$

A equação (22) é uma ε -perturbação da equação (23), obtida para $\varepsilon = 0$.

$$\frac{dn^\alpha}{dt} = g_0^\alpha(n^\alpha, n^\beta, v^{\alpha*}, v^{\beta*}, 0) \quad (23)$$

Esta equação (22) permanece inalterada para pequenos valores de ε , se (23) é estruturalmente estável. Será feito um breve comentário sobre esta noção importante no apêndice C. Devido a estes fatos, nos modelos I e II como os sistemas agregados eram estruturalmente estáveis, permitiu-se negligenciar os termos de perturbação de ordem $O(\varepsilon)$.

Apêndice B – Cálculo da variedade central

Com a finalidade de se simplificar os cálculos, assumindo-se que as f_i^α são lineares, as equações (19) podem ser reescritas da seguinte forma:

$$\begin{aligned}\frac{dn^\alpha}{d\tau} &= \varepsilon n^\alpha N^\alpha \\ \frac{dV^\alpha}{d\tau} &= \bar{A}^\alpha V^\alpha + \varepsilon \phi^\alpha\end{aligned}\quad (1.1)$$

onde N^α e ϕ^α são funções de $n=(n^1, n^2)$, V^α , V^β , $v^{\alpha*}$, $v^{\beta*}$. V^α e ϕ^α têm valores em $\mathfrak{R}^{N^\alpha-1}$ e $\bar{A}^\alpha = (\bar{A}_{ij}^\alpha)$, $i, j \in [1, N^\alpha-1]$.

A variedade central será procurada segundo o modo seguinte.

$$h^\alpha(n, \varepsilon) = \varepsilon w^\alpha(n, \varepsilon) \quad (1.2)$$

com $w^\alpha(n, \varepsilon) = w_1^\alpha + \varepsilon w_2^\alpha + O(\varepsilon)$.

A variedade central $h^\alpha(n, \varepsilon)$, tal que $v^\alpha = h^\alpha(n, \varepsilon)$ é a solução da próxima equação.

$$\frac{dV^\alpha}{d\tau} = \sum_\beta \frac{\partial h^\alpha}{\partial n^\beta} \frac{dn^\beta}{d\tau} \quad (1.3)$$

Substituindo-se em (1.3) as equações (1.1) e (1.2) chega-se a (1.4).

$$\begin{aligned}\bar{A}^\alpha V^\alpha + \varepsilon \phi^\alpha &= \varepsilon^2 \sum_\beta \frac{\partial w^\alpha(n, \varepsilon)}{\partial n^\beta} n^\beta N^\beta \\ \bar{A}^\alpha (\varepsilon w_1^\alpha + \varepsilon^2 w_2^\alpha) + \varepsilon \phi^\alpha &= \varepsilon^2 \sum_\beta \frac{\partial w^\alpha}{\partial n^\beta} n^\beta N^\beta \\ \bar{A}^\alpha \varepsilon w_1^\alpha + \varepsilon \phi^\alpha + \bar{A}^\alpha \varepsilon^2 w_2^\alpha &= \varepsilon^2 \sum_\beta \frac{\partial w^\alpha}{\partial n^\beta} n^\beta N^\beta\end{aligned}\quad (1.4)$$

Então, identificando os termos de ordem ε :

$$\varepsilon \bar{A}^\alpha w_1^\alpha + \varepsilon \phi^\alpha(n, v^{\alpha*}, v^{\beta*}) = 0 \quad (1.5)$$

onde $\phi^\alpha(n, v^{\alpha*}, v^{\beta*}) = \phi^\alpha(n, 0, 0, v^{\alpha*}, v^{\beta*})$. Finalmente, devido ao fato de que $\bar{A}^\alpha$ ser inversível, obtém-se o resultado dado na equação (20).

$$w_1^\alpha = -(\bar{A}^\alpha)^{-1}(\phi^\alpha(n, v^{\alpha*}, v^{\beta*})) \quad (1.6)$$

Identificando os termos das diferentes ordens de ε em (1.4), obtém-se um processo iterativo que permite obter as funções w_i^α para qualquer i .

Apêndice C – Estabilidade estrutural

Intuitivamente, estabilidade estrutural significa que o sistema dinâmico não é sensível a pequenas perturbações, isto é, o fluxo resultante do sistema perturbado é orbitalmente topologicamente equivalente àquele associado ao sistema original não-perturbado. Isto significa que o fluxo preserva sua estrutura topológica sob perturbação.

Definição. Seja X um campo de vetores definido em uma vizinhança de um disco D em $\mathbb{R}^2$. O campo X é estruturalmente estável se, em D , existe uma vizinhança U de X no espaço do campo de vetores, definido em uma vizinhança D , tal que para cada $Y \in U$ existe um homeomorfismo h_Y em uma vizinhança de D ($h_Y : V \rightarrow W$, V e W estão na vizinhança de D) levando órbitas de X em V em órbitas de Y em W , preservando a orientação. Diz-se que h_Y é uma equivalência topológica local entre X e Y em D . A estabilidade estrutural de um sistema é caracterizada pelo teorema de Andronov e Pontryagin [24], enunciado abaixo.

Teorema. Seja X um campo de vetores definido em uma vizinhança de D tal que:

- i. Todo ponto singular e toda órbita periódica de X são hiperbólicas (o número de órbitas fechadas e de pontos críticos é finito).
- ii. Não há conexão entre pontos de sela de X (isto é, não há ponto q cujo α e w -limite são pontos de sela).

Então, X é estruturalmente estável. Um campo de vetores descrito no teorema acima é chamado um campo de vetores Morse – Smale. Dessa forma, se X_ε é uma família de parâmetros do campo de vetores com $X_0 = X$, se um campo de vetores é Morse – Smale, segue-se que existe uma família continua a um parâmetro do homeomorfismo h_ε em alguma vizinhança V em D , tal que $h_\varepsilon(V)$ contém D para qualquer valor de ε , $h_0(x)=x$, e h_ε é uma equivalência topológica entre X_0 e X_ε para qualquer $\varepsilon \in [0, \varepsilon_0]$, ε_0 suficientemente pequeno.

Referências bibliográficas

1. **Hofbauer, J.; Sigmund, K.;** Evolutionary Games and Populations Dynamics; Cambridge University; Cambridge 1988;
2. **Auger, P.; de la Parra, R. Bravo;** Methods of aggregation of variables in population dynamics; C. R. Acad. Sci. Paris; Live Sci; 323 (2000) 665;
3. **Auger, P.; Pontier, D.;** Fast game theory coupled to slow population dynamics: the case of domestic cat populations; Math Biosci 148; (1998) 65;
4. **de La Parra, R. Bravo; Auger, P.; Sánchez, E.;** The impact of bahavior plasticity at individual level on domestic cat population dynamics; Ecol. Modell; 133 (2000) 117;
5. **Iwasa, Y.; Andresen, V.; Levin, S. A.;** Aggregation in model ecosystems I; Perfect aggregation; Ecol. Modell; 37 (1987) 287;
6. **Iwasa, Y.; Levib, S. A.; Andresen, V.;** Aggregation in model ecosystems II; Approximate Aggregation; IMA J. Math. Appl. Med. Biol.; 6 (1989)1;
7. **Auger, P.; Poggiale, I. C.;** Aggregation an Emergence in Systems of Ordinary Differential Equations; Math Comp. Modeling ; 27 (1998) 1;
8. **Auger, P.; Roussarie, R.;** Complex Ecological Models with simple Dynamics: From individuals to populations; Acta Biotheoretica; 42 (1994) 111;
9. **de La Parra, R. Bravo; Auger, P.; Sánchez, E.;** Influence of Individual aggressiveness on the dynamics of competitive populations; Acta Biotheoret; 45 (1997) 321;
10. **de La Parra, R. Bravo; Auger, P.; Sánchez, E.;** Aggregation methods in discrete model; I. Biol. Sys.; 3 (1995) 603;
11. **Auger, P.; Pontier, D.;** Fast game dynamics coupled to slow population Dynamics: A single population with Hawk – Dove Strategies; Math. Comput. Modeling; 27 (1998) 81;
12. **Zeeman, E. C.;** Dynamics of the Evolution of Animal Comfits; I. Theo. Biol.; 89 (1981) 249;
13. **Auger, P.; de La Parra, R. Bravo; Sánchez, E.;** Hawk – Dove games and competition dynamics; Math. Comput. Model; 27 (1998) 89;

14. **Taylor, P. D.; Jonker, L. B.;** Evolutionary Stable Strategies and game Dynamics; Math Bioscience; 40 (1978) 145;
15. **Auger, P.; Parra; Morand; Sánchez, E.;** A predator – prey model with predators using hawk and dove tactics; Math. Biosciences; 177 & 178 (2002) 185;
16. **Carr, J.;** Applications of center manifolds Applied Mathematical Sciences; 35; Springer Verlag; New York (1981);
17. **Nayfeh, A. H.;** Perturbation methods; John Willey; New York (1973).
18. **Hale, J.; Koçak, H.;** Dynamics and Bifurcations; Springer Verlag; New York (1991);
19. **Perko, L.;** Differential Equations and Dynamical Systems; Springer – Verlag; Berlin (1991);
20. **Fenichel, N.;** Persistence and Smoothness of invariant manifolds for flows; Indian Univ. Math. Journal 21, 193 – 226 (1971);
21. **Fenichel, N.;** Geometric Singular Perturbation Theory for Ordinary Differential Equations. *J. Diff. Eqns.*, 31, 53 – 98 (1979);
22. **Wiggins, S.;** Normally Hyperbolic Invariant Manifolds in Dynamical Systems; Springer – Verlag; New York (1995);
23. **Hopenstead, F.C.;** Analysis and Simulation of Chaotic Systems; Second Edition; Springer – Verlag; New York (2000);
24. **Andronov, A.; Pontryagin, L.;** Systemes Grossiers; Dokl. Acad. Nauk; SSSR 14, 247-251 (1937).

Índice de figuras

FIGURA 1 - ESBOÇO DO RETRATO DE FASE DO SISTEMA AGREGADO QUANDO $\alpha C < 8\mu$	26
FIGURA 2 - RETRATO DE FASE DO SISTEMA AGREGADO QUANDO $\alpha C > 8\mu$:	28
FIGURA 3 - COEXISTÊNCIA. RETRATO DE FASE DO SISTEMA AGREGADO PARA VALORES $R = 10, K=20, A=1, \alpha=1, C=2$ E $\mu = 1$	30
FIGURA 4 - EXCLUSÃO DO PREDADOR - RETRATO DE FASES DO SISTEMA AGREGADO PARA VALORES: $R=10, K=2, A=1, \alpha=1, C=10, \mu=1$	31
FIGURA 5 - COEXISTÊNCIA EM DOIS PLANOS DE DENSIDADE E COMPORTAMENTO DIFERENTES. O RETRATO DE FASES DO SISTEMA AGREGADO PARA VALORES: $R=20, K=30, A=1, \alpha=1, C=20, \mu=1$	33
FIGURA 6 - COEXISTENCIA E EXCLUSAO. RETRATO DE FASE DO SISTEMA AGREGADO PARA OS PARÂMETROS CUJOS VALORES SAO : $R=10, K=11, A=1, \alpha=1, C=10, \mu=1$	34