

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE MATEMÁTICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM MATEMÁTICA APLICADA

Explorando ciclos limite
em modelos de dinâmica populacional

por

Alessandra Faria Dornelles

Dissertação submetida como requisito parcial
para a obtenção do grau de

Mestre em Matemática Aplicada

Prof^a. Dra. Maria Cristina Varriale
Orientadora

Porto Alegre, Novembro de 2002.

Explorando ciclos limite em modelos de dinâmica populacional

por

Alessandra Faria Dornelles

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada do Instituto de Matemática da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, com requisito parcial para a obtenção do grau de

Mestre em Matemática Aplicada

Linha de Pesquisa: Sistemas não lineares e ecologia

Orientadora: Profa. Dra. Maria Cristina Varriale

Banca examinadora:

Prof. Dr. Luiz Alberto Diaz Rodrigues
CCEN/UFSM

Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro da Silva
PPGMAp/UFRGS

Prof. Dr. Rudnei Dias da Cunha
PPGMAp/UFRGS

Dissertação apresentada e aprovada em
19 de novembro de 2002.

Prof. Dr. Vilmar Trevisan
Coordenador

AGRADECIMENTO

Agradeço a todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho, em particular:

- À Profa. Maria Cristina Varriale, por sua orientação;
- Aos meus colegas, familiares e amigos, pelo incentivo, compreensão e companheirismo.

SUMÁRIO

RESUMO	V
ABSTRACT	VI
INTRODUÇÃO	1
1. MODELOS CONTÍNUOS PARA POPULAÇÕES DE UMA OU DUAS ESPÉCIES	4
1.1 Modelos contínuos para populações de uma única espécie	4
1.1.1 Modelo de Malthus	4
1.1.2 Modelo de Verhulst.....	5
1.2 Modelos contínuos para duas espécies interagentes	7
1.2.1 Modelo presa-predador do tipo Lotka-Volterra.....	8
1.2.2 Modelos presa-predador com crescimento logístico e resposta funcional.....	14
1.2.3 Ciclo limite em modelos do tipo presa-predador.....	18
1.2.4 Modelo presa-predador clássico	20
2. MODELOS CONTÍNUOS PARA TRÊS ESPÉCIES INTERAGENTES – O MODELO DE HASTINGS-POWELL	23
2.1 Formulação do modelo	23
2.2 Pontos de Equilíbrio.....	26
2.2.1 Determinação dos pontos de equilíbrio.....	26
2.2.2 Análise da estabilidade.....	31
2.3 Atratores e diagramas de bifurcação.....	34
3. CICLOS LIMITE: DEFINIÇÃO E TEOREMAS DE EXISTÊNCIA	42
3.1 Soluções Periódicas e Ciclos Limite.....	42
3.2 Análise da estabilidade linear e algumas soluções dos subsistemas de Hastings-Powell obtidas através de integração numérica	45

3.2.1 Soluções do subsistema (x, y) de Hastings-Powell	46
3.2.2 Soluções do tipo Ciclo Limite no subsistema (y, z) de Hastings-Powell	51
3.3 O Teorema de Poincaré-Bendixson	54
3.4 Aplicação do Teorema de Poincaré-Bendixson ao subsistemas de Hastings-Powell....	56
3.4.1 Aplicação ao subsistema (x, y) de Hastings-Powell.....	56
3.4.2 Aplicação ao subsistema (y, z) de Hastings-Powell.....	61
3.5 O Teorema da Bifurcação de Hopf.....	65
3.5.1 Caso bidimensional	66
3.5.2 Caso tridimensional.....	67
3.6 Aplicação do Teorema da Bifurcação de Hopf ao subsistema (x, y) de Hastings-Powell	68
3.7 Aplicação do Teorema da Bifurcação de Hopf ao sistema tridimensional de Hastings-Powell	71
4. DETECTANDO CICLOS LIMITE DO TIPO LENTO-RÁPIDO EM SISTEMAS BIDIMENSIONAIS	78
4.1 Aplicação do método da perturbação singular a sistemas do tipo lento-rápido	78
4.2 Aplicação do método da perturbação singular a sistemas populacionais de duas espécies – O princípio da separação	79
4.3 Ciclos limite do tipo lento rápido para sistemas presa predador	83
4.3.1 Variedades de equilíbrio do modelo presa-predador genérico e análise de sua estabilidade.....	84
4.3.2 Uma relação entre as densidades máxima e mínima da população de predadores.....	86
4.4 Aplicação do método da perturbação singular ao modelo de Hastings-Powell considerando a população de superpredadores nula.....	88
4.4.1 Variedades de equilíbrio do subsistema (x, y)	90
4.4.2 Análise da estabilidade das variedades de equilíbrio do subsistema xy	91
4.4.3 A existência de um ciclo limite do tipo lento-rápido no subsistema (xy)	93
4.4.4 Uma relação entre os valores máximo e mínimo da população de predadores no subsistema xy	95

4.5 Aplicação do método da perturbação singular ao modelo de Hastings-Powell considerado com a população de presas (X) constante	97
5. DETECTANDO CICLOS LIMITE DO TIPO LENTO-RÁPIDO EM SISTEMAS EM SISTEMAS TRIDIMENSIONAIS	101
5.1 Aplicação do método da perturbação singular a um sistema tridimensional genérico	101
5.2 Aplicação do método da perturbação singular ao sistema de Hastings-Powell	104
5.2.1 Condições de persistência.....	104
5.2.2 Transientes e atratores do sistema tridimensional	109
6. CONCLUSÃO	120
APÊNDICE A - ADIMENSIONALIZAÇÕES	122
APÊNDICE B - CONDIÇÕES DE ROUTH- HURWITZ	125
APÊNDICE C - UMA APLICAÇÃO DO TEOREMA DE POINCARÉ- BENDIXSON	127
APÊNDICE D – BIFURCAÇÕES E CATÁSTROFES	135
APÊNDICE E – APLICAÇÕES DO TEOREMA DA BIFURCAÇÃO DE HOPF	163
REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICAS.....	164

RESUMO

Investigamos a existência e detectamos soluções periódicas do tipo ciclo limite em sistemas determinísticos não lineares de equações diferenciais ordinárias autônomas tais como as que se originam em modelos de populações interagentes.

Após descrever alguns modelos populacionais básicos para uma única espécie bem como para duas populações interagentes (presa e predador), introduzimos o modelo de Hastings-Powell (H-P) que descreve o comportamento dinâmico de uma cadeia alimentar de três espécies, onde a presa é logística, enquanto o predador e o superpredador têm uma resposta funcional do tipo Holling.

Posto que uma condição necessária para a existência de um ciclo limite é a instabilidade de um estado estacionário, desenvolvemos a análise da estabilidade linear dos estados de equilíbrio dos sistemas com os quais trabalhamos. Assim, após calcular os estados estacionários, obtemos a linearização de cada sistema em torno de tais pontos no espaço de fase. Também obtemos o comportamento dinâmico global do modelo de H-P através de integração numérica e podemos observar não somente a existência de ciclos limite mas também comportamento caótico, para valores adequados do parâmetro de controle.

Antes de aplicarmos os teoremas de Poincaré-Bendixson e de Hopf, que tratam de condições para a existência de soluções periódicas, apresentamos uma breve discussão a respeito de bifurcações, incluindo algumas ilustrações práticas.

Finalmente, também incluímos uma aproximação, recentemente desenvolvida por Muratori e Rinaldi, desenvolvida através de perturbação singular, para analisar possíveis consequências de interações entre as componentes dos sistemas dinâmicos que envolvem tempos de respostas muito distintos; embora particular, este caso é freqüentemente observado para cadeias alimentares, onde os tempos de resposta dos níveis tróficos aumentam no sentido da base para o topo. Além disso, estes autores mostram como detectar a estrutura dos transientes e a natureza do atrator, em particular, um ciclo limite de baixa freqüência globalmente estável com uma repentina inserção de oscilações de alta freqüência, muito similar ao que encontramos no modelo de H-P.

ABSTRACT

We investigate the existence and the detection of limit cycle periodic solutions for nonlinear deterministic systems of autonomous ordinary differential equations such as those arising in interacting population models.

After describing some basic population models for a single species and for two interacting populations (prey and predator), we introduce the Hastings-Powell (H-P) model describing dynamical behavior for a three-species food chain, where prey is logistic, while predator and superpredator have a Holling type functional response.

Since a necessary condition for the existence of a limit cycle is the instability of a steady state by growing oscillations, we develop the linear stability analysis for each equilibrium state of the systems we are concerned with. So, after calculating the steady states, we obtain the linearization of the system about such phase space points. We also obtain the global dynamic behavior of the H-P model by numerical integration and we can observe not only limit cycles but also chaotic behavior, for suitable values of the control parameter.

A brief discussion about bifurcation, including some practical illustrations, is presented before applying Poincaré-Bendixson and Hopf's theorems, which deal with conditions for the existence of periodic solutions.

Finally, we also include an approach, recently developed by Muratori and Rinaldi, performed through singular perturbation, to analyse possible consequences of interactions between components of dynamical systems which involve highly diversified time responses; although particular, this case is very frequently observed for food chains, where time responses of the trophic levels increase from bottom to top. Moreover, these authors show how to detect the structure of the transients and the nature of the attractor, in particular, a globally stable low-frequency limit cycle with a burst of high-frequency oscillations, very similar to those we can find from H-P model.

INTRODUÇÃO

Há muito tempo a matemática vem sendo aplicada como ferramenta em diversas áreas, nas quais se pretende, por exemplo, estimar o crescimento de uma população, planejar o uso correto de recursos públicos, programar a construção de postos de atendimento médico, delinear a urbanização planificada de cidades em crescimento, projetar a alocação de salas de aula, etc.

Entre os problemas abordados pela matemática aplicada, citamos em especial a dinâmica populacional, onde se procura, entre outros, avaliar o crescimento de populações para prever se uma temporada de pesca será boa ou má, ou para preparar-nos para uma invasão de pernilongos, gafanhotos e outras pragas. Mais urgente ainda é prever quantos seremos na Terra e quantos recursos teremos nas próximas décadas. Em quantos anos dobraremos nossa população mundial? Quanto alimento seremos capazes de produzir? Considerando o ritmo de crescimento da população, o mercado de trabalho absorverá toda a mão-de-obra que se formará? Quantos estarão desempregados? Enfim, são problemas como estes que motivam o trabalho de matemáticos aplicados.

Um problema real, na maioria das vezes, não pode ser representado de maneira exata, em toda a sua complexidade, por uma equação matemática ou um sistema de equações. No entanto, se trabalharmos com as variáveis essenciais do fenômeno observado, o modelo matemático que simula tal fenômeno poderá levar a soluções bastante próximas daquelas observadas na realidade.

É muito freqüente, em se tratando de modelar um fenômeno ou um experimento qualquer, obtermos equações que envolvam as “variações” das quantidades (variáveis) presentes e consideradas essenciais. Desta forma, as leis que regem tal fenômeno são traduzidas por equações de variações. Quando estas variações são instantâneas, o fenômeno se desenvolve continuamente e as equações matemáticas são denominadas equações diferenciais, ao passo que se as variáveis envolvidas forem discretas, isto é, funções de uma rede de pontos, em que temos as médias das variações, então as equações que descrevem o fenômeno são denominadas equações a diferenças.

Trataremos apenas com modelos matemáticos que utilizam na sua formulação equações diferenciais. Estes modelos podem ser determinísticos ou estocásticos. Os modelos que levam em consideração somente algumas características observáveis, sem considerar flutuações do ambiente são chamados determinísticos; os que levam em consideração flutuações envolvem probabilidades e são chamados estocásticos. Nos referiremos apenas a modelos determinísticos.

O estudo de sistemas dinâmicos populacionais é o objeto principal do nosso estudo. Entenda-se por sistema dinâmico a prescrição matemática determinística para a evolução do estado de um sistema à medida que o tempo passa continuamente, uma vez que nos referiremos apenas a modelos que envolvem equações diferenciais.

O economista e demógrafo inglês Thomas Robert Malthus foi o responsável pela primeira tentativa de estimar o crescimento da população mundial. Malthus em 1798 usou um modelo que estabelecia que o crescimento populacional se daria segundo uma progressão geométrica, se não fosse controlado, enquanto os meios de sobrevivência cresceriam em progressão aritmética. O modelo malthusiano falha pelo fato de prever

crescimentos populacionais cada vez maiores, o que não representa a realidade. Verhulst propôs, em 1837, uma modificação na equação original de Malthus. Este modelo de Verhulst supõe que a população de uma certa espécie, vivendo num determinado meio, atinja um limite máximo sustentável e considera ainda que a variação de população esteja sujeita a um mecanismo inibidor. Ou seja, é preciso que a equação incorpore a queda de crescimento, à medida que a população cresce.

Foi no início do século XX que houve um crescente estudo de modelos matemáticos em ecologia. Talvez isto tenha sido um reflexo de sua utilização na compreensão dos processos dinâmicos envolvidos em áreas como interações presa-predador e competição, gerenciamento de recursos renováveis, controle ecológico de pragas entre outros. A teoria de dinâmicas populacionais começou a se desenvolver no sentido de buscar modelos e teorias concernentes que possam prever, explicar e facilitar a obtenção dos resultados desejados, de modo a descrever da forma mais simples possível a realidade.

No presente trabalho trataremos com modelos dinâmicos populacionais n – dimensionais que podem ser escritos sob a forma:

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{F}(\mathbf{x})$$

onde $\mathbf{x} = \{x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)\}$ e $x_i(t)$, $i=1,2, \dots, n$, é a população da espécie i , em algum instante de tempo t e caracteriza o estado do sistema. A função $\mathbf{F} = \{F_1, F_2, \dots, F_n\}$, neste trabalho, independe explicitamente da variável t , o que caracteriza os sistemas com os quais trabalharemos como *sistemas dinâmicos autônomos*; na maioria dos casos é uma função não linear, que envolve um ou mais parâmetros de controle do sistema.

Um sistema desta forma pode apresentar diversos tipos de atratores (estado assintótico do sistema) dependendo do valor do(s) parâmetro(s) envolvido(s) no sistema.

Tais atratores podem ser *pontos de equilíbrio*, *ciclos limite* e *atratores caóticos*. As condições para cada tipo de comportamento serão consideradas ao longo deste trabalho que está dividido em cinco capítulos.

Faremos o estudo de um sistema dinâmico contínuo proposto por Hastings-Powell, que descreve a evolução dinâmica de um sistema do tipo presa-predador-superpredador para uma cadeia trófica composta por três espécies de peixes interagentes. O sistema em questão depende de dez (na versão adimensionalizada este número é reduzido para seis) parâmetros, e uma vez que o espaço de parâmetros é muito grande, concentraremos nossas investigações na variação de um dos parâmetros, considerando os outros fixos; para estes assumiremos os valores adotados por Hastings-Powell em 1991.

No capítulo 1, faremos um breve estudo sobre modelos populacionais clássicos contínuos de uma e duas espécies com o intuito de definirmos, no capítulo 2 o modelo tridimensional de Hastings-Powell. Enfatizaremos os modelos de Malthus e Verhulst para modelos contínuos de uma espécie e os modelos presa-predador de Lotka-Volterra para populações de duas espécies.

Nossos principais interesses nos modelos que serão apresentados no capítulo 1 são a interpretação dos parâmetros envolvidos, a análise de estabilidade dos equilíbrios e tipos de soluções obtidas em cada sistema.

Estudos matemáticos sugerem que modelos que envolvem somente duas espécies podem ocultar características importantes do comportamento ecológico. Do ponto de vista dinâmico, modelos contínuos no tempo, para duas espécies, apresentam apenas dois padrões básicos: tendem a um equilíbrio ou a um ciclo limite. Resultados muito mais complexos aparecem em estudos teóricos de populações com três espécies, ou cadeias de três níveis tróficos em modelos também contínuos no tempo. E esta é uma das motivações que nos levaram a estudar o sistema tridimensional considerado por Hastings-Powell em 1991.

No capítulo 2 faremos a formulação do modelo em questão juntamente com a análise de seu comportamento assintótico. Começaremos por calcular e analisar a estabilidade linear dos pontos de equilíbrio, e visto que esta análise nos dá informação apenas sobre o comportamento local, próximo ao ponto de equilíbrio, e não esclarece o comportamento global do sistema, nossa escolha para investigação do comportamento da dinâmica global do sistema em questão foi a utilização da integração numérica, pois ele não possui solução analítica fechada. À medida que variamos o valor do parâmetro de controle o sistema passa a apresentar diferentes comportamentos. Pontos de equilíbrio perdem estabilidade dando origem a comportamento do tipo ciclo limite e esses ciclos vão duplicando o período até que em um determinado valor temos comportamento caótico, o que não é possível em modelos para duas espécies.

Soluções periódicas do tipo ciclo limite são do ponto de vista prático uma das principais características de um sistema e é desejável que sejamos capazes de garantir sua existência, bem como detectá-los.

No capítulo 3, apresentaremos o enunciado e faremos a aplicação de dois teoremas, a saber, o teorema de Poincaré-Bendixson e o teorema da Bifurcação de Hopf, considerados fundamentais nos estudos que se referem à existência de ciclos limite.

Visto que o teorema de Poincaré-Bendixson é válido apenas em \mathcal{R}^2 , o mesmo será aplicado aos subsistemas bidimensionais do sistema de Hastings-Powell. Aos mesmos subsistemas aplicaremos também o teorema da Bifurcação de Hopf em \mathcal{R}^2 . Ao modelo completo de Hastings-Powell aplicaremos, no final do capítulo, o teorema da Bifurcação de Hopf em \mathcal{R}^3 .

No capítulo 4, aplicaremos aos subsistemas de Hastings-Powell definidos no capítulo 3 a abordagem desenvolvida por Muratori e Rinaldi (1991), que apontam a possibilidade de fazer uso da teoria de perturbação singular, para se obter informações a respeito de ciclos-limite em sistemas do tipo lento-rápido, em particular para cadeias tróficas de dois níveis, como os subsistemas de Hastings-Powell, que são caracterizados por tempos de resposta bastante distintos e crescentes de acordo com o nível na cadeia (a dinâmica mais lenta é da espécie do topo). Considerando esta hipótese, uma aproximação geométrica (princípio da separação), baseada no método da perturbação singular, pode ser aplicada para detectar ciclos limite do tipo lento-rápido.

Por fim, apresentaremos no capítulo 5 a aplicação dessa mesma abordagem (Muratori e Rinaldi ; 1992) fazendo uso da teoria de perturbação singular, para se obter informações a respeito de ciclos-limite, desta vez em sistemas do tipo lento-intermediário-rápido, para cadeias tróficas de três níveis de dinâmica, tais como o sistema de Hastings-Powell.

1 MODELOS CONTÍNUOS PARA POPULAÇÕES DE UMA OU DUAS ESPÉCIES

O crescente estudo de modelos matemáticos em ecologia (basicamente o estudo da relação entre as espécies e seu meio ambiente) é um reflexo de sua utilização na compreensão do processo dinâmico envolvido. O controle ecológico de pragas em sistemas planta-herbívoros e o gerenciamento de recursos renováveis incluindo programas de preservação de espécies constituem aplicações relevantes de tais estudos.

Um dos principais objetivos ao construir modelos matemáticos para populações de plantas e animais é entender de que forma as interações físicas e biológicas afetam a dinâmica de várias espécies. Estamos interessados em compreender, explicar, prever e por vezes modificar ou controlar variações no tamanho das populações.

Somente modelos determinísticos e que pressupõem a completa sobreposição entre gerações (como em populações humanas), serão considerados neste trabalho.

O estudo da dinâmica de tais sistemas, onde as populações mudam de modo contínuo, envolve equações diferenciais, que relacionam a taxa na qual as populações estão mudando, com o valor das populações em um tempo qualquer. Neste capítulo apresentaremos, nas seções 1.1 e 1.2 aqueles modelos de tempo contínuo para uma e duas espécies, respectivamente, úteis na compreensão de cada um dos termos que constituem o modelo de três espécies, de Hastings e Powell, que abordaremos na seção 2.1.

1.1 Modelos contínuos para populações de uma única espécie

No estudo de modelos matemáticos para populações, é útil começarmos com modelos para uma única espécie. Nestes modelos, investiga-se o comportamento da população de uma única espécie, $N(t)$, como uma função do tempo $t \geq 0$; evidentemente, a variável dependente N será supostamente não negativa, de modo a garantir significado biológico.

1.1.1 Modelo de Malthus

O modelo mais simples considera uma taxa de crescimento *per capita* constante r , independente da densidade populacional, isto é,

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r \quad (1.1)$$

onde $r = b - d$, e b e d representam, respectivamente as taxas de natalidade e de mortalidade da população.

Esta equação, para $t \geq 0$, tem a solução familiar

$$N(t) = N(0) \exp(rt) \quad (1.2)$$

que indica, para $N(0) > 0$, crescimento exponencial ilimitado se $r > 0$ e decrescimento exponencial se $r < 0$. Se $r = 0$, tem-se $N(t) = N(0)$, para todo $t \geq 0$. Estes três comportamentos distintos, para $N(t)$, são apresentados na figura 1.1 para um valor particular de $N(0) > 0$ e três valores diferentes de r . Se $N(0) = 0$, tem-se $N(t) = 0$, para todo $t \geq 0$.

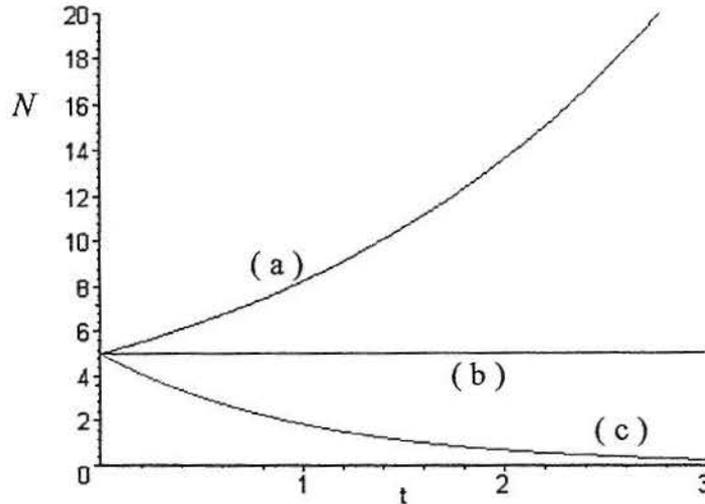


Fig. 1.1 – Gráfico da solução (1.2) para $N(0) = 5$ e diferentes valores de r : (a) $r = 0.5 > 0$; (b) $r = 0$; (c) $r = -1 < 0$.

Este modelo não descreve uma situação real, uma vez que, se $b > d$ a população cresce ilimitadamente.

Na seção 1.1.2, apresentaremos um modelo que contempla a existência de uma população finita, de acordo com o que se espera de um modelo mais realístico, visto que os recursos (espaço, alimento, etc.), para a população são limitados.

1.1.2 Modelo de Verhulst

Um modelo simples que captura as características essenciais de um meio finito é a equação

$$\frac{dN}{dt} = F(N) \quad (1.3a)$$

onde definimos

$$F(N) = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad (1.3b)$$

que é a equação logística e onde $r > 0$ é a taxa de crescimento intrínseco da população. A taxa de crescimento per *capita* efetiva tem, portanto, a forma $r \left(1 - \frac{N}{K} \right)$: positiva se $N < K$

e negativa se $N > K$. O parâmetro K , denominado capacidade de suporte do meio finito, é determinado pelo alimento, espaço, predadores ou outros fatores.

A solução da equação logística, que satisfaz a condição inicial $N(0) = N_0$, tem a forma

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{[K + N_0 (e^{rt} - 1)]} = \frac{N_0 K}{[K e^{-rt} + N_0 (1 - e^{-rt})]} \quad (1.4)$$

donde vemos que, se $N_0 \neq 0$, tem-se $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$. Visto que este limite independe do valor de $N_0 \neq 0$, diz-se que K é um valor de equilíbrio globalmente assintoticamente estável para a população.

Este modelo admite dois pontos de equilíbrio, isto é, onde $\frac{dN}{dt} = 0$, a saber, $N^* = 0$ e $N^* = K$.

A estabilidade local de cada ponto de equilíbrio é investigada mediante a linearização da equação diferencial (1.3) em torno do ponto em questão (apêndice A).

A partir da equação (1.3b), obtemos: $F'(N^*) = \frac{-rN^*}{K} + r \left(1 - \frac{N^*}{K}\right)$, donde concluímos

que:

i) $N^* = 0$ é um ponto de equilíbrio instável, pois $F'(0) = r > 0$.

ii) O outro equilíbrio $N^* = K$ é estável, pois $F'(K) = -r < 0$.

Na figura (1.2) temos o gráfico da solução (1.4) para diferentes valores de N_0 , onde $K = 6$ e $r = 1$, donde podemos destacar algumas características importantes:

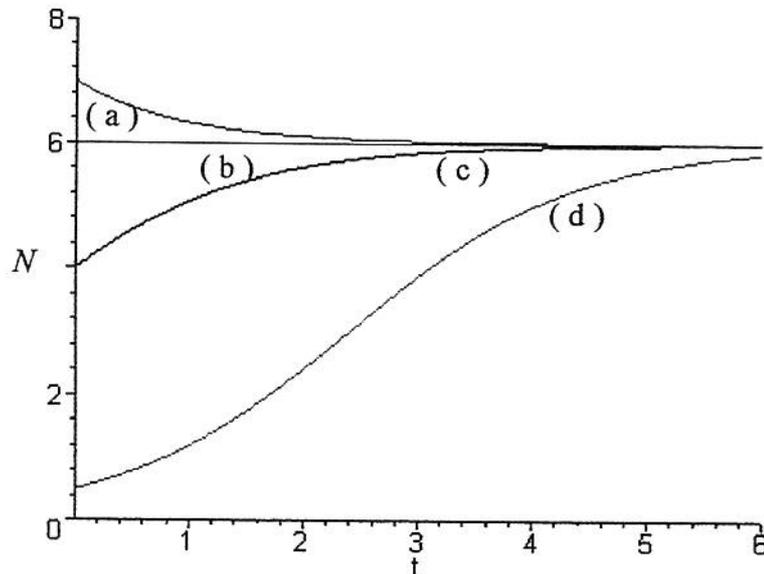


Fig. 1.2 – Gráfico da solução da equação (1.4), com $K = 6$, $r = 1$ e diferentes valores de N_0 .

(a) $N_0 = 7 > K$; (b) $N_0 = 6 = K$; (c) $\frac{K}{2} < N_0 = 4 < K$; (d) $0 < N_0 = 0.5 < \frac{K}{2}$.

i) Se $N_0 < K$, $N(t)$ cresce monotonicamente aproximando-se de K , como mostrado pelas curvas (c) e (d).

ii) Se $N_0 > K$, $N(t)$ decresce monotonicamente aproximando-se de K , como mostrado pela curva (a).

Para o caso i) temos as seguintes situações distintas:

a) Se $0 < N_0 < \frac{K}{2}$, a forma da curva $N(t)$ é uma sigmóide, indicando que a curva

tem um ponto de inflexão (o sinal da curvatura $\frac{d^2N}{dt^2}$ varia) em algum valor de $t > 0$.

b) Se $N_0 > \frac{K}{2}$, a curva que representa a solução $N(t)$ tem curvatura negativa para todo $t \geq 0$. Seu ponto de inflexão corresponde a algum valor de $t < 0$.

Antes de apresentarmos alguns modelos para populações de duas espécies, devemos enfatizar que a forma específica dos dois modelos considerados neste item, são as mais elementares, não traduzindo assim a realidade. Diversos fatores importantes, que deveriam ser envolvidos não são considerados. A equação logística, em particular, apenas faz parte de uma grande classe de equações, que possuem mecanismos regulatórios, para descrever o comportamento de populações.

1.2 Modelos contínuos para duas espécies interagentes

Quando duas ou mais espécies interagem, a dinâmica populacional de cada espécie é afetada pela dinâmica da outra espécie. Um conjunto de espécies interagentes é chamado de *cadeia trófica*. Consideraremos nesta seção sistemas envolvendo apenas duas espécies.

Existem três tipos de interações.

- Se a interação é tal que a taxa de crescimento de uma população aumenta e a da outra diminui, as populações estão em uma situação chamada *presa-predador*.
- Se a interação é tal que a taxa de crescimento de cada população diminui, então chamamos de *competição*.
- Se a interação é tal que a taxa de crescimento de cada população aumenta chamamos *mutualismo* ou *simbiose*.

Nesta seção, apresentaremos apenas aqueles sistemas do tipo *presa-predador*, que esclarecem a construção do modelo de três espécies, de Hastings-Powell, que será apresentado na seção 2.1.

1.2.1 Modelo presa-predador do tipo Lotka-Volterra

Em 1926, Volterra propôs um modelo simples para duas espécies. Este modelo procurava explicar os níveis oscilatórios de uma determinada cadeia de peixes no mar Adriático.

Se $N(t)$ é a população de presas e $P(t)$, a população de predadores no tempo t , então o modelo de Volterra é

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = a - bP \quad (1.5)$$

$$\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = -d + cN \quad (1.6)$$

onde a , b , c e d são constantes positivas.

As hipóteses sobre o modelo são:

- A presa na ausência do predador cresce ilimitadamente na forma de Malthus; esse crescimento é representado em (1.5) pelo termo a .
- O efeito da predação é reduzir a taxa de crescimento *per capita* da presa, mediante um termo proporcional à população de predadores, representado em (1.5) pelo termo $-bP$.
- Na ausência de presas, a taxa de mortalidade do predador resulta em um decaimento exponencial, representado em (1.6) pelo termo $-d$.
- A contribuição de presas para a taxa de crescimento *per capita* dos predadores é dada por cN em (1.6), que é proporcional à quantidade de presas.

Como um primeiro passo na análise do modelo de Lotka-Volterra, adimensionalizaremos o sistema. A adimensionalização é uma etapa fundamental no estudo de sistemas dinâmicos, que modelam populações pois, evidentemente, condições de estabilidade não podem mudar conforme as unidades de medida adotadas (por exemplo, se o tempo é medido em segundos ou em horas ou em anos). Condições de estabilidade podem depender apenas de parâmetros adimensionais e estes, por sua vez, são constituídos por agrupamentos adequados dos parâmetros dimensionais, de tal forma que as unidades cancelam. Escrevendo (apêndice A.1)

$$u(\tau) = \frac{cN(t)}{d}, \quad v(\tau) = \frac{bP(t)}{a}, \quad \tau = at,$$

e o sistema torna-se

$$\frac{du}{d\tau} = u(1-v), \quad \frac{dv}{d\tau} = v(u-1). \quad (1.7)$$

onde $\alpha \equiv d/a$ é um parâmetro adimensional. Observamos que de quatro parâmetros dimensionais, este número ficou reduzido para um.

No plano de fase, temos

$$\frac{dv}{du} = \alpha \frac{v(u-1)}{u(1-v)} \quad (1.8)$$

que tem pontos singulares em $u^* = v^* = 0$ e $u^* = v^* = 1$. Integrando (1.8), obtemos as seguintes trajetórias de fase

$$cu + v - \ln u^\alpha v = C \quad (1.9)$$

que constituem a solução geral da equação diferencial (1.8) e que representam uma família de curvas, cada uma delas correspondendo a um valor distinto da constante arbitrária C . O valor de C deve satisfazer a condição: $C > 1 + \alpha$. As soluções de (1.9) no plano de fase são trajetórias fechadas e, para alguns valores de $C > 1 + \alpha$, estão ilustradas na figura 1.3.

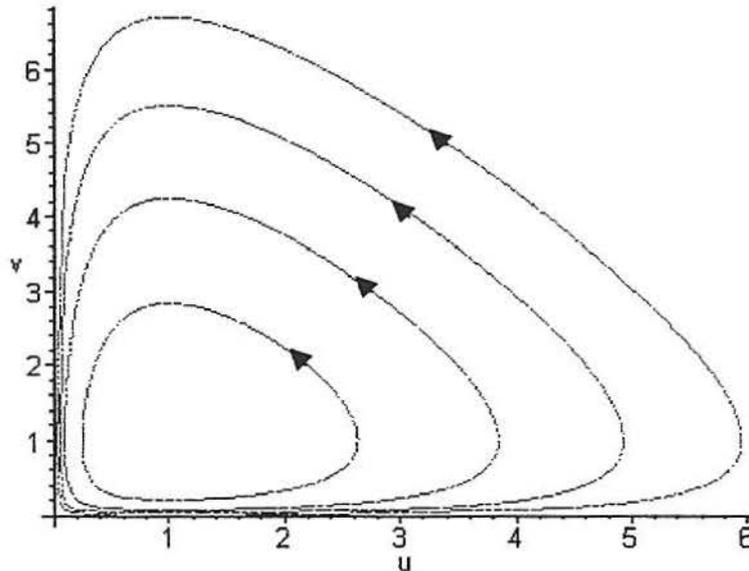


Fig. 1.3 – Soluções do modelo presa-predador de Lotka-Volterra (1.7), no plano de fase.

As condições iniciais $u(0)$ e $v(0)$ determinam a constante C em (1.9) e conseqüentemente a trajetória correspondente no plano de fase. Uma trajetória fechada (ciclo) no plano uv implica soluções periódicas em τ para u e v , cuja amplitude depende do valor da constante C correspondente, na solução (1.9). Soluções periódicas típicas $u(\tau)$ e $v(\tau)$ são ilustradas na figura 1.4.

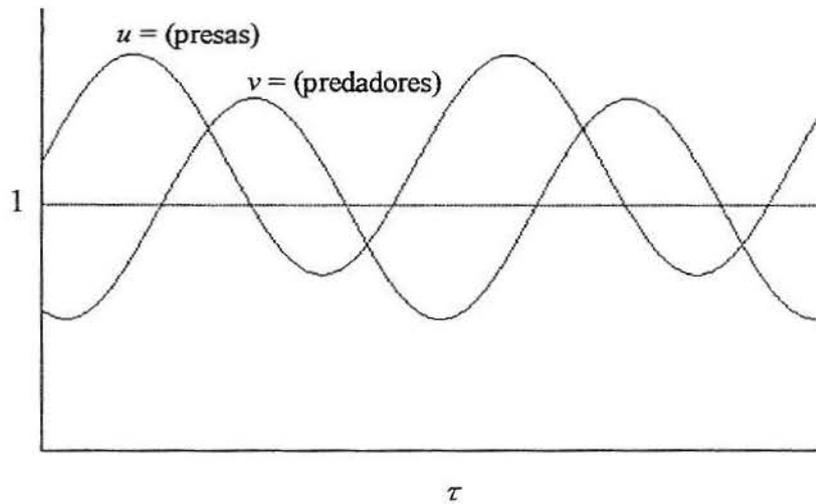


Fig. 1.4- Soluções periódicas para a presa $u(\tau)$ e para o predador $v(\tau)$ no sistema de Lotka-Volterra (1.7).

O sistema de Lotka-Volterra é inadequado no sentido que as soluções não são estruturalmente estáveis, o que fica claro na figura (1.4). Supondo que $u(0)$ e $v(0)$ sejam tais que os pontos (u, v) para $\tau > 0$ estejam sobre uma das trajetórias ilustradas na figura (1.4), então qualquer pequena perturbação levará a solução para outra trajetória, visto que por qualquer ponto no plano u, v , passa uma trajetória fechada do tipo (1.9). Existe um número infinito de ciclos correspondendo a distintas condições iniciais, a qualquer pequena perturbação muda o comportamento do sistema, de um ciclo para outro com nova amplitude.

Estabilidade linear dos estados estacionários

Para investigar a estabilidade local dos estados estacionários do sistema de equações diferenciais (1.7), considera-se uma aproximação linear deste sistema em torno destes pontos (u^*, v^*) . Consideraremos apenas pontos (u, v) suficientemente próximos de (u^*, v^*) , isto é,

$$u(\tau) = u^* + \eta(\tau) \quad (1.10)$$

e

$$v(\tau) = v^* + \xi(\tau) \quad (1.11)$$

onde $|\eta| \ll 1$ e $|\xi| \ll 1$.

Expandindo as equações (1.7) em série de Taylor em torno do ponto (u^*, v^*) e mantendo apenas os termos lineares em $(u - u^*)$ e $(v - v^*)$ o sistema pode ser escrito, sob forma matricial, como

$$\begin{bmatrix} \frac{d\eta}{d\tau} \\ \frac{d\xi}{d\tau} \end{bmatrix} \approx \mathbf{J} \begin{bmatrix} \eta \\ \xi \end{bmatrix} \quad (1.12)$$

onde definimos a matriz

$$\mathbf{J} \equiv \begin{bmatrix} \left. \frac{\partial (u(1-v))}{\partial u} \right|_{(u^*, v^*)} & \left. \frac{\partial (u(1-v))}{\partial v} \right|_{(u^*, v^*)} \\ \left. \frac{\partial (\alpha v(u-1))}{\partial u} \right|_{(u^*, v^*)} & \left. \frac{\partial (\alpha v(u-1))}{\partial v} \right|_{(u^*, v^*)} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1-v^* & -u^* \\ \alpha v^* & \alpha(u^*-1) \end{bmatrix}, \quad (1.13)$$

denominada *matriz comunidade* do sistema. A solução é da forma

$$\begin{bmatrix} \eta(\tau) \\ \xi(\tau) \end{bmatrix} = c_1 \mathbf{v}_1 e^{\lambda_1 \tau} + c_2 \mathbf{v}_2 e^{\lambda_2 \tau} \quad (1.14)$$

onde c_1 e c_2 são constantes arbitrárias e \mathbf{v}_1 e \mathbf{v}_2 são os autovetores da matriz Jacobiana, associados aos autovalores λ_1 e λ_2 , respectivamente, e estes são as raízes do polinômio característico da matriz \mathbf{J} , isto é, são soluções de

$$\det(\mathbf{J} - \lambda \mathbf{I}) = 0. \quad (1.15)$$

a) Estado de equilíbrio trivial

Para $(u^*, v^*) = (0, 0)$, denominado estado de equilíbrio trivial, a matriz \mathbf{J} definida em (1.13) é dada por

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{bmatrix} \quad (1.16)$$

cujos autovalores são $\lambda_1 = 1$ e $\lambda_2 = -\alpha$, e os autovetores correspondentes são $\mathbf{v}_1 = \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix}$ e $\mathbf{v}_2 = \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \end{bmatrix}$.

A solução de (1.12) com \mathbf{J} dada por (1.16) tem a forma

$$\begin{bmatrix} \eta(\tau) \\ \xi(\tau) \end{bmatrix} = c_1 \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix} e^\tau + c_2 \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \end{bmatrix} e^{-\alpha\tau} \quad (1.17)$$

isto é, $\eta(\tau) = c_1 e^\tau$ e $\xi(\tau) = c_2 e^{-\alpha\tau}$, onde c_1 e c_2 são constantes arbitrárias. Então, quando $\tau \rightarrow \infty$, tem-se que $|\eta(\tau)|$ cresce exponencialmente enquanto que $|\xi(\tau)|$ decresce exponencialmente pois $\alpha > 0$, donde concluímos que este ponto é linearmente instável. Como $\lambda_1 > 0$ e $\lambda_2 < 0$ este é um *ponto de sela*, portanto instável. Qualquer pequena perturbação com relação ao ponto $(0,0)$ cresce exponencialmente em módulo, exceto quando a perturbação for estritamente ao longo de \mathbf{v}_2 , isto é, para $C_1 = 0$.

b) Estado de equilíbrio não trivial

Para $(u^*, v^*) = (1,1)$ temos que a matriz \mathbf{J} definida em (1.13) é dada por

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} 0 & -1 \\ \alpha & 0 \end{bmatrix} \quad (1.18)$$

cujos autovalores λ são dados por

$$\begin{vmatrix} -\lambda & -1 \\ \alpha & -\lambda \end{vmatrix} = 0 \quad \Rightarrow \quad \lambda_1, \lambda_2 = \pm i\sqrt{\alpha}. \quad (1.19)$$

Uma vez que os autovalores são imaginários puros, concluímos que o único equilíbrio não trivial do modelo de Lotka-Volterra, $(u^*, v^*) = (1,1)$, é uma singularidade do tipo *centro* (neutralmente estável). A solução de (1.12), com \mathbf{J} dada por (1.18) é da forma

$$\begin{bmatrix} \eta(\tau) \\ \xi(\tau) \end{bmatrix} = c_1 \mathbf{v}_1 e^{i\sqrt{\alpha}\tau} + c_2 \mathbf{v}_2 e^{-i\sqrt{\alpha}\tau} \quad (1.20)$$

onde c_1 e c_2 são constantes arbitrárias e $\mathbf{v}_1 = \begin{bmatrix} 1 \\ -\sqrt{\alpha} i \end{bmatrix}$ e $\mathbf{v}_2 = \begin{bmatrix} 1 \\ \sqrt{\alpha} i \end{bmatrix}$ são os autovetores associados aos autovalores λ_1 e λ_2 , respectivamente. Assim, as soluções na vizinhança do ponto singular $(u^*, v^*) = (1, 1)$ são periódicas em τ e tem período igual a $\frac{2\pi}{\sqrt{\alpha}}$.

O modelo de Lotka-Volterra mostra que simples interações entre presa-predador podem resultar em comportamento oscilatório das populações. Heuristicamente, isto é esperado, uma vez que, se a população de presas aumenta, ela encoraja o crescimento da população de seus predadores (arco AB na figura 1.5). Entretanto, mais predadores consomem mais presas, e assim a população destas começa a diminuir (arco BC na figura 1.5). Com menos alimento a população de predadores decresce (arco CD na figura 1.5) e quando está suficientemente baixa permite que a população de presas volte a aumentar (segmento DA na figura 1.5) começando o ciclo novamente.

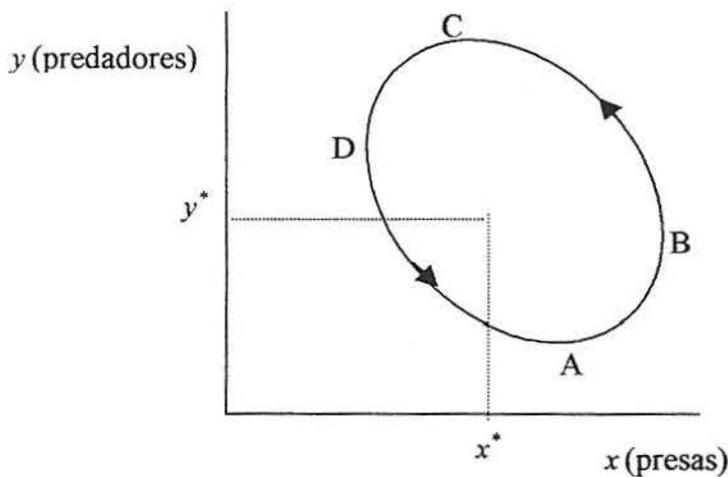


Fig. 1.5 - Oscilação periódica em um sistema presa-predador do tipo Lotka-Volterra; (x^*, y^*) é um ponto de equilíbrio do tipo centro (neutralmente estável) que não é assintoticamente estável.

Embora o modelo de Lotka-Volterra reproduza a existência de ciclos (curvas fechadas no espaço de fase), o que significa soluções oscilatórias para $x(\tau)$ e $y(\tau)$, ele é considerado biologicamente não realístico, porque a existência de um número infinito de curvas fechada, correspondendo a diferentes condições iniciais, permitiria que pequenas perturbações transferissem o sistema de um ciclo para outro e não há justificativa biológica para explicar oscilações de qualquer tamanho.

1.2.2 Modelos presa-predador com crescimento logístico e resposta funcional

Uma das hipóteses que tornam o modelo de Lotka-Volterra não realístico, é que o crescimento da presa é considerado ilimitado na ausência do predador. Além disso, o termo de predação no modelo de Lotka-Volterra descreve predadores com uma voracidade constante, independente do número de presas.

Sendo $N(t)$ e $P(t)$, respectivamente, as populações de presas e de predadores, podemos escrever, de forma genérica, o sistema dinâmico sob a forma:

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = F(N, P), \quad \frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = G(N, P) \quad (1.21)$$

onde a forma de F e G dependem do tipo de interação e das espécies envolvidas.

Uma primeira idéia razoável é esperarmos que na ausência de predadores, a presa satisfaça o crescimento logístico. Sendo assim, uma equação para a população de presas poderia ter a forma

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = F(N, P), \quad \text{com} \quad F(N, P) = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - P R(N) \quad (1.22)$$

onde K é a capacidade de suporte para a presa quando $P \equiv 0$ e $-P R(N)$ é um termo de predação que será discutido a seguir.

A função $R(N)$ envolvida no termo de predação, é a resposta funcional por predador às variações na densidade de presas, e geralmente se observa algum efeito de saturação na voracidade do predador, quando há um número excessivo de presas. Isto significa que $R(N)$ deve diminuir quando a população de presas N atinge valores altos. Por outro lado, vê-se da equação (1.22), que a contribuição para a taxa de variação da população de presas $\frac{dN}{dt}$, devida à predação pela população de predadores, tem a forma $-NPR(N)$. Portanto, nos gráficos para a taxa de predação (captura) por predador, que é igual a $NR(N)$, observaremos a existência de um valor limite (de saturação) para grandes N .

Tais respostas funcionais foram classificadas por *Holling*, nos seguintes três tipos :

1. tipo I:

$$R(N) = b > 0, \quad (1.23)$$

isto é, o predador captura as presas com uma voracidade constante (figura 1.6), independente da população de presas N , o que corresponde a uma taxa de predação por predador $NR(N) = bN$, que cresce indefinidamente à medida que N cresce; este é o caso do modelo de Lotka-Volterra.

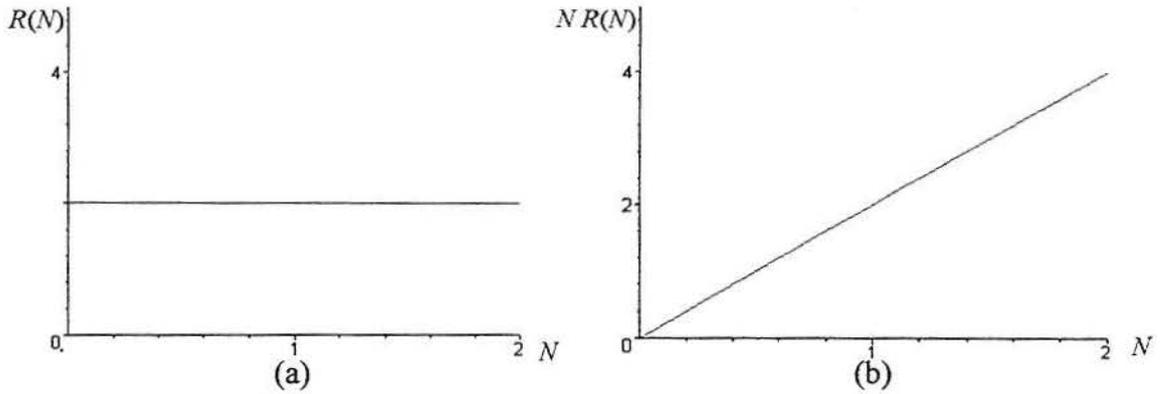


Fig. 1.6 – (a) Gráfico da resposta funcional do tipo I, $R(N) = 2 > 0$;
 (b) Gráfico da taxa de captura por predador $NR(N)$ em função do número de presas N , para uma resposta funcional $R(N)$ do tipo I, $R(N) = b = 2$.

2. tipo II: são respostas funcionais típicas de predador invertebrado:

$$\text{a) } R(N) = \frac{A}{N+B} \quad (1.24)$$

$$\text{b) } R(N) = \frac{A(1 - e^{-aN})}{N} \quad (1.25)$$

onde A , B e a são constantes positivas; seus gráficos, juntamente com os das funções $NR(N)$ correspondentes são apresentadas nas figuras. 1.7 e 1.8 respectivamente.

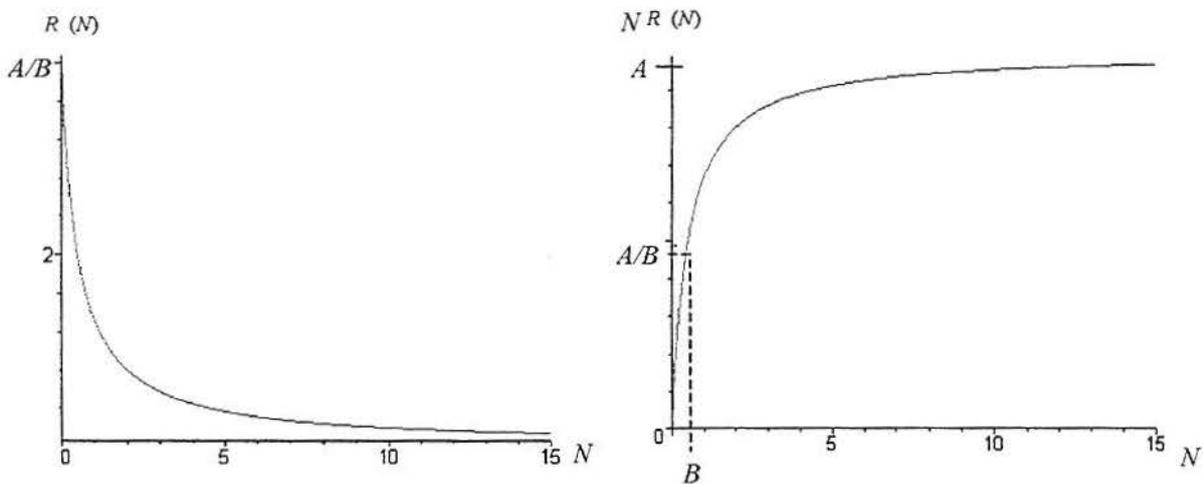


Fig. 1.7 - (a) Gráfico da resposta funcional do tipo IIa $R(N) = \frac{A}{N+B}$.
 (b) Gráfico da taxa de captura por predador $NR(N)$ em função do número de presas N , para uma resposta funcional $R(N)$ do tipo IIa, $R(N) = \frac{A}{N+B}$.

Observe que para o funcional resposta do tipo II a), tem-se para a taxa de predação por predador $NR(N) = \frac{AN}{N+B}$, uma função monotonicamente crescente e $\lim_{N \rightarrow \infty} NR(N) = A$; além disso quando $N = B$, $NR(N) = \frac{A}{2}$, e isto é a metade de seu valor máximo, por isso B é chamado constante de meia saturação.

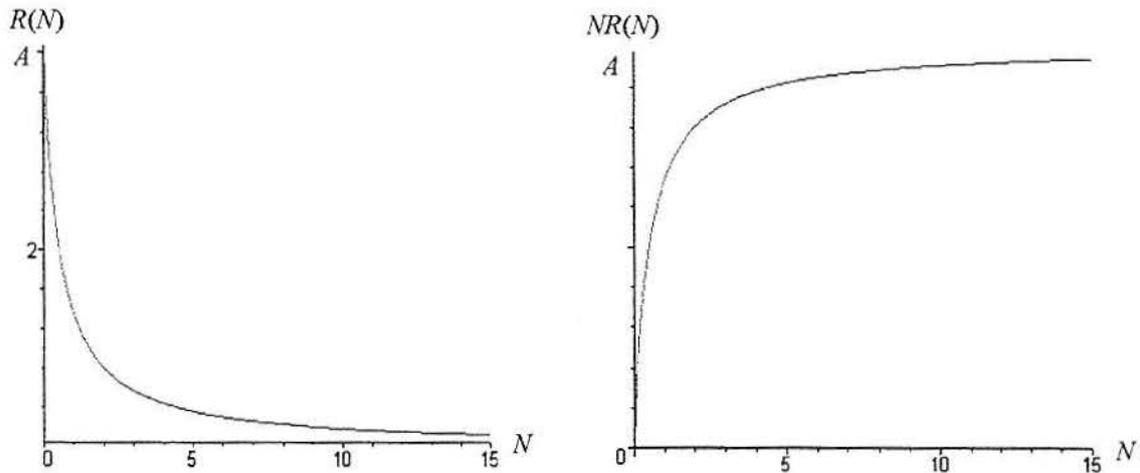


Fig. 1.8 – (a) Gráfico da resposta funcional do tipo IIb $R(N) = \frac{A(1 - e^{-aN})}{N}$ com $A = 2$ e $a = 1$.
 (b) Gráfico da taxa de captura por predador $NR(N)$ em função do número de presas N , para uma resposta funcional $R(N)$ do tipo IIb, $R(N) = \frac{A(1 - e^{-aN})}{N}$ com $A = 2$ e $B = 0.5$ e $a = 1$.

3. tipo III: é uma resposta funcional típica de predador vertebrado.

$$R(N) = \frac{AN}{N^2 + B^2} \quad (1.26)$$

onde A e B são constantes positivas; seu gráfico, juntamente com o do produto $NR(N)$ é apresentado na figura 1.9.

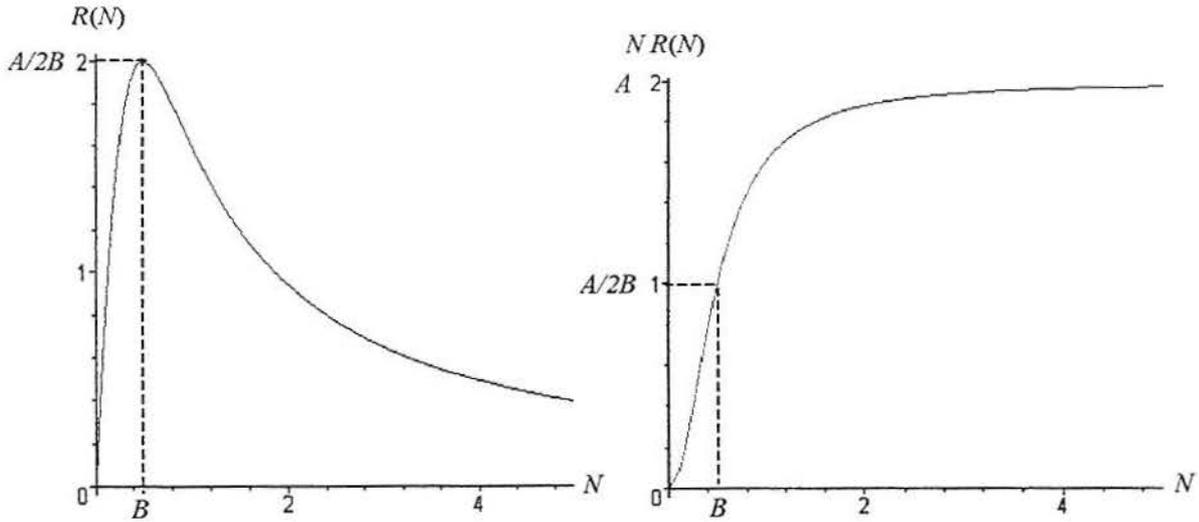


Fig. 1.9 – (a) Gráfico do funcional resposta do tipo III $R(N) = \frac{AN}{N^2 + B^2}$ com $A = 2$ e $B = 0.5$.

(b) Gráfico da taxa de captura por predador $NR(N)$ em função do número de presas N , para uma resposta funcional $R(N)$ do tipo III, $R(N) = \frac{AN}{N^2 + B^2}$.

A principal diferença entre os gráficos de $NR(N)$ do tipo II e tipo III está no comportamento do predador quando o número de presas é pequeno: da equação (1.26), para a resposta funcional tipo III, cujo gráfico é apresentado na figura 1.9 (a), observa-se que, para valores de N entre zero e B , a função $R(N)$ é crescente assumindo valores entre zero e $\frac{A}{2B}$, passando a decrescer a partir deste valor. Ao ponto de máximo $\left(B, \frac{A}{2B}\right)$ no gráfico

$R(N)$ versus N , corresponde o ponto de inflexão $\left(B, \frac{A}{2B}\right)$ no gráfico de $NR(N)$ versus N apresentado na figura 1.8 (b). Este tipo de resposta funcional modela a baixa voracidade do predador para pequeno número de presas.

Na equação para a população de predadores em (1.21), a função $G(N,P)$, também deve ser considerada mais realisticamente do que simplesmente $-d + cN$ como no modelo de Lotka-Volterra. Possíveis formas são

$$G(N,P) = k \left(1 - \frac{hP}{N} \right), \quad (1.27)$$

onde k e h são constantes positivas; ou ainda,

$$G(N,P) = -d + eNR(N) \quad (1.28)$$

onde d teria o mesmo significado que no modelo de Lotka-Volterra e $R(N)$ é a resposta funcional envolvida na equação para as presas; neste caso e seria interpretado como um *fator de conversão* do número de presas consumidas para número de novos predadores.

Estes modelos são somente alguns exemplos de muitos que têm sido propostos e estudados. Eles são todos mais realísticos do que aquele proposto por Lotka-Volterra.

1.2.3 Ciclo limite em modelos do tipo presa-predador

O sistema (1.21) com $F(N, P)$ dada em (1.22), $R(N)$ dada em (1.24) e $G(N, P)$ dada em (1.27) torna-se

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= N \left[r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{kP}{N+D} \right] \\ \frac{dP}{dt} &= P \left[s \left(1 - \frac{hP}{N} \right) \right]\end{aligned}\tag{1.29}$$

onde $r, K, k, D, s,$ e h são constantes positivas. Como visto na subseção 1.2.1 é importante escrevermos um sistema em forma adimensional.

Adotando como novas variáveis, adimensionais (apêndice A)

$$u(\tau) = \frac{N(t)}{K}, \quad v(\tau) = \frac{hP(t)}{K}, \quad \tau = rt.\tag{1.30}$$

o sistema (1.29) torna-se

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u(1-u) - \frac{auv}{u+d} \\ \frac{dv}{d\tau} &= bv \left(1 - \frac{v}{u} \right)\end{aligned}$$

onde dos seis parâmetros dimensionais restaram apenas três parâmetros adimensionais:

$$a \equiv \frac{k}{hr}, \quad b \equiv \frac{s}{r}, \quad d \equiv \frac{D}{K}.$$

Pode-se mostrar, através da análise da estabilidade linear (Murray, 1993), que existe uma região no espaço dos parâmetros adimensionais tal que no seu interior o sistema apresenta um ponto de equilíbrio (com persistência das duas espécies) estável, e fora dele o ponto de equilíbrio é instável. Quando esse ponto é instável e for uma singularidade do tipo nó ou espiral instável podemos aplicar o teorema de Poincaré-Bendixson que estabelece

critérios para a existência de ciclos limite, isto é, de um ciclo (trajetória fechada no plano de fase) em direção ao qual as trajetórias evoluem, com o passar do tempo. A definição formal de uma solução do tipo ciclo limite e condições para sua existência, serão apresentadas no capítulo 3.

Este modelo, como muitos que admitem comportamento do tipo ciclo limite, exibe propriedades de bifurcação, isto é, pontos de equilíbrio que deixam de ser estáveis à medida que os parâmetros variam. Uma solução do tipo ciclo limite pode originar-se quando os parâmetros assumem valores tais que um ponto de equilíbrio perde sua estabilidade.

Se o ponto de equilíbrio de um sistema dinâmico linear de segunda ordem é instável, então qualquer órbita move-se para longe deste ponto ou aproxima-se de um ciclo limite que o circunda. Para sistemas não lineares, a situação é menos óbvia. Se o sistema satisfizer algumas condições (capítulo 3), um ponto de equilíbrio instável pode forçar as órbitas a se moverem na sua vizinhança e é possível que uma órbita se aproxime de um ciclo que circunde o ponto de equilíbrio instável: a instabilidade local pode dar origem a um ciclo globalmente estável.

Cabe enfatizar que uma solução do tipo ciclo limite é uma trajetória fechada no espaço de fase presa-predador, que não é membro de uma família contínua de trajetórias fechadas tal como as soluções do modelo de Lotka-Volterra ilustradas na figura 1.3.

Uma trajetória do tipo ciclo limite em um sistema de duas espécies com interação do tipo presa-predador é ilustrada esquematicamente na figura 1.10, juntamente com trechos de duas possíveis trajetórias, antes de atingirem o ciclo limite em questão. Oscilações na trajetória, antes de atingir um ciclo limite são freqüentemente denominadas oscilações de relaxação. De um modo geral, enquanto o sistema evolui para um ciclo limite, sua trajetória no espaço de fase pode ser vista como uma composição do ciclo (periódico) com contribuições de termos que decrescem para zero à medida que o tempo passa, denominados transientes.

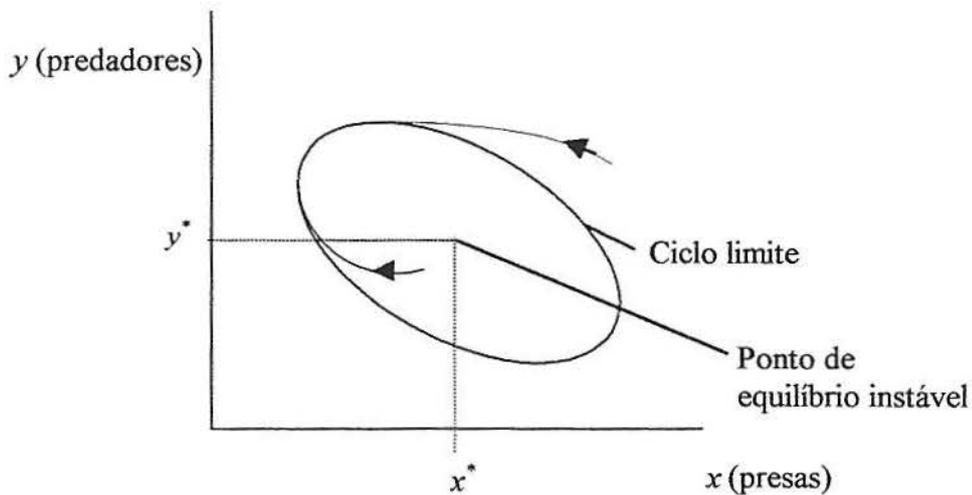


Fig. 1.10 - Uma oscilação periódica típica do tipo ciclo limite estável. Qualquer perturbação do sistema afastando-o do ciclo tende a zero com o tempo.

1.2.4 Modelo presa predador clássico

Denomina-se modelo presa-predador clássico, àquele que se obtém a partir da eq. (1.21)

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = F(N, P), \quad \frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = G(N, P)$$

com $F(N, P)$ dado por (1.22)

$$F(N, P) = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - P R(N)$$

e $G(N, P)$ dado por (1.28)

$$G(N, P) = -d + e N R(N).$$

Tratando-se de predadores invertebrados podemos escolher para a resposta funcional $R(N)$, a expressão dada em (1.24),

$$R(N) = \frac{A}{N + B}, \text{ (tipo IIa),}$$

donde finalmente obtemos, substituindo N por x e P por y , o sistema de equações

$$\frac{dx}{dt} = x \left[r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{y A}{x + B} \right] \quad (1.31a)$$

$$\frac{dy}{dt} = y \left[-d + \frac{e A x}{x + B} \right] \quad (1.31b)$$

chamado modelo *presa-predador clássico*.

Como vimos nas subseções anteriores, o primeiro passo para explicarmos o comportamento dinâmico de um sistema é encontrarmos o(s) equilíbrio(s) e analisarmos a estabilidade deste(s) equilíbrio(s).

Faremos uma análise gráfica do sistema (1.31), para mostrarmos que existe uma tendência de que as soluções oscilem. A determinação da estabilidade do(s) ponto(s) de equilíbrio pode ser feita através da linearização.

Para encontrar o(s) ponto(s) de equilíbrio do sistema (1.31) resolvemos simultaneamente o par de equações

$$x \left[r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{y A}{x+B} \right] = 0 \quad (1.32a)$$

$$y \left[-d + \frac{e A x}{x+B} \right] = 0 \quad (1.32b)$$

donde obtemos, de (1.32a)

$$x = 0 \quad \text{ou} \quad y = \frac{r(K-x)(x+B)}{AK}$$

e de (1.32b)

$$y = 0 \quad \text{ou} \quad x = \frac{dB}{eA-d}.$$

O modelo (1.31) apresenta quatro pontos de equilíbrio. O ponto de equilíbrio trivial $(x^*, y^*) = (0, 0)$, o ponto onde se tem a extinção do predador e a presa na sua capacidade de suporte $(x^*, y^*) = (K, 0)$, o ponto sem significado biológico, a saber, $(x^*, y^*) = (-B, 0)$ e finalmente o ponto onde há persistência das duas espécies $(x^*, y^*) = \left(\frac{dB}{eA-d}, \frac{r(K-x)(x+B)}{AK} \right)$. É neste último que concentraremos nossa análise.

Desenhamos as isóclinas da presa $x \left[r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{y A}{x+B} \right] = 0$ e do predador $y \left[-d + \frac{e A x}{x+B} \right] = 0$ na figura 1.11, as setas na figura são utilizadas para determinar o sentido da mudança nas populações em cada uma das quatro regiões que ficam determinadas pelas isóclinas de inclinação nula.

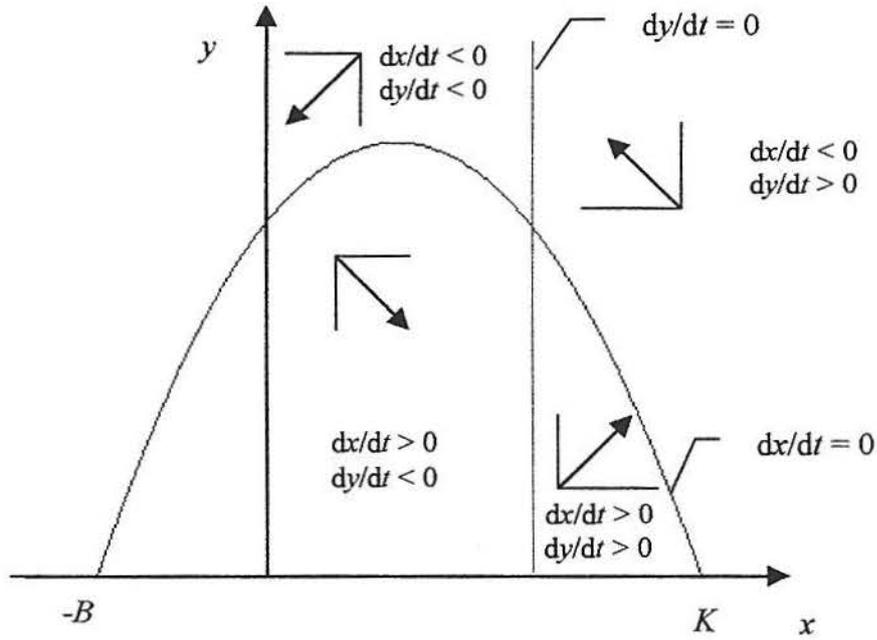


Fig 1.11 – Plano de fase para o modelo presa-predador clássico.

A figura 1.11 mostra o caso onde a isóclina de inclinação nula do predador está localizada do lado direito do vértice da isóclina de inclinação nula da presa. A análise da estabilidade feita através da linearização mostra que neste caso o ponto de equilíbrio é estável. Por outro lado se a isóclina do predador estiver localizada do lado esquerdo do vértice o ponto de equilíbrio é instável. Em outras palavras, se a eficiência do predador não é muito alta todas as trajetórias tendem ao equilíbrio positivo, enquanto que se a eficiência do predador é muito alta, todas as trajetórias tendem a um ciclo limite que circunda o ponto de equilíbrio positivo.

O modelo de Hastings-Powell, que apresentaremos no próximo capítulo, poderia ser denominado presa-predador-superpredador clássico, por tratar-se de uma extensão do modelo (1.31) para o caso de três espécies.

2 MODELOS CONTÍNUOS PARA TRÊS ESPÉCIES INTERAGENTES – O MODELO DE HASTINGS-POWELL

No capítulo anterior, revisamos alguns modelos ecológicos clássicos de populações interagentes para duas espécies. Entretanto, hoje se reconhece que sistemas para duas espécies interagentes, conseguem explicar apenas um pequeno número de fenômenos que são comumente exibidos na natureza.

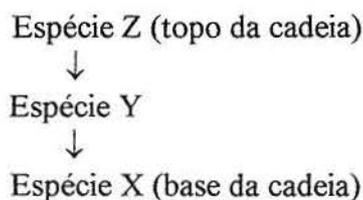
O estudo de comunidades ecológicas começa com um importante objeto: cadeias alimentares. Estudos teóricos de cadeias alimentares devem considerar de que forma se dá o acoplamento entre as espécies que estão interagindo.

Estudos matemáticos também sugerem que modelos que envolvem somente duas espécies podem ocultar características importantes do comportamento ecológico. Resultados muito mais complexos aparecem em estudos teóricos de populações com três espécies, ou cadeias de três níveis tróficos. Isto não significa que quanto maior o número de equações mais realístico será o modelo, um mesmo modelo pode ser adequado para a descrição de um fenômeno e não adequado para outro.

O mais importante, do ponto de vista dinâmico, é que de acordo com o que revisamos no capítulo 1, modelos contínuos no tempo, para duas espécies, apresentam apenas dois padrões básicos: tendem a um equilíbrio ou a um ciclo limite, enquanto que, em modelos também contínuos no tempo, para três ou mais espécies, a dinâmica pode ser muito mais complexa. Investigaremos aqui, um modelo de três espécies contínuo no tempo, ou seja, uma cadeia alimentar de três níveis estudada por Hastings-Powell (1991). Mostraremos que, para valores adequados dos parâmetros, podemos ter pontos de equilíbrio estáveis, ciclos limite ou atratores caóticos, o que não é possível em modelos de duas espécies.

2.1 Formulação do Modelo

O modelo de Hastings-Powell (Hastings e Powell, 1991) descreve uma cadeia alimentar composta por três espécies, onde designaremos por X a espécie que ocupa o nível mais baixo (base) da cadeia alimentar, Y a espécie que tem X como presas, e Z a espécie que ocupa o nível mais alto da cadeia alimentar (topo) e que tem Y como presas. A cadeia alimentar deste modelo é ilustrada diagramaticamente abaixo.



Incorporando a resposta funcional saturante do tipo II (seção 1.2.2) o modelo tem a forma

$$\frac{1}{X} \frac{dX}{dT} = R_0 \left(1 - \frac{X}{K_0} \right) - C_1 Y \frac{A_1}{X + B_1} \quad (2.1)$$

$$\frac{1}{Y} \frac{dY}{dT} = -D_1 + X \frac{A_1}{X + B_1} - Z \frac{A_2}{Y + B_2} \quad (2.2)$$

$$\frac{1}{Z} \frac{dZ}{dT} = -D_2 + C_2 Y \frac{A_2}{Y + B_2}. \quad (2.3)$$

Neste modelo T é o tempo. A constante R_0 é a taxa de crescimento intrínseco da espécie X , a saber, a população de presas, e a constante K_0 é a capacidade de suporte do ambiente para esta espécie. As constantes C_1^{-1} e C_2 são as taxas de conversão de presa para predador para as espécies Y e Z , respectivamente; as constantes D_1 e D_2 são taxas de mortalidade para as espécies Y e Z e as constantes A_i e B_i para $i = 1, 2$ parametrizam a resposta funcional saturante; de acordo com o que apresentamos na seção 1.2.2, o parâmetro A_1 é a taxa de captura da espécie Y sobre a espécie X enquanto que o parâmetro A_2 é a taxa de captura da espécie Z sobre a espécie Y . Além disso, os parâmetros B_i ($i = 1, 2$) são constantes de meia saturação (o valor do nível populacional de presas, na qual a taxa de captura por predador é a metade de seu valor máximo) para cada uma dessas capturas.

O modelo específico considerado aqui tem 10 parâmetros. No entanto, adimensionalizando o sistema (Apêndice A.2), o número de parâmetros fica reduzido para 6. A adimensionalização tem ainda a vantagem de evidenciar quais são as combinações de parâmetros dimensionais que de fato controlam a dinâmica do sistema.

Escolhendo as seguintes variáveis adimensionais,

$$x = \frac{X}{K_0}, \quad y = \frac{C_1 Y}{K_0}, \quad z = \frac{C_1 Z}{C_2 K_0}, \quad t = R_0 T \quad (2.4)$$

obtem-se o seguinte sistema de equações:

$$\frac{dx}{dt} = x(1-x) - f_1(x)y \quad (2.5)$$

$$\frac{dy}{dt} = f_1(x)y - f_2(y)z - d_1 y \quad (2.6)$$

$$\frac{dz}{dt} = f_2(y)z - d_2z \quad (2.7)$$

onde

$$f_i(u) = \frac{a_i u}{(1 + b_i u)} \quad \text{para } i=1,2. \quad (2.8)$$

Agora, x , y e z são medidas adimensionais do tamanho das populações e t é a nova variável tempo, também adimensional.

Obtém-se como parâmetros adimensionais: a_i , b_i e d_i ($i=1,2$), cujas relações com os parâmetros dimensionais são dadas na tabela 2.1, juntamente com os valores numéricos adotados por Hastings-Powell (1991).

Parâmetros adimensionais	Parâmetros dimensionais	Valores adotados
a_1	$(K_0 A_1)/(R_0 B_1)$	5.0
b_1	K_0/B_1	variando de 2.0 a 3.0
a_2	$(C_2 A_2 K_0)/(C_1 R_0 B_2)$	0.1
b_2	$K_0/(C_1 B_2)$	2.0
d_1	D_1/R_0	0.4
d_2	D_2/R_0	0.01

Tab. 2.1 – Parâmetros e valores dos parâmetros utilizados nas simulações.

Substituindo valores numéricos para a_i , b_i e d_i considerados por Hastings-Powell (tabela. 2.1) o sistema torna-se

$$\frac{dx}{dt} = x(1-x) - \frac{5x}{1+b_1x} y \quad (2.9)$$

$$\frac{dy}{dt} = \frac{5x}{1+b_1x} y - \frac{0.1y}{1+2y} z - 0.4y \quad (2.10)$$

$$\frac{dz}{dt} = \frac{0.1y}{1+2y} z - 0.01z \quad (2.11)$$

Um dos fatores que guiou a escolha dos valores para os parâmetros, foi o fato de Hastings-Powell investigarem cadeias alimentares que fossem biologicamente razoáveis: a escolha dos parâmetros foi feita de forma que a escala de tempo natural da interação entre a espécie y e a espécie z fosse substancialmente maior do que a escala de tempo da interação entre a espécie x e a espécie y , isto é, $d_1 \gg d_2$. Outro fator foi o interesse em sistemas que pudessem gerar caos, e uma das formas é forçar periodicamente sistemas não lineares que já exibem comportamento de ciclo limite. Então, os parâmetros foram escolhidos de tal modo que:

- a) com z ausente, o subsistema xy exibisse comportamento de ciclo limite;
- b) com x constante, o subsistema yz exibisse comportamento de ciclo limite.

A escolha do parâmetro b_1 como parâmetro de controle se deve ao fato de que investigações anteriores, por exemplo, Murdoch and Oaten (1975) citado em Hastings e Powell, (1991) mostraram que a constante de meia saturação B_1 , que é proporcional a b_1^{-1} foi um parâmetro chave na determinação da estabilidade de modelos presa-predador. Na seção 2.3 mostraremos como, dependendo do valor de b_1 , o sistema pode exibir equilíbrio estável, comportamento de ciclo limite ou caos.

2.2 Pontos de Equilíbrio

Na análise de sistemas dinâmicos é importante determinarmos seus pontos de equilíbrio, ou seja, onde a variação das populações é nula e fazermos a análise da estabilidade linear (local) destes pontos.

2.2.1 Determinação dos pontos de equilíbrio

Denomina-se pontos de equilíbrio, estados estacionários ou ainda estados de equilíbrio, àqueles pontos (x^*, y^*, z^*) do espaço de fase xyz , tais que

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{(x^*, y^*, z^*)} = 0, \quad \left. \frac{dy}{dt} \right|_{(x^*, y^*, z^*)} = 0, \quad \left. \frac{dz}{dt} \right|_{(x^*, y^*, z^*)} = 0 \quad (2.12)$$

sejam satisfeitas simultaneamente.

Para determiná-los reescreveremos o sistema adimensional (2.9)-(2.11), da seguinte forma

$$\frac{dx}{dt} = F(x, y) = x f(x, y) \quad (2.13)$$

$$\frac{dy}{dt} = G(x, y, z) = y g(x, y, z) \quad (2.14)$$

$$\frac{dz}{dt} = H(y, z) = z h(y) \quad (2.15)$$

onde definimos

$$f(x, y) \equiv 1 - x - \frac{5y}{1 + b_1 x} \quad (2.16)$$

$$g(x, y, z) \equiv \frac{5x}{1 + b_1 x} - \frac{0.1z}{1 + 2y} - 0.4 \quad (2.17)$$

$$h(y) \equiv \frac{0.1y}{1 + 2y} - 0.01. \quad (2.18)$$

Os pontos (x^*, y^*, z^*) procurados devem, portanto, satisfazer as seguintes condições:

- i) $x^* = 0$ ou $f(x^*, y^*) = 0$
- ii) $y^* = 0$ ou $g(x^*, y^*, z^*) = 0$
- iii) $z^* = 0$ ou $h(y^*) = 0$

donde, para satisfazer simultaneamente as três condições, temos as seguintes possibilidades:

1) Se pelo menos uma população for nula, ou seja, for extinta, os pontos de equilíbrio são os seguintes

a) $(x^*, y^*, z^*) = (0, 0, 0)$, que é o ponto de equilíbrio trivial.

b) $(x^*, y^*, z^*) = (1, 0, 0)$, é o ponto onde se tem a extinção do predador e superpredador e onde o nível populacional de presas é igual a sua capacidade de suporte. Temos $x^* = 1$, pois estamos trabalhando com um sistema adimensional.

c) $(x^*, y^*, z^*) = (0, 1/8, -5)$, sem significado biológico, uma vez que a população da espécie z seria negativa.

d) $(x^*, y^*, z^*) = \left(\frac{0.4}{5 - 0.4b_1}, \frac{(1 + b_1 x^*)(1 - x^*)}{5}, 0 \right)$, que varia de acordo com o valor

de b_1 . Neste ponto temos a extinção do superpredador e há persistência da presa e do predador.

2) Se os pontos de equilíbrio envolvem persistência das três espécies, eles devem satisfazer simultaneamente

$$f(x^*, y^*) = 0 \quad (2.19)$$

$$g(x^*, y^*, z^*) = 0 \quad (2.20)$$

$$h(y^*) = 0. \quad (2.21)$$

De (2.21), obtém-se

$$y^* = \frac{1}{8} \quad (2.22)$$

que, substituído em (2.19) fornece a equação

$$8b_1(x^*)^2 - 8(b_1 - 1)x^* - 3 = 0 \quad (2.23)$$

que tem soluções

$$x^*_{+,-} = \frac{8(b_1 - 1) \pm \sqrt{64(b_1 - 1)^2 + 96b_1}}{16b_1}. \quad (2.24)$$

Como b_1 é um parâmetro positivo, a solução

$$x^*_{-} = \frac{8(b_1 - 1) - \sqrt{64(b_1 - 1)^2 + 96b_1}}{16b_1} \quad (2.25)$$

é sempre negativa e, portanto, não possui significado biológico. A solução

$$x^*_{+} = \frac{8(b_1 - 1) + \sqrt{64(b_1 - 1)^2 + 96b_1}}{16b_1} \quad (2.26)$$

é sempre positiva, e portanto, é ela que vamos utilizar para determinar o valor de z^* .

Substituindo (2.22) e o lado esquerdo de (2.26) na equação (2.20), obtemos

$$z^* = \frac{125x^*}{2(1+b_1x^*)} - 5 \quad (2.27)$$

que para os valores de b_1 considerados neste capítulo, a saber $2 \leq b_1 \leq 3$ (tabela 2.1), é sempre positivo (ver figura 2.1).

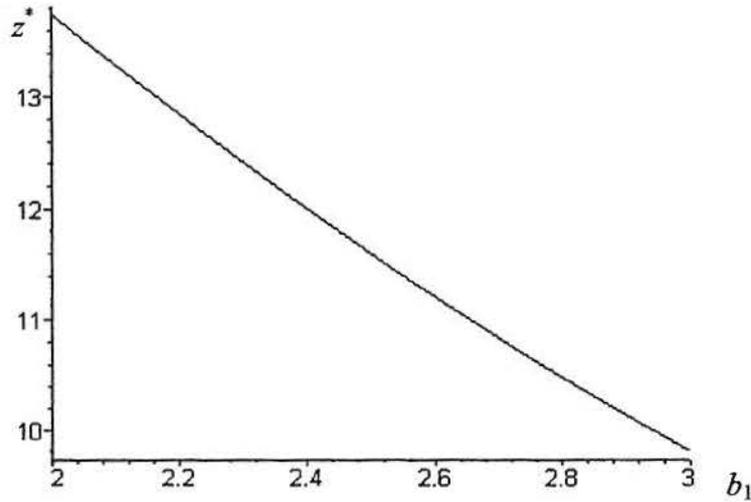


Fig. 2.1 – Gráfico de z^* versus b_1 . Para $2 \leq b_1 \leq 3$ o valor z^* é sempre positivo.

Considerando-se todas as possibilidades para os pontos de equilíbrio, chega-se finalmente à conclusão de que existe um único ponto de equilíbrio com persistência das três espécies, que representamos anteriormente por (x^*, y^*, z^*) , onde

$$x^* = \frac{8(b_1 - 1) + \sqrt{64(b_1 - 1)^2 + 96b_1}}{16b_1} \quad (2.28)$$

$$y^* = \frac{1}{8} \quad (2.29)$$

$$z^* = \frac{125x^*}{2(1+b_1x^*)} - 5. \quad (2.30)$$

A figura 2.2 mostra a forma como o ponto de equilíbrio evolui à medida que o parâmetro b_1 varia no intervalo $[2,3]$. Observe, na figura 2.1, que para $b_1 = 2$ temos o valor máximo de z neste intervalo.

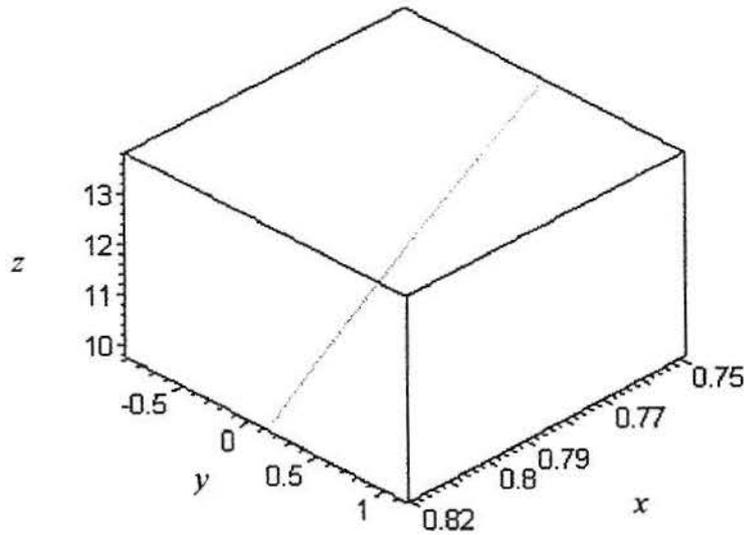


Fig. 2.2 – Gráfico do ponto de equilíbrio com persistência das três espécies, variando o parâmetro b_1 no intervalo $[2,3]$.

2.2.2 Análise da Estabilidade

A análise da estabilidade linear de um ponto de equilíbrio (x^*, y^*, z^*) de um sistema é feita através da expansão em série de Taylor das equações não lineares em torno deste ponto.

Para o sistema de Hastings-Powell, consideraremos um ponto (x, y, z) próximo a um ponto (x^*, y^*, z^*) , tal que

$$x(t) = x^* + \eta_1(t) \quad y(t) = y^* + \eta_2(t) \quad z(t) = z^* + \eta_3(t)$$

onde $\eta_1(t)$, $\eta_2(t)$, $\eta_3(t)$ são, em módulo, muito pequenos.

O sistema (2.13)-(2.15) pode ser escrito na forma

$$\frac{d\eta_1(t)}{dt} = F(x^*, y^*) + \frac{\partial F(x, y)}{\partial x} \Big|_{(x^*, y^*)} \eta_1(t) + \frac{\partial F(x, y)}{\partial y} \Big|_{(x^*, y^*)} \eta_2(t) + \frac{\partial F(x, y)}{\partial z} \Big|_{(x^*, y^*)} \eta_3(t) + O(\eta_i^2(t)) \quad (2.31)$$

$$\frac{d\eta_2(t)}{dt} = G(x^*, y^*, z^*) + \frac{\partial G(x, y, z)}{\partial x} \Big|_{(x^*, y^*, z^*)} \eta_1(t) + \frac{\partial G(x, y, z)}{\partial y} \Big|_{(x^*, y^*, z^*)} \eta_2(t) + \frac{\partial G(x, y, z)}{\partial z} \Big|_{(x^*, y^*, z^*)} \eta_3(t) + O(\eta_i^2(t)) \quad (2.32)$$

$$\frac{d\eta_3(t)}{dt} = H(y^*) + \frac{\partial H(y)}{\partial x} \Big|_{(y^*)} \eta_1(t) + \frac{\partial H(y)}{\partial y} \Big|_{(y^*)} \eta_2(t) + \frac{\partial H(y)}{\partial z} \Big|_{(y^*)} \eta_3(t) + O(\eta_i^2(t)) \quad (2.33)$$

para $i = 1, 2, 3$.

Mantendo, em (2.31)-(2.33), somente os termos lineares em $\eta_i(t)$, e lembrando que

$f(x^*, y^*) = 0$, $g(x^*, y^*, z^*) = 0$ e $h(y^*) = 0$ obtemos, em notação matricial,

$$\begin{bmatrix} \frac{d\eta_1(t)}{dt} \\ \frac{d\eta_2(t)}{dt} \\ \frac{d\eta_3(t)}{dt} \end{bmatrix} \approx \begin{bmatrix} J_{11} & J_{12} & J_{13} \\ J_{21} & J_{22} & J_{23} \\ J_{31} & J_{32} & J_{33} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \eta_1(t) \\ \eta_2(t) \\ \eta_3(t) \end{bmatrix} \quad (2.34)$$

onde os elementos J_{ij} da matriz Jacobiana (conhecida também como matriz comunidade), são dados por

$$J_{11} = \frac{\partial F}{\partial x} \Big|_{(x^*, y^*)} = 1 - 2x^* - \frac{5y^*}{(1 + b_1 x^*)^2},$$

$$J_{12} = \frac{\partial F}{\partial y} \Big|_{(x^*, y^*)} = -\frac{5x^*}{1 + b_1 x^*},$$

$$J_{13} = \frac{\partial F}{\partial z} \Big|_{(x^*, y^*)} = 0,$$

$$\begin{aligned}
J_{21} &= \frac{\partial G}{\partial x} \Big|_{(x^*, y^*, z^*)} = \frac{5y^*}{(1+b_1x^*)^2}, \\
J_{22} &= \frac{\partial G}{\partial y} \Big|_{(x^*, y^*, z^*)} = \frac{5x^*}{1+b_1x^*} - \frac{0.1z^*}{(1+2y^*)^2} - 0.4, \\
J_{23} &= \frac{\partial G}{\partial z} \Big|_{(x^*, y^*, z^*)} = -\frac{0.1y^*}{1+2y^*}, \\
J_{31} &= \frac{\partial H}{\partial x} \Big|_{(y^*)} = 0, \\
J_{32} &= \frac{\partial H}{\partial y} \Big|_{(y^*)} = \frac{0.1z^*}{(1+2y^*)^2}, \\
J_{33} &= \frac{\partial H}{\partial z} \Big|_{(y^*)} = \frac{0.1y^*}{1+2y^*} - 0.01.
\end{aligned} \tag{2.35}$$

Determinada a matriz Jacobiana, podemos proceder a análise da estabilidade linear. Os autovalores λ da matriz Jacobiana são as raízes do polinômio característico $P(\lambda)$ desta matriz, isto é, tais que

$$P(\lambda) = \det(\mathbf{J} - \lambda \mathbf{I}) = 0,$$

onde \mathbf{I} é a matriz identidade de ordem 3. Ou ainda,

$$\begin{vmatrix}
J_{11} - \lambda & J_{12} & J_{13} \\
J_{21} & J_{22} - \lambda & J_{23} \\
J_{31} & J_{32} & J_{33} - \lambda
\end{vmatrix} = 0 \tag{2.36}$$

donde obtemos a seguinte equação algébrica de 3º grau:

$$\lambda^3 - (J_{11} + J_{22})\lambda^2 - (J_{12}J_{21} + J_{32}J_{23} - J_{11}J_{22})\lambda + J_{32}J_{23}J_{11} = 0.$$

Para definir a estabilidade local assintótica do ponto (2.28)-(2.30), o único ponto de equilíbrio com persistência das três espécies, utilizaremos os critérios de *Routh-Hurwitz* (Apêndice B), que são os seguintes:

Dado o polinômio

$$Q(\lambda) = \lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3, \quad (2.37)$$

o ponto de equilíbrio (x^*, y^*, z^*) é linearmente estável se

$$a_1 > 0, \quad a_3 > 0, \quad a_1a_2 - a_3 > 0. \quad (2.38)$$

Para o sistema de Hastings-Powell, temos

$$a_1 = -(J_{11} + J_{22}), \quad a_2 = -(J_{12}J_{21} + J_{32}J_{23} - J_{11}J_{22}), \quad a_3 = J_{32}J_{23}J_{11} \quad (2.39)$$

donde, usando as expressões dadas em (2.35) para os elementos J_{ij} , as condições (2.38) fornecem:

$$x^* \left(B_1 + \frac{1}{1 + b_1 x^*} \right) < \frac{8}{10},$$

$$\left(\frac{32}{10000} - \frac{4x^*}{1 + b_1 x^*} \right) B_1 x^* > 0, \quad (2.40a)$$

$$B_2 \left(\frac{8}{100} - \frac{x^*}{1 + b_1 x^*} \right) > B_1 x^* \left(\frac{10032}{10000} - \frac{4x^*}{1 + b_1 x^*} \right),$$

onde

$$B_1 = \left(\frac{5b_1}{8(b_1 x^* + 1)^2} - 1 \right), \quad (2.40b)$$

$$B_2 = \frac{25x^* y^*}{(1 + b_1 x^*)^3} + \frac{0.01y^* z^*}{1 + 2y^*} + \left(1 - 2x^* - \frac{5y^*}{1 + b_1 x^*} \right) \left(\frac{5x^*}{1 + b_1 x^*} - \frac{0.1z^*}{1 + 2y^*} - 0.4 \right).$$

O software *Maple V* foi utilizado para testar as condições de estabilidade linear (2.40a)-(2.40b) para alguns pontos de equilíbrio onde consideramos o parâmetro b_1 no intervalo $[2,3]$. Observou-se que o ponto de equilíbrio (x^*, y^*, z^*) perdeu estabilidade quando o parâmetro b_1 atingiu o valor 2,113 com precisão de três casas decimais, uma vez

que para $b_1 = 2,114$ o ponto de equilíbrio (x^*, y^*, z^*) é instável. Também com a utilização do software Maple V encontramos para $b_1 = 2,113$ o ponto de equilíbrio $(x^*, y^*, z^*) = (0,76, 0,125, 13,23)$ chamado ponto de bifurcação.

Os critérios (2.40a) considerando-se (2.40b), que deduzimos nesta seção, nos dão informação apenas sobre o comportamento local do sistema, mais especificamente sobre a estabilidade linear ou não de um ponto de equilíbrio (x^*, y^*, z^*) .

2.3 Atratores e Diagramas de Bifurcação

Como mencionado, a análise apresentada na seção anterior dá informação apenas sobre o comportamento local, próximo ao ponto de equilíbrio, mas não esclarece o comportamento global do sistema.

A única escolha para investigação do comportamento da dinâmica global do sistema em questão é a integração numérica, pois ele não possui solução analítica fechada.

Adotando o método de Runge-Kutta de 4ª ordem, com um passo de 10^{-2} , observamos que, dependendo do valor de b_1 , o sistema (2.9)-(2.11) exibiu comportamento do tipo ciclo limite ou caos. Na subseção 2.2.2 vimos que para $b_1 = 2$ o sistema apresentou um ponto de equilíbrio estável, só perdendo estabilidade para $b_1 = 2,113$.

Nas figuras 2.3, 2.4, 2.5 e 2.6 observa-se que à medida que variamos o valor de b_1 o sistema passa a apresentar comportamento do tipo ciclo limite e esses ciclos vão duplicando o período até que na figura 2.6 temos comportamento caótico. Essa seqüência de duplicação de período é uma das rotas típicas para o caos.

As investigações iniciais consistiram em iterar o sistema 160.000 vezes e examinar somente as últimas 80.000 de modo a eliminar o comportamento transiente. Estudamos o comportamento, examinando os gráficos da população de cada espécie em função do tempo, assim como gráficos no espaço de fase tri-dimensional (eliminando a dependência explícita da variável tempo).

As figuras 2.3, 2.4 e 2.5 mostram comportamento do tipo ciclo limite para três valores distintos do parâmetro b_1 .

A figura 2.3 representa:

- (a) no espaço de fase um ciclo limite de período 1 correspondendo a $b_1 = 2,2$, o ciclo é percorrido no sentido anti-horário.
- (b) o gráfico de $x \times t$ que corresponde a $b_1 = 2,2$.

Sendo um ciclo limite de período 1 é natural esperarmos a existência de apenas um valor máximo e um valor mínimo para as espécies x, y, z e é o que podemos observar, para a espécie x , na figura 2.3b.

Os gráficos de $y \times t$ e $z \times t$ apresentam o mesmo comportamento observado na figura 2.3b.

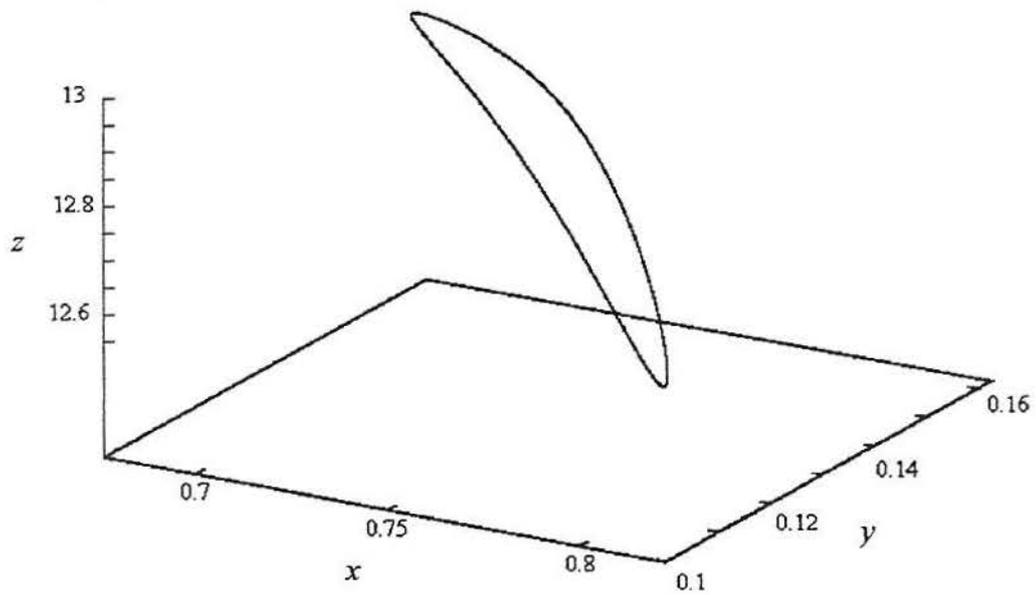


Fig. 2.3 - (a) Ciclo limite de período 1 correspondendo a $b_1 = 2,2$.

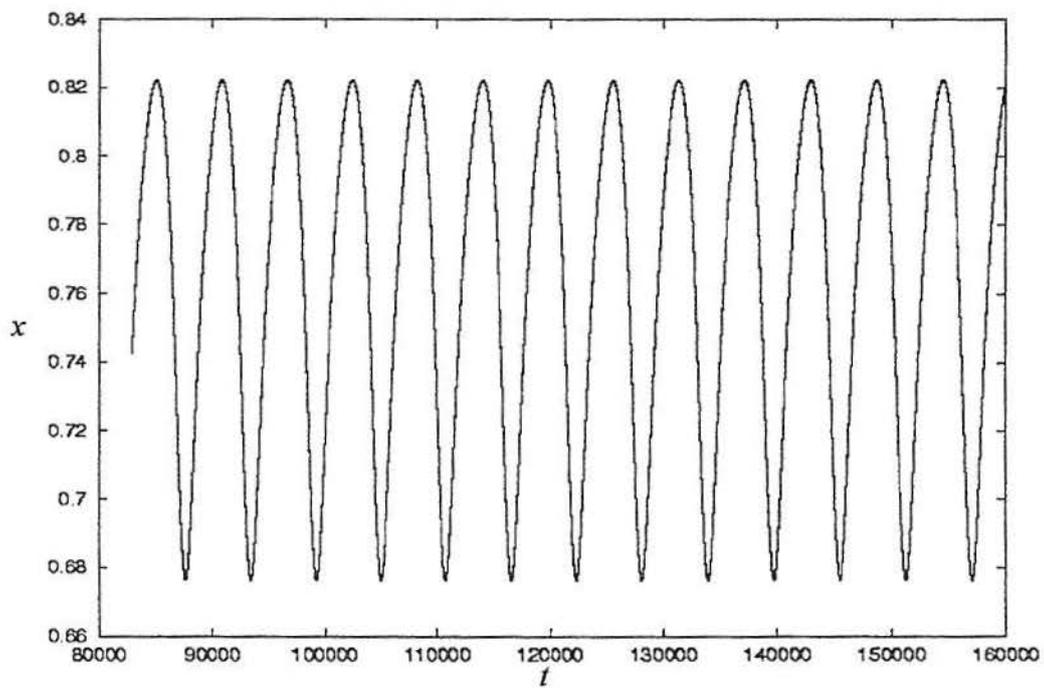


Fig. 2.3 - (b) Gráfico de $x \times t$ para o atrator que corresponde a $b_1 = 2,2$.

A figura 2.4 representa:

(a) no espaço de fase um ciclo limite de período 2 correspondendo a $b_1 = 2,32$.

(b) o gráfico de $x \times t$ que corresponde a $b_1 = 2,32$.

Sendo um ciclo limite de período 2 é natural esperarmos a existência de dois valores máximos e dois valores mínimos para as espécies x, y, z e é o que podemos observar, para a espécie x , na figura 2.4b.

Os gráficos de $y \times t$ e $z \times t$ apresentam o mesmo comportamento observado na figura 2.4b.

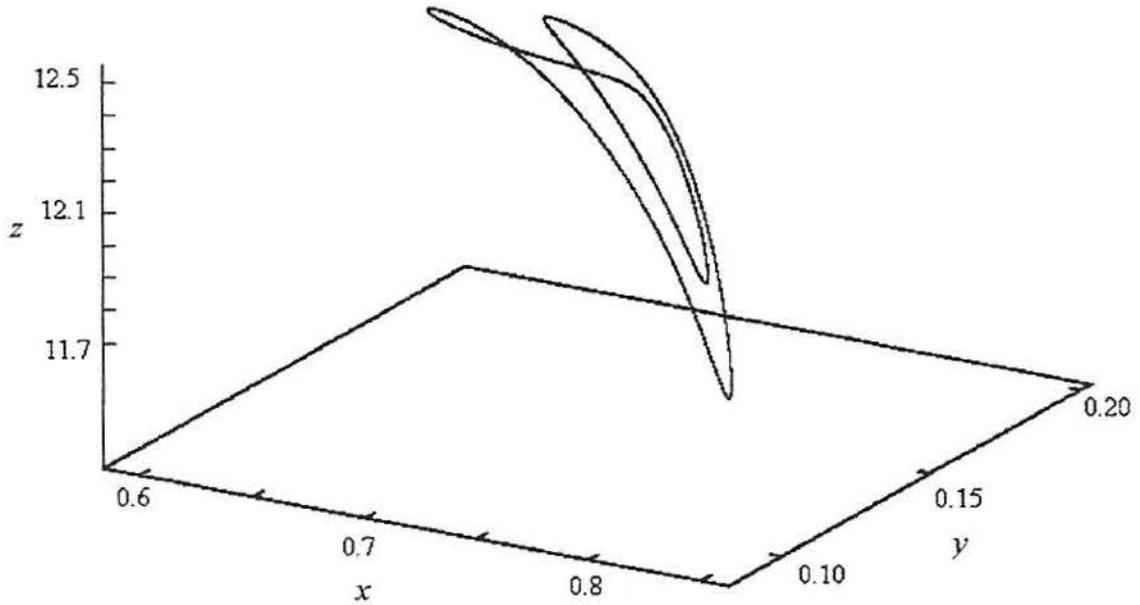


Fig. 2.4 – (a) Ciclo limite de período 2 correspondendo a $b_1 = 2,32$.

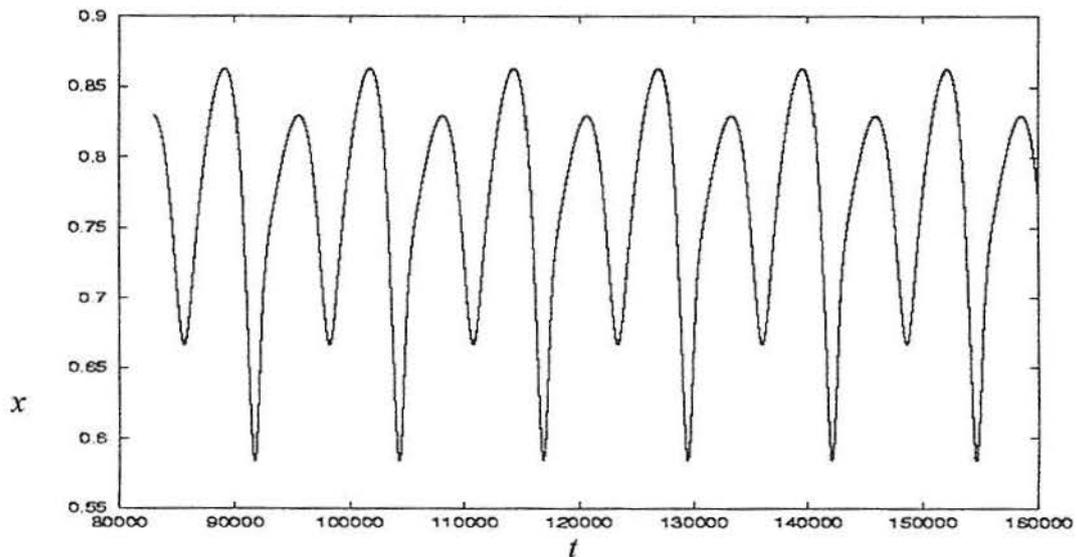


Fig. 2.4 - (b) Gráfico de $x \times t$ para o atrator que corresponde a $b_1 = 2,32$.

A figura 2.5 representa:

- (a) no espaço de fase um ciclo limite de período 4 correspondendo a $b_1 = 2,39$
 (b) o gráfico de $x \times t$ que corresponde a $b_1 = 2,39$. Observa-se a existência de quatro máximos e quatro mínimos para a espécie x . Novamente os gráficos de $y \times t$ e $z \times t$ apresentam o mesmo comportamento observado na figura 2.5b.

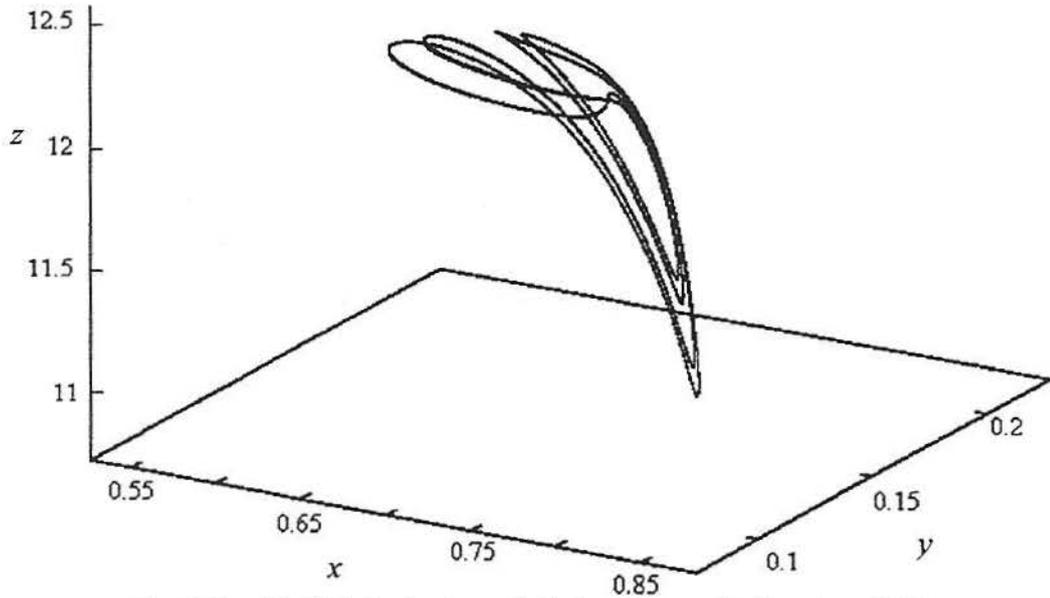


Fig. 2.5 – (a) Ciclo limite de período 4 correspondendo a $b_1 = 2,39$.

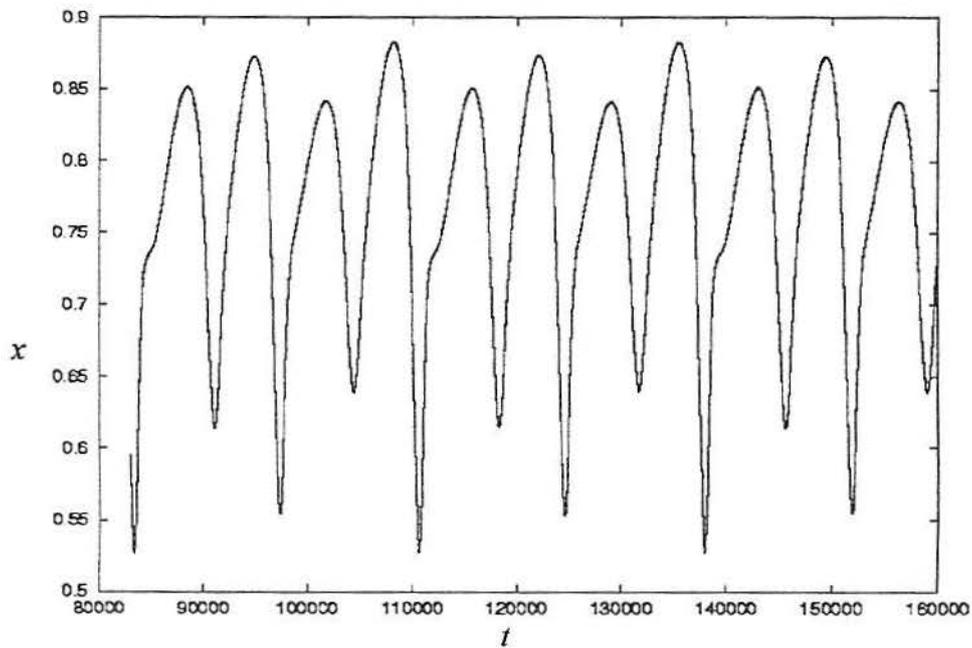


Fig. 2.5 – (b) Gráfico de $x \times t$ para o atrator que corresponde a $b_1 = 2,39$.

A figura 2.6 mostra comportamento irregular, sugestivo de caos:

- (a) no espaço de fase comportamento caótico correspondendo a $b_1 = 2.75$.
 (b) o gráfico de $x \times t$ que corresponde a $b_1 = 2,75$. Observa-se que os valores dos máximos primários e máximos secundários variam de forma irregular.

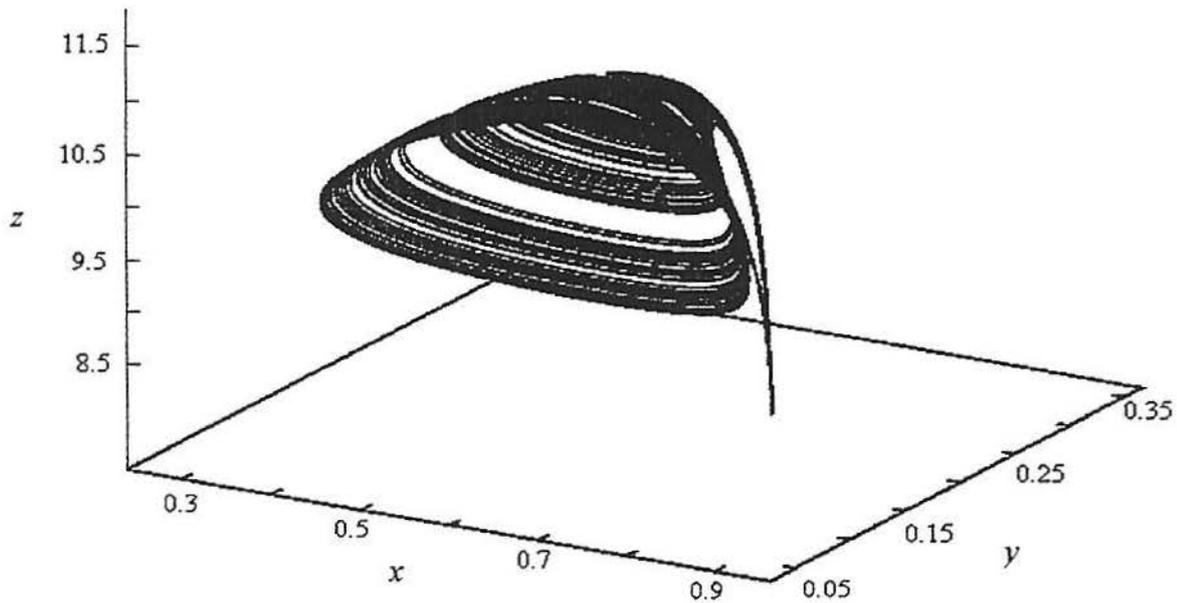


Fig. 2.6 – (a) Um atrator caracterizado por comportamento caótico correspondendo a $b_1 = 2,75$.

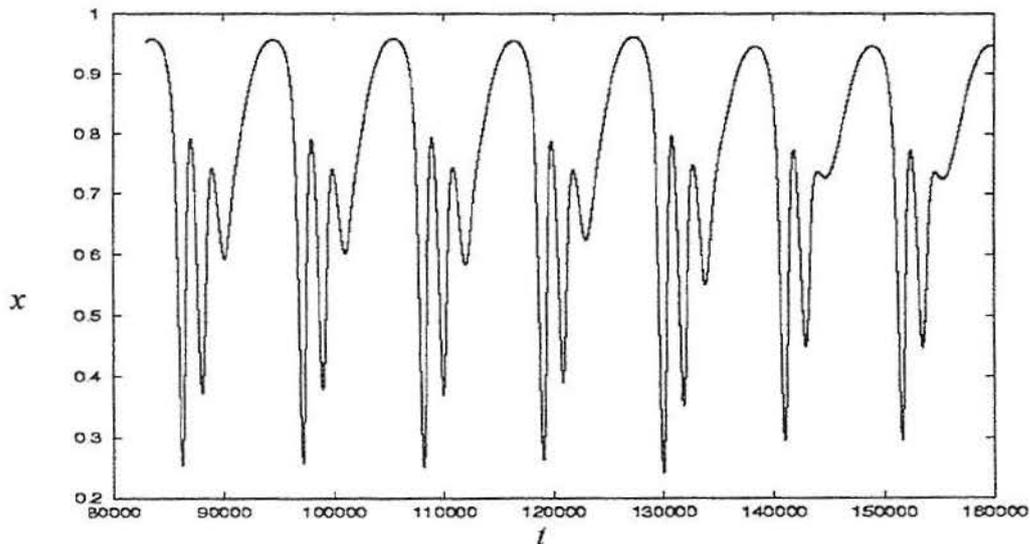


Fig. 2.6 – (b) Gráfico de $x \times t$ para o atrator que corresponde a $b_1 = 2,75$.

É importante salientar que o comportamento irregular observado através da variação do número de máximos secundários entre máximos primários, não é o resultado de um transiente, mas representa o comportamento sobre um atrator. O atrator na figura 2.6 assemelha-se à superfície de uma “xícara de chá com a abertura (parte mais larga) para baixo”, embora as soluções do sistema (2.9)-(2.11) não preencham toda esta superfície. A sensível dependência de dinâmicas futuras do estado atual, que é uma indicação de caos, está aparentemente no fato de que as trajetórias na alça da xícara estão muito próximas. Assim, uma pequena mudança nas condições iniciais pode nos levar a um comportamento dinâmico diferente.

Então procedemos a uma investigação mais sistemática de como a dinâmica do sistema é influenciada, à medida que se varia b_1 , construindo diagramas de bifurcação. Para construir os diagramas de bifurcação apresentados nas figuras 2.7, 2.8 e 2.9, integramos, utilizando o método numérico de Runge-Kutta de quarta ordem, o sistema (2.9)-(2.11) usando valores de b_1 entre 2.0 e 3.0 mudando em passos de 0.01 e marcamos os valores de x_{\max} , y_{\max} e z_{\max} em função do parâmetro b_1 . Encontramos uma seqüência de duplicação de períodos como exibido por equações a diferenças unidimensionais e que constitui uma das rotas típicas para o caos. Os valores de b_1 para os quais existe um menor número de valores de x_{\max} , y_{\max} e z_{\max} no diagrama correspondem a um comportamento do tipo ciclo limite, enquanto que os valores de b_1 para os quais os valores de x_{\max} , y_{\max} e z_{\max} formam aproximadamente um intervalo correspondem a caos.

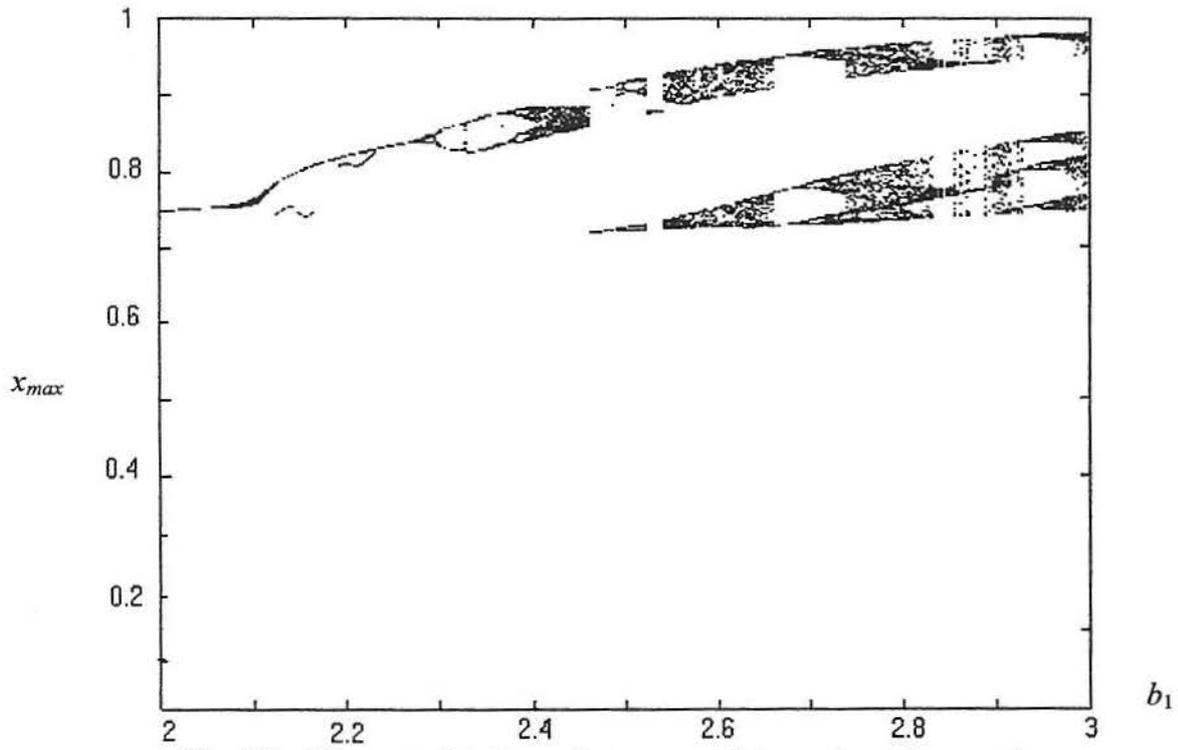


Fig. 2.7 - Diagrama de bifurcação para a espécie x : valores de $x_{max} \times b_1$.

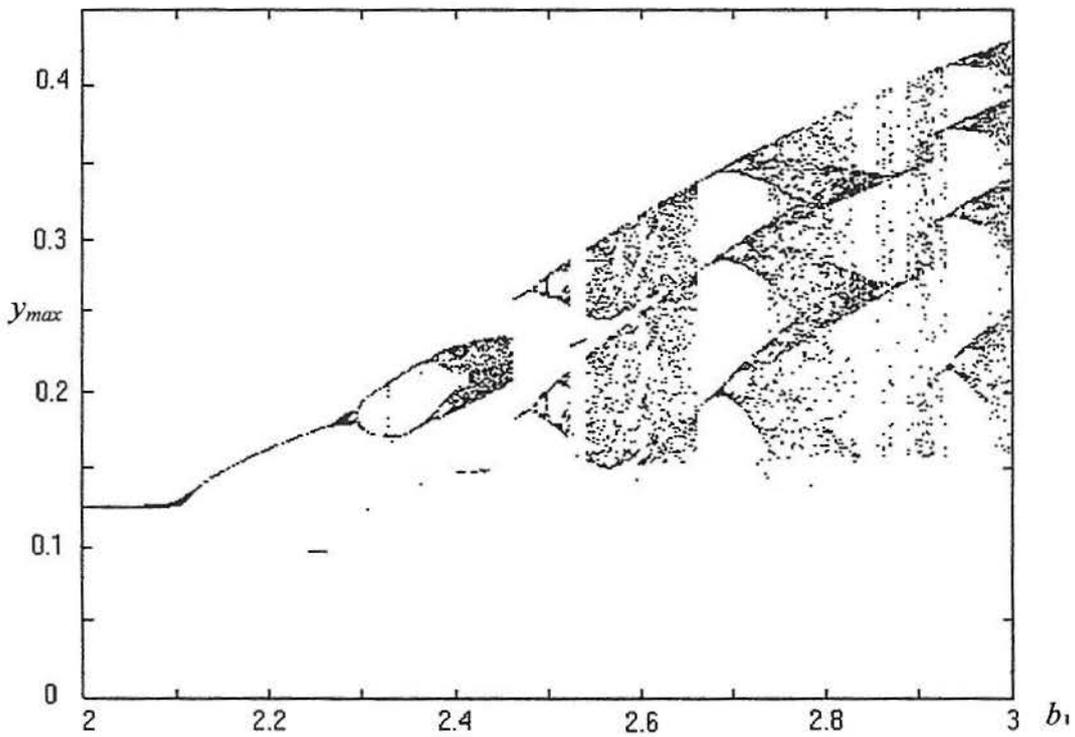


Fig. 2.8 - Diagrama de bifurcação para a espécie y : valores de $y_{max} \times b_1$.

Também, nestas figuras, podemos deduzir que para alguns valores de b_1 , por exemplo, para $b_1 = 2,6$, existem dois atratores separados, um caótico e um que é um ciclo limite. Assim, a presença de dinâmicas caóticas pode depender das condições iniciais, com umas levando a um ciclo limite e outras levando a caos.

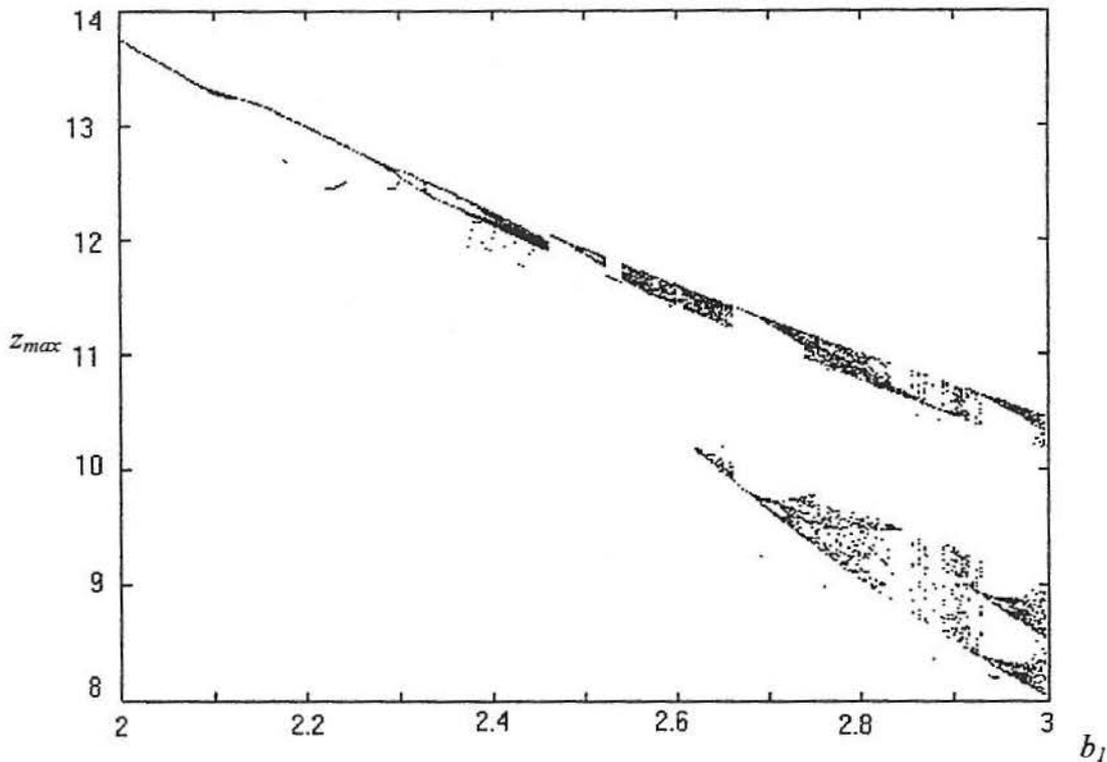


Fig. 2.9 – Diagrama de bifurcação para a espécie z : valores de $z_{max} \times b_1$.

Uma consideração importante a ser feita é que as escalas de tempo utilizadas são muito importantes. Por exemplo, quando consideramos escalas de tempo pequenas, o comportamento pode parecer bastante regular. Entretanto, se considerarmos escalas de tempo maiores os efeitos de sensibilidade às condições iniciais e as variações nos parâmetros tornam-se muito importantes.

Mais surpreendente é vermos que o comportamento assintótico do sistema é extremamente sensível ao valor de b_1 . Nos diagramas de bifurcação apresentados nas figuras 2.7, 2.8 e 2.9 é fácil ver que mesmo pequenas variações em b_1 podem causar uma mudança de ciclo limite para caos ou vice-versa.

3 CICLOS LIMITE: DEFINIÇÃO E TEOREMAS DE EXISTÊNCIA

Sendo um dos nossos principais objetivos o estudo do comportamento assintótico de soluções de equações diferenciais autônomas, com maior enfoque em soluções periódicas do tipo ciclo limite, torna-se necessário estabelecer alguns conceitos importantes antes de procedermos às definições e aos teoremas concernentes. Estas soluções são do ponto de vista prático uma das principais características de um sistema e é desejável que sejamos capazes de garantir sua existência.

No capítulo 2, além de apresentar o modelo de Hastings-Powell, foram identificados através de integração numérica, diversos ciclos limite correspondentes a distintos valores do parâmetro de controle do sistema.

Nosso objetivo, neste capítulo, é o de enunciar e aplicar dois teoremas, a saber, o teorema de Poincaré-Bendixson e o teorema da Bifurcação de Hopf, considerados fundamentais nos estudos que se referem à existência de ciclos limite.

Visto que o teorema de Poincaré-Bendixson é válido apenas em \mathfrak{R}^2 , o mesmo será aplicado (seção 3.4) aos subsistemas bidimensionais do sistema de Hastings-Powell. Aos mesmos subsistemas aplicaremos mais tarde (seção 3.6) o teorema da Bifurcação de Hopf em \mathfrak{R}^2 . O modelo completo de Hastings-Powell tridimensional será retomado ao final do capítulo, quando abordaremos o teorema da Bifurcação de Hopf em \mathfrak{R}^3 .

3.1 Soluções Periódicas e Ciclos Limite

Por convenção usaremos letras em negrito para denotar quantidades vetoriais. Por exemplo, se $\mathbf{x} = (x_1, x_2)$, $\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \left(\frac{dx_1}{dt}, \frac{dx_2}{dt} \right)$ e $\mathbf{F} = (F_1, F_2)$ podemos escrever um sistema bidimensional da forma

$$\frac{dx_1}{dt} = F_1(x_1, x_2), \quad \frac{dx_2}{dt} = F_2(x_1, x_2)$$

como

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{F}(\mathbf{x}). \quad (3.1)$$

Convencionaremos o uso de subscritos para denotar as componentes de um vetor e sobrescritos para identificar os vetores, por exemplo, $\mathbf{x}^1 = (x_1^1, x_2^1)$.

Solução periódica de um sistema autônomo do tipo

$$\frac{dx}{dt} = F(x)$$

é uma solução que satisfaz a condição de periodicidade

$$x(t+T) = x(t),$$

para todo t e para algum T constante não negativo. Denomina-se *período* ao menor dos valores de T que satisfazem esta condição de periodicidade. Uma solução constante é um caso especial de solução periódica.

Soluções periódicas representam, portanto, fenômenos que ocorrem repetidamente e, no plano de fase, correspondem a curvas fechadas.

Quanto à *estabilidade orbital*, uma trajetória *fechada* pode ser:

- *estável*: quando a trajetória fechada for tal que outras trajetórias nem se aproximam nem se afastam dela; por exemplo, cada uma das trajetórias fechadas (soluções periódicas) das equações do modelo de Lotka-Volterra para sistema predador-presa;
- *instável*: quando as trajetórias por ambos os lados da trajetória fechada espiralam para longe dela, quando $t \rightarrow \infty$.

Pode-se mostrar que toda trajetória fechada de um sistema deve necessariamente contornar no mínimo um ponto crítico (de equilíbrio). Além disso, mostra-se também que se uma trajetória fechada contornar apenas um ponto crítico, este ponto não pode ser um ponto de sela.

Isto implica que se uma região não contiver ponto crítico, então não poderá existir trajetória fechada localizada inteiramente nesta região. Da mesma forma, se a região contiver apenas um ponto crítico e se este ponto for um ponto de sela, então não poderá existir trajetória fechada localizada inteiramente nesta região.

Denomina-se *ciclo limite* a uma trajetória fechada no plano de fase, tal que outras trajetórias não fechadas espiralam em direção a ela, pelo lado de dentro e/ou pelo lado de fora, quando $t \rightarrow \infty$. Trata-se, portanto, de um “estado final”, em direção ao qual trajetórias “vizinhas” se aproximam, quando os transientes devido às condições iniciais já se “extingiram”.

Um ciclo limite pode ser:

- *assintoticamente estável*: quando todas as trajetórias que iniciam perto da trajetória fechada (dentro ou fora) espiralam em direção a ela quando $t \rightarrow \infty$;
- *semi-estável*: quando as trajetórias por um dos lados espiralam em direção à trajetória fechada, mas pelo outro lado espiralam afastando-se dela, quando $t \rightarrow \infty$

Antes de enunciar os teoremas relevantes, estabeleceremos uma definição formal de ciclo limite. Define-se (Hale e Koçak (1991)) ciclo limite a partir da definição de órbita periódica e de conjunto limite, como segue:

Seja o problema de valor inicial bidimensional

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{F}(\mathbf{x}) \quad , \quad \mathbf{x}(t_0) = \mathbf{x}^0 . \quad (3.2)$$

Se $\mathbf{F} \in C^1$ (ou seja, se a função \mathbf{F} for contínua e possuir as derivadas parciais de primeira ordem também contínuas), então para qualquer $\mathbf{x}^0 \in \mathfrak{R}^2$, existe um intervalo (possivelmente infinito) $I_{\mathbf{x}^0} \equiv (\alpha_{\mathbf{x}^0}, \beta_{\mathbf{x}^0})$ contendo $t_0 = 0$ e uma única solução $\varphi(t, \mathbf{x}^0)$ do problema de valor inicial (3.2) definida para todo $t \in I_{\mathbf{x}^0}$, satisfazendo a condição $\varphi(0, \mathbf{x}^0) = \mathbf{x}^0$.

Cada ponto do espaço (t, \mathbf{x}) onde $\mathbf{F}(\mathbf{x})$ é definida, fornece um valor da derivada $\frac{d\mathbf{x}}{dt}$, cujas componentes definem a inclinação de um segmento de reta orientado no ponto \mathbf{x} do espaço de fase bidimensional (x_1, x_2) do sistema. O conjunto de todos estes segmentos é chamado *campo de direções* (ou campo vetorial) da equação diferencial (3.1).

O gráfico da solução passando por \mathbf{x}^0 , isto é, a curva no espaço tridimensional (t, \mathbf{x}) definido por $\{t, \varphi(t, \mathbf{x}^0) : t \in I_{\mathbf{x}^0}\}$ é chamado a *trajetória* passando por \mathbf{x}^0 .

As projeções das trajetórias sobre o plano (x_1, x_2) são chamadas *órbitas* ou *caminhos de fase* no espaço de fase (x_1, x_2) . E o conjunto de todas as órbitas juntamente com as setas que indicam o sentido no qual $\varphi(t, \mathbf{x}^0)$ está mudando quando t aumenta é chamado *diagrama de fase* para o sistema.

A *órbita positiva* (ou semicaminho positivo) $\gamma^+(\mathbf{x}^0)$, a *órbita negativa* (ou semicaminho negativo) $\gamma^-(\mathbf{x}^0)$ e a *órbita* (ou caminho) $\gamma(\mathbf{x}^0)$ de \mathbf{x}^0 são definidas, respectivamente, como os seguintes subconjuntos de \mathfrak{R}^2 (no plano (x_1, x_2)).

$$\gamma^+(\mathbf{x}^0) = \bigcup_{t \in [0, \beta_{\mathbf{x}^0})} \varphi(t, \mathbf{x}^0)$$

$$\gamma^-(\mathbf{x}^0) = \bigcup_{t \in (\alpha_{\mathbf{x}^0}, 0]} \varphi(t, \mathbf{x}^0)$$

$$\gamma(\mathbf{x}^0) = \bigcup_{t \in (\alpha_{\mathbf{x}^0}, \beta_{\mathbf{x}^0})} \varphi(t, \mathbf{x}^0)$$

Uma solução $\varphi(t, \mathbf{x}^0)$ de (3.1) é chamada uma solução periódica Γ de período p , com $p > 0$, se $\varphi(t+p, \mathbf{x}^0) = \varphi(t, \mathbf{x}^0)$ para todo $t \in \mathfrak{R}$.

Um ponto \mathbf{y} é um *ponto limite* ω da órbita $\gamma(\mathbf{x}^0)$ se existir uma seqüência t_j com $t_j \rightarrow \beta_{\mathbf{x}^0}$ quando $j \rightarrow +\infty$ tal que $\varphi(t_j, \mathbf{x}^0) \rightarrow \mathbf{y}$ quando $j \rightarrow +\infty$. Isto é, \mathbf{y} é um ponto limite ω da órbita $\gamma(\mathbf{x}^0)$ se, para qualquer $\varepsilon > 0$, existir um $t(\varepsilon)$ tal que $\|\mathbf{y} - \varphi(t(\varepsilon), \mathbf{x}^0)\| < \varepsilon$. O conjunto de todos os pontos limite ω da órbita $\gamma(\mathbf{x}^0)$ é chamado o *conjunto limite* ω de $\gamma(\mathbf{x}^0)$ e é denotado por $\omega(\mathbf{x}^0)$.

O conceito de *conjunto limite* α denotado por $\alpha(\mathbf{x}^0)$ de uma órbita $\gamma(\mathbf{x}^0)$ pode ser definido similarmente revertendo o sentido do tempo. Mais precisamente, um ponto $\mathbf{y} \in \alpha(\mathbf{x}^0)$ se existir uma seqüência t_j com $t_j \rightarrow \alpha_{\mathbf{x}^0}$ quando $j \rightarrow +\infty$ tal que $\varphi(t_j, \mathbf{x}^0) \rightarrow \mathbf{y}$ quando $j \rightarrow +\infty$.

Uma órbita periódica Γ é chamada um *ciclo limite* se existirem dois pontos em \mathfrak{R}^2 , um no interior de Γ e o outro no exterior, tal que o conjunto limite α ou ω da órbita passando por estes pontos é a órbita periódica Γ .

Como visto na seção 1.2.2 uma solução do tipo *ciclo limite* é uma trajetória fechada no espaço de fase, em particular no plano de fase no caso de considerarmos um sistema bidimensional, que não é um membro de uma família de trajetórias fechadas tais como as soluções do modelo de Lotka-Volterra, pois neste caso cada trajetória fechada é um ciclo (órbita periódica estável), mas não um ciclo limite.

Supondo que o diagrama de fase para um sistema de equações diferenciais contenha um único ponto de equilíbrio instável e um ciclo limite circundando-o, então todos os estados iniciais levam a oscilações periódicas representadas por ciclo limite. Em tais casos o ciclo limite é a principal característica do sistema do ponto de vista prático.

3.2 Análise de estabilidade linear e algumas soluções dos subsistemas de Hastings-Powell obtidas através de integração numérica

Visto que alguns teoremas a respeito de existência de ciclos limite são aplicáveis apenas em \mathfrak{R}^2 , construiremos a seguir sistemas bidimensionais a partir do modelo de Hastings-Powell. Nesta seção, serão apresentados os pontos de equilíbrio de cada subsistema juntamente com a análise de estabilidade destes pontos. Mostraremos também algumas soluções numéricas encontradas para o que chamaremos subsistemas bidimensionais de Hastings-Powell.

3.2.1 Soluções do subsistema (x, y) de Hastings-Powell

Denominaremos *subsistema xy* ao sistema bidimensional adimensional obtido a partir daquele de Hastings-Powell, considerando-se que a população de superpredadores seja nula, ou seja, $z = 0$, e utilizando os valores dos parâmetros dados na tabela 2.1, isto é:

$$\frac{dx}{dt} = x f(x, y, b_1) \quad (3.3)$$

$$\frac{dy}{dt} = y g(x, y, b_1) \quad (3.4)$$

onde definimos

$$f(x, y, b_1) \equiv (1-x) - \frac{5y}{1+b_1x} \quad (3.5)$$

e

$$g(x, y, b_1) \equiv \frac{5x}{1+b_1x} - 0,4 \quad (3.6)$$

Os pontos de equilíbrio (x^*, y^*) do sistema constituído pelas equações (3.3)-(3.6) são quatro:

a) $(x^*, y^*) = (0, 0)$

b) $f(x^*, y^*, b_1) = 0$ e $y^* = 0$ que resulta $(x^*, y^*) = (1, 0)$ ou $(x^*, y^*) = \left(-\frac{1}{b_1}, 0\right)$.

c) $f(x^*, y^*, b_1) = 0$ e $g(x^*, y^*, b_1) = 0$ que resulta $(x^*, y^*) = \left(\frac{2}{25-2b_1}, \frac{5(23-2b_1)}{(25-2b_1)^2}\right)$; este é o único que não é um equilíbrio de extinção.

O ponto de equilíbrio $(x^*, y^*) = \left(-\frac{1}{b_1}, 0\right)$ possui abscissa negativa uma vez que o parâmetro b_1 é sempre positivo e, portanto, não o consideraremos daqui para frente, pois não possui sentido biológico. Precisamos então analisar a estabilidade dos outros três pontos de equilíbrio.

A matriz jacobiana associada ao sistema (3.3)-(3.6) para cada um destes pontos críticos (x^*, y^*) , é dada por:

$$\mathbf{J}(x^*, y^*) = \begin{bmatrix} 1 - 2x - \frac{5y}{(1+b_1x)^2} & -\frac{5x}{1+b_1x} \\ \frac{5y}{(1+b_1x)^2} & \frac{5x}{1+b_1x} - \frac{2}{5} \end{bmatrix}_{(x^*, y^*)}$$

a) Para $(x^*, y^*) = (0, 0)$ tem-se $J(0, 0) = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\frac{2}{5} \end{bmatrix}$ que independe de b_1 . A matriz em

questão possui traço positivo e determinante negativo, o que significa que o ponto de equilíbrio é um ponto de sela, ou seja, é sempre instável. Exceto estritamente ao longo de uma direção, qualquer pequena perturbação a partir deste equilíbrio cresce exponencialmente. Os autovalores e autovetores associados a esta matriz são, respectivamente $\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = -\frac{2}{5}$, $\mathbf{v}_1 = (1, 0)$ e $\mathbf{v}_2 = (0, 1)$.

b) Para $(x^*, y^*) = (1, 0)$ tem-se $\mathbf{J}(1, 0) = \begin{bmatrix} -1 & -\frac{5}{1+b_1} \\ 0 & \frac{5}{1+b_1} - \frac{2}{5} \end{bmatrix}$ que possui traço negativo

para $b_1 > \frac{18}{7} \approx 1,57$ e determinante positivo para $b_1 > 11,5$, ou seja, o ponto só é localmente assintoticamente estável (atrator) para $b_1 > 11,5$. No caso de $b_1 < 11,5$ temos dois casos a considerar. Se $1,57 < b_1 < 11,5$ a matriz possui traço e determinante negativo, o que significa que o ponto de equilíbrio é um ponto de sela. Se $b_1 < 1,57$ a matriz possui traço positivo e determinante negativo o que significa que o ponto de equilíbrio, neste caso, também é um ponto de sela. A tabela 3.1 fornece uma síntese destes resultados. Onde aparecem asteriscos (***) nas tabelas 3.1 e 3.2 significa que como o $\det \mathbf{J}$ é negativo o ponto de equilíbrio é sempre de sela, não precisamos nestes casos analisar o sinal de $\text{tr}^2 \mathbf{J} - 4 \det \mathbf{J}$.

Ponto de equilíbrio	Intervalo de b_1	Sinal de tr J	Sinal de $\det \mathbf{J}$	$\text{tr}^2 \mathbf{J} - 4 \det \mathbf{J}$	Tipo de singularidade
(1,0)	$b_1 < \frac{18}{7}$	positivo	negativo	***	ponto de sela
	$\frac{18}{7} < b_1 < 11,5$	negativo	negativo	***	ponto de sela
	$b_1 > 11,5$	negativo	positivo	positivo	espiral estável

Tab. 3.1 – Análise do tipo de singularidade do ponto (1, 0) em função do parâmetro b_1 .

c) Como estamos tratando com um sistema dinâmico populacional, precisamos garantir que nenhuma das populações (x e y) assumam valores negativos. Antes da análise da estabilidade do último ponto de equilíbrio vejamos as condições sobre o parâmetro b_1 que garantem que (x^*, y^*) pertence ao primeiro quadrante.

Considerando o ponto $(x^*, y^*) = \left(\frac{2}{25-2b_1}, \frac{5(23-2b_1)}{(25-2b_1)^2} \right)$ temos $x^* > 0$ quando

$b_1 < 12,5$ e $y^* > 0$ quando $b_1 < 11,5$, ou seja, para que tenhamos $x^* > 0$ e $y^* > 0$ simultaneamente devemos ter $b_1 < 11,5$. Observamos que este intervalo para b_1 não inclui o valor de $b_1 = 12,5$ onde as coordenadas do ponto em questão apresentam uma singularidade.

A matriz jacobiana calculada em $(x^*, y^*) = \left(\frac{2}{25-2b_1}, \frac{5(23-2b_1)}{(25-2b_1)^2} \right)$ fornece

$$\mathbf{J} \left(\frac{2}{25-2b_1}, \frac{5(23-2b_1)}{(25-2b_1)^2} \right) = \begin{bmatrix} 1 - \frac{4}{25-2b_1} - \frac{(23-2b_1)}{25} & -\frac{2}{5} \\ \frac{23-2b_1}{25} & 0 \end{bmatrix} \text{ que possui determinante}$$

positivo para $b_1 < 11,5$ e traço positivo para $r_1 < b_1 < r_2$ onde $r_1 = \frac{23 - \sqrt{329}}{4} \approx 1,21$ e

$r_2 = \frac{23 + \sqrt{329}}{4} \approx 10,28$, ou seja, instabilidade do ponto no intervalo $1,21 < b_1 < 10,28$. Isto

significa que todas as órbitas na vizinhança deste ponto movem-se no sentido de se afastar do ponto. A tabela 3.2 fornece uma síntese da análise do tipo de estabilidade ou instabilidade do ponto em função de b_1 .

Ponto de equilíbrio	Intervalo de b_1	Sinal de tr J	Sinal de $\det J$	$\text{tr}^2 J - 4 \det J$	Tipo de singularidade
$\left(\frac{2}{25-2b_1}, \frac{5(23-2b_1)}{(25-2b_1)^2} \right)$	$0 < b_1 < r_1$	negativo	positivo	negativo	nodo estável
	$r_1 < b_1 < r_2$	positivo	positivo	negativo	nodo instável
	$r_2 < b_1 < 11,5$	negativo	positivo	negativo	nodo estável

Tab. 3.2 - Análise do tipo de singularidade do ponto $\left(\frac{2}{25-2b_1}, \frac{5(23-2b_1)}{(25-2b_1)^2} \right)$ em função do parâmetro b_1 .

A figura 3.1 fornece o diagrama de bifurcação (espécie x) para o subsistema dado pelas equações (3.3)-(3.6).

Por convenção, soluções estacionárias estáveis constituem curvas contínuas, enquanto que soluções estacionárias instáveis constituem curvas tracejadas.

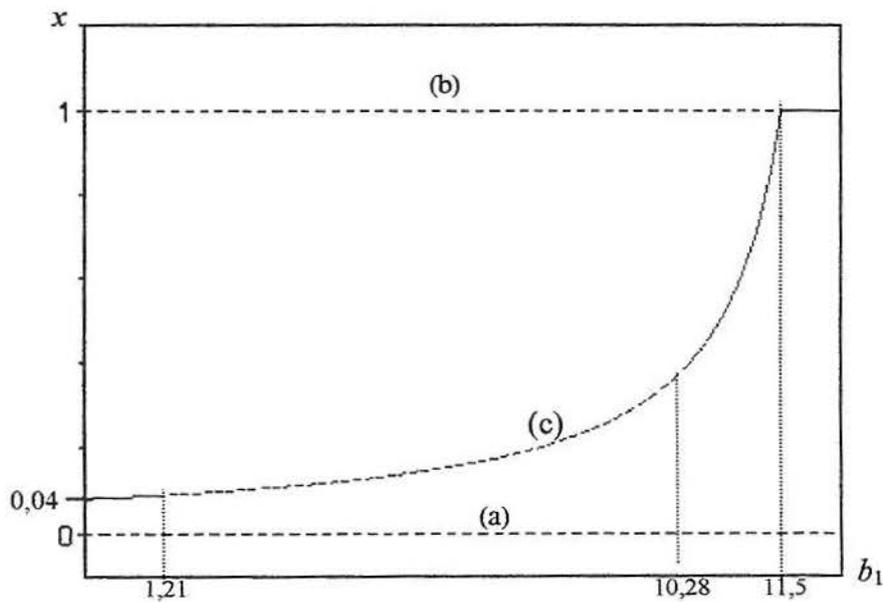


Fig. 3.1 - Diagrama de bifurcação (espécie x) para o sistema (3.3)-(3.6), onde os pontos de equilíbrio são: (a) $(0, 0)$, em (b) $(1, 0)$ e em (c) $\left(\frac{2}{25-2b_1}, \frac{5(23-2b_1)}{(25-2b_1)^2} \right)$.

É importante observar na figura 3.1 que existem três estados de equilíbrio que apresentam, quanto à estabilidade, quatro intervalos distintos:

- Para $0 < b_1 < 1,21$ o sistema apresenta dois equilíbrios instáveis, $x = 0$ e $x = 1$, e um equilíbrio estável, $x = \frac{2}{25 - 2b_1}$.
- Para $1,21 < b_1 < 10,28$ os três estados de equilíbrio são instáveis. Poderíamos esperar a existência de ciclo limite neste intervalo.
- Para $10,28 < b_1 < 11,5$ o sistema volta a apresentar o mesmo comportamento inicial, a saber, instabilidade para $x = 0$ e $x = 1$ e estabilidade para $x = \frac{2}{25 - 2b_1}$.
- Para $b_1 > 11,5$ o sistema continua apresentando os três pontos de equilíbrio, mas apenas o ponto $x = 1$ é estável. Não há sentido biológico neste caso, pois para b_1 neste intervalo a população $y < 0$.

Utilizando o método numérico Runge-Kutta de quarta ordem, através do comando “*dsolve*” do software Maple V, integramos o sistema constituído pelas equações (3.3)-(3.6), e verificamos, para valores do parâmetro b_1 no intervalo (1,21, 10,28) que corresponde ao

intervalo onde o equilíbrio $\left(\frac{2}{25 - 2b_1}, \frac{5(23 - 2b_1)}{(25 - 2b_1)^2}\right)$ é instável, comportamento do tipo ciclo

limite. As figuras 3.2 e 3.3 mostram a solução deste sistema considerando-se $b_1 = 10$ para condições iniciais distintas e demonstram claramente que o ciclo limite é o mesmo, independente da condição inicial escolhida. Na figura 3.2, o ponto inicial é interior ao ciclo limite, enquanto que na figura 3.3, é exterior ao ciclo limite. Em ambas, o sentido do percurso (para t crescente) é anti-horário. Observamos também que este ciclo contorna o

ponto de equilíbrio $\left(\frac{2}{5}, \frac{3}{5}\right)$, que como a tabela 3.2 mostra, é um ponto crítico do tipo nodo instável, pois para o valor de b_1 considerado, a saber, $b_1 = 10$, tem-se $\text{tr } \mathbf{J} > 0$, $\det \mathbf{J} > 0$ e $\text{tr}^2 \mathbf{J} - \frac{1}{4} \det \mathbf{J} < 0$.

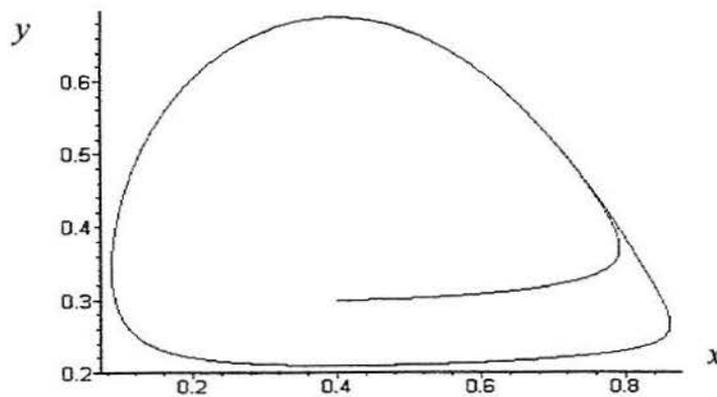


Fig. 3.2 – Solução do sistema (3.3)-(3.6) considerado com $b_1 = 10$ e condição inicial $(x(0), y(0)) = (0,4, 0,3)$.

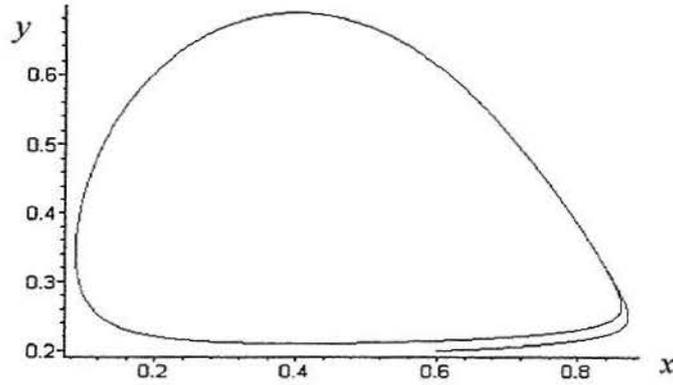


Fig. 3.3 – Solução do sistema (3.3)-(3.6) considerado com $b_1 = 10$ e condição inicial $(x(0), y(0)) = (0,6, 0,2)$.

3.2.2 Soluções do tipo ciclo limite no subsistema (yz) de Hastings-Powell

Denominaremos subsistema yz ao sistema bidimensional adimensional obtido a partir daquele de Hastings-Powell, considerando a população de presas (x) constante e utilizando os valores dados na tabela 2.1, isto é:

$$\frac{dy}{dt} = y h(y, z) \quad (3.7)$$

$$\frac{dz}{dt} = z w(y, z) \quad (3.8)$$

onde definimos

$$h(y, z) \equiv (1 - y) - \frac{0.1z}{1 + 2y} \quad (3.9)$$

e

$$w(y, z) \equiv \frac{0.1y}{1 + 2y} - 0.01 \quad (3.10)$$

que independe do parâmetro b_1 .

Observamos que, ao escrever o subsistema yz acima, sendo a população x constante, consideramos uma dinâmica de predadores (y) tal que na ausência da população de superpredadores (z) é descrita por uma equação diferencial do tipo logística:

$$\frac{dy}{dt} = y(1 - y) \quad (3.11)$$

O sistema constituído pelas equações (3.7)-(3.10) possui quatro pontos de equilíbrio:

a) $(y^*, z^*) = (0, 0)$

b) $h(y, z) = 0$ e $z^* = 0$ que resulta $(y^*, z^*) = (1, 0)$ ou $(y^*, z^*) = \left(-\frac{1}{2}, 0\right)$.

c) $h(y, z) = 0$ e $w(y, z) = 0$ que resulta $(y^*, z^*) = \left(\frac{1}{8}, \frac{175}{16}\right)$, este é o único que não é um equilíbrio de extinção.

A matriz jacobiana associada ao sistema (3.7)-(3.10) é dada por:

$$\mathbf{J}(y^*, z^*) = \begin{bmatrix} (1-y) - \frac{0,1z}{1+2y} + y \left(\frac{0,2z}{(1+2y)^2} - 1 \right) & -\frac{0,1y}{1+2y} \\ \frac{0,1z}{(1+2y)^2} & \frac{0,1y}{1+2y} - 0,01 \end{bmatrix}_{(y^*, z^*)}$$

a) Para $(y^*, z^*) = (0, 0)$ tem-se $J(0,0) = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\frac{1}{100} \end{bmatrix}$. A matriz em questão possui traço

positivo e determinante negativo, o que significa que, (ver apêndice C) o ponto de equilíbrio é um ponto de sela, ou seja, é sempre instável. Exceto estritamente ao longo de uma direção, qualquer pequena perturbação cresce exponencialmente. Os autovalores e autovetores associados a esta matriz são, respectivamente $\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = -\frac{1}{100}$, $\mathbf{v}_1 = (1,0)$ e $\mathbf{v}_2 = (0,1)$.

b) Para $(y^*, z^*) = (1,0)$ tem-se $J(1,0) = \begin{bmatrix} -1 & \frac{1}{30} \\ 0 & \frac{7}{300} \end{bmatrix}$ que possui traço negativo e

determinante negativo o que significa que o ponto de equilíbrio, neste caso, também é um ponto de sela.

c) Para $(y^*, z^*) = \left(-\frac{1}{2}, 0\right)$ não faremos a análise da estabilidade pois não há sentido biológico neste ponto.

d) Para $(y^*, z^*) = \left(\frac{1}{8}, \frac{175}{16}\right)$ a matriz fica $J\left(\frac{1}{8}, \frac{175}{16}\right) = \begin{bmatrix} \frac{33}{40} & -\frac{1}{100} \\ \frac{7}{10} & 0 \end{bmatrix}$ que possui traço e

determinante positivo, o que significa que o ponto de equilíbrio é instável.

A análise do tipo de instabilidade do ponto $\left(\frac{1}{8}, \frac{175}{16}\right)$ foi feita de forma similar ao que fizemos na seção anterior. Como este sistema independe de qualquer parâmetro, calculamos $tr^2\mathbf{J} - 4\det\mathbf{J}$ e encontramos $-0,025$, o que significa $tr^2\mathbf{J} < 4\det\mathbf{J}$ e portanto o ponto considerado é do tipo nodo instável.

É importante salientar que este sistema não apresenta diagrama de bifurcação, uma vez que independe de qualquer parâmetro.

Utilizando novamente o método numérico de Runge-Kutta de quarta ordem através do comando “*dsolve*” do software Maple V, integramos o sistema constituído pelas equações (3.7)-(3.10) e verificamos comportamento do tipo ciclo limite. As figuras 3.4 e 3.5 mostram a solução do sistema (3.7)-(3.10) considerando-se condições iniciais distintas. Na figura 3.4, o ponto inicial é interior ao ciclo limite, enquanto que na figura 3.5, é exterior ao ciclo limite. Em ambas, o sentido do percurso (para t crescente), é o anti-horário. Observamos também que esta trajetória periódica contorna o ponto crítico $\left(\frac{1}{8}, \frac{175}{16}\right)$, que, como mostraremos anteriormente é do tipo nodo instável.

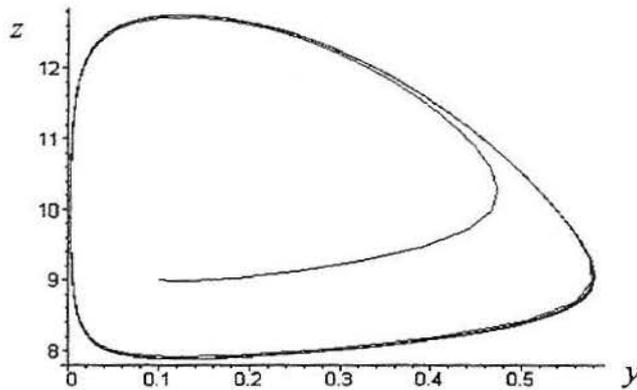


Fig. 3.4 – Solução do sistema (3.7)-(3.10) considerado com condição inicial $(y(0), z(0)) = (0,1, 9,0)$.

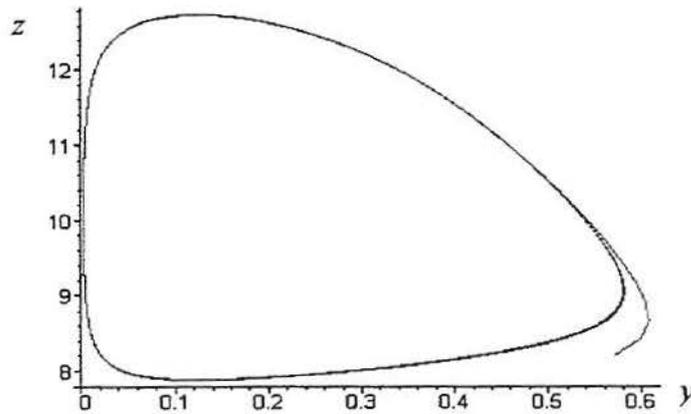


Fig. 3.5 – Solução do sistema (3.7)-(3.10) considerado com condição inicial $(y(0), z(0)) = (0,57, 8,2)$.

3.3 O Teorema de Poincaré-Bendixson

Apresentaremos, a seguir, o enunciado do teorema de Poincaré-Bendixson e algumas implicações deste teorema, para aplicá-lo, na próxima seção, aos subsistemas de Hastings-Powell.

O enunciado (D.W. Jordan e P. Smith, 1987, p.294) do teorema de Poincaré-Bendixson é o seguinte:

Seja \mathfrak{R} uma região limitada-fechada que consiste de pontos não-singulares de um sistema autônomo bidimensional $\frac{dx}{dt} = F(x)$ tal que algum semicaminho positivo H do sistema permaneça completamente em \mathfrak{R} . Então ou H é um caminho fechado, ou H se aproxima de um caminho fechado, ou H termina em um ponto de equilíbrio.

Em outras palavras, se existir uma constante t_0 , tal que

$$x = \phi(t) \quad \text{e} \quad y = \psi(t)$$

seja uma solução do sistema, que existe e permanece para todo $t \geq t_0$, em uma região R que não contém ponto crítico do sistema

$$\frac{dx}{dt} = F(x, y)$$

$$\frac{dy}{dt} = G(x, y),$$

então ou

$$x = \phi(t) \quad \text{e} \quad y = \psi(t)$$

é uma solução periódica (trajetória fechada), ou

$$x = \phi(t) \quad \text{e} \quad y = \psi(t)$$

espirala em direção a uma trajetória fechada quando $t \rightarrow \infty$.

Em ambos os casos, o sistema possui uma solução periódica em R .

Lembrando que (seção 3.1) toda trajetória fechada deve contornar no mínimo um ponto crítico, concluímos que a região R à qual se refere o teorema de Poincaré-Bendixson não pode ser simplesmente conexa (deve ter um “buraco”, no qual se situa o ponto crítico que a trajetória fechada contorna).

O teorema pode ser usado das seguintes formas:

a) Suponhamos que se possa encontrar duas curvas fechadas C_1 e C_2 com C_2 interior a C_1 , tal que todos os caminhos atravessando C_1 apontem para seu interior, e todos os caminhos atravessando C_2 apontem para fora dela. Então nenhum caminho que esteja na região anelar (região entre C_1 e C_2) pode escapar dela. Se a região anelar não tiver pontos de equilíbrio, trata-se de uma região \mathfrak{R} para o teorema de Poincaré-Bendixson, e o teorema prediz que há no mínimo um caminho fechado L em \mathfrak{R} . Neste caso, a curva C_2 evidentemente contornará o ponto crítico.

A dificuldade prática está em encontrar, para um dado sistema uma curva C_1 e uma curva C_2 adequadas, tais que o teorema possa ser aplicado (onde a solução permanece para todo $t \geq t_0$). A figura 3.6 ilustra uma região \mathfrak{R} para o teorema.

b) Se pudermos encontrar uma curva fechada C_1 , que contorne um ponto de equilíbrio instável (que não é um ponto de sela), tal que todos os caminhos que atravessem C_1 apontem para dentro dela, temos um domínio confinado. Vale salientar que o próprio ponto de equilíbrio por ser instável garante que todas as trajetórias se afastam dele e se as trajetórias que atravessam o contorno externo (C_1) apontam para dentro isto significa que nenhuma trajetória (solução) pode sair do domínio confinado uma vez dentro dele.

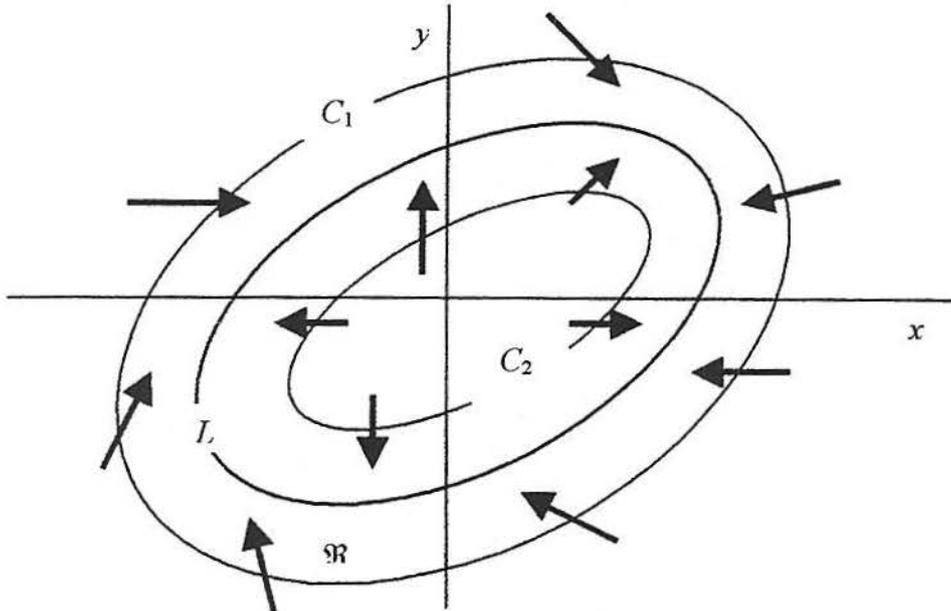


Fig. 3.6 – Uma região \mathfrak{R} para o teorema de Poincaré-Bendixson. Curva C_2 interior a curva C_1 e tal que todos os caminhos atravessando C_1 apontam para seu interior e todos os caminhos atravessando C_2 apontam para fora dele.

Reproduziremos no apêndice C uma aplicação do teorema de Poincaré-Bendixson apresentada por Jordan e Smith (1987). Na seção seguinte, faremos a aplicação do teorema ao que chamamos anteriormente subsistemas de Hastings-Powell.

3.4 Aplicação do Teorema de Poincaré-Bendixson aos subsistemas de Hastings-Powell

3.4.1 Aplicação ao subsistema (xy) de Hastings-Powell

Para mostrar que o sistema

$$\frac{dx}{dt} = x \left[(1-x) - \frac{5y}{1+b_1x} \right] = x f(x, y) \quad (3.12)$$

$$\frac{dy}{dt} = y \left[\frac{5x}{1+b_1x} - 0,4 \right] = y g(x, y) \quad (3.13)$$

obtido de (3.3)-(3.6) possui uma solução periódica, segundo o que foi dito na seção anterior, podemos proceder de duas formas:

1) Devemos tentar encontrar duas curvas fechadas, limitadas ao quadrante positivo do espaço de fase xy (supondo que assim como na figura 3.5 a curva C_2 seja interior a C_1) tais que todas as trajetórias de fase passando por C_1 apontem para dentro do domínio e todas as trajetórias de fase passando por C_2 apontem para fora. Isto é, se \mathbf{n} denota o vetor normal apontando para fora de uma determinada fronteira devemos ter:

$$\text{a) } \mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right) < 0 \text{ para todos os pontos sobre } C_1$$

$$\text{b) } \mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right) > 0 \text{ para todos os pontos sobre } C_2.$$

Se estas inequações são válidas para pontos sobre as fronteiras (C_1 e C_2) isto significa que o vetor “velocidade” $\left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ está apontando ou para dentro ou para fora. Intuitivamente isto significa que nenhuma trajetória (solução) pode sair do domínio uma vez tendo estado dentro dele.

2) Devemos tentar encontrar uma curva fechada C_1 , que contorne um ponto de equilíbrio instável, tal que todos caminhos que atravessem C_1 apontem para dentro dela. Isto é, se \mathbf{n} denota o vetor normal apontando para fora de uma determinada fronteira C_1 devemos ter:

$$\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right) < 0 \text{ para todos os pontos sobre } C_1$$

Nosso objetivo deve ser, portanto, ou encontrar duas curvas que determinem um conjunto confinado apropriado que encerre um ponto singular ou encontrar uma curva fechada que encerre um ponto singular instável para que assim possamos aplicar o teorema. Adotaremos o segundo procedimento.

Antes de procedermos à aplicação do teorema, precisamos lembrar o ponto de equilíbrio, de interesse, do sistema (3.3)-(3.6), sua análise quanto à estabilidade (seção 3.2.1) e fazer algumas considerações importantes quanto ao intervalo do parâmetro b_1 que será considerado para garantirmos que o conjunto confinado estará realmente englobando um único ponto de equilíbrio.

O ponto de equilíbrio do sistema (3.3)-(3.6), onde não há extinção de nenhuma das espécies, é $(x^*, y^*) = \left(\frac{2}{25 - 2b_1}, \frac{5(23 - 2b_1)}{(25 - 2b_1)^2} \right)$, que para $1,21 < b_1 < 10,28$, é um ponto de equilíbrio do tipo nodo instável. A partir de agora só trabalharemos com valores de b_1 neste intervalo uma vez que para aplicarmos o teorema de Poincaré-Bendixson precisamos ter um conjunto confinado envolvendo um ponto de equilíbrio instável.

A figura 3.7 representa as retas $x = 0$, $y = 0$ e as curvas $f(x, y, b_1) = 0$ e $g(x, y, b_1) = 0$.

De acordo com a equação (3.12), sobre $x = 0$ e também sobre $f(x, y, b_1) = 0$, tem-se $\frac{dx}{dt} = 0$; por outro lado, sobre $y = 0$ e sobre $g(x, y, b_1) = 0$, tem-se $\frac{dy}{dt} = 0$, de acordo com a equação (3.13).

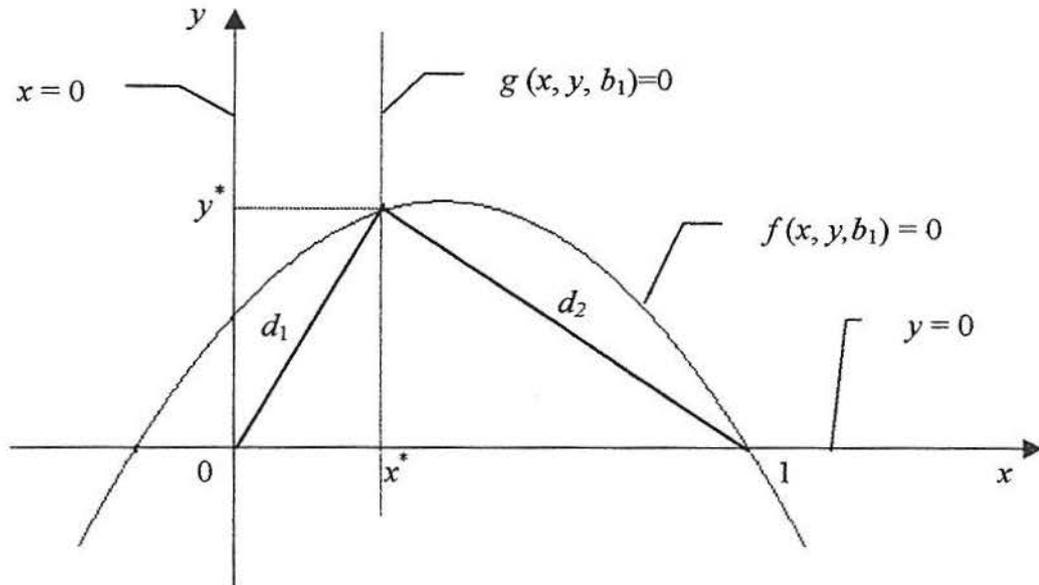


Fig. 3.7 – Gráfico das isóclinas $x = 0$, $y = 0$, $f(x, y, b_1) = 0$ e $g(x, y, b_1) = 0$, para $b_1 = 10$, com as distâncias d_1 e d_2 , entre (x^*, y^*) e cada um dos outros dois pontos críticos do sistema.

Cada vez que se dá o encontro de uma linha azul $\left(\frac{dy}{dt} = 0\right)$ com uma vermelha $\left(\frac{dx}{dt} = 0\right)$ temos um ponto de equilíbrio, cuja estabilidade acabamos de analisar. As distâncias d_1 e d_2 representam respectivamente as distâncias do ponto de equilíbrio $(0, 0)$ ao ponto $\left(\frac{2}{25 - 2b_1}, \frac{5(23 - 2b_1)}{(25 - 2b_1)^2}\right)$ e do ponto $(1, 0)$ ao ponto $\left(\frac{2}{25 - 2b_1}, \frac{5(23 - 2b_1)}{(25 - 2b_1)^2}\right)$. Para que possamos aplicar o teorema, precisamos garantir que as curvas consideradas estejam englobando apenas um ponto de equilíbrio instável.

Com relação ao ponto $\left(\frac{2}{25 - 2b_1}, \frac{5(23 - 2b_1)}{(25 - 2b_1)^2}\right)$ temos:

$$x^* = y^* \text{ para } b_1 = \frac{65}{6} \approx 10,8$$

$$x^* > y^* \text{ para } b_1 > \frac{65}{6} \approx 10,8$$

$$x^* < y^* \text{ para } b_1 < \frac{65}{6} \approx 10,8$$

Para o intervalo de b_1 que estamos considerando, a saber, $1,21 < b_1 < 10,28$, teremos sempre $x^* < 1$ e $x^* < y^*$.

Sobre contornos circulares de raio r , com centro em (x^*, y^*) , podemos escrever o produto escalar $\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ em termos de x^*, y^*, x, y e b_1 , como segue:

$$(x-x^*) \left(\frac{dx}{dt} \right) + (y-y^*) \left(\frac{dy}{dt} \right) = (x-x^*) \left(x \left[(1-x) - \frac{5y}{1+b_1x} \right] \right) + (y-y^*) \left(y \left[\frac{5x}{1+b_1x} - 0,4 \right] \right).$$

Em coordenadas polares, o produto escalar $\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ pode ser escrito, em termos de x^*, y^*, r, θ e b_1 , como segue:

$$\begin{aligned} & (r \cos \theta) \left((r \cos \theta + x^*) \left[(1 - (r \cos \theta + x^*)) - \frac{5(r \sin \theta + y^*)}{1 + b_1(r \cos \theta + x^*)} \right] \right) + \\ & + (r \sin \theta) \left((r \sin \theta + y^*) \left[\frac{5(r \cos \theta + x^*)}{1 + b_1(r \cos \theta + x^*)} - 0,4 \right] \right) \end{aligned} \quad (3.14)$$

A variação de θ , de modo a restringir parte da circunferência que se situa no primeiro quadrante, depende do valor de r .

Para tanto, definimos:

$$r_m \equiv \min \{d_1, d_2\} = \begin{cases} d_1 & \text{se } x^* < 0,5 \\ d_2 & \text{se } x^* > 0,5 \end{cases}$$

$$r_n \equiv \max \{d_1, d_2\} = \begin{cases} d_2 & \text{se } x^* < 0,5 \\ d_1 & \text{se } x^* > 0,5 \end{cases}$$

e observamos que $d_1 = d_2$ se $x^* = 0,5$.

Desta forma, obtemos a tabela 3.3:

R	Varição de θ	Outras singularidades incluídas, sobre o eixo x .
$r \leq x^*$	$[0, 2\pi]$	nenhuma
$x^* < r < r_m$	$[-\pi + \alpha, \pi - \alpha]$	nenhuma
$r > x^*$ e $r_m < r < r_n$	$[-\beta, \pi - \alpha]$	apenas uma: (0, 0) ou (1, 0)
$r > r_n$	$[-\beta, \pi - \alpha]$	duas: (0,0) e (1, 0)

Tab. 3.3 –Número de singularidades em função de r e θ .

onde α e β satisfazem $\cos \alpha = \frac{x^*}{r}$ e $\sin \beta = \frac{y^*}{r}$, respectivamente.

Sempre que r for maior que x^* , parte do contorno fechado poderá ser constituído pelo arco de circunferência determinado na tabela acima; será necessário ainda compor o restante do contorno fechado de modo a poder aplicar o teorema de Poincaré-Bendixson.

Dentro do intervalo de b_1 considerado escolhemos $b_1 = 10$, como fizemos na seção 3.2, e buscaremos a região para o teorema utilizando este valor.

Considerando $b_1 = 10$ obtemos os seguintes pontos de equilíbrio: (0,0) e (1, 0) e $(x^*, y^*) = (0,4, 0,6)$. Para $(x^*, y^*) = (0,4, 0,6)$ a distância $d_1 \approx 0,72$ e $d_2 \approx 0,85$. Supondo $r = 0,84$ estamos no caso, do quadro acima, onde as singularidades são (0, 0) ou (1, 0). Substituindo os valores de x^* e r , o intervalo de θ a ser considerado deve ser $-0,78 < \theta < 2,06$. A figura 3.8 mostra o gráfico de $\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ dado em (3.14) versus θ que

apresenta valores negativos no intervalo, o que está de acordo com as condições para o teorema já que este é parte do nosso contorno externo. Na figura 3.9, visualizamos a solução do subsistema (3.12)-(3.13) juntamente com o campo de direções e esta parte da circunferência de raio 0,84 e centro (0,4, 0,6). O contorno externo é constituído pelo arco de circunferência mostrado na figura 3.9 juntamente com os segmentos de reta $x = 0$ e $y = 0$ (sobre $x = 0$ as trajetórias são verticais e sobre $y = 0$ as trajetórias são horizontais) para $0 < x < 0,997$ e $0 < y < 1,34$ desconsiderando apenas o ponto (0, 0). Os valores 0,997 e 1,34 são as intersecções da circunferência de raio 0,84 com o eixo x e com o eixo y respectivamente.

Se o sistema autônomo possuir um domínio confinado, isto é, cujo contorno é tal que as trajetórias o atravessam de fora para dentro, e se no interior deste domínio existir um único ponto singular (x^*, y^*) do tipo nó instável ou espiral instável, então nenhuma trajetória de fase pode tender, com o tempo, para este ponto, nem sair do conjunto confinado. O teorema de Poincaré-Bendixson estabelece então que a trajetória tende para um ciclo limite. Se a única singularidade instável for do tipo ponto de sela, não há ciclo limite.

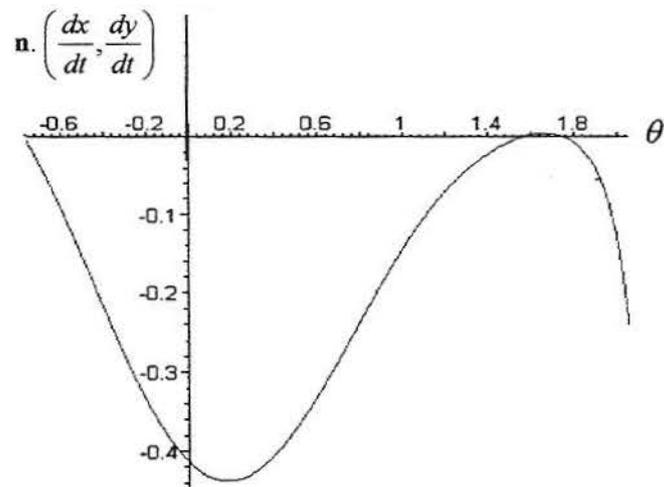


Fig. 3.8 Gráfico $n \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ versus θ considerado com raio $r = 0,84$.

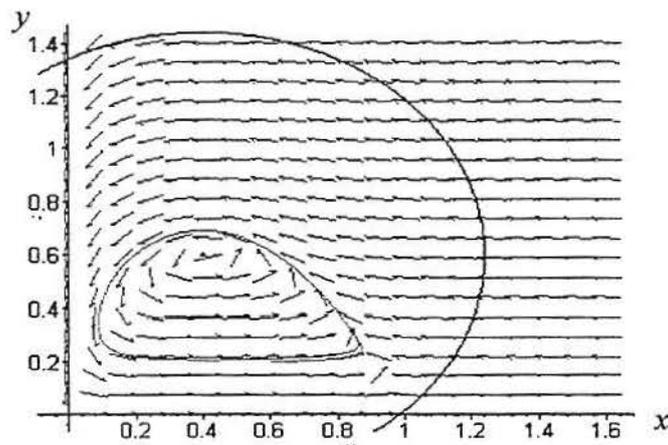


Fig. 3.9 - Solução do subsistema (3.12)-(3.13), juntamente com o campo vetorial e o círculo de centro $(x^*, y^*) = (0,4, 0,6)$ e raio $r = 0,84$.

3.4.2 Aplicação ao subsistema (yz) de Hastings-Powell

Para mostrar que o sistema

$$\frac{dy}{dt} = y \left[(1-y) - \frac{0,1z}{1+2y} \right] = yh(y, z) \quad (3.15)$$

$$\frac{dz}{dt} = z \left[\frac{0,1y}{1+2y} - 0,01 \right] = zw(y, z) \quad (3.16)$$

obtido de (3.7)-(3.10) possui solução periódica devemos, como na subseção 3.4.1, encontrar uma região para o teorema. Nosso objetivo deve ser, portanto, encontrar uma curva fechada que encerre um ponto singular instável para que assim possamos aplicar o teorema. Este ponto de equilíbrio instável do sistema (3.15)-(3.16), onde não há extinção de nenhuma das espécies é dado por $(y^*, z^*) = \left(\frac{1}{8}, \frac{175}{16}\right)$ que é do tipo nodo instável (seção 3.2.2).

A figura 3.10 representa as retas $y=0$, $z=0$ e as curvas $h(y, z)=0$ e $w(y, z)=0$.

De acordo com a equação (3.15), sobre $y=0$ e também sobre $h(y, z)=0$, tem-se $\frac{dy}{dt}=0$; por outro lado, sobre $z=0$ e sobre $w(y, z)=0$, tem-se $\frac{dz}{dt}=0$, de acordo com a equação (3.16).

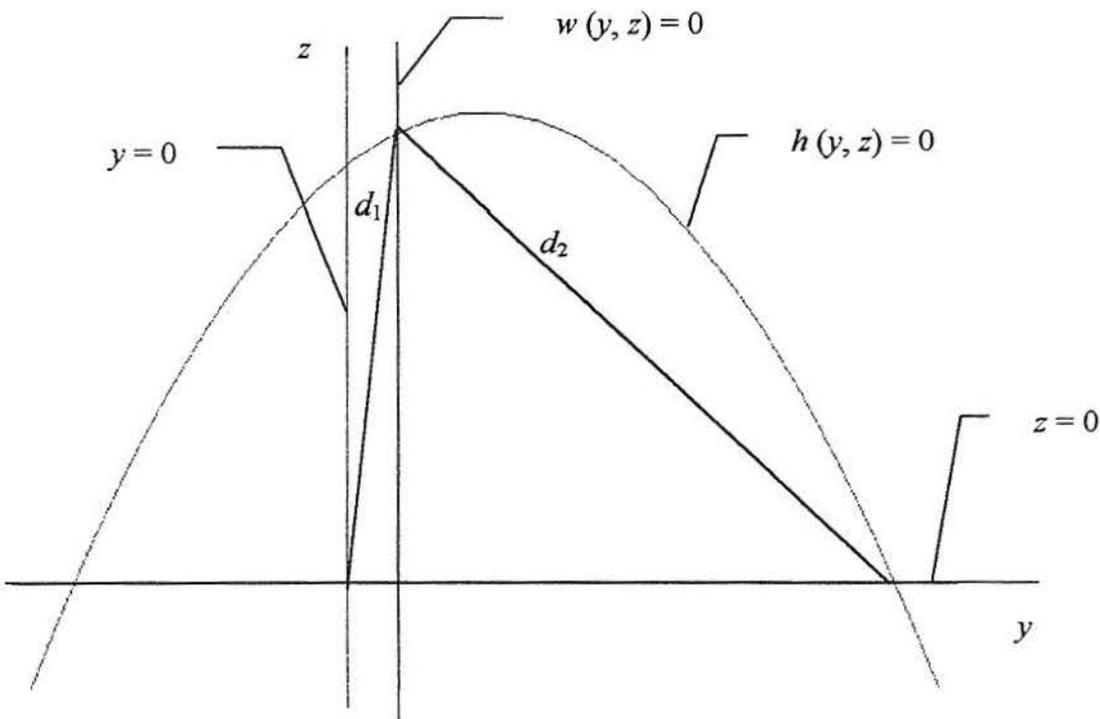


Fig. 3.10 – Gráfico das isóclinas de inclinação nula $y=0$, $z=0$, $h(y, z)=0$ e $w(y, z)=0$ com as distâncias d_1 e d_2 .

Cada vez que se dá o encontro de uma linha azul com uma vermelha temos um ponto de equilíbrio, cuja estabilidade acabamos de analisar. As distâncias d_1 e d_2 representam respectivamente as distâncias do ponto de equilíbrio $(0,0)$ ao ponto $\left(\frac{1}{8}, \frac{175}{16}\right)$ e do ponto $(1, 0)$ ao ponto $\left(\frac{1}{8}, \frac{175}{16}\right)$.

Sobre contornos circulares de raio r , com centro em (y^*, z^*) , podemos escrever o produto escalar $\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dy}{dt}, \frac{dz}{dt}\right)$ em termos de y^*, z^*, y e z , como segue:

$$(y - y^*) \left(\frac{dy}{dt}\right) + (z - z^*) \left(\frac{dz}{dt}\right) = (y - y^*) \left(y \left[(1 - y) - \frac{0,1z}{1 + 2y} \right] \right) + (z - z^*) \left(z \left[\frac{0,1y}{1 + 2y} - 0,01 \right] \right)$$

Em coordenadas polares, o produto escalar $\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dy}{dt}, \frac{dz}{dt}\right)$ pode ser escrito, em termos de y^*, z^*, r e θ , como segue:

$$\begin{aligned} & r \cos \theta \left((r \cos \theta + y^*) \left[1 - (r \cos \theta + y^*) - \frac{0,1(r \sin \theta + z^*)}{1 + 2(r \cos \theta + y^*)} \right] \right) + \\ & + r \sin \theta \left((r \cos \theta + z^*) \left[\frac{0,1(r \cos \theta + y^*)}{1 + 2(r \cos \theta + y^*)} - 0,01 \right] \right) \end{aligned} \quad (3.17)$$

Da mesma forma que fizemos na subseção 3.4.1 atribuímos um valor para o raio do círculo que irá compor parte do nosso contorno externo e descobrimos a variação de theta de modo a garantir que estaremos considerando somente o primeiro quadrante.

Supondo $r = 10,95$ o intervalo de θ a ser considerado deve ser $-1,52 < \theta < 1,58$. A figura 3.11 mostra o gráfico de $\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt}\right)$ dado em (3.17) versus θ que apresenta valores negativos no intervalo, o que está de acordo com as condições para o teorema, já que este é parte do nosso contorno externo. Na figura 3.12 temos a solução do subsistema (3.15)-(3.16) juntamente com o campo de direções.

O contorno externo é o setor circular do círculo de raio 10,95 que pertence ao primeiro quadrante juntamente com os segmentos de reta $y = 0$ e $z = 0$ para $0 < y < 0,68$ e $0 < z < 21,88$. Os valores 0,68 e 21,88 são as intersecções do círculo de raio 10,95 com

o eixo y e com o eixo z respectivamente. O círculo de raio 10,95 não aparece na figura 3.12 por problemas de escala.

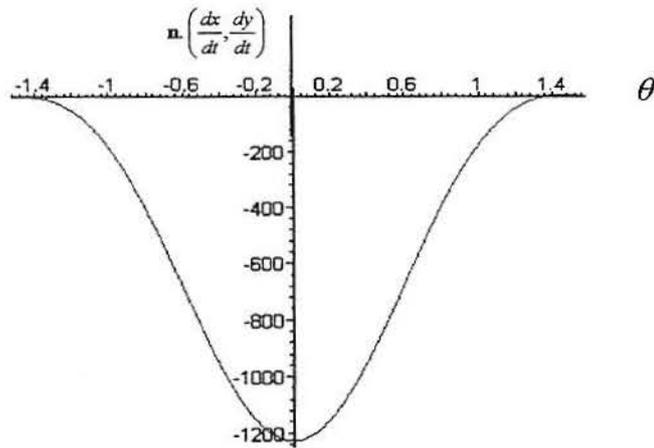


Fig. 3.11 - Gráfico $n \cdot \begin{pmatrix} dy/dt \\ dz/dt \end{pmatrix}$ versus θ considerado com $r = 10,95$.

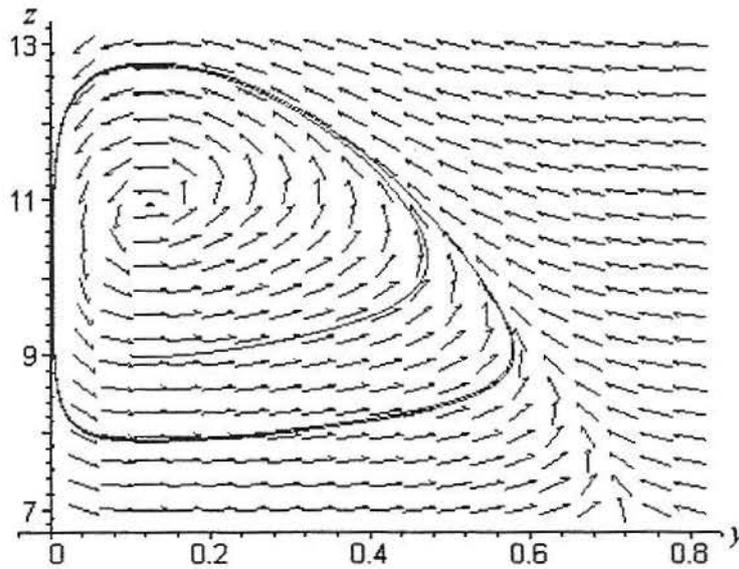


Fig. 3.12 - Solução do subsistema (3.15)-(3.16), juntamente com o campo vetorial.

3.5 O teorema da Bifurcação de Hopf

Tendo em vista que um dos nossos principais objetivos é o estudo de soluções periódicas, em particular o estudo de soluções do tipo ciclo limite, concentraremos nossa atenção no tipo de bifurcação definida no apêndice D como Bifurcação de Hopf. Este é o tipo de bifurcação que separa os comportamentos assintóticos, ponto de equilíbrio estável e solução periódica, ao variarmos o(s) parâmetro(s) de controle de um sistema. Um estado de equilíbrio ou absorve ou expulsa uma órbita fechada: estabilidade local ou instabilidade é trocada pelo oposto global, no ponto de bifurcação. Nesta seção temos o teorema da Bifurcação de Hopf, para sistemas bidimensionais e tridimensionais (Beltrami, 1997) cujas aplicações para alguns exemplos serão apresentadas no apêndice E. As aplicações aos subsistemas de Hastings-Powell estão nas seções 3.6 e 3.7.

Em muitos modelos, as equações, geralmente não lineares, que descrevem uma determinada dinâmica incluem um parâmetro, por exemplo, μ , o qual é permitido variar.

Em \mathcal{R}^n tais equações, não lineares, podem ser escritas como

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1, x_2, \dots, x_n, \mu) \\ \frac{dx_2}{dt} &= f_2(x_1, x_2, \dots, x_n, \mu) \\ &\vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= f_n(x_1, x_2, \dots, x_n, \mu) \end{aligned} \tag{3.18}$$

Vamos supor que para μ , em algum intervalo, exista um ponto de equilíbrio $(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$ isolado, satisfazendo $f_1(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*, \mu) = 0$, $f_2(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*, \mu) = 0$, ..., $f_n(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*, \mu) = 0$, que depende, em geral, do valor de μ . Indicaremos esta dependência por $(x_1^*(\mu), x_2^*(\mu), \dots, x_n^*(\mu))$. A matriz Jacobiana \mathbf{J} associada ao sistema (3.18) linearizado em torno do ponto $(x_1^*(\mu), x_2^*(\mu), \dots, x_n^*(\mu))$ também depende de μ . Isto é,

$$\mathbf{J}(\mu) = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1} & \frac{\partial f_1}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1} & \frac{\partial f_2}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial f_2}{\partial x_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1} & \frac{\partial f_n}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n} \end{bmatrix}_{(x_1^*(\mu), x_2^*(\mu), \dots, x_n^*(\mu))} \quad (3.19)$$

Vamos supor que os autovalores de (3.19), dados por $\lambda_i(\mu)$, $i = 1, 2, \dots, n - 2$ tenham parte real negativa. Vamos supor também que $\lambda_{n-1}(\mu)$ e $\lambda_n(\mu)$ para algum intervalo adequado de valores de $|\mu|$, digamos $|\mu| < \delta$, sejam funções diferenciáveis em μ , sejam complexos conjugados que atravessam o eixo imaginário quando μ passa por um valor crítico e que possam ser escritos na forma:

$$\begin{aligned} \lambda_{n-1}(\mu) &= \alpha(\mu) + i\beta(\mu) \\ \lambda_n(\mu) &= \alpha(\mu) - i\beta(\mu). \end{aligned}$$

O seguinte resultado é conhecido como Teorema da Bifurcação de Hopf em \mathfrak{R}^n (Edelstein-Keshet, 1987).

Supondo que o ponto de equilíbrio $(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$ seja assintoticamente estável para $\mu < 0$, instável para $\mu > 0$ e que $\alpha(0) = 0$, se $\frac{d\alpha}{d\mu}\bigg|_{\mu=0} > 0$ e $\beta(0) \neq 0$, então para todo $|\mu|$ suficientemente pequeno, existe uma órbita fechada. Em particular, se $(x_1^*(0), x_2^*(0), \dots, x_n^*(0))$ é localmente assintoticamente estável, então para todo $\mu > 0$ suficientemente pequeno existe um ciclo limite estável Γ contornando $(x_1^*(\mu), x_2^*(\mu), \dots, x_n^*(\mu))$. A amplitude de Γ cresce quando μ aumenta.

3.5.1 Caso Bidimensional

Em \mathfrak{R}^2 as equações, não lineares, dadas em (3.18) podem ser escritas como

$$\frac{dx}{dt} = f_1(x, y, \mu) \quad (3.20)$$

$$\frac{dy}{dt} = f_2(x, y, \mu).$$

Vamos supor que para μ , em algum intervalo, exista um ponto de equilíbrio (x^*, y^*) isolado, satisfazendo $f_1(x, y, \mu) = 0$ e $f_2(x, y, \mu) = 0$, que depende, em geral, do valor de μ . Indicaremos esta dependência por $(x^*(\mu), y^*(\mu))$. A matriz Jacobiana \mathbf{J} associada ao sistema (3.20) linearizado em torno do ponto $(x^*(\mu), y^*(\mu))$ também depende de μ . Isto é,

$$\mathbf{J}(\mu) = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial y} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial y} \end{bmatrix}_{(x^*(\mu), y^*(\mu))} \quad (3.21)$$

Os autovalores de (3.21) são dados por $\lambda_i(\mu)$, $i = 1, 2$. Vamos supor também que para algum intervalo adequado de valores de $|\mu|$, digamos $|\mu| < \delta$, os autovalores sejam funções diferenciáveis em μ e complexos:

$$\lambda_i(\mu) = \alpha(\mu) \pm i\beta(\mu).$$

3.5.2 Caso Tridimensional

Consideremos um sistema tridimensional não linear escrito na forma

$$\frac{dx}{dt} = f_1(x, y, z, \mu)$$

$$\frac{dy}{dt} = f_2(x, y, z, \mu) \quad (3.22)$$

$$\frac{dz}{dt} = f_3(x, y, z, \mu)$$

Vamos supor novamente que para cada μ , em algum intervalo, exista um ponto de equilíbrio isolado (x^*, y^*, z^*) , satisfazendo $f_1(x, y, z, \mu) = 0$, $f_2(x, y, z, \mu) = 0$ e $f_3(x, y, z, \mu) = 0$ que depende, em geral, do valor de μ . A matriz Jacobiana \mathbf{J} associada ao

sistema (3.22) linearizado em torno do ponto $(x^*(\mu), y^*(\mu), z^*(\mu))$ também depende de μ . Isto é,

$$\mathbf{J}(\mu) = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial y} & \frac{\partial f_1}{\partial z} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial y} & \frac{\partial f_2}{\partial z} \\ \frac{\partial f_3}{\partial x} & \frac{\partial f_3}{\partial y} & \frac{\partial f_3}{\partial z} \end{bmatrix}_{(x^*(\mu), y^*(\mu), z^*(\mu))} \quad (3.23)$$

A matriz (3.23) possui três autovalores $\lambda_i(\mu)$ para $i = 1, 2, 3$, e vamos supor que dois deles sejam complexos, digamos λ_1 e λ_2 enquanto λ_3 é real (e negativo em $\mu = 0$):

$$\lambda_1(\mu) = \alpha(\mu) + i\beta(\mu)$$

$$\lambda_2(\mu) = \alpha(\mu) - i\beta(\mu)$$

$$\lambda_3 = s.$$

Todos os λ_i são funções diferenciáveis em μ .

3.6 Aplicação do Teorema da Bifurcação de Hopf ao Subsistema (xy) de Hastings-Powell

Consideremos o subsistema já definido nas equações (3.3)-(3.6)

$$\frac{dx}{dt} = x f(x, y, b_1) \quad (3.24)$$

$$\frac{dy}{dt} = y g(x, y, b_1)$$

onde definimos

$$f(x, y, b_1) \equiv (1-x) - \frac{5y}{1+b_1x}$$

e

$$g(x, y, b_1) \equiv \frac{5x}{1+b_1x} - 0,4 \quad (3.25)$$

na subseção 3.2.1.

Também na seção 3.2.1 chegamos a conclusão que o único ponto de equilíbrio de (3.24)-(3.25) onde há persistência das duas espécies é dado por

$$(x^*, y^*) = \left(\frac{2}{25 - 2b_1}, \frac{5(23 - 2b_1)}{(25 - 2b_1)^2} \right) \quad (3.26)$$

e a matriz Jacobiana $\mathbf{J}(b_1)$ associada ao sistema (3.24)-(3.25) linearizado em torno do ponto dado em (3.26), é

$$\mathbf{J}(b_1) = \begin{bmatrix} 1 - 2x - \frac{5y}{(1 + b_1 x)^2} & -\frac{5x}{1 + b_1 x} \\ \frac{5y}{(1 + b_1 x)^2} & \frac{5x}{1 + b_1 x} - \frac{2}{5} \end{bmatrix}_{(x^*, y^*)}$$

o que fornece

$$\mathbf{J}(b_1) = \begin{bmatrix} 1 - \frac{4}{25 - 2b_1} - \frac{(23 - 2b_1)}{25} & -\frac{2}{5} \\ \frac{23 - 2b_1}{25} & 0 \end{bmatrix}. \quad (3.27)$$

A equação característica associada à matriz (3.27) é dada por

$$\lambda^2 - \frac{2}{25} \frac{(2b_1^2 - 23b_1 + 25)}{-25 + 2b_1} \lambda + \frac{46}{125} - \frac{4}{125} b_1 = 0 \quad (3.28)$$

Para que a matriz $\mathbf{J}(b_1)$ dada em (3.27) tenha autovalores imaginários puros, como requer o teorema, devemos ter

$$\text{tr } \mathbf{J}(b_1) = 0 \quad \text{e} \quad \det \mathbf{J}(b_1) > 0. \quad (3.29)$$

A condição $\det \mathbf{J}(b_1) > 0$ é imediatamente satisfeita para $b_1 < 11,5$.

A condição $\text{tr } \mathbf{J}(b_1) = 0$ requer $1 - \frac{4}{25 - 2b_1} - \frac{(23 - 2b_1)}{25} = 0$. Resolvendo esta equação

obtemos $b_1' = \frac{23 - \sqrt{329}}{4} \approx 1,215$ e $b_1'' = \frac{23 + \sqrt{329}}{4} \approx 10,285$.

Seja μ o parâmetro de bifurcação definido por $\mu = b_1 - \hat{b}_1$ quando $\hat{b}_1 = b_1'$ e $\mu = \hat{b}_1 - b_1$ quando $\hat{b}_1 = b_1''$.

Esperamos que uma bifurcação ocorra em $\mu = 0$ ($b_1 = b_1'$ ou $b_1 = b_1''$), uma vez que, é onde os dois autovalores complexos tem parte real nula.

O teorema requer (x^*, y^*) assintoticamente estável para $\mu < 0$ e (x^*, y^*) instável para $\mu > 0$, condições estas já satisfeitas.

Para aplicar o teorema da bifurcação de Hopf é suficiente estudar o sinal de $\text{Re} \frac{d\lambda}{d\mu} \Big|_{\mu=0}$. Temos dois valores para \hat{b}_1 , a saber, $\hat{b}_1 = \frac{23 - \sqrt{329}}{4}$ e $\hat{b}_1 = \frac{23 + \sqrt{329}}{4}$.

Para analisar $\text{Re} \frac{d\lambda}{d\mu} \Big|_{\mu=0}$ temos dois casos a considerar:

i) Substituindo $b_1 = \hat{b}_1 + \mu$ em (3.28), derivando implicitamente a equação, com relação a μ , fazendo $\mu = 0$ e supondo $\lambda_1 = iq$ e $\lambda_2 = -iq$ obtém-se para $\hat{b}_1 = \frac{23 - \sqrt{329}}{4}$ uma expressão em q , cuja parte real está representada graficamente na figura 3.13.

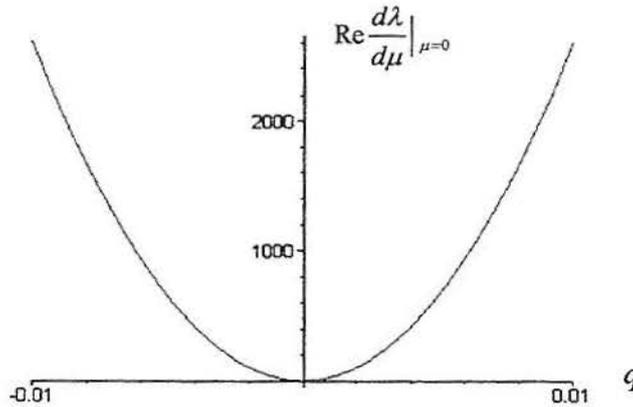


Fig. 3.13 – Gráfico de q versus $\text{Re} \frac{d\lambda}{d\mu} \Big|_{\mu=0}$ com $\hat{b}_1 = \frac{23 - \sqrt{329}}{4}$.

b) Substituindo $b_1 = \hat{b}_1 - \mu$ em (3.28), derivando implicitamente a equação, com relação a μ , fazendo $\mu = 0$ e supondo $\lambda_1 = iq$ e $\lambda_2 = -iq$ obtém-se para $\hat{b}_1 = \frac{23 + \sqrt{329}}{4}$ uma expressão em q , cuja parte real está representada graficamente na figura 3.14.

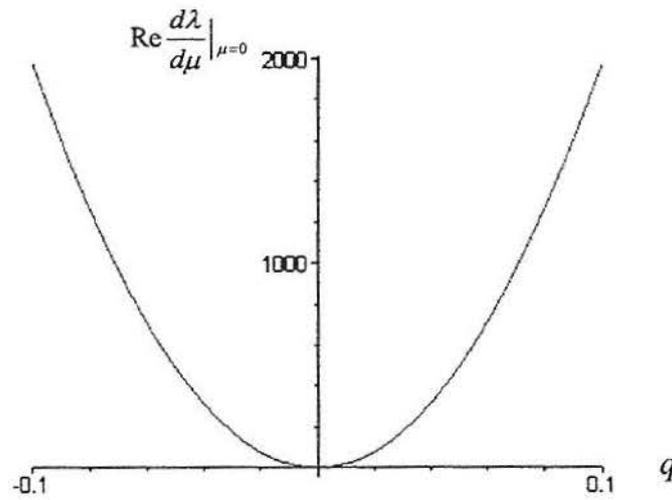


Fig. 3.14 – Gráfico de q versus $\operatorname{Re} \frac{d\lambda}{d\mu} \Big|_{\mu=0}$ com $\hat{b}_1 = \frac{23 + \sqrt{329}}{4}$.

Nas figuras 3.13 e 3.14 $\operatorname{Re} \frac{d\lambda}{d\mu} \Big|_{\mu=0} > 0$ para todo valor de q . Sendo assim o teorema da bifurcação de Hopf conclui que existe um ciclo limite estável, para $\mu > 0$ suficientemente pequeno, ou seja, para $b_1 > \frac{23 - \sqrt{329}}{4}$ e suficientemente próximo de $\frac{23 - \sqrt{329}}{4}$ e $b_1 < \frac{23 + \sqrt{329}}{4}$ e suficientemente próximo de $\frac{23 + \sqrt{329}}{4}$.

3.7 Aplicação do Teorema da Bifurcação de Hopf ao Sistema Tridimensional de Hastings-Powell

Consideremos o sistema

$$\frac{dx}{dt} = x f(x, y, z, b_1)$$

$$\frac{dy}{dt} = y g(x, y, z, b_1) \tag{3.30}$$

$$\frac{dz}{dt} = z h(x, y, z, b_1)$$

onde definimos

$$\begin{aligned}
 f(x, y, z, b_1) &\equiv (1-x) - \frac{5y}{1+b_1x} \\
 g(x, y, z, b_1) &\equiv \frac{5x}{1+b_1x} - \frac{0,1}{1+2y} - 0,4 \\
 h(x, y, z, b_1) &\equiv \frac{0,1y}{1+2y} - 0,01
 \end{aligned} \tag{3.31}$$

O sistema (3.30)-(3.31) possui apenas um ponto de equilíbrio onde há persistência das três espécies e onde x^* , y^* e $z^* > 0$ (item 2.1), a saber,

$$\begin{aligned}
 x^* &= \frac{8(b_1 - 1) + \sqrt{64(b_1 - 1)^2 + 96b_1}}{16b_1} \\
 y^* &= \frac{1}{8} \\
 z^* &= \frac{125x^*}{2(1+b_1x^*)} - 5.
 \end{aligned} \tag{3.32}$$

A matriz Jacobiana $\mathbf{J}(b_1)$ associada ao sistema (3.30) linearizado em torno do ponto de equilíbrio (3.32), considerando-se (3.31) é dada por

$$\mathbf{J}(b_1) = \begin{bmatrix} 1 - 2x - \frac{5y}{(1+b_1x)^2} & -\frac{5x}{1+b_1x} & 0 \\ \frac{5y}{(1+b_1x)^2} & \frac{5x}{1+b_1x} - \frac{0,1z}{(1+2y)^2} - 0,4 & -\frac{0,1y}{1+2y} \\ 0 & \frac{0,1z}{(1+2y)^2} & \frac{0,1y}{1+2y} - 0,01 \end{bmatrix}_{(x^*, y^*, z^*)}$$

A equação característica $\text{Det}(\mathbf{J} - \lambda \mathbf{I}) = 0$ pode ser escrita como uma equação cúbica, envolvendo os elementos J_{ij} , $i = 1, 2, 3, j = 1, 2, 3$ da matriz $\mathbf{J}(b_1)$ como

$$\lambda^3 - (J_{11} + J_{22})\lambda^2 - (J_{12}J_{21} + J_{32}J_{23} - J_{11}J_{22})\lambda + J_{32}J_{23}J_{11} = 0. \tag{3.33}$$

Para a análise da estabilidade do ponto de equilíbrio (x^*, y^*, z^*) em questão utilizamos as condições de Routh-Hurwitz (apêndice B) que utilizam elementos da matriz Jacobiana. Os resultados, com precisão de três casas decimais para os valores de b_1 estão dados na tabela 3.4.

Intervalo de b_1	(x^*, y^*, z^*)
$0 < b_1 < 2,113$	estável
$2,113 < b_1 < 11,113$	Instável
$11,113 < b_1 < 11,444$	Estável
$b_1 > 11,444$	Instável

Tab. 3.4 – Intervalos de b_1 e análise da estabilidade do ponto de equilíbrio (x^*, y^*, z^*) , cujas coordenadas são funções de b_1 , de acordo com (3.32).

Nossa escolha para o cálculo dos autovalores λ_i , para $i = 1, 2, 3$ foi proceder indiretamente, comparando os coeficientes de (3.33) com uma equação cúbica na forma geral, pois seria muito trabalhoso encontrar as raízes desta equação explicitamente.

O teorema da Bifurcação de Hopf para o caso tridimensional requer que a equação (3.33) tenha dois autovalores complexos (conjugados) com parte real nula e um autovalor real negativo. Considerando-se $\lambda_1 = iq$, $\lambda_2 = -iq$ e $\lambda_3 = s$, podemos escrever uma equação cúbica na forma $(\lambda + iq)(\lambda - iq)(\lambda - s) = 0$, donde resulta:

$$\lambda^3 - s\lambda^2 + q^2\lambda - sq^2 = 0 \quad (3.34)$$

Comparando (3.33) com (3.34) obtemos

$$s = J_{11} + J_{22} \quad (3.35)$$

$$q^2 = -(J_{12}J_{21} + J_{32}J_{23} - J_{11}J_{22}) \quad (3.36)$$

$$sq^2 = -(J_{32}J_{23}J_{11}) \quad (3.37)$$

O cálculo de (3.35) fornece uma expressão envolvendo b_1 , que está representada graficamente na figura 3.15.

O gráfico de s versus b_1 (figura 3.15) mostra que o autovalor real s é negativo, independente do valor de b_1 considerado.

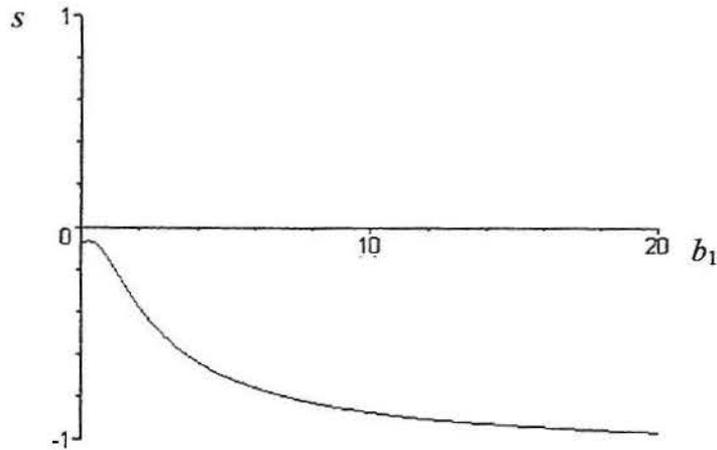


Fig. 3.15 – Gráfico do autovalor real s versus o parâmetro b_1 .

Observe que $s < 0$ para $b_1 > 0$, ou seja, o autovalor $\lambda_3 = s$ é negativo, como requer o teorema.

O cálculo de (3.36) fornece uma expressão para q^2 em função de b_1 , que está representada graficamente na figura 3.16. As raízes de (3.36) são $b_1 \cong 2,241$ e $b_1 \cong 11,097$.

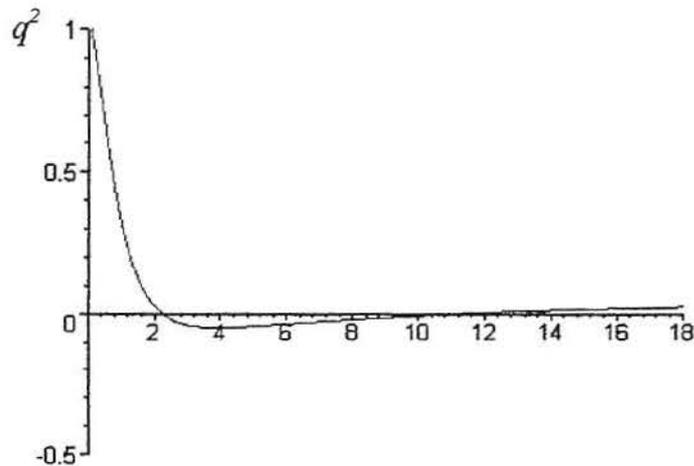


Fig. 3.16 – Gráfico de $q^2 = -(J_{12}J_{21} + J_{32}J_{23} - J_{11}J_{22})$ versus b_1 .

É preciso garantir que q^2 seja positivo para que $\lambda_1 = iq$, $\lambda_2 = -iq$ sejam complexos com parte imaginária não nula. Do gráfico apresentado na figura 3.16, observa-se que $q^2 > 0$ para $b_1 < 2,241$ ou $b_1 > 11,097$.

Substituindo (3.35) e (3.36) em (3.37) obtém-se uma expressão para sq^2 em função de b_1 , cujo gráfico está representado na figura 3.17, onde identificamos as raízes, com uma aproximação de três casas decimais: $\hat{b}_1 = 2,113$ e $\hat{b}_1 = 11,113$.

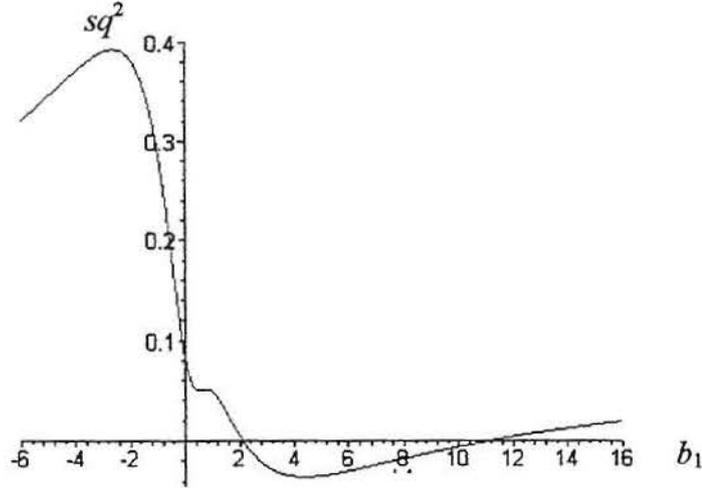


Fig. 3.17 – Gráfico de $sq^2 = -(J_{32} J_{23} J_{11})$ versus b_1 . As raízes são, com uma aproximação de três casas decimais, $\hat{b}_1 = 2,113$ e $\hat{b}_1 = 11,113$.

Da figura 3.17 conclui-se que os únicos valores de b_1 que satisfazem simultaneamente as equações (3.35), (3.36) e (3.37) estão em $\hat{b}_1 = 2,113$ e $\hat{b}_1 = 11,113$, isto é, a equação característica (3.33) possui raízes complexas (conjugadas) com parte real nula e $\lambda_3 < 0$ para estes valores de b_1 .

Novamente introduziremos o parâmetro de bifurcação μ , definido por $\mu = b_1 - \hat{b}_1$ quando $\hat{b}_1 = 2,113$ e $\mu = \hat{b}_1 - b_1$ quando $\hat{b}_1 = 11,113$.

Esperamos que uma bifurcação ocorra em $\mu = 0$ ($b_1 = 2,113$ ou $b_1 = 11,113$), uma vez que, é onde os dois autovalores complexos tem parte real nula.

O teorema requer (x^*, y^*, z^*) assintoticamente estável para $\mu < 0$ e (x^*, y^*, z^*) instável para $\mu > 0$, condições estas já satisfeitas.

Para aplicar o teorema da bifurcação de Hopf é suficiente estudar o sinal de $\text{Re} \frac{d\lambda}{d\mu} \Big|_{\mu=0}$. Temos dois valores para \hat{b}_1 , a saber, $\hat{b}_1 = 2,113$ e $\hat{b}_1 = 11,113$, donde após substituir os valores de \hat{b}_1 nas expressões para os autovalores construímos a tabela 3.5.

\hat{b}_1	$\lambda_1 = iq$	$\lambda_2 = -iq$	$\lambda_3 = s$
2,113	0,114 i	- 0,114 i	- 0,4
11,113	0,00914 i	-0,00914 i	- 0,894

Tab. 3.5 – Valores de \hat{b}_1 juntamente com os autovalores, raízes da equação (3.34).

Os diagramas de bifurcação para o sistema (3.30)-(3.31) foram apresentados no final da seção 2.3.

Para analisar $\text{Re} \frac{d\lambda}{d\mu} \Big|_{\mu=0}$ temos dois casos a considerar:

i) Substituindo $b_1 = \hat{b}_1 + \mu$ na equação característica (3.33), derivando implicitamente a equação, com relação a μ , fazendo $\mu = 0$ e supondo $\lambda_1 = iq$ e $\lambda_2 = -iq$, obtém-se para $\hat{b}_1 = 2,113$, uma expressão em q , cuja parte real está representada graficamente na figura 3.18.

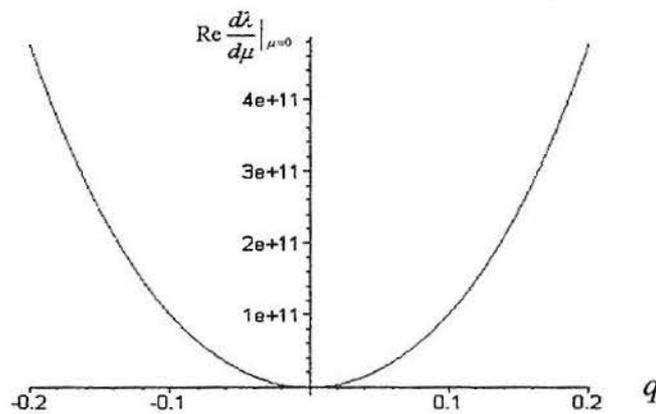


Fig. 3.18 – Gráfico de $\text{Re} \frac{d\lambda}{d\mu} \Big|_{\mu=0}$ versus q

considerando-se $\hat{b}_1 = 2,113$.

Para $b_1 = 2,113$ obtém-se, com uma aproximação de três casas decimais, $q = 0,114$. Na figura 3.18 podemos verificar que $\text{Re} \frac{d\lambda}{d\mu} \Big|_{\mu=0} > 0$ para este valor de q . Sendo assim o teorema da bifurcação de Hopf conclui que existe um ciclo limite estável, para $\mu > 0$ suficientemente pequeno, ou seja, para $b_1 > 2,113$ e suficientemente próximo de 2,113. Então se aumentarmos o valor de b_1 , ao passarmos por $b_1 = 2,113$ ocorre uma bifurcação de Hopf do tipo supercrítica.

b) Substituindo $b_1 = \hat{b}_1 - \mu$ em (3.33), derivando implicitamente a equação, com relação a μ , fazendo $\mu = 0$ e supondo $\lambda_1 = iq$ e $\lambda_2 = -iq$ obtém-se, para $\hat{b}_1 = 11,113$, uma expressão em q , cuja parte real está representada graficamente na figura 3.19.

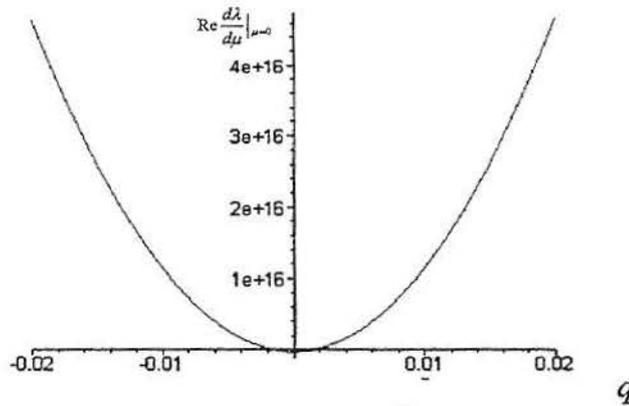


Fig. 3.19 - Gráfico de $\text{Re} \frac{d\lambda}{d\mu} \Big|_{\mu=0}$ versus q

considerando-se $\hat{b}_1 = 11,113$.

Para $b_1 = 11,113$ obtém-se, com uma aproximação de três casas decimais, $q = 0,009$. Na figura 3.19 podemos verificar que $\text{Re} \frac{d\lambda}{d\mu} \Big|_{\mu=0} > 0$ para este valor de q . Sendo assim o teorema da bifurcação de Hopf conclui que existe um ciclo limite estável, para $\mu > 0$ suficientemente pequeno, ou seja, para $b_1 < 11,113$ e suficientemente próximo de 11,113. Então se aumentarmos o valor de b_1 , ao passarmos por $b_1 = 11,113$, ocorre uma bifurcação de Hopf do tipo subcrítica.

4. DETECTANDO CICLOS LIMITE DO TIPO LENTO-RÁPIDO ATRAVÉS DO PRINCÍPIO DA SEPARAÇÃO EM SISTEMAS BIDIMENSIONAIS

Quando um ecossistema é guiado por fatores externos que variam periodicamente, por exemplo, a temperatura durante o dia, marés, ciclos da lua, estações, etc, todas as populações que têm um tempo de resposta comparável ou menor que o período da função fonte (ou seja, da função que representa o fator externo), também variam periodicamente. O período destes ciclos forçados coincide com o período da função fonte ou é um múltiplo deste, e neste caso os ciclos são chamados subarmônicos.

Por outro lado, certos ecossistemas exibem ciclos limite não forçados produzidos por mecanismos internos do ecossistema e são, freqüentemente, caracterizados por variações súbitas das densidades de algumas espécies. Este é, por exemplo, o caso de ecossistemas florestais nos quais uma praga de insetos está presente por muitos anos em uma densidade muito baixa mas se reproduz periodicamente, atingindo altas densidades num pequeno intervalo de tempo e desfolha completamente as árvores adultas. Estas variações súbitas e muito grandes são relacionadas com a componente rápida do ecossistema que pode ser o elemento da base de uma cadeia alimentar (tal como em fitoplâncton-zooplâncton), ou o elemento do topo (tal como em hospedeiro-parasita). Por esta razão, usualmente este tipo de ciclos são referidos como ciclos do tipo lento-rápido.

Neste capítulo, aplicaremos ao que chamamos no capítulo 3 subsistemas de Hastings-Powell a abordagem desenvolvida por Muratori e Rinaldi (1991) que apontam a possibilidade de fazer uso da teoria de perturbação singular, para se obter informações a respeito de ciclos-limite em sistemas do tipo lento-rápido, em particular para cadeias tróficas de dois níveis, como os subsistemas de Hastings-Powell, que são caracterizados por tempos de resposta crescentes de acordo com o nível na cadeia (a dinâmica mais lenta é da espécie do topo) e bastante distintos. Considerando esta hipótese, uma aproximação geométrica (princípio da separação) baseada no método da perturbação singular, pode ser aplicada para detectar ciclos limite do tipo lento-rápido.

4.1 Aplicação do método da perturbação singular a sistemas do tipo lento-rápido

A análise de ciclos limite do tipo lento-rápido pode ser realizada por meio do método da perturbação singular que é adequado para o estudo de sistemas dinâmicos da forma

$$\varepsilon \frac{dx}{dt} = F(x, y) \quad (4.1)$$

$$\frac{dy}{dt} = G(x, y) \quad (4.2)$$

onde ε é um parâmetro positivo pequeno dimensional e x e y são vetores com um número finito de componentes. A introdução do parâmetro ε relaciona-se com a escala de tempo através da relação $\tau = t/\varepsilon$, donde $\varepsilon \frac{dx}{dt} = \frac{dx}{d\tau}$. Nesta forma, observa-se que quando F é finita, $\left| \frac{dx}{dt} \right|$ deve ser muito grande se ε é muito pequeno. Assim, as componentes do vetor x variam muito rapidamente até que $|F|$ se torne da ordem de ε . Por isso, no sistema (4.1)-(4.2), x é denominado sistema rápido, enquanto que y é denominado sistema lento.

Segundo Muratori e Rinaldi (1991), sob hipóteses de regularidade muito gerais sobre as funções F e G , o método da perturbação singular (a presença de um parâmetro pequeno multiplicando a derivada) permite decompor a solução do sistema (4.1)-(4.2) em movimentos lento e rápido.

O movimento rápido é obtido “congelando” a variável lenta (a saber, y) em seu valor inicial $y(0) = y_0$ e então resolvendo a equação

$$\frac{dx}{d\tau} = F(x, y_0) \quad (4.3)$$

com a condição inicial $x(0) = x_0$. Em geral, a solução desta equação tende a um equilíbrio estável x^* do sistema rápido (4.3). Como $F(x^*, y_0) = 0$, o valor de x^* depende de y_0 .

O movimento lento do sistema pode ser obtido integrando a equação

$$\frac{dy}{dt} = G(\varphi(y), y) \quad (4.4)$$

onde $x = \varphi(y)$ é o equilíbrio estável do sistema rápido quando a variável lenta está “congelada” no valor y (isto é, $F(\varphi(y), y) = 0$).

Isto significa que a solução de (4.1)-(4.2) é composta de um transiente muito rápido com y constante a partir de (x_0, y_0) até (x^*, y_0) , seguido por um longo transiente durante o qual ambos, x e y variam lentamente de acordo com a equação (4.4) e $x = \varphi(y)$.

4.2 Aplicação do método da perturbação singular a sistemas populacionais de 2 espécies – O Princípio da Separação

O método exposto na seção anterior pode ser facilmente aplicado a sistemas populacionais de duas espécies para provar a existência de ciclos limite, compostos de transições alternadas entre lenta e rápida. Neste caso, os sistemas lento e rápido aos quais nos referimos anteriormente reduzem-se a uma componente lenta y e uma componente rápida x , e o sistema pode ser escrito como

$$\varepsilon \frac{dx}{dt} = F(x, y), \quad \frac{dy}{dt} = G(x, y). \quad (4.5)$$

Mostraremos, a seguir, que a curva fechada CEDBC, na figura 4.3, constitui um ciclo limite do tipo lento-rápido para um sistema hipotético simples, cujas isóclinas de inclinação nula (nullclines) são estabelecidas como segue:

Seja a curva ACDK, apresentada na figura 4.1, a isóclina de inclinação nula (nullcline) $\frac{dx}{dt} = 0$ (isto é, $F = 0$) e a curva HI, apresentada na figura 4.2, a isóclina de inclinação nula $\frac{dy}{dt} = 0$ (isto é, $G = 0$). Vamos supor que os sinais de F e G sejam aqueles dados nas figuras 4.1 e 4.2.

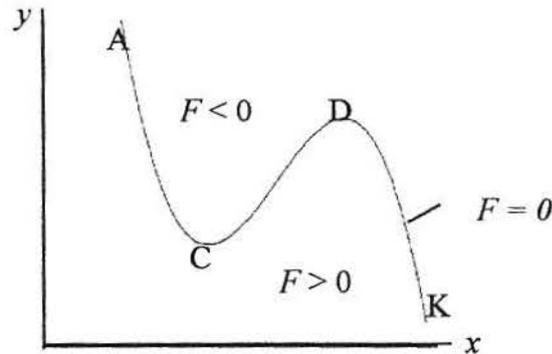


Fig. 4.1 - A isóclina de inclinação nula $F = 0$, representada pela curva ACDK. Na região localizada acima da curva supõe-se $F < 0$ e no caso contrário $F > 0$.

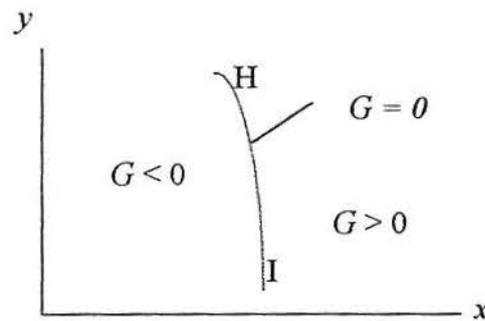


Fig. 4.2 - A isóclina de inclinação nula $G = 0$, representada pela curva HI. Na região localizada à direita da curva supõe-se $G > 0$ e no caso contrário $G < 0$.

Suponhamos ainda que, para este sistema hipotético, o plano de fase possa ser dividido nas regiões I, II, III e IV conforme indicado na figura 4.3 onde desenhamos a curva ACDK juntamente com a curva HI.

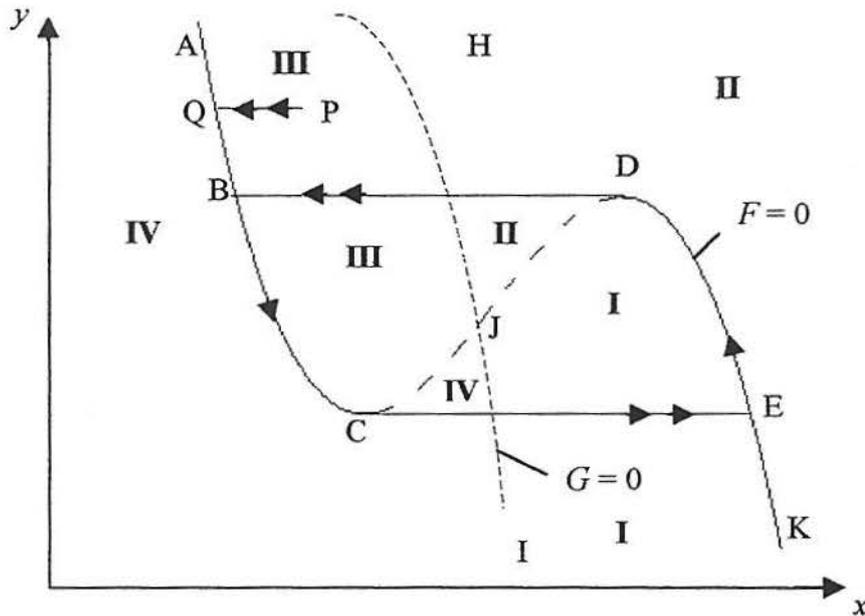


Fig. 4.3 - Um ciclo limite do tipo lento-rápido CEDBC de um sistema de duas espécies. Transientes rápidos são identificados por setas duplas e transientes lentos por setas únicas. A isóclina $G = 0$ da variável lenta (curva HI) separa os ramos estáveis AC e KD da isóclina $F = 0$ da variável rápida. O ponto J é um equilíbrio instável na região contornada pelo ciclo limite. Linhas tracejadas indicam instabilidade e linhas contínuas indicam estabilidade.

A tabela 4.1 mostra os sinais de $\frac{dx}{dt}$ e $\frac{dy}{dt}$ nas quatro regiões do plano de fase.

Região	Sinal de $\frac{dx}{dt} = F(x, y)$	Sinal de $\frac{dy}{dt} = G(x, y)$
I	positivo	positivo
II	negativo	positivo
III	negativo	negativo
IV	positivo	negativo

Tab. 4.1 - Sinais de $\frac{dx}{dt}$ e $\frac{dy}{dt}$ e as regiões do plano de fase dadas na figura 4.3.

Considerando-se os sinais de $\frac{dx}{dt}$ e $\frac{dy}{dt}$ dados na tabela 4.1 juntamente com a figura 4.3 podemos concluir que: ao passarmos, no sentido de x crescente, da região I para a região II, cruzando o ramo DK da variedade de equilíbrio da variável x , ou, cruzando o ramo AC desta mesma variedade, da região IV para a região III, $\frac{dx}{dt}$ passa de valores positivos para valores negativos. Além disto, visto que $\varepsilon \frac{dx}{dt} = F(x, y)$ e ε é positivo tem-se

que no sentido de x crescente, o sinal de $\frac{dF}{dx}$ é o mesmo da variação de F , isto é, da variação de $\frac{dx}{dt}$; portanto, tem-se $\frac{dF}{dx} < 0$. Então, os arcos AC e KD da isóclina $F = 0$, são os ramos estáveis da variedade de equilíbrio da variável rápida x . O arco CD é composto pelos equilíbrios instáveis desta variável, uma vez que, ao cruzar este arco no sentido de x crescente, passando da região III para a região IV ou da região II para a região I, $\frac{dx}{dt}$ passa de valores negativos para valores positivos e portanto $\frac{dF}{dx} > 0$.

Os resultados da análise da estabilidade da variedade de equilíbrio $G = 0$ da variável intermediária se vê no gráfico da figura 4.3 através do estilo de linha lá utilizado (que mostra que esta variedade é instável) e pode ser feita também observando os sinais nas diversas regiões da figura 4.2.

Considerando-se a análise que acabamos de fazer conclui-se que o ponto J, na figura 4.3, é um equilíbrio instável do sistema (4.5) uma vez que, está situado sobre a parte instável da isóclina ACDK.

Feita a análise de estabilidade das variedades de equilíbrio $F = 0$ e $G = 0$, vejamos como são as trajetórias na figura 4.3.

Consideremos o sistema (4.5) com condição inicial $P = (x(0), y(0))$ suficientemente longe da isóclina $F = 0$. O movimento começa a se dar então de P para Q, em uma direção quase paralela ao eixo x , uma vez que a velocidade na direção horizontal é negativa e muito grande em módulo enquanto que na direção vertical também é negativa, mas muito pequena em módulo. Quando a trajetória está suficientemente próxima do ponto Q (onde $F = 0$), $\left|\frac{dx}{dt}\right|$ diminui consideravelmente e a órbita fica mais lenta. No ponto Q a trajetória atravessa a isóclina $F = 0$ verticalmente (pois sobre $F = 0$, tem-se $\frac{dx}{dt} = 0$) e depois move-se, de Q para C, ao longo das “costas” (lado de fora) do ramo estável com velocidade $\frac{dx}{dt} > 0$, pequena pois $F(x, y)$ está muito próxima de zero, até alcançar o mínimo da curva $F(x, y) = 0$ que se dá no ponto C na figura 4.3. O movimento se dá, no sentido de x crescente e de y decrescente, de Q para C pois na região IV $\frac{dx}{dt} > 0$ e $\frac{dy}{dt} < 0$.

No ponto C acontece uma bifurcação e ocorre novamente um transiente muito rápido com y constante e o sistema vai da vizinhança do ponto C para a vizinhança do ponto E que está sobre o ramo estável KD da variedade de equilíbrio $F = 0$. Quando a trajetória está suficientemente próxima do ponto E, $\frac{dx}{dt}$ torna-se novamente muito pequena e a trajetória volta a atravessar verticalmente a isóclina $F = 0$ e a mover-se ao longo das “costas” do ramo estável ED com velocidade lenta; o movimento se dá de E para D pois na região II $\frac{dx}{dt} < 0$ e $\frac{dy}{dt} > 0$.

No ponto D ocorre um terceiro transiente rápido que leva o sistema do ponto D para o ponto B, fechando assim o ciclo. Tudo isso pode ser resumido, dizendo que existirá um ciclo limite do tipo lento-rápido se a isóclina $G = 0$ da equação diferencial para a variável lenta separar (como na figura 4.3) os dois ramos estáveis da isóclina $F = 0$ da variável

rápida. Daí vem o nome: princípio da separação. O ciclo limite lento-rápido certamente não coincide com a linha fechada CEDBC, mas está contido em um tubo de raio ε em torno desta linha.

4.3 Ciclos limite do tipo lento-rápido para sistemas presa-predador

Freqüentemente, em sistemas do tipo presa-predador, a população de presas tem uma dinâmica rápida em comparação com a dinâmica da população de predadores; por isso, a variável que representa a população de presas é chamada variável rápida enquanto que a de predadores é chamada variável lenta.

O estudo de ciclos limite do tipo lento-rápido em ecologia e em estudo de dinâmica populacional é de particular interesse porque, para estas situações específicas, como será apresentado na figura 4.4, freqüentemente um dos dois ramos estáveis da variedade de equilíbrio da variável rápida x é a variedade trivial $x = 0$, isto é, no sistema (4.5) tem-se $F(x, y) = x f(x, y)$, ou seja, a população x de presas tende assintoticamente a zero se a população de predadores for suficientemente alta e for mantida constante. Isto implica que o ponto final de uma das duas transições rápidas situa-se muito próximo da variedade trivial $x = 0$ e o ponto inicial da outra também se situa muito próximo de $x = 0$. Portanto, por um longo intervalo de tempo durante cada ciclo, a componente mais rápida do ecossistema está presente somente em densidades extremamente baixas. A consequência desta propriedade é que a determinação do ciclo limite não é tão simples como na figura 4.3, mesmo no caso de sistemas de duas espécies.

Vamos considerar um sistema populacional composto por duas espécies de uma forma muito geral,

$$\varepsilon \frac{dx}{dt} = x f(x, y) = F(x, y) \quad (4.6)$$

$$\frac{dy}{dt} = y g(x, y) = G(x, y) \quad (4.7)$$

onde f e g são funções diferenciáveis e ε é um parâmetro positivo pequeno adimensional.

Vamos supor ainda que as funções $F(x, y)$ e $G(x, y)$ sejam tais que caracterizem um modelo populacional do tipo presa-predador.

No modelo (4.6)-(4.7), x representa novamente a variável rápida (população de presas) e y a variável lenta (população de predadores).

Para compreender como o método da perturbação singular pode ser aplicado ao sistema (4.6)-(4.7) vamos fazer inicialmente a análise da estabilidade das variedades de equilíbrio.

4.3.1 Variedades de Equilíbrio do modelo presa-predador genérico e análise de sua estabilidade

O sistema (4.6)-(4.7) possui quatro variedades de equilíbrio apresentadas na figura 4.4.

A variedade de equilíbrio ($F=0$) da variável rápida é composta das sub variedades: $x=0$ e $f(x,y)=0$, enquanto que a variedade de equilíbrio ($G=0$) da variável lenta é composta das sub variedades: $y=0$ e $g(x,y)=0$.

Para facilitar a compreensão da análise da estabilidade das variedades de equilíbrio vamos supor que os sinais de $\frac{dx}{dt}$ e $\frac{dy}{dt}$ sejam como na tabela 4.2, que o plano de fase para o sistema (4.6)-(4.7) seja aquele dado na figura 4.4 e que, de acordo com os sinais de $\frac{dx}{dt}$ e $\frac{dy}{dt}$, o plano de fase possa ser dividido nas regiões I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI e XII.

A figura 4.4 mostra isóclinas típicas no caso onde o equilíbrio positivo I é instável e é tal que todas as trajetórias começando de um ponto interior do quadrante positivo tendem assintoticamente a um ciclo limite.

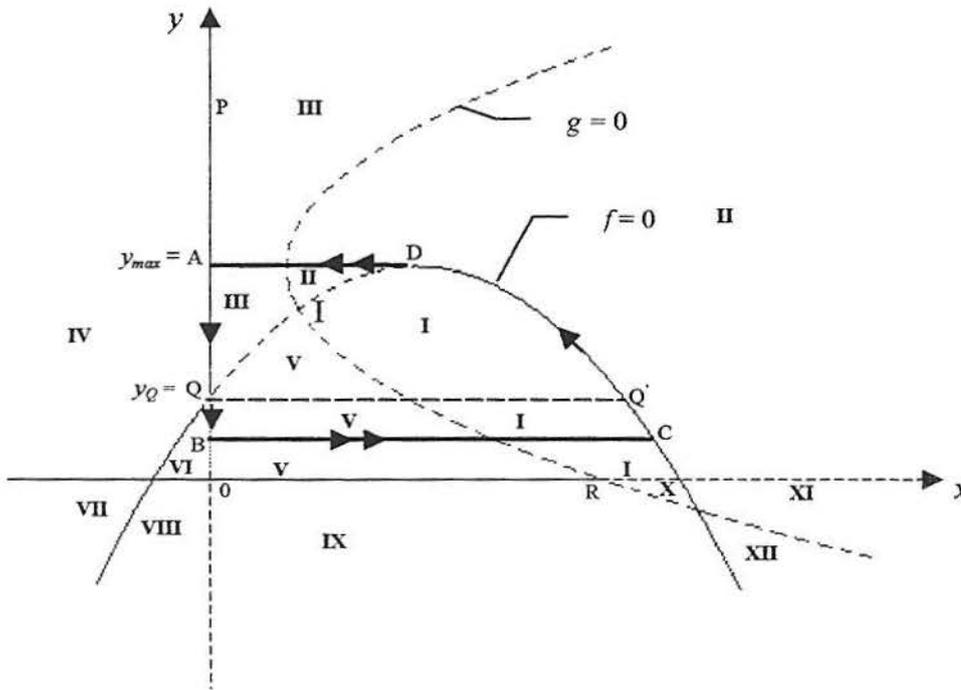


Fig. 4.4 - Isóclinas típicas do sistema presa-predador (4.6)-(4.7) e o correspondente ciclo limite lento-rápido ABCDA. Os segmentos e arcos tracejados representam os ramos instáveis enquanto que as linhas contínuas representam ramos estáveis das variedades de equilíbrio $F(x,y)=0$ e $G(x,y)=0$.

A tabela 4.2 fornece as regiões consideradas na figura 4.4 juntamente com os respectivos sinais de $\frac{dx}{dt}$ e $\frac{dy}{dt}$.

Regiões	Sinais de $\frac{dx}{dt} = F(x, y)$	Sinais de $\frac{dy}{dt} = G(x, y)$
I	positivo	positivo
II	negativo	positivo
III	negativo	negativo
IV	positivo	negativo
V	positivo	negativo
VI	negativo	negativo
VII	positivo	positivo
VIII	negativo	positivo
IX	positivo	positivo
X	positivo	negativo
XI	negativo	negativo
XII	negativo	positivo

Tab 4.2- Regiões consideradas na figura 4.4 juntamente com sinais de $\frac{dx}{dt}$ e $\frac{dy}{dt}$.

Ao passarmos, no sentido de x crescente, da região I para a região II, $\frac{dx}{dt}$ passa de valores positivos para valores negativos e portanto tem-se $\frac{df}{dx} < 0$. Portanto o ramo da parábola $f(x, y) = 0$ que na figura 4.4 está localizado à direita de seu vértice é estável. Por outro lado ao considerarmos o ramo DQ da variedade de equilíbrio $f(x, y) = 0$ temos $\frac{df}{dx} > 0$, uma vez que, considerando o sentido do aumento de x , ao passarmos da região II para região I ou da região III para a região V, $\frac{dx}{dt}$ passa de valores negativos para valores positivos e portanto tem-se a instabilidade do ramo DQ.

A análise da estabilidade da subvariedade de equilíbrio trivial ($x = 0$) da variável rápida, ou seja o eixo y pode ser feita de forma similar. Ao passarmos pelo eixo y também temos dois casos a considerar.

- quando $y < y_Q$ tem-se $\frac{dx}{dt} < 0$ na região VI e na região VIII e $\frac{dx}{dt} > 0$ na região V e na região IX. Portanto, considerando o sentido de x crescente, ao passarmos da região VI para região V ou da região VIII para região IX temos $\frac{df}{dx} > 0$ e portanto instabilidade do eixo y neste intervalo.

- quando $y > y_Q$ tem-se, $\frac{dx}{dt} > 0$ na região **IV** e $\frac{dx}{dt} < 0$ na região **III**, o que significa que $\frac{df}{dx} < 0$ e portanto estabilidade do eixo y neste intervalo.

Os resultados da análise da estabilidade das subvariedades de equilíbrio, $y = 0$ e $g = 0$, da variável intermediária se vêem no gráfico da figura 4.4 através do estilo de linha lá utilizado. Para obter os resultados faz-se o mesmo tipo de análise, ou seja, avaliam-se os sinais nas diversas regiões do plano de fase.

Podemos resumir todas estas considerações dizendo que o ponto Q (figura 4.4), localizado sobre $x=0$ separa o semi-eixo $y \geq 0$ em um ramo PQ estável e outro OQ instável. Sobre a curva QDK, QD é o ramo instável enquanto que DK é estável. O ponto P é qualquer ponto situado sobre o eixo y com $y > y_Q$.

Por analogia com o caso analisado na figura 4.3, esperaríamos que o ciclo limite lento-rápido fosse AQQ'DA onde os valores máximo e mínimo da população de predadores são determinados pelos pontos de bifurcação D e Q. Isso não ocorre, no entanto, uma vez que o valor mínimo da população de predadores está, na verdade mais baixo como mostrado na figura 4.4, onde o ciclo limite lento-rápido ABKDA é apresentado. Isto significa que, quando a presa x está quase ausente, a população do predador y decresce de seu valor máximo y_{\max} para um valor y_{\min} que é mais baixo que o valor y_Q no qual o sistema rápido perde estabilidade. (Muratori e Rinaldi, 1989).

Isto pode ser justificado, observando-se que, em uma vizinhança de raio ε em torno do ponto Q, ambos, x e f são da ordem de ε , de forma que $\frac{dx}{dt}$ é também da ordem de ε , uma vez que $\varepsilon \frac{dx}{dt} = x f$. Assim, em um ponto $x > 0$ próximo ao ponto Q, $\frac{dx}{dt}$ é muito pequeno em comparação com $\frac{dy}{dt}$, de forma que $\frac{dy}{dx} = \frac{dy/dt}{dx/dt}$ é muito grande, isto é, a trajetória próxima ao ponto Q é quase vertical. Isto quer dizer que o ciclo limite do tipo lento-rápido desenvolve-se quase verticalmente ao longo do eixo y , a partir da vizinhança do ponto A até a vizinhança do ponto B.

4.3.2 Uma relação entre as densidades máxima e mínima da população de predadores

Muratori e Rinaldi (1992) estabeleceram uma relação entre os valores de y_{\min} e y_{\max} da população de predadores ao longo do ciclo limite como segue.

Considerando o sistema (4.6)-(4.7) e fixando o valor inicial $x_0 = \varepsilon$, para a população de presas e o valor inicial de y_0 da população de predadores em um valor maior que y_Q (região **III** na figura 4.4), isto é,

$$(x_0, y_0) = (\varepsilon, y_0) \text{ onde } y_0 > y_Q,$$

tem-se $\frac{dx}{dt}|_{t=0} < 0$ e $\frac{dy}{dt}|_{t=0} < 0$, e a forma da trajetória passando pelo ponto $\alpha = (\varepsilon, y_0)$ é aquela apresentada na figura 4.5. Seja T , o tempo no qual $x(T) = \varepsilon$ novamente, isto é, o tempo para atingir o ponto $\beta = (\varepsilon, y(T))$.

Das equações (4.6) e (4.7), podemos escrever

$$\frac{\varepsilon}{x} dx = \frac{f(x, y)}{y g(x, y)} dy. \quad (4.8)$$

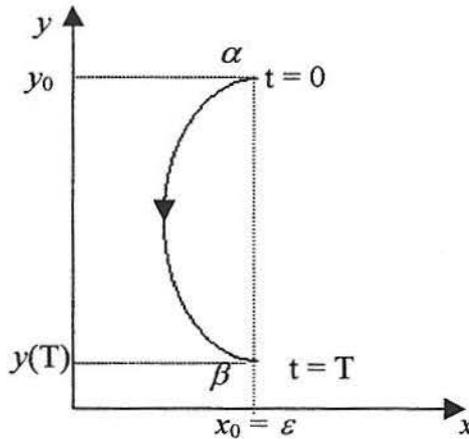


Fig. 4.5 - A trajetória partindo de α até β ao longo da qual as equações (4.6) e (4.7) são integradas.

Integrando o lado direito de (4.8) do ponto α até o ponto β temos

$$\int_{y_\alpha}^{y_\beta} \frac{f(x, y)}{y g(x, y)} dy = 0$$

onde usamos o fato de que $\int_{x_\alpha}^{x_\beta} \frac{\varepsilon}{x} dx = 0$, visto que $x_\alpha = x_\beta$. Finalmente, no limite $\varepsilon \rightarrow 0$, podemos escrever

$$\int_{y_\alpha}^{y_\beta} \frac{f(0, y)}{y g(0, y)} dy = 0. \quad (4.9)$$

Se aplicarmos a equação integral (4.9) para a transição lenta AB do ciclo limite lento-rápido mostrado na figura 4.4, devemos substituir y_α pelo valor máximo $y_{\text{máx}}$ da população de predadores e y_β por y_{min} , o que nos leva à equação

$$\int_{y_{\text{min}}}^{y_{\text{máx}}} \frac{f(0, y)}{y g(0, y)} dy = 0, \quad (4.10)$$

que permite obter o valor de y_{min} , desde que o valor de $y_{\text{máx}}$ seja conhecido.

Da equação (4.10), concluímos que $y_{\min} < y_Q$, pois observamos na figura 4.4, que o ponto B (o valor mínimo que a população de predadores atinge) está abaixo do ponto Q. Isto mostra que ciclos limite do tipo lento-rápido de sistemas presa-predador têm a seguinte propriedade muito peculiar: quando a presa está praticamente ausente, a população de predadores decresce abaixo do valor “limiar” (y_Q na figura 4.4) no qual a população de presas torna-se instável.

Tudo o que foi dito acima sobre presas e predadores vale também para o caso em que a componente rápida é o predador. Em outras palavras, a equação integral (4.10) indica que as densidades máxima e mínima alcançadas durante o ciclo pela componente lenta do ecossistema (seja a população de presas ou a população de predadores) não são independentes.

Nas subseções seguintes, faremos uso da equação integral (4.10) para deduzir a relação entre o valor máximo e o valor mínimo da componente lenta, de alguns ecossistemas de duas espécies, que apresentam ciclos limite do tipo lento-rápido.

4.4 Aplicação do método da perturbação singular ao modelo de Hastings-Powell considerando a população de superpredadores nula

A partir do modelo de Hastings-Powell

$$\frac{dX}{dT} = X \left[R_0^* \left(1 - \frac{X}{K_0} \right) - C_1^* Y \frac{A_1^*}{X + B_1} \right] \quad (4.11)$$

$$\frac{dY}{dT} = Y \left[-D_1 + \frac{X A_1^*}{X + B_1} - \frac{Z A_2^*}{Y + B_2} \right] \quad (4.12)$$

$$\frac{dZ}{dT} = Z \left[-D_2 + C_2^* Y \frac{A_2^*}{Y + B_2} \right] \quad (4.13)$$

apresentado na seção (2.1), e considerando-se adicionalmente $Z = 0$, obtém-se o subsistema

$$\frac{dX}{dT} = X \left[R_0^* \left(1 - \frac{X}{K_0} \right) - Y \frac{A_1^*}{X + B_1} \right] \quad (4.14)$$

$$\frac{dY}{dT} = Y \left[-D_1 + C_1^{*-1} \frac{X A_1^*}{X + B_1} \right]. \quad (4.15)$$

Em (4.11)-(4.13) cinco dos dez parâmetros foram identificados com um asterisco para salientar o aspecto lento-intermediário-rápido (cap.5) do sistema presa-predador-superpredador.

Analogamente, três dos seis parâmetros foram identificados com asterisco em (4.14)-(4.15) para salientar o aspecto lento-rápido do sistema presa-predador.

A presa tem uma dinâmica rápida se sua taxa de crescimento R_0^* for alta e o predador for bastante agressivo, isto é, A_1^* for alto; por outro lado, o predador tem uma dinâmica lenta se for bastante agressivo e se sua taxa de conversão C_1^{*-1} for baixa.

Matematicamente falando, isto corresponde a

$$R_0^* = \frac{R_0}{\varepsilon}, \quad A_1^* = \frac{A_1}{\varepsilon}, \quad C_1^{*-1} = C_1^{-1} \varepsilon \quad (4.16)$$

onde ε é um parâmetro positivo pequeno adimensional.

Considerando (4.16), o sistema (4.14)-(4.15) pode ser escrito como

$$\varepsilon \frac{dX}{dT} = X \left[R_0 \left(1 - \frac{X}{K_0} \right) - Y \frac{A_1}{X + B_1} \right] \quad (4.17)$$

$$\frac{dY}{dT} = Y \left[-D_1 + C_1^{-1} \frac{X A_1}{X + B_1} \right] \quad (4.18)$$

que é um sistema do tipo lento rápido e podemos então através do método da perturbação singular aproximar a solução do sistema.

Escolhendo as variáveis adimensionais

$$x = \frac{X}{K_0}, \quad y = \frac{C_1 Y}{K_0} \quad \text{e} \quad t = R_0 T$$

e utilizando os valores dos parâmetros dados na tabela 2.1, o sistema (4.17)-(4.18) pode ser escrito como o seguinte sistema, na mesma forma do modelo apresentado na seção 4.3.1

$$\varepsilon \frac{dx}{dt} = x f(x, y) = F(x, y) \quad (4.19)$$

$$\frac{dy}{dt} = y g(x, y) = G(x, y) \quad (4.20)$$

onde definimos

$$f(x, y) \equiv (1 - x) - \frac{5y}{1 + b_1 x} \quad (4.21)$$

e

$$g(x, y) \equiv \frac{5x}{1 + b_1 x} - 0,4, \quad (4.22)$$

que nas equações (3.3)-(3.6) denominamos subsistema xy .

Nesta forma, observa-se que quando $f(x, y)$ é finita, $\left| \frac{dx}{dt} \right|$ deve ser muito grande se ε é muito pequeno. Assim a população da espécie x deve variar muito rapidamente até que $f(x, y)$ se torne da ordem de ε . Por isso, x será denominada variável rápida, enquanto y será denominada variável lenta.

O sistema (4.19)-(4.22), considerando ε pequeno, pode ser analisado com o método da perturbação singular que, sob condições de regularidade adequadas, permite aproximar a solução do sistema por uma seqüência de transições ocorrendo em diferentes velocidades.

Começaremos a aplicação do método, como nas seções anteriores, fazendo uma análise das variedades de equilíbrio deste sistema.

4.4.1 Variedades de Equilíbrio do subsistema xy

O sistema (4.19)-(4.22) tem quatro variedades de equilíbrio, apresentadas na figura 4.6.

A variedade de equilíbrio ($F = 0$) da variável rápida é composta de duas sub variedades: a reta $x = 0$ e a parábola

$$y = \frac{(1 + b_1 x)(1 - x)}{5}. \quad (4.23)$$

A variedade de equilíbrio ($G = 0$) da variável lenta também é composta de duas sub variedades: a reta $y = 0$ e a reta

$$x = \frac{4}{50 - 4b_1}. \quad (4.24)$$

O vértice da parábola (4.23) corresponde a (x_v, y_{\max}) onde

$$x_v = \frac{b_1 - 1}{2b_1} \quad \text{e} \quad y_{\max} = \left[\frac{(b_1 + 1)^2}{20b_1} \right]. \quad (4.25)$$

A interseção da parábola com o eixo y obtém-se de (4.23) com $x = 0$ e define

$$y_0 = \frac{1}{5}. \quad (4.26)$$

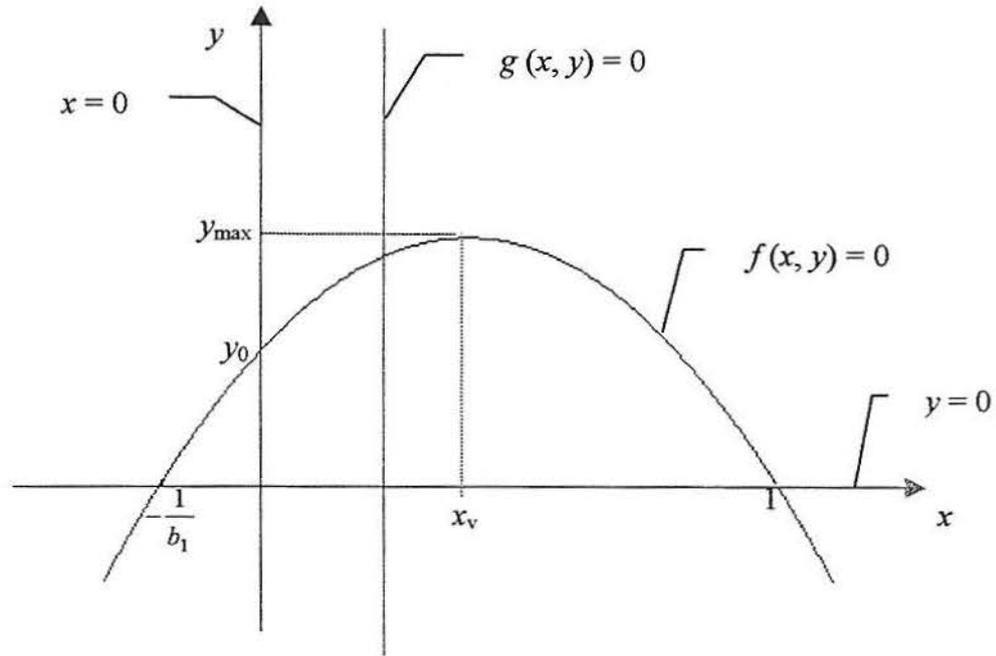


Fig. 4.6 – A geometria das variedades do sistema (4.19)-(4.22). As duas subvariedades de equilíbrio da presa $x = 0$ e $f(x, y) = 0$ e as subvariedades de equilíbrio do predador $y = 0$ e $g(x, y) = 0$.

4.4.2 Análise da Estabilidade das Variedades de Equilíbrio do subsistema xy

O plano de fase para o modelo (4.19)-(4.22) apresenta duas possibilidades que dependem da localização do valor máximo da isóclina $f = 0$ da presa com relação à localização da isóclina $g = 0$ do predador. Se a isóclina $g = 0$ do predador estiver localizada do lado direito do vértice da parábola, isto é, se $\frac{4}{50-4b_1} > x_v$, temos o ponto de equilíbrio (interseção da reta $x = \frac{4}{50-4b_1}$ com a parábola $y = \frac{(1+b_1x)(1-x)}{5}$) estável enquanto que se a isóclina do predador estiver localizada do lado esquerdo do vértice da parábola temos o ponto de equilíbrio instável. Para $x > x_v$ o ponto está, como mostraremos a seguir, sobre a parte estável da variedade de equilíbrio da variável rápida e sobre a parte instável desta variedade no caso contrário. Concentraremos nossa atenção no segundo caso, pois é nele que temos a instabilidade do ponto de equilíbrio e, portanto o possível surgimento de ciclo limite. Os detalhes da análise da estabilidade do ponto podem ser encontrados no capítulo 5.

Mostraremos abaixo, através da análise dos sinais de f e de $\partial f / \partial x$ que os ramos estáveis da variedade de equilíbrio da variável rápida são o eixo y para $y > y_0$ e a parábola (4.23) do lado direito de seu vértice.

Os detalhes da análise são feitos considerando-se a figura 4.7 onde dividimos o plano de fase nas regiões I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X e XI para facilitar a compreensão da análise da estabilidade das variedades de equilíbrio.

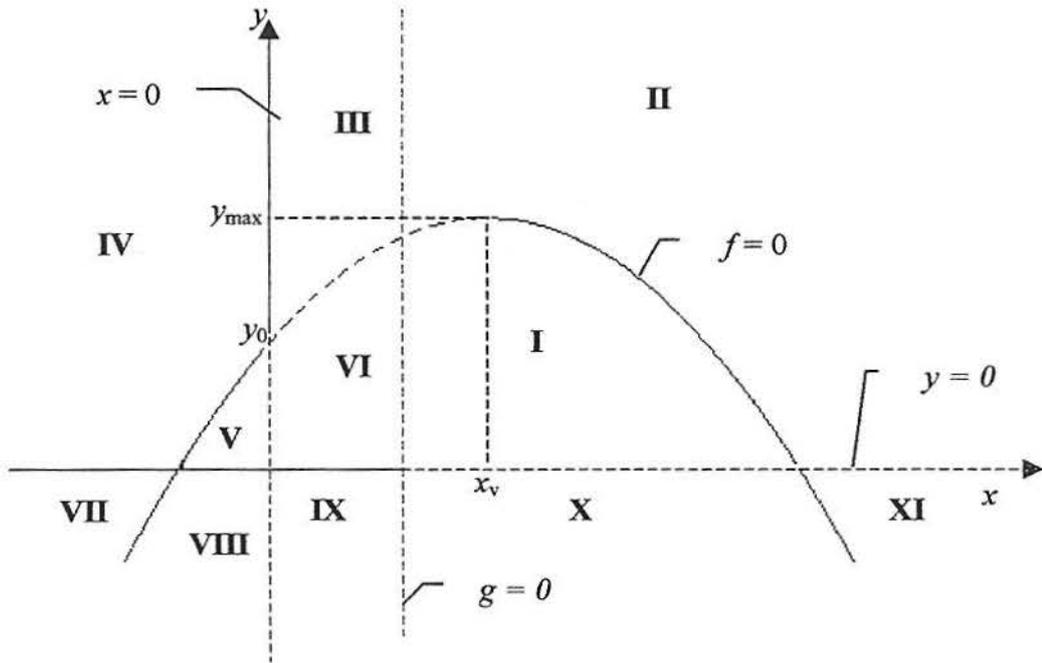


Fig. 4.7 – Análise da estabilidade das variedades de equilíbrio para o modelo (4.19)-(4.22). Linhas tracejadas representam ramos instáveis das variedades de equilíbrio enquanto linhas contínuas representam ramos estáveis destas variedades.

A análise dos sinais nas diversas regiões da figura 4.7 forneceu a tabela 4.3.

região	Sinal de $\frac{dx}{dt}$	Sinal de $\frac{dy}{dt}$
I	positivo	positivo
II	negativo	positivo
III	negativo	negativo
IV	positivo	negativo
V	negativo	negativo
VI	positivo	negativo
VII	positivo	positivo
VIII	negativo	positivo
IX	positivo	positivo
X	positivo	negativo
XI	negativo	negativo

Tab. 4.3 –As regiões do plano de fase dadas na figura 4.7 juntamente com os sinais de $\frac{dx}{dt}$ e $\frac{dy}{dt}$.

Considerando-se a figura 4.7 podemos concluir: o ramo da parábola dada em (4.23), que tem $x > x_v$, onde x_v é o valor de x que corresponde ao vértice desta parábola é estável, uma vez que, ao passarmos da região I para a região II, cruzando este ramo da parábola, no sentido de x crescente, $\frac{dx}{dt}$ passa de valores positivos para valores negativos.

Por outro lado, ao considerarmos o plano de fase para $x < x_v$ (com $x > 0$) temos $\frac{dx}{dt}$ passando de valores negativos para valores positivos ao passarmos da região III para região VI ou da região II para a região I, no sentido de x crescente, o que significa que neste intervalo tem-se a instabilidade deste ramo da variedade de equilíbrio $f = 0$.

A análise da estabilidade da variedade de equilíbrio trivial $x = 0$, ou seja o eixo y pode ser feita de forma similar.

Ao passarmos pelo eixo y , no sentido de x crescente, também temos dois casos:

- para $y < y_0$ tem-se: $\frac{dx}{dt} < 0$ na região V e na região VIII e $\frac{dx}{dt} > 0$ na região VI e na região IX, o que significa que ao atravessarmos o eixo tem-se $\frac{df}{dx} > 0$ e portanto instabilidade do eixo y neste intervalo.

- para $y > y_0$ tem-se: $\frac{dx}{dt} > 0$ na região IV e $\frac{dx}{dt} < 0$ na região III, o que significa que ao atravessarmos o eixo $\frac{df}{dx} < 0$ e portanto estabilidade do eixo y neste intervalo.

Os resultados da análise da estabilidade das variedades de equilíbrio da variável intermediária se vêem no gráfico da figura 4.7 através do estilo de linha lá utilizado. Para obter os resultados faz-se o mesmo tipo de análise, ou seja, avalia-se os sinais dados na tabela 4.3.

4.4.3 A existência de um ciclo limite do tipo Lento-Rápido no subsistema xy

Agora que temos a análise da estabilidade das variedades de equilíbrio vejamos como o método da perturbação singular é usado para detectar a existência de um ciclo limite do tipo lento-rápido para o modelo (4.19)-(4.22).

Consideremos a figura 4.8 onde o sistema (4.19)-(4.22) é considerado com condição inicial $A = (x(0), y(0))$ que não seja demasiadamente próxima da variedade $f(x, y) = 0$. O movimento começa a se dar então de A para B com velocidade rápida pois como $f(x, y)$ é finita $\left| \frac{dx}{dt} \right|$ deve ser muito grande se ε é muito pequeno. A velocidade na direção horizontal é muito grande comparada a velocidade na direção vertical. A justificativa de o movimento se dar da esquerda para a direita é que o ponto A pertence a região I onde $\frac{dx}{dt} > 0$. Quando a trajetória está suficientemente próxima do ponto B (onde $f = 0$), $\frac{dx}{dt}$ diminui consideravelmente e a órbita fica mais lenta. No ponto B a trajetória atravessa a

isóclina $f = 0$ verticalmente e depois move-se ao longo das “costas” do ramo estável BD (de B para C e depois de C para D pois estamos na região II onde $\frac{dy}{dt} > 0$), com velocidade lenta pois $f(x, y)$ está muito próxima de zero e conseqüentemente $\frac{dx}{dt}$ também, até alcançar o máximo da parábola dada em (4.23) que está no ponto D na figura 4.8.

No ponto D acontece uma bifurcação e ocorre novamente um transiente muito rápido com y constante e o sistema vai da vizinhança do ponto D para a vizinhança do ponto E que está sobre a variedade de equilíbrio trivial $x = 0$. Quando a trajetória está suficientemente próxima do ponto E, $\frac{dx}{dt}$ torna-se novamente muito pequena e a trajetória passa a se dar de E para G com velocidade lenta já que apenas y está variando (x está muito próximo de zero). Ao atingir o ponto G, que é um valor mínimo y_{\min} para y o movimento volta a acontecer em velocidade rápida (uma vez que apenas x está variando) até atingir o ponto C, fechando assim o ciclo limite CDEGC.

O ciclo limite lento-rápido certamente não coincide com a linha fechada CDEGC, mas está contido em um tubo de raio ε em torno desta linha.

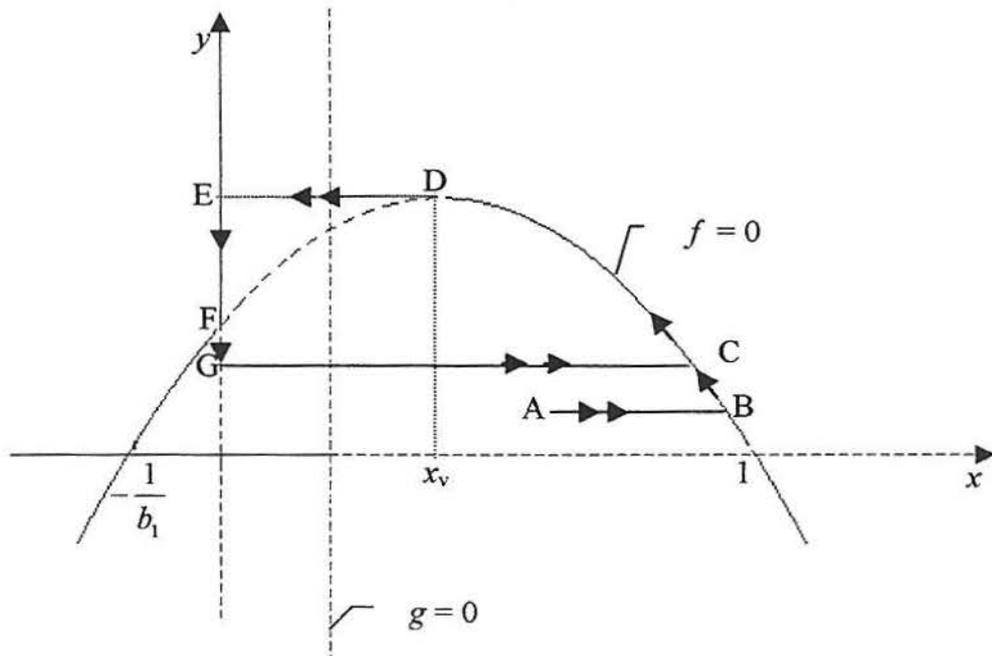


Fig. 4.8 - Um ciclo limite do tipo lento-rápido do sistema (4.19)-(4.22). Transientes rápidos são identificados por setas duplas e transientes lentos por setas simples.

É importante salientar que a existência do ciclo está relacionada com a seguinte condição:

É necessário que a isóclina (4.24) do predador ($g = 0$) tenha $x < x_v$ o que implica

$$\frac{4}{50 - 4b_1} < \frac{b_1 - 1}{2b_1} \quad (4.27)$$

donde conclui-se que $a < b_1 < b$ onde $a = \frac{23 - \sqrt{329}}{4} \approx 1,21$ e $b = \frac{23 + \sqrt{329}}{4} \approx 10,28$. O que em última análise significa que o sistema (4.19)-(4.22) só apresenta comportamento do tipo ciclo limite para valores de b_1 neste intervalo, o que está de acordo com o que foi dito na seção 3.2, onde encontramos neste intervalo os três pontos de equilíbrio do sistema instáveis, podendo assim haver realmente um ciclo limite.

4.4.4 Uma relação entre os valores máximo e mínimo da população de predadores no subsistema xy

Como visto na subseção 4.3.1 o valor de y_{\min} está relacionado com o valor de y_{\max} segundo a equação integral

$$\int_{y_{\min}}^{y_{\max}} \frac{f(0, y)}{y g(0, y)} dy = 0 \quad (4.28)$$

Para o sistema (4.19)-(4.22) e substituindo y_{\max} por $\left[\frac{(b_1 + 1)^2}{20b_1} \right]$, dado em (4.25), a equação (4.28) fornece

$$\int_{y_{\min}}^{y_{\max}} \frac{5y - 1}{0.4y} dy = \frac{5}{2} \left[5 \left(\frac{(b_1 + 1)^2}{20b_1} - y_{\min} \right) - \left(\ln \left(\frac{(b_1 + 1)^2}{20b_1} \right) - \ln y_{\min} \right) \right] = 0 \quad (4.29)$$

onde observa-se que o valor de y_{\min} depende do valor do parâmetro b_1 . A representação gráfica das soluções da equação (4.29) é apresentada na figura 4.9.

Definimos $f_1(y_{\min}) = 5 \left(\frac{(b_1 + 1)^2}{20b_1} - y_{\min} \right)$ e $f_2(y_{\min}) = \ln \left(\frac{(b_1 + 1)^2}{20b_1} \right) - \ln y_{\min}$ e procedemos a determinação de y_{\min} tal que $f_1(y_{\min}) = f_2(y_{\min})$.

Considerando $b_1 = 8$, que está no intervalo desejado, os gráficos de $f_i(y_{\min})$ versus y_{\min} , $i = 1, 2$ estão representados na figura 4.9.

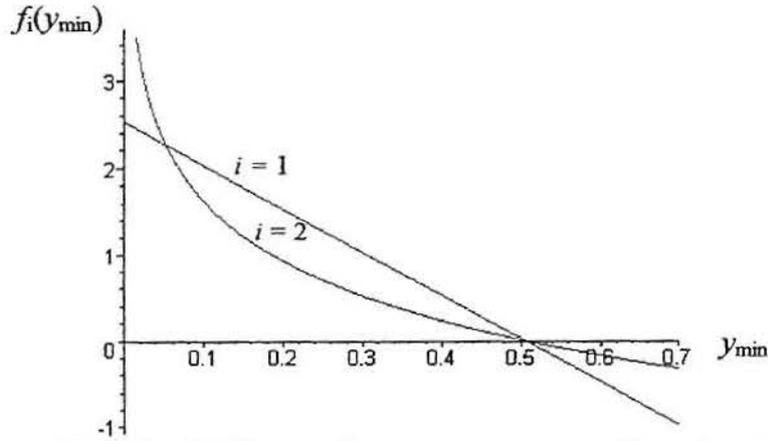


Fig. 4.9 – Gráficos de $f_i(y_{\min})$ versus y_{\min} considerando-se $b_1 = 8$.

As raízes da equação (4.29) foram obtidas através do comando *solve* do software *Maple V* que com uma aproximação de duas casas decimais forneceu $y_{\min} = 0,05$ e $y_{\min} = 0,51$. Esta última coincide com o valor $\left[\frac{(b_1+1)^2}{20b_1} \right]$ que é o valor de y_{\max} , e que evidentemente é solução da equação 4.29. Na figura 4.10, traçamos o atrator correspondente a $b_1 = 8$ donde podemos realmente observar que o menor valor que y atinge durante a transição lenta do ciclo limite considerando-se ε pequeno é aproximadamente 0,05, enquanto que o valor de y_{\max} é aproximadamente 0,51, que é igual ao que se obtém através de (4.25).

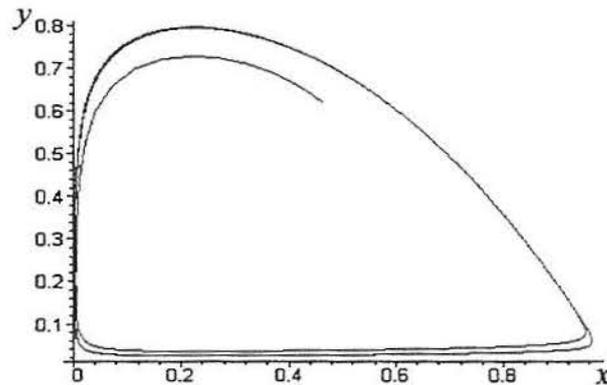


Fig. 4.10 – Solução do subsistema xy considerado com $b_1 = 8$ e condição inicial $(x(0), y(0)) = (0,5, 0,6)$.

É importante observar ainda que quando a presa está quase ausente, a população do predador decresce de seu valor máximo y_{\max} , (ponto E da figura 4.8) para um valor mínimo y_{\min} , (ponto G da figura 4.8), que é mais baixo do que o valor y_0 (ponto F da figura 4.8) no

qual a variável lenta perde estabilidade. Isto pode ser justificado observando que em uma vizinhança de raio ε em torno do ponto y_0 , ambos x e f são da ordem de ε , de forma que $\frac{dx}{dt}$ é também da ordem de ε , uma vez que $\varepsilon \frac{dx}{dt} = xf$. Assim, em um ponto com $x > 0$ próximo ao ponto y_0 , $\frac{dx}{dt}$ é muito pequeno em comparação com $\frac{dy}{dt}$, de forma que $\frac{dy}{dx}$ é muito grande, isto é, a trajetória passando próxima ao ponto y_0 é quase vertical.

Tudo isso pode ser resumido dizendo que um ciclo limite do tipo lento-rápido existe se a variedade de equilíbrio da variável lenta, a saber, $g = 0$ está localizada a esquerda do vértice da variedade de equilíbrio da presa.

4.5 Aplicação do método da perturbação singular ao modelo de Hastings-Powell considerado com a população de presas (X) constante

Consideraremos nesta seção outro subsistema do modelo de Hasting-Powell, apenas com as populações dos dois níveis superiores: Y e Z .

Suponhamos que neste subsistema, a dinâmica de Y , na ausência de Z , seja descrita pela equação logística:

$$\frac{dY}{dT} = Y \left[R_0 \left(1 - \frac{Y}{K_0} \right) \right] \quad (4.30)$$

Tal sistema, sendo assim, possui a forma

$$\frac{dY}{dT} = Y \left[R_0^* \left(1 - \frac{Y}{K_0} \right) - Z \frac{A_2^*}{Y + B_2} \right] \quad (4.31)$$

$$\frac{dZ}{dT} = Z \left[-D_2 + Y \frac{A_2^* C_2^*}{Y + B_2} \right]. \quad (4.32)$$

Três dos seis parâmetros em (4.31)-(4.32) foram considerados com asterisco, de forma similar ao que foi feito na seção 4.4.2, devido as seguintes considerações especiais, necessárias para garantir um sistema do tipo lento-rápido. A espécie Y (predadores) tem uma dinâmica rápida se sua taxa de crescimento intrínseco R_0^* for alta e se o superpredador for bastante agressivo, ou seja, A_2^* for alta, enquanto que o superpredador Z tem uma dinâmica lenta se sua taxa de conversão C_2^* for baixa.

Matematicamente falando, isso corresponde a

$$R_0^* = \frac{R_0}{\varepsilon}, \quad A_2^* = \frac{A_2}{\varepsilon}, \quad C_2^* = C_2 \varepsilon \quad (4.33)$$

onde ε é um parâmetro positivo pequeno adimensional.

Considerando (4.33), o sistema (4.31)-(4.32) pode ser escrito como

$$\varepsilon \frac{dY}{dT} = Y \left[R_0 \left(1 - \frac{Y}{K_0} \right) - Z \frac{A_2}{Y + B_2} \right] \quad (4.34)$$

$$\frac{dZ}{dT} = Z \left[-D_2 + Y \frac{A_2 C_2}{Y + B_2} \right] \quad (4.35)$$

que é um sistema do tipo lento-rápido. Escolhendo as variáveis adimensionais

$$y = \frac{Y}{K_0}, \quad z = \frac{Z}{K_0} \quad \text{e} \quad t = R_0 T$$

o sistema (4.34)-(4.35) na sua forma adimensional pode ser escrito como segue.

A dinâmica de y na ausência de z pode ser descrita por

$$\frac{dy}{dt} = y(1 - y) \quad (4.36)$$

e sendo assim o sistema (4.34)-(4.35) na sua forma adimensional, considerando-se os valores da tabela 2.1, pode ser escrito como

$$\varepsilon \frac{dy}{dt} = y h(y, z) = H(y, z) \quad (4.37)$$

$$\frac{dz}{dt} = z w(y) = W(y) \quad (4.38)$$

onde definimos

$$h(y, z) \equiv (1 - y) - \frac{0,1z}{1 + 2y} \quad (4.39)$$

e

$$w(y) \equiv \frac{0,1y}{1 + 2y} - 0,01, \quad (4.40)$$

que nas equações (3.7)-(3.10) denominamos subsistema yz .

No sistema (4.37)-(4.40), $\frac{0,1yz}{1 + 2y}$ é o termo de interação entre y e z e $0,01$ é a taxa de mortalidade de z .

Salientamos que, nas equações (4.39)-(4.40), considerar a população x como constante, foi incorporado através da inclusão de uma capacidade de suporte para a população y , visto que esta passou a ocupar o nível mais baixo (a base) da cadeia trófica.

De forma similar ao que foi feito para o subsistema xy , analisaremos a dinâmica do sistema (4.37)-(4.40) através do método da perturbação singular.

Variedades de equilíbrio do subsistema $(y z)$

O sistema (4.37)-(4.40) possui quatro variedades de equilíbrio apresentadas na figura 4.11.

A variedade de equilíbrio da variável rápida ($H = 0$) é composta de duas sub-variedades: $y = 0$ e a parábola

$$z = -20y^2 + 10y + 10. \quad (4.41)$$

A variedade de equilíbrio da variável lenta ($W = 0$) também é composta de duas sub-variedades: $z = 0$ e a reta

$$y = \frac{1}{8}. \quad (4.42)$$

Desta forma, a variedade de equilíbrio da variável rápida (y) é composta pela parábola (4.40) e pelo eixo z .

O vértice da parábola (4.41) corresponde a (y_v, z_{\max}) onde $y_v = \frac{1}{4}$ e $z_{\max} = \frac{45}{4}$ (ponto M da figura 4.11). A intersecção da parábola com o eixo z se dá em $z_0 = 10$ (ponto N da figura 4.11).

Visto que a geometria das variedades de equilíbrio é a mesma daquelas apresentadas na subseção 4.4.2 a análise dos sinais de h e de dh/dy mostra que os ramos estáveis da variedade lenta são (para $y > 0$ e $z > 0$) o eixo z para $z > z_0$ e o ramo da parábola (4.41) que tem $y > y_v$, onde y_v é dado pela primeira coordenada do ponto L, a saber,

$$L = \left(\frac{1}{4}, \frac{45}{4} \right). \quad (4.43)$$

Utilizando a equação integral (4.10), vista na subseção 4.3.2, obtemos

$$100 \left[\frac{1}{10} (z_{\max} - z_{\min}) - (\ln z_{\max} - \ln z_{\min}) \right] = 0 \quad (4.44)$$

que, sendo $z_{\max} = \frac{45}{4}$, fornece

$$100 \left[\frac{1}{10} \left(\frac{45}{4} - z_{\min} \right) - \left(\ln \frac{45}{4} - \ln z_{\min} \right) \right] = 0 \quad (4.45)$$

que é a equação que fornece o valor para z_{\min} (ponto O da figura 4.11), independente do valor de b_1 .

As raízes da equação (4.45) foram obtidas através do comando *solve* do software *Maple V*, que com uma aproximação de duas casas decimais forneceu $y_{\min} = 8,85$ e $y_{\min} = 11,25$. Esta última coincide com o valor $\frac{45}{4}$ que é o valor de y_{\max} , e que evidentemente é solução da equação 4.45. Nas figuras 3.4 e 3.5, traçamos o atrator correspondente a $b_1 = 8$ donde podemos realmente observar que o menor valor que a população de predadores (y_{\min}) atinge durante a transição lenta do ciclo limite considerando-se ε pequeno é aproximadamente 8,85, enquanto que o maior valor que a população de predadores atinge (y_{\max}) é aproximadamente 11,25.

A geometria do ciclo limite é a mesma do ciclo gerado pela interação entre as espécies x e y (que caracterizamos na seção 4.4.2 como subsistema xy).

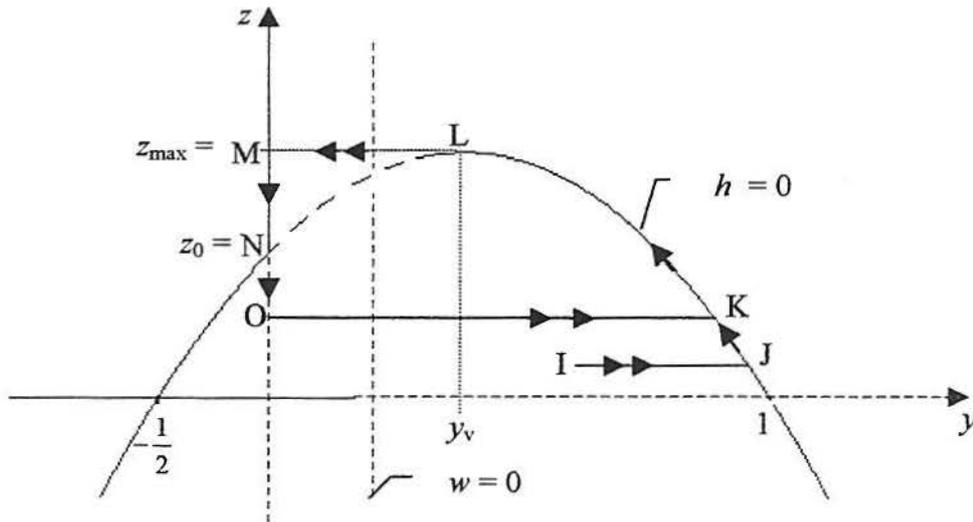


Fig. 4.11- Um ciclo limite do tipo lento-rápido do sistema (3.37)-(3.40). Transientes rápidos são identificados por setas duplas e transientes lentos por setas simples.

Podemos resumir tudo o que foi dito na seção 4.5.1 dizendo que novamente um ciclo limite do tipo lento-rápido existe, pois a isóclina da variável lenta separa os dois ramos estáveis da variedade de equilíbrio da variável rápida.

Certamente, neste caso o ciclo limite também não coincide com a linha KLMOK, mas está contido em um tubo de raio ε em torno desta linha.

5 DETECTANDO CICLOS LIMITE DO TIPO LENTO-RÁPIDO ATRAVÉS DO PRINCÍPIO DA SEPARAÇÃO EM SISTEMAS TRIDIMENSIONAIS

A prova da existência de ciclos limite e sua determinação, em particular em sistemas de ordem maior que dois, não é uma tarefa fácil. Muratori e Rinaldi (1991), apresentaram o método que utilizamos no capítulo 4, e como dissemos chamado *princípio da separação*, também para a determinação de ciclos limite do tipo lento-rápido em sistemas de três variáveis com dinâmica altamente diferenciada (escalas de tempo bem distintas). Alguns exemplos são: fitoplâncton - zooplâncton - peixe (componente rápida é o elemento da base da cadeia); árvore - praga de insetos - pássaros (componente rápida é o elemento intermediário da cadeia); hospedeiro - parasita - hiperparasita (componente rápida é o elemento do topo da cadeia). A existência destes ciclos é novamente baseada em métodos de perturbação singular. Para mostrar como estes podem ser usados, nos referiremos, primeiro a um sistema genérico de terceira ordem e depois ao sistema tridimensional de Hastings-Powell, que procura descrever, como visto no capítulo 2, uma cadeia alimentar com três espécies interagentes, e que considera tempos de resposta bem distintos, para cada uma das três espécies envolvidas.

5.1 Aplicação do método da perturbação singular a um sistema tridimensional genérico

Consideremos um sistema do tipo

$$\varepsilon \delta \frac{dx}{dt} = F(x(t), y(t), z(t)) \quad (5.1)$$

$$\varepsilon \frac{dy}{dt} = G(x(t), y(t), z(t)) \quad (5.2)$$

$$\frac{dz}{dt} = H(x(t), y(t), z(t)) \quad (5.3)$$

onde ε e δ são constantes adimensionais positivas pequenas que escalam a dinâmica das três variáveis. Este modelo contempla, portanto, três níveis de dinâmica: a população de presas x varia rapidamente, a população de superpredadores z varia lentamente, enquanto que a população de predadores y varia com uma velocidade intermediária. Assim x , y e $z \in \mathfrak{R}_+$ são, respectivamente, as componentes rápida, intermediária e lenta do sistema.

A seguir, mostra-se usando o método de perturbação singular, de forma similar ao que fizemos no capítulo 4 que os transientes e os ciclos limite podem ser decompostos em transições rápida, intermediária e lenta.

Dada uma condição inicial $(x(0), y(0), z(0))$, a variável lenta (z) e a variável intermediária (y) são “congeladas” em seus valores iniciais, enquanto x varia muito rapidamente, de acordo com a equação

$$\frac{dx}{d\tau_1} = F(x(\tau_1), y(0), z(0)), \quad \tau_1 = \frac{t}{\varepsilon\delta} \quad (5.4)$$

Assim, $x(\tau_1)$ tenderá a um equilíbrio estável x^* de (5.4), que depende da condição inicial, e escreveremos esta dependência como $x^*(x(0), y(0), z(0))$.

Uma vez que o estado do sistema tenha alcançado o equilíbrio estável da variedade de equilíbrio da variável rápida

$$F(x, y, z) = 0, \quad (5.5)$$

a escala de tempo da evolução muda e a variável com dinâmica intermediária y torna-se ativa. Isto é equivalente a dizer que podemos considerar o sistema intermediário

$$\frac{dy}{d\tau_2} = G(x^*(x(0), y(\tau_2), z(0)), y(\tau_2), z(0)), \quad \tau_2 = \frac{t}{\varepsilon} \quad (5.6)$$

com a variável z ainda “congelada”. A variável y tende então a um equilíbrio estável de sua variedade de equilíbrio

$$G(x, y, z) = 0. \quad (5.7)$$

Assim, o sistema se aproxima de um ponto caracterizado por $F = G = 0$ e um movimento lento é ativado, de acordo com a equação (5.3), sujeito às restrições (5.5) e (5.7).

Em resumo, referimo-nos à figura 5.1, onde trajetórias com baixa, intermediária e alta velocidade são indicadas respectivamente, com uma, duas e três setas. Uma primeira transição em alta velocidade ($\tau_1 = t / \varepsilon\delta$) desenvolve-se com y e z constantes e leva o sistema de $(x(0), y(0), z(0))$ (ponto A na figura 5.1) para um equilíbrio estável da variedade de equilíbrio da variável rápida $F = 0$ (ponto B na figura 5.1). E depois, uma transição em velocidade intermediária ($\tau_2 = t / \varepsilon$) acontece sobre esta variedade de equilíbrio de x até que um equilíbrio $y^*(x(0), y(0), z(0))$ da equação (5.6) seja atingido (segmento BC). Finalmente, uma terceira transição (segmento CD na figura 5.1)) desenvolve-se em baixa velocidade ao longo da linha obtida através da interseção da variedade $F = 0$ com a variedade $G = 0$, e alcança um equilíbrio (ponto D na figura 5.1) onde $H = 0$.

O resultado final é que a linha ABCD na figura 5.1 aproxima a solução do sistema, no sentido que a trajetória real está contida em um tubo em torno desta linha; o raio deste tubo tende a zero com ε e δ .

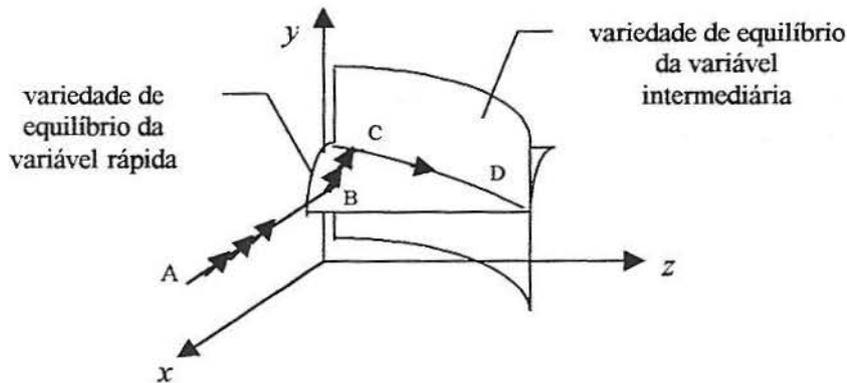


Fig. 5.1 - Trajetórias rápida, intermediária e lenta em um sistema de três componentes com escalas de tempo bem distintas. Segmentos com, uma, duas e três setas indicam velocidades lenta, intermediária e rápida, respectivamente.

Quando o sistema rápido e/ou intermediário tem múltiplos equilíbrios, a figura é mais complexa como mostra a figura 5.2 para um sistema de terceira ordem hipotético. Na figura 5.2 podemos observar que a terceira transição termina no ponto D, onde a variedade de equilíbrio do sistema intermediário perde estabilidade (bifurcação com relação a z). Por esta razão, uma nova transição desenvolve-se em velocidade intermediária sobre a variedade de equilíbrio da variável rápida até que um novo equilíbrio da variável intermediária (ponto E) seja alcançado. Então um movimento lento acontece ao longo da interseção das variedades das variáveis rápida e intermediária (linha EF). No ponto F a variedade de equilíbrio da variável rápida perde estabilidade (bifurcação com relação a y), e uma transição rápida (segmento FG) leva o sistema para um novo equilíbrio estável da variedade da variável rápida. A partir deste ponto, um movimento em velocidade intermediária acontece, e a seqüência de transições continua de forma similar ao que acabamos de descrever, terminando em um ponto de equilíbrio ou fechando um ciclo.

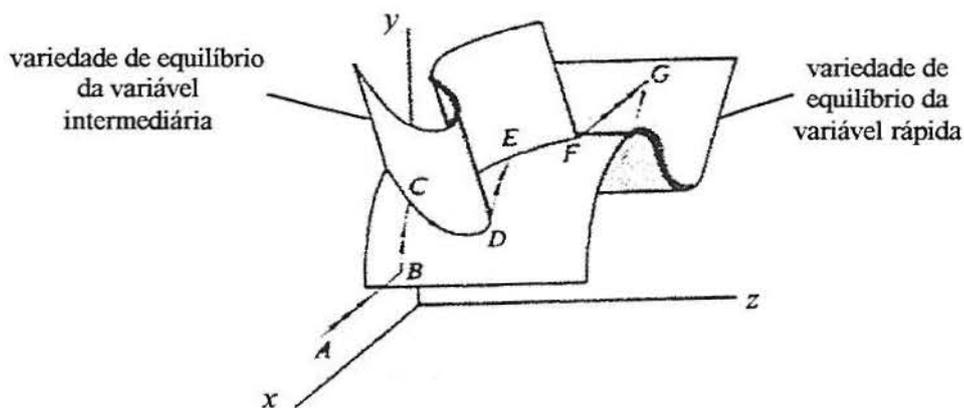


Fig. 5.2 - Uma trajetória ABCDEFG em um sistema de três componentes com escalas de tempo bem distintas e múltiplos equilíbrios dos sistemas rápido e intermediário.

É importante observar que as transições rápidas e intermediárias (com exceção das duas primeiras) são transições catastróficas saltando de uma parte estável para outra também estável da mesma variedade de equilíbrio, que constitui uma superfície de catástrofe. Comportamento diferente deste pode ser encontrado em sistemas nos quais as bifurcações dos sistemas intermediário (rápido), se originam em valores onde $y = 0$ ($x = 0$). Em tais casos, a trajetória desenvolve-se ainda algum tempo, ao longo da parte instável de uma variedade depois do ponto de bifurcação, antes de “saltar” para uma nova parte estável da variedade. Nas próximas seções trataremos com uma cadeia alimentar onde se pode observar este tipo de comportamento e onde veremos que pontos de bifurcação localizados sobre variedades triviais são possíveis, o que não é surpreendente, uma vez que, observações de campo mostram que ciclos limite em ecossistemas são frequentemente caracterizados por períodos de presença endêmica de alguma população.

5.2 Aplicação do método da perturbação singular ao sistema de Hastings-Powell

Consideremos a cadeia alimentar

$$\varepsilon \delta \frac{dx}{dt} = x \left[r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{a_1 y}{b_1 + x} \right] = x f(x, y) = F(x, y) \quad (5.8)$$

$$\varepsilon \frac{dy}{dt} = y \left[\frac{c_1 x}{b_1 + x} - d_1 - \frac{a_2 z}{b_2 + y} \right] = y g(x, y, z) = G(x, y, z) \quad (5.9)$$

$$\frac{dz}{dt} = z \left[\frac{c_2 y}{b_2 + y} - d_2 \right] = z h(y) = H(y, z) \quad (5.10)$$

que é o modelo de Hastings-Powell apresentado no capítulo 2, considerando-se nas equações (2.1)-(2.3), $A_1 = c_1$, $A_2 = a_2$, $B_1 = b_1$, $B_2 = b_2$, $D_1 = d_1$, $D_2 = d_2$ e onde o inverso do fator de conversão $C_1 = \frac{a_1}{c_1}$ e o fator de conversão $C_2 = \frac{c_2}{a_2}$. Os parâmetros r , K , a_i , b_i , c_i , d_i para $i = 1, 2$ considerados nas equações (5.8)-(5.10) são positivos.

O sistema (5.8)-(5.10) com ε e δ pequenos pode ser analisado com o método de perturbação singular, que permite aproximar sua solução por uma seqüência de transições que ocorrem em diferentes velocidades.

5.2.1 Condições de Persistência

Visto que a espécie do topo de uma cadeia alimentar se extingue se alguma das outras populações se extingue, tem-se que a persistência das espécies depende somente do comportamento do sistema (5.8)-(5.10) na vizinhança dos equilíbrios positivos e dos ciclos limite do subsistema presa-predador (5.8)-(5.9) considerado com $z = 0$. Mais precisamente,

as populações persistem se o acréscimo, ao sistema xy , de um pequeno número de superpredadores z der origem a invasão do octante positivo $\left(\frac{dz}{dt} > 0\right)$ tanto do equilíbrio positivo quanto do ciclo limite que estavam sobre o plano xy .

Na cadeia alimentar dada pelas equações (5.8)-(5.9), vamos supor que exista somente um equilíbrio $E^* = (x^*, y^*, 0)$ positivo e possivelmente apenas um ciclo limite positivo $\tilde{\Gamma}$.

Para que $\frac{dz}{dt} > 0$ em (5.10) para pequenos valores de z na vizinhança de E^* devemos ter

$$\frac{c_2 y^*}{b_2 + y^*} > d_2 \quad (5.11)$$

e no caso em que $\tilde{\Gamma}$ exista

$$\frac{c_2}{T} \int_0^T \frac{\tilde{y}(t)}{b_2 + \tilde{y}(t)} dt > d_2 \quad (5.12)$$

onde T é o período do ciclo limite $\tilde{\Gamma}$.

A seguir, usaremos (5.11), (5.12) e o método da perturbação singular para obter condições explícitas de persistência para o sistema (5.8)-(5.10). Faremos $z = 0$ em (5.9) e eliminaremos ε em (5.8)-(5.9) obtendo assim o sistema

$$\delta \frac{dx}{dt} = x \left[r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{a_1 y}{b_1 + x} \right] = x f(x, y) = F(x, y) \quad (5.13)$$

$$\frac{dy}{dt} = y \left[\frac{c_1 x}{b_1 + x} - d_1 \right] = y g(x) = G(x, y) \quad (5.14)$$

que é um modelo presa-predador de segunda ordem do tipo lento-rápido e pode também ser analisado através do método da perturbação singular.

As variedades de equilíbrio do sistema (5.13)-(5.14) são:

- a) para a população (x) de presas

$$x = 0$$

$$y = \frac{r}{a_1} \left(1 - \frac{x}{K} \right) (b_1 + x) \quad (5.15)$$

- b) para a população (y) de predadores

$$y = 0$$

$$x = \frac{d_1 b_1}{c_1 - d_1} \quad (5.16)$$

Fazendo $f(x^*, y^*) = 0$ e $g(x^*, y^*) = 0$, obtém-se o ponto de equilíbrio (x^*, y^*) , onde há persistência das duas espécies, cujas coordenadas são dadas por

$$x^* = \frac{b_1 d_1}{c_1 - d_1} \quad \text{e} \quad y^* = \frac{r b_1 c_1 K [K(c_1 - d_1) - b_1 d_1]}{a_1 (c_1 - d_1)^2} \quad (5.17)$$

que possui significado biológico para

$$c_1 > d_1 \quad (5.18a)$$

e

$$K(c_1 - d_1) > b_1 d_1. \quad (5.18b)$$

A parábola (5.15) tem raízes $x = K$ e $x = -b_1$, vértice $V(x_v, y_{\max})$ dado por

$$x_v = \frac{K - b_1}{2} \quad (5.19a)$$

$$y_{\max} = \frac{r}{4a_1 K} (K + b_1)^2 \quad (5.19b)$$

e intercepta o eixo y em

$$y_0 = \frac{r b_1}{a_1}. \quad (5.20)$$

Os resultados da análise de estabilidade, geometria das variedades e conseqüente natureza dos atratores do sistema (5.13)-(5.14) são resumidos a seguir, e a figura 5.3 é parte importante desta análise.

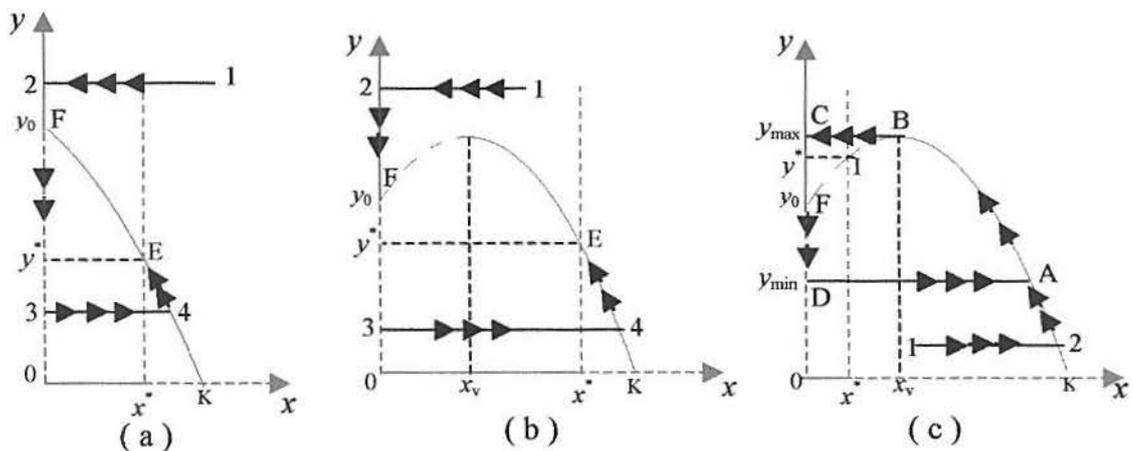


Fig. 5.3 – Trajetórias do subsistema presa-predador (5.13)– (5.14). As trajetórias tendem a um ponto de equilíbrio E (estável) nos casos apresentados em (a) e (b) e tendem a um ciclo limite que contorna um ponto de equilíbrio instável (I) no caso (c). Linhas azuis e vermelhas tracejadas representam instabilidade das variedades de equilíbrio enquanto linhas contínuas representam estabilidade.

A matriz Jacobiana associada ao sistema (5.13)-(5.14) é dada por

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} \frac{1}{\delta} \frac{\partial F}{\partial x} & \frac{1}{\delta} \frac{\partial F}{\partial y} \\ \frac{\partial G}{\partial x} & \frac{\partial G}{\partial y} \end{bmatrix} \quad (5.21)$$

onde

$$\frac{\partial F}{\partial x} = f(x, y) + x \frac{\partial f}{\partial x} = r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{a_1 y}{b_1 + x} + x \left[-\frac{r}{K} + \frac{a_1 y}{(b_1 + x)^2} \right]$$

$$\frac{\partial F}{\partial y} = x \frac{\partial f}{\partial y} = x \left(-\frac{a_1}{b_1 + x} \right)$$

$$\frac{\partial G}{\partial x} = y \frac{dg}{dx} = y \frac{c_1 b_1}{(b_1 + x)^2}$$

$$\frac{\partial G}{\partial y} = g(x) = \frac{c_1 x}{b_1 + x} - d_1$$

A matriz (5.21) calculada no ponto de equilíbrio (x^*, y^*) dado em (5.17) fornece

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} \frac{1}{\delta} x^* \frac{r}{K} \frac{(K - b_1 - 2x^*)}{b_1 + x^*} & \frac{1}{\delta} -x^* \frac{a_1}{b_1 + x^*} \\ y^* \frac{c_1 b_1}{(b_1 + x^*)^2} & 0 \end{bmatrix} \quad (5.22)$$

que possui $\det \mathbf{J} > 0$. Para $x^* > \frac{K - b_1}{2} = x_v$, $\text{tr } \mathbf{J} < 0$ o que permite concluir que o ponto de equilíbrio (x^*, y^*) é estável (ver apêndice C) nas partes (a) e (b) da figura 5.3. Na parte (c) da figura 5.3 o ponto é instável uma vez que $x^* < x_v$ fornece $\text{tr } \mathbf{J} > 0$.

A análise das subvariedades de equilíbrio (análoga a da subseção 4.4.2) permite concluir:

- a subvariedade $x = 0$ é estável para $y > y_0$.
- a subvariedade $y = 0$ é estável para $x < x^*$.
- a subvariedade $f = 0$ é estável para $x^* > \frac{K - b_1}{2} = x_v$.
- a subvariedade $g = 0$ é instável.

No caso em que o ponto de equilíbrio é instável, o atrator é um ciclo limite $\tilde{\Gamma}$ que contorna o ponto como já mostramos na subsecção 4.2. Este ciclo limite é composto por duas transições com velocidade intermediária (AB, CD) e duas transições com velocidade rápida (BC, DA), parte (c) na figura 5.3. É importante observar que as transições lentas caracterizadas pela presença endêmica da presa (segmentos 23 nas figuras (5.3(a)) e (5.3 (b)) e CD na figura (5.3 (c)) desenvolvem-se por um tempo sobre a parte estável da subvariedade de equilíbrio trivial da variável rápida (segmentos 2F e CF) e depois sobre a parte instável desta subvariedade (segmentos F3 e FD). O mesmo tipo de comportamento será detectado no sistema (5.8)-(5.10). A seguir temos as condições sobre os parâmetros identificando os três casos.

CASO 1 ($x_v < 0$):

O valor de x que corresponde ao vértice da parábola (5.15), a saber $x_v = \frac{K-b_1}{2}$ é negativo, o que fornece

$$K < b_1.$$

CASO 2 ($x_v > 0$ e $x_v < x^*$):

O valor de x que corresponde ao vértice da parábola (5.15), $x_v = \frac{K-b_1}{2}$ é positivo, e $x_v < x^*$ o que fornece

$$K > b_1$$

$$K(c_1 - d_1) < b_1(c_1 + d_1).$$

CASO 3 ($x_v > 0$ e $x^* < x_v$):

O valor de x que corresponde ao vértice da parábola (5.15), $x_v = \frac{K-b_1}{2}$ é positivo e $x^* < x_v$, donde obtém-se respectivamente

$$K > b_1$$

$$K(c_1 - d_1) > b_1(c_1 + d_1).$$

O menor valor que a população de predadores (y) atinge ao longo do ciclo limite é dado por y_{\min} que é solução de (ver equação 4.10)

$$\frac{y_{\min}}{y_0} - \log \frac{y_{\min}}{y_0} = \frac{y_{\max}}{y_0} - \log \frac{y_{\max}}{y_0} \quad (5.23)$$

com y_0 dado em (5.20).

Nenhuma das condições acima depende de δ , mas o ciclo limite apresentado na figura 5.3 (c) é limitado por y_{\max} e y_{\min} somente quando δ é pequeno (ver seção 4.3.2).

Para cada um dos três casos considerados, podemos mostrar uma condição de persistência. As duas primeiras decorrem imediatamente de (5.11) (elas são portanto independentes de ε e δ), enquanto que a terceira requer δ pequeno.

Teorema 1: *Se, nos casos 1 e 2, os parâmetros (b_2, c_2, d_2) do superpredador forem tais que*

$$c_2 y^* > d_2 (b_2 + y^*), \quad (5.24)$$

então o sistema (5.8)-(5.10) é persistente (para qualquer valor de ε e δ).

Teorema 2: *Se, no caso 3, os parâmetros (b_2, c_2, d_2) do superpredador forem tais que*

$$c_2 y_{\min} > d_2 (b_2 + y_{\min}) \quad (5.25)$$

então o sistema (5.8)-(5.9) é persistente para δ suficientemente pequeno (e para qualquer valor de ε).

Prova do Teorema 2: Para $\delta \rightarrow 0$, o ciclo $(\tilde{x}(t), \tilde{y}(t))$ tem $\tilde{y}(t) \geq y_{\min}$, de forma que, no limite, (5.25) implica que

$$\frac{c_2 \tilde{y}(t)}{b_2 + \tilde{y}(t)} > d_2. \quad (5.26)$$

Integrando sobre um período completo T , (5.26) torna-se

$$\frac{c_2}{T} \int_0^T \frac{\tilde{y}(t)}{b_2 + \tilde{y}(t)} dt > d_2$$

que é exatamente (5.12).

Segundo Muratori e Rinaldi (1992) a condição (5.25), juntamente com as relações identificadas no caso 3 que por eles estavam sendo apresentadas, constituíam naquela ocasião as primeiras condições explícitas na literatura que garantiam a persistência de uma cadeia alimentar no caso de comportamento cíclico do subsistema presa-predador.

Devemos notar também, que se as eficiências $e_i = \frac{c_i}{d_i}$, $i = 1, 2$ dos dois predadores forem suficientemente altas, o sistema é sempre persistente.

5.2.2 Transientes e Atratores do sistema tridimensional

Mostraremos a partir de agora que, para valores adequados dos parâmetros e para ε e δ suficientemente pequenos, o sistema (5.13)-(5.14) tem um único atrator que é um ponto de equilíbrio ou um ciclo limite de baixa frequência. Estes resultados são ilustrados com figuras que mostram claramente a estrutura do atrator e a geometria das trajetórias que levam ao atrator.

Antes de iniciarmos uma análise separada dos casos 1-3 é importante observar que as três variedades de equilíbrio do sistema (5.8)-(5.10) são compostas por uma

subvariedade trivial (uma das faces do espaço de fase) e por uma subvariedade não trivial. As subvariedades não triviais podem ser escritas como:

a) subvariedade da presa

$$y = \alpha(x) = \frac{r}{a_1} \left(1 - \frac{x}{K}\right) (b_1 + x) \quad (5.27)$$

paralela ao eixo z .

b) subvariedade do superpredador

$$y = \gamma = \frac{b_2 d_2}{c_2 - d_2} = \frac{b_2}{e_2 - 1} \quad (5.28)$$

paralela ao plano xz .

c) subvariedade do predador

$$y = \beta(x, z) = -b_2 + \frac{\alpha_2 z (b_1 + x)}{[c_1 x - d_1 (b_1 + x)]} \quad (5.29)$$

não é paralela a nenhum dos eixos.

Mostraremos que para cada um dos três casos explicitados anteriormente, existem três possibilidades que dependem das posições relativas das subvariedades acima discriminadas.

CASO 1:

A subvariedade de equilíbrio não trivial da variável rápida ($f(x, y) = 0$), dada pela parábola (5.27) tem seu valor máximo (y_{\max}) para um valor de x negativo e está representada nas figuras 5.4, 5.5 e 5.6.

Os resultados da análise da estabilidade linear das subvariedades de equilíbrio da variável rápida (x), fornecidos na seção anterior, permitem concluir que a subvariedade de equilíbrio não trivial $f = 0$ é estável para todo x positivo e que a subvariedade de equilíbrio trivial $x = 0$ é estável somente para $y > y_0$.

Da equação (5.27), obtida de $f(x, y) = 0$, tem-se que para cada valor de y , correspondem os seguintes equilíbrios:

$$x_{+,-} = \frac{(k - b_1) \pm \sqrt{(k - b_1)^2 + 4k(kb_1 + y)}}{2k}$$

Lembrando que neste caso $k < b_1$ tem-se $x_+ > 0$ e $x_- < 0$ donde podemos concluir que o sistema rápido tem um único equilíbrio (não trivial), dado por x_+ , para cada valor positivo de y . Isto implica que a primeira transição rápida começando em $(x(0), y(0), z(0))$ vá, em direção à variedade trivial da variável rápida, se $y(0)$ é suficientemente grande (ponto 1 nas figuras 5.4, 5.5 e 5.6) onde $y(0) > y_0$ e em direção à variedade de equilíbrio não trivial da variável rápida ($f = 0$) no caso contrário (ponto 2 nas figuras 5.4, 5.5 e 5.6).

No caso onde $y(0) > y_0$, quando a trajetória alcança a face yz , o sistema intermediário torna-se ativo e y decresce em velocidade intermediária e com z constante ao longo do plano $x = 0$. Como podemos observar na figura 5.4, este processo continua, passando pelo valor de bifurcação y_0 , ao longo da parte instável da variedade $x = 0$ até que um “salto” aconteça e leve o estado do sistema até um ponto localizado sobre a variedade de equilíbrio estável não trivial ($f = 0$) da variável rápida.

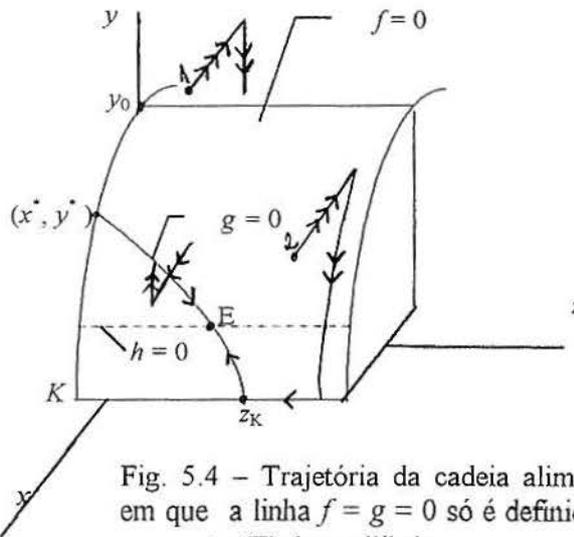


Fig. 5.4 - Trajetória da cadeia alimentar (5.8)-(5.10) no caso em que a linha $f = g = 0$ só é definida para $z < z_k$. O atrator é um ponto (E) de equilíbrio.

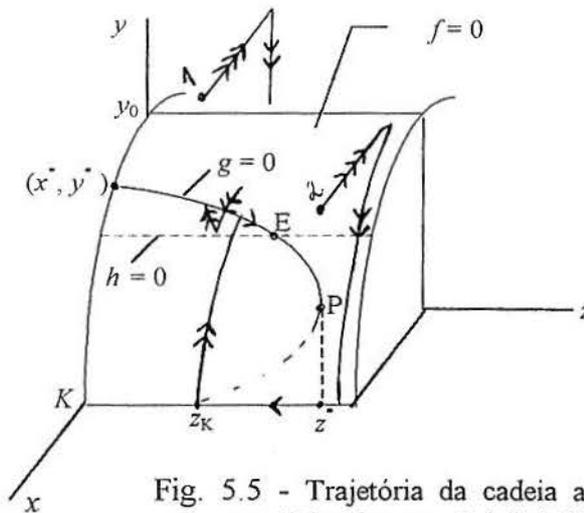


Fig. 5.5 - Trajetória da cadeia alimentar (5.8)-(5.10) no caso em que a linha $f = g = 0$ é definida para $z < z^*$. O atrator é um ponto (E) de equilíbrio.

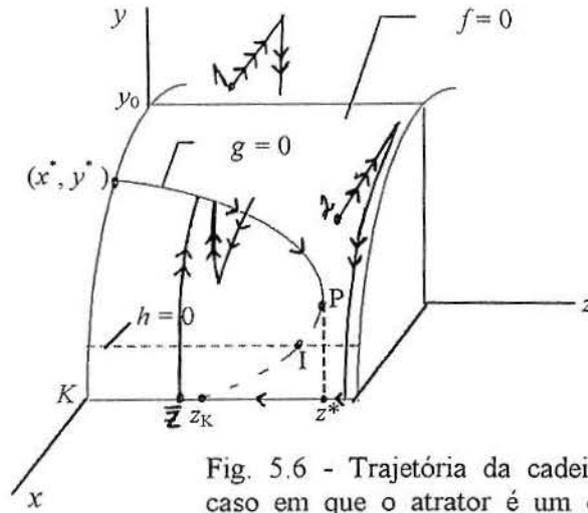


Fig. 5.6 - Trajetória da cadeia alimentar (5.8)-(5.10) no caso em que o atrator é um ciclo limite que contorna o ponto (I) de equilíbrio instável.

Quando a trajetória alcança a variedade de equilíbrio da variável rápida, o sistema intermediário torna-se ativo e uma nova transição desenvolve-se sobre esta variedade até que um equilíbrio estável do sistema intermediário seja alcançado. Em outras palavras, o sistema move-se em velocidade intermediária com z constante ao longo da superfície $f = 0$ em direção a um ponto que esteja sobre a intersecção da linha $f = g = 0$ se tal ponto for um ponto de equilíbrio estável do sistema intermediário, ou em direção ao ponto $(K, 0, z(0))$ no caso contrário.

Os dois pontos extremos da linha $f = g = 0$ são $(x^*, y^*, 0)$ e $(K, 0, z_K)$, onde z_K pode ser facilmente determinado resolvendo a equação $g(K, 0, z_K) = 0$, isto é,

$$z_K = \frac{b_2}{\alpha_2} \left(\frac{c_1 K}{b_1 + K} - d_1 \right). \quad (5.30)$$

Na figura (5.4), a linha $f = g = 0$ não é definida para $z > z_K$ e tem um único ponto de equilíbrio para cada valor de $z < z_K$ que é sempre estável, uma vez que o Jacobiano de (5.6) é negativo. Nas figuras (5.5) e (5.6) o ponto de equilíbrio estável continua existindo, mas z passa também a ser definida para $z > z_K$, a saber, para $z_K < z < z^*$, onde z^* é o valor de z para o qual o sistema intermediário tem um ponto de bifurcação. Este ponto, que está sobre a linha $f = g = 0$ é o ponto P nas figuras 5.5 e 5.6 e suas coordenadas são denotadas por (x^*, y^*, z^*) . No intervalo (z_K, z^*) , a linha $f = g = 0$ tem dois pontos de equilíbrio (um estável e outro instável).

Eliminando y nas equações $f = g = 0$, obtém-se a equação polinomial

$$\alpha_3 x^3 + \alpha_2 x^2 + \alpha_1(z)x + \alpha_0(z) = 0 \quad (5.31)$$

onde

$$\alpha_0(z) = -b_1 d_1 \left(b_2 + \frac{r b_1}{a_1} \right) - a_2 b_1 z, \quad \alpha_3 = - \left(\frac{r}{a_1 K} \right) (c_1 - d_1)$$

O coeficiente $\alpha_0(z)$ é negativo e considerando-se que $c_1 > d_1$, α_3 também é negativo. Se considerarmos que as raízes da equação (5.31) são x_1, x_2 e x_3 e lembrando que $x_1 \cdot x_2 \cdot x_3 = -\frac{\alpha_0(z)}{\alpha_3}$ podemos concluir que (5.31) tem no máximo duas soluções positivas.

A condição sobre os parâmetros que separa a figura 5.4 das figuras 5.5 e 5.6 pode ser encontrada observando-se que a linha $f = g = 0$ é da forma apresentada na figura 5.4 se e somente se $\frac{d\alpha}{dx} > \frac{d\beta}{dx}$ no ponto $(K, 0, z_K)$. Considerando (5.27), (5.29) e (5.30), obtém-se que a figura 5.4 é identificada pela condição

$$\frac{\alpha_1 b_1 b_2 c_1}{(b_1 + K)^2} > r \left(c_1 - d_1 - \frac{b_1 d_1}{K} \right) \quad (5.32)$$

enquanto que as figuras 5.5 e 5.6 são identificadas com a desigualdade oposta

$$\frac{\alpha_1 b_1 b_2 c_1}{(b_1 + K)^2} < r \left(c_1 - d_1 - \frac{b_1 d_1}{K} \right) \quad (5.33)$$

A matriz Jacobiana associada ao sistema (5.8)-(5.9) é dada por

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} \frac{1}{\varepsilon \delta} \frac{\partial F}{\partial x} & \frac{1}{\varepsilon \delta} \frac{\partial F}{\partial y} \\ \frac{1}{\delta} \frac{\partial G}{\partial x} & \frac{1}{\delta} \frac{\partial G}{\partial y} \end{bmatrix}$$

onde

$$\begin{aligned} \frac{\partial F}{\partial x} &= f(x, y) + x \frac{\partial f}{\partial x}, & \frac{\partial F}{\partial y} &= x \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial G}{\partial x} &= y \frac{\partial g}{\partial x}, & \frac{\partial G}{\partial y} &= g(x, y, z) + y \frac{\partial g}{\partial y} \end{aligned}$$

que calculadas no ponto $(K, 0, z)$ fornecem a matriz

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} -r & K \left(-\frac{a_1}{b_1 + K} \right) \\ 0 & \frac{c_1 k}{b_1 + k} - d_1 - \frac{a_2 z}{b_2} \end{bmatrix}$$

donde tem-se, simultaneamente, $\det \mathbf{J} > 0$ e $\text{tr } \mathbf{J} < 0$ para $z > \frac{b_2}{a_2} \left(\frac{c_1 k}{b_1 + k} - d_1 \right) = z_k$.

Conclui-se então (ver apêndice C) que o equilíbrio trivial $(K, 0, z)$ do sistema intermediário é estável somente para $z > z_k$.

Isto explica porque nas figuras 5.4, 5.5 e 5.6 algumas transições intermediárias (trajetórias com duas setas) desenvolvem-se de cima para baixo e outras no sentido contrário.

Quando a transição que acontece em velocidade intermediária termina, um movimento lento desenvolve-se ao longo de uma das duas linhas correspondentes aos equilíbrios dos sistemas rápido e intermediário, isto é, ao longo do segmento (estável) superior da linha $f = g = 0$ ou ao longo da linha $x = K$ ($y = 0$). O sentido do movimento lento ao longo destas linhas pode ser determinado olhando o sinal de $\frac{dz}{dt}$ que muda sobre a

variedade de equilíbrio da variável lenta $y = \gamma$ (5.28). Para $y > \frac{b_2 d_2}{c_2 - d_2} = \gamma$, $\frac{dz}{dt} > 0$

enquanto que $\frac{dz}{dt} < 0$ no caso oposto.

Se assumirmos que a condição de persistência do teorema 1 é válida, então (5.28) implica que $y^* > \gamma$. Isto significa que, ao longo da parte superior ($y > \gamma$) da linha (estável) $f = g = 0$, o movimento lento desenvolve-se da esquerda para direita ($\frac{dz}{dt} > 0$), enquanto que

o oposto acontece para $y < \gamma$. Para $z > z_k$ tem-se ($\frac{dz}{dt} < 0$) ao longo da linha $x = K$ ($y = 0$).

Na figura 5.4, isto é, quando (5.32) é válida, todas as trajetórias tendem ao mesmo equilíbrio (ponto E na figura 5.4), enquanto que, no caso oposto, as trajetórias tendem a um equilíbrio (ponto E na figura 5.5) se

$$\gamma > y^* \quad (5.34)$$

ou a um ciclo (ver figura 5.6) se

$$\gamma < y^* \quad (5.35)$$

Uma síntese da análise acima pode ser feita dizendo-se que se a condição de persistência do teorema 1 vale e se ε e δ são suficientemente pequenos então existe um único atrator que é um ponto de equilíbrio estável ou é um ciclo limite de baixa frequência. O atrator é um ponto de equilíbrio se (5.32) é válida, ou se (5.33) e (5.34) são válidas, enquanto que é um ciclo se (5.33) e (5.35) são válidas.

CASO 2:

A análise do caso 2 é quase idêntica a do caso 1. O número e o tipo de possíveis atratores são os mesmos assim como os transientes do sistema. As figuras 5.7, 5.8 e 5.9 reportam aos três casos de interesse. A parábola (5.27), neste caso, tem seu valor máximo para um valor positivo de x e a variedade de equilíbrio não trivial da variável rápida é estável somente para $x > x_v$. Portanto existem duas subvariedades estáveis disjuntas, a parábola (5.27) para $x > x_v$ e o plano yz para $y > y_0$. As figuras 5.7, 5.8 e 5.9 ilustram as consequências destes fatos nos três casos. Nas figuras 5.7 e 5.8, todas as trajetórias tendem a um ponto de equilíbrio estável (ponto E nas figuras), enquanto que na figura 5.9 todas as trajetórias tendem a um ciclo limite.

O teorema 3 resume os casos 1 e 2.

Teorema 3: Se as condições de persistência do teorema 1 são satisfeitas e se ε e δ são suficientemente pequenos então o sistema (5.8)-(5.10) tem um atrator global no octante positivo. Tal atrator é um ponto de equilíbrio se (5.32) é satisfeita ou se (5.33) e (5.34) são satisfeitas, enquanto que é um ciclo limite de baixa frequência se (5.33) e (5.35) são satisfeitas.

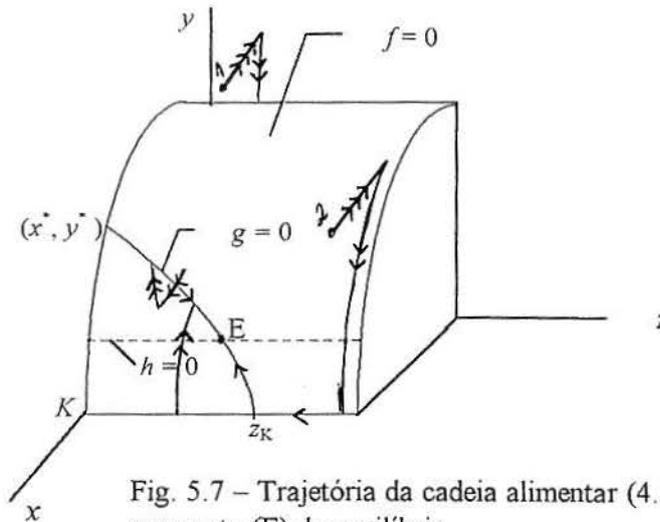


Fig. 5.7 – Trajetória da cadeia alimentar (4.52)-(4.54). O atrator é um ponto (E) de equilíbrio.

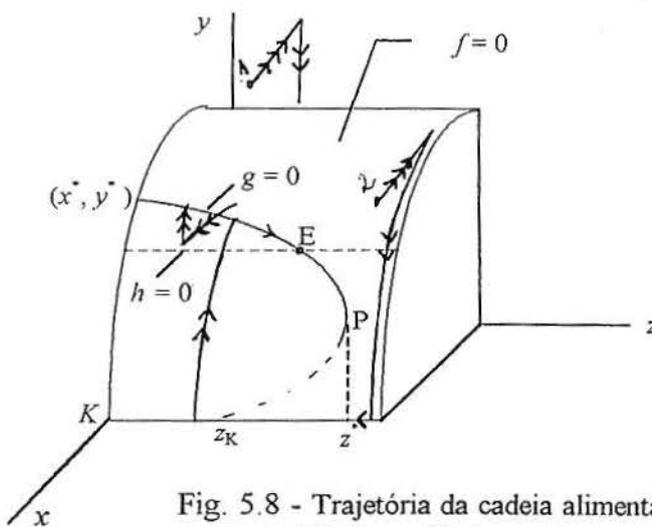


Fig. 5.8 - Trajetória da cadeia alimentar (4.52)-(4.54), O atrator é um ponto (E) de equilíbrio.

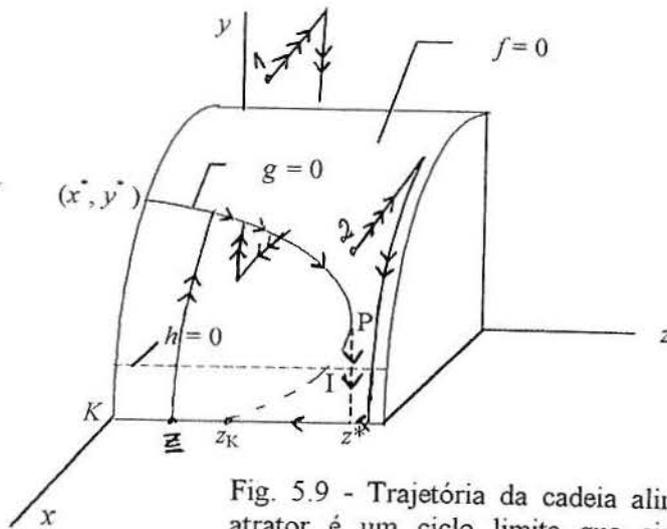


Fig. 5.9 - Trajetória da cadeia alimentar (4.52)-(4.54). O atrator é um ciclo limite que circunda o ponto (I) de equilíbrio instável.

CASO 3:

Assumiremos que as condições de persistência (teorema 2) sejam satisfeitas e que ε e δ sejam pequenos. A variedade de equilíbrio da variável rápida é como no caso 2, pois novamente, a parábola (5.27) tem seu máximo para um valor positivo de x . Portanto as primeiras transições são exatamente como no caso 2. Neste caso, entretanto a linha $f=g=0$ em direção a qual as transições tendem em algum momento, tem seu ponto extremo $(x^*, y^*, 0)$ sobre a parte instável da variedade $f=0$, pois $x^* < x_v$ (ver figura 5.3 (c)). Pode-se checar que para $x > x_v$, z^* está sobre a parte estável da variedade de equilíbrio da variável rápida $y = \alpha(x)$.

A linha $f=g=0$, para valores adequados dos parâmetros, está representada nas figuras 5.10-5.13 e alcança o valor máximo de y (y_{\max}) em um ponto denotado por B (x_v, y_{\max}, \bar{z}) .

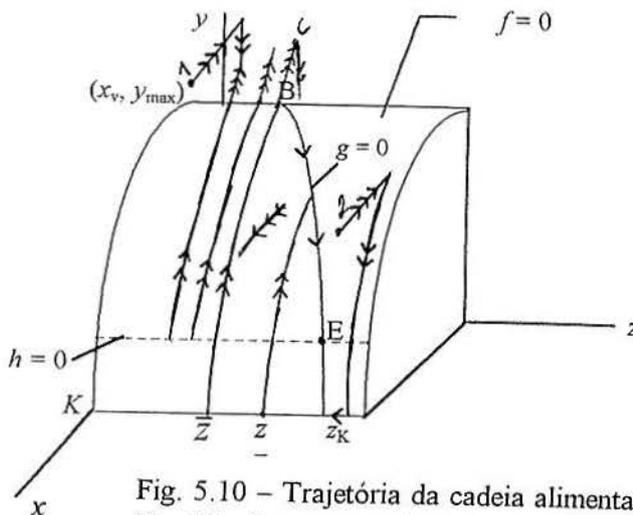


Fig. 5.10 - Trajetória da cadeia alimentar (4.52)-(4.54) no caso I identificado no texto. O atrator é um ponto (E) de equilíbrio.

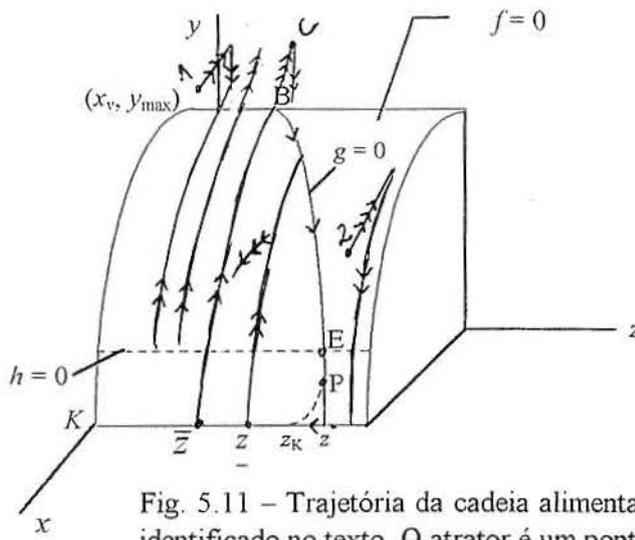


Fig. 5.11 - Trajetória da cadeia alimentar (4.52)-(4.54) no caso 1 identificado no texto. O atrator é um ponto (E) de equilíbrio.

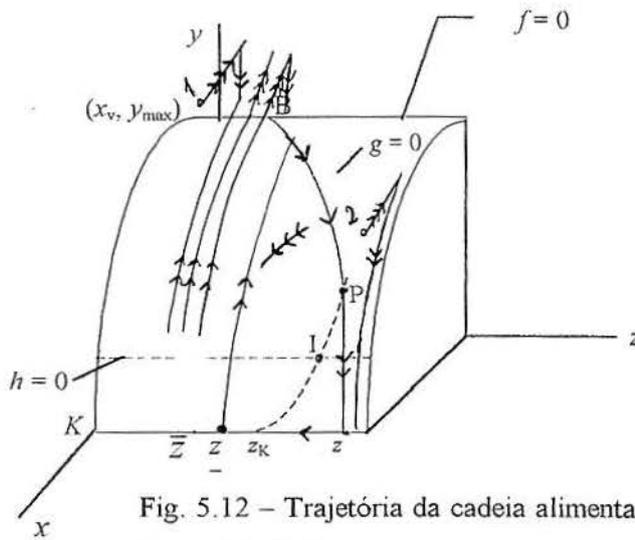


Fig. 5.12 - Trajetória da cadeia alimentar (4.52)-(4.54). O atrator é um ciclo limite de baixa frequência. O valor $\bar{z} < z_K$.

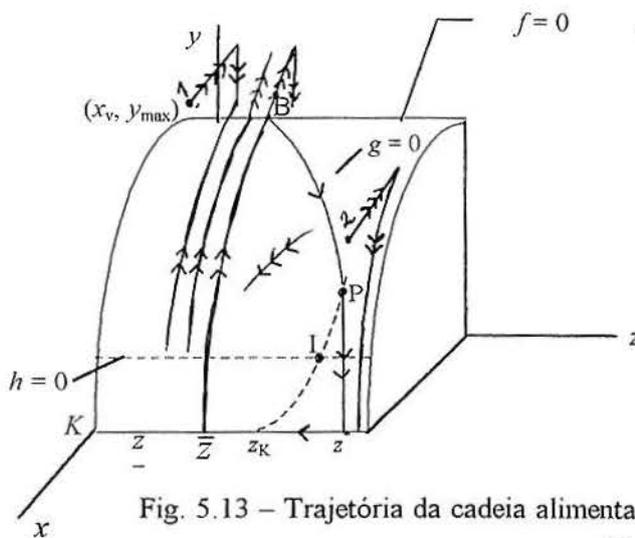


Fig. 5.13 - Trajetória da cadeia alimentar (4.52)-(4.54). O atrator é um ciclo limite de baixa frequência. $\bar{z} > z_K$.

O subsistema de segunda ordem dado em (5.13)-(5.14) tem oscilações de alta frequência para todos os valores de $z < \bar{z}$, e a amplitude destas oscilações aumenta com z (mais precisamente, os valores de y nas transições rápidas DA nas figuras 5.10-5.13 diminuem lentamente com z). Se γ é menor que um valor crítico $\bar{\gamma}$, a saber, o valor de y da transição rápida DA do ciclo limite de alta frequência que corresponde a $z = \bar{z}$, então $\frac{dz}{dt}$ é positivo sobre todos os pontos deste ciclo, bem como nos pontos de todos os ciclos de alta frequência. Sob a condição ($\gamma < \bar{\gamma}$), a população de superpredadores está constantemente aumentando (embora numa taxa muito baixa) quando as populações da presa e do predador oscilam em alta frequência.

Nas figuras 5.10-5.13 isto pode ser interpretado, onde $\gamma < \bar{\gamma}$, dizendo que a trajetória desenvolve-se, para $z < \bar{z}$, em baixa velocidade da esquerda para à direita. Quando o ponto B é alcançado, as oscilações desaparecem, e o movimento lento continua ao longo da linha $f = g = 0$. O valor crítico $\bar{\gamma}$, a saber, o valor mínimo de y ao longo do ciclo limite do sistema (4.57)-(4.58) com $x = 0$ e $z = \bar{z}$, depende dos parâmetros r, a_1, b_1, d_1, a_2 e b_2 . Muratori e Rinaldi mostraram (1991) que $\bar{\gamma}$ pode ser calculado mas não pode ser dada uma forma analítica para seu cálculo. Por esta razão, no restante desta seção assumiremos que $\gamma < \bar{\gamma}$ sem escrever uma condição explícita sobre os parâmetros. Entretanto, é importante observar que a condição $\gamma < \bar{\gamma}$ é sempre satisfeita se a eficiência $e_2 = \frac{c_2}{d_2}$ do predador do topo é suficientemente alta.

Na figura 5.10, identificada por (5.32) e na figura 5.11 identificada por (5.33) e (5.34), o movimento lento tende em direção a um equilíbrio (ponto E nas figuras), enquanto nos outros dois casos correspondentes a (5.33) e (5.35) o atrator é um ciclo. Na figura 5.12, o valor mínimo de z , a saber, \underline{z} ao longo do ciclo é maior que \bar{z} , e o ciclo limite de baixa frequência é exatamente como nas figuras 5.6 e 5.9 porque a transição começando em $(k, 0, \underline{z})$ tende a um ponto estável da variedade $f = g = 0$. No caso em que $\underline{z} < \bar{z}$ (figura 5.13) a estrutura do atrator é diferente porque a transição começando em $(K, 0, \underline{z})$ vai em direção a um ciclo ABCD de alta frequência. Sendo assim, durante cada ciclo de baixa frequência, existem, por um intervalo de tempo finito, oscilações de alta frequência do subsistema presa-predador.

A condição $\underline{z} < \bar{z}$ é garantida pela inequação $z_K < \bar{z}$ que pode ser obtida explicitamente calculando \bar{z} como raiz de $g(x_v, y_{\max}, \bar{z}) = 0$ (lembrando que $x_v = \frac{K - b_1}{2}$ e $y_{\max} = \frac{r}{4a_1K}(K + b_1)^2$) e comparando com (5.30). O resultado é que $z_K < \bar{z}$ se

$$\frac{c_1}{d_1} \left[(K - b_1)(K + b_1)^2 - \frac{4ka_1b_1b_2}{r} \right] > (K + b_1)^3. \quad (5.36)$$

Os resultados desta seção podem ser resumidos com o teorema 4.

Teorema 4. Se a eficiência $e_2 = \frac{c_2}{d_2}$ é suficientemente alta e se ε e δ são suficientemente pequenos então o sistema (4.52)-(4.54) tem um atrator global no octante positivo. Tal atrator é um ponto de equilíbrio se (5.32) for satisfeita ou se (5.33) e (5.34) forem satisfeitas, enquanto que é um ciclo limite de baixa frequência se (5.33) e (5.35) forem satisfeitas. O ciclo limite de baixa frequência contém oscilações de alta frequência do subsistema presa-predador se (5.36) for satisfeita.

CONCLUSÃO

A identificação de comportamentos periódicos em sistemas ecológicos, particularmente em dinâmica de populações interagentes, tem constituído assunto de grande interesse em recentes trabalhos com modelagem matemática. Em uma descrição no espaço de fase de um sistema dinâmico não linear autónomo, tais comportamentos periódicos são visualizados por curvas fechadas e, no caso em que constituam atratores do sistema, são denominados ciclos limite.

Face à relevância deste tema, nosso objetivo neste trabalho foi o de estudar as principais abordagens que visam determinar a existência e a detecção de ciclos limite, e tentar aplicá-las ao modelo de Hastings-Powell para uma cadeia trófica de três espécies, bem como a subsistemas bidimensionais deste modelo.

Começamos por apresentar os fundamentos que nortearam a construção dos modelos para os quais iríamos investigar a existência de ciclos limite (cap. 1). Em seguida, para cada um dos sistemas em questão, determinamos os estados de equilíbrio e, através da análise de estabilidade linear, o comportamento dinâmico local correspondente. Para estudar o comportamento dinâmico global e identificar os atratores de cada sistema, nos valem do método de Runge-Kutta de integração numérica (cap. 2). Estes atratores, dependendo dos valores dos parâmetros envolvidos no sistema, apresentaram desde ponto de equilíbrio, ciclo limite de período 1, ciclo limite de período 2 até comportamento caótico (no caso do sistema tridimensional), resultados estes mostrados na seção 2.3.

Nosso trabalho incluiu um estudo a respeito de bifurcações e sua classificação (apêndice D), sendo que, para o sistema tridimensional de Hastings-Powell, apresentamos também alguns diagramas de bifurcação (seção 2.3), correspondendo à variação do parâmetro relevante do sistema.

A partir dos resultados anteriores, concentramos nossas atenções em comportamentos do tipo ciclo limite. Mais especificamente, dedicamo-nos à busca de condições sobre os parâmetros, que determinassem a existência de comportamento do tipo ciclo limite. Neste sentido, enunciamos e aplicamos os teoremas de Poincaré-Bendixson (seção 3.3 e 3.4) e o teorema da Bifurcação de Hopf (seção 3.5, 3.6 e 3.7), considerados fundamentais nos estudos que se referem à existência de ciclos limite.

A prova da existência de ciclos limite e sua determinação não é uma tarefa fácil. De acordo com o teorema de Poincaré-Bendixson, que vale para sistemas autónomos contínuos bidimensionais, uma trajetória que comece em algum ponto e que não possa sair para fora de uma certa região no plano de fase do sistema, terá que ou terminar em um ponto de equilíbrio, ou retornar ao ponto inicial (e neste caso trata-se de uma trajetória fechada), ou ainda se aproximar de um ciclo limite. A dificuldade prática da aplicação do teorema de Poincaré-Bendixson esteve em encontrar, para os sistemas com os quais trabalhamos, uma região que permitisse a sua aplicação. Após determinar a(s) curva(s), subseções 3.4.1, 3.4.2, que contornariam um domínio tal que as condições requeridas pelo teorema fossem satisfeitas, foi possível identificar comportamentos assintóticos do tipo ciclo limite nos dois subsistemas bidimensionais do modelo de Hastings-Powell.

Novamente mediante hipóteses que satisfizeram as condições requeridas pelo teorema da Bifurcação de Hopf (subseção 3.5.1 e 3.5.2), nos foi possível detectar a existência de ciclos limite (seção 3.6 e 3.7) e inclusive determinar valores do parâmetro de controle que garantiram a existência dos ciclos, tanto no sistema tridimensional de Hastings-Powell quanto nos seus subsistemas bidimensionais.

Por fim, apresentamos ainda uma abordagem adotada por Muratori e Rinaldi (1991), por estes denominada Princípio de Separação, para a identificação de ciclos limite em sistemas dinâmicos do tipo lento-rápido. Esta abordagem é aplicável, portanto, apenas neste tipo particular de sistema dinâmico, que no entanto é muito freqüente em cadeias tróficas, visto que para muitas delas os tempos de resposta dos níveis tróficos são crescentes, no sentido da base para o topo da cadeia. No limite em que estes tempos forem altamente diferenciados, tais sistemas permitem o uso de métodos de perturbação singular, e a partir daí, com base na geometria das variedades de equilíbrio do sistema, a determinação de condições, relacionadas com a existência de bifurcações catastróficas nestas variedades, que garantem a existência de ciclos limite compostos por transições rápidas alternadas com transições lentas. Para o sistema tridimensional presa-predador-superpredador, são identificados, através desta abordagem, ciclos de baixa freqüência, devidos à interação entre predador e superpredador, durante os quais, em alguns casos, ocorrem durante um curto intervalo de tempo, oscilações de alta freqüência, devidas à interação entre presa e predador (subseção 5.2.2). As condições que garantem a existência destas oscilações permitem concluir que, assim como, em um sistema bidimensional do tipo predador-presa, alta eficiência do predador implica em ciclos, temos que, em sistemas tridimensionais, alta eficiência do superpredador implica em ciclos limite.

APÊNDICE A - ADIMENSIONALIZAÇÕES

A adimensionalização de um sistema tem entre seus objetivos, o de reduzir o número de parâmetros envolvidos, para tornar mais simples a análise (estudo) do sistema em questão. Mas o objetivo principal de uma adimensionalização é determinar as quantidades relevantes envolvidas no sistema.

A.1 Adimensionalização do sistema de Lotka-Volterra

O modelo de Lotka-Volterra, apresentado na subseção 1.2.1, envolve duas variáveis dependentes, a saber, N e P que representam as populações nos dois níveis da cadeia trófica. Neste modelo tem-se também a variável independente t representando o tempo e quatro parâmetros a , b , c , e d . Este modelo tem a forma

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = a - bP \quad (\text{A.1})$$

$$\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = -d + cN. \quad (\text{A.2})$$

Para procedermos a adimensionalização, faremos uma análise dimensional das quantidades envolvidas no sistema, agrupando-as de acordo com suas dimensões. Utilizaremos o símbolo [...] para representar “dimensão de...”. Desta forma podemos escrever

$$\text{i) } [N] = [P]$$

$$\text{ii) } [a] = [d] = [t]^{-1}$$

$$\text{iii) } [b] = [c] = [t]^{-1} [N]^{-1}$$

Definindo as novas variáveis dependentes adimensionais (Murray, 1989), através de

$$u(\tau) = \frac{cN(t)}{d}, \quad v(\tau) = \frac{bP(t)}{a} \quad (\text{A.3})$$

e a nova variável independente (tempo) adimensional, através de

$$\tau = at, \quad (\text{A.4})$$

o sistema (A.1)-(A.2) passa a ser escrito sob a forma

$$\frac{du}{d\tau} = u(1-v), \quad \frac{dv}{d\tau} = \alpha v(u-1). \quad (\text{A.5})$$

onde $\alpha \equiv \frac{d}{a}$ é um parâmetro adimensional.

A.2 Adimensionalização do Sistema de Hastings-Powell

O modelo de Hastings e Powell, apresentado na seção 2.1, envolve três variáveis dependentes, a saber, X , Y e Z que representam as populações nos três níveis da cadeia trófica. No modelo tem-se também a variável independente T representando o tempo e dez parâmetros dimensionais R_0 , K_0 , A_1 , A_2 , B_1 , B_2 , C_1 , C_2 , D_1 e D_2 . Sendo assim, o modelo dimensional tem a forma

$$\frac{1}{X} \frac{dX}{dT} = R_0 \left(1 - \frac{X}{K_0} \right) - C_1 Y \frac{A_1}{X + B_1} \quad (\text{A.6})$$

$$\frac{1}{Y} \frac{dY}{dT} = -D_1 + X \frac{A_1}{X + B_1} - Z \frac{A_2}{Y + B_2} \quad (\text{A.7})$$

$$\frac{1}{Z} \frac{dZ}{dT} = -D_2 + C_2 Y \frac{A_2}{Y + B_2}. \quad (\text{A.8})$$

Para podermos proceder a adimensionalização utilizada por Hastings-Powell, é preciso fazer uma análise dimensional das quantidades envolvidas no sistema, agrupando-as de acordo com suas dimensões. Utilizaremos o símbolo [...] para representar “dimensão de ...”.

Considerando

i) apenas aquelas quantidades que têm dimensão de população, podemos escrever

$$[X] = [Y] = [Z] = [K_0] = [B_1] = [B_2] \quad (\text{A.9})$$

ii) apenas aquelas quantidades que têm dimensão de inverso de tempo, podemos escrever

$$[A_1] = [A_2] = [R_0] = [D_1] = [D_2] = [T]^{-1} \quad (\text{A.10})$$

iii) aquelas que não possuem dimensão, podemos escrever

$$[C_1] = [C_2]. \quad (\text{A.11})$$

Para constituir as novas quantidades adimensionais do sistema, agrupa-se as quantidades originais. Existem diferentes maneiras de fazer a adimensionalização de um mesmo sistema. Neste trabalho, utilizaremos aquela proposta por Hastings-Powell (Hastings e Powell, 1991), a saber:

$$x = \frac{X}{K_0}, \quad y = \frac{C_1 Y}{K_0}, \quad z = \frac{C_1 Z}{C_2 K_0} \quad (\text{A.12})$$

que serão as populações adimensionais, e

$$t = R_0 T \quad (\text{A.13})$$

a nova variável tempo, adimensional.

Desta forma o sistema (A.6)-(A.8) passa a ser reescrito como

$$\frac{dx}{dt} = x(1-x) - \frac{a_1 x}{1+b_1 x} y \quad (\text{A.14})$$

$$\frac{dy}{dt} = \frac{a_1 x}{1+b_1 x} y - \frac{a_2 y}{1+b_2 y} z - d_1 y \quad (\text{A.15})$$

$$\frac{dz}{dt} = \frac{a_2 y}{1+b_2 y} z - d_2 z \quad (\text{A.16})$$

onde definimos os seguintes seis novos parâmetros adimensionais:

$$a_1 \equiv \frac{K_0 A_1}{R_0 B_1}, \quad b_1 \equiv \frac{K_0}{B_1}, \quad a_2 \equiv \frac{C_2 K_0 A_2}{C_1 R_0 B_2}, \quad b_2 \equiv \frac{K_0}{C_1 B_2}, \quad d_1 \equiv \frac{D_1}{R_0}, \quad d_2 \equiv \frac{D_2}{R_0}. \quad (\text{A.17})$$

Esta é a forma adimensional do sistema de Hastings-Powell utilizada no capítulo 2.

B CONDIÇÕES DE ROUTH-HURWITZ

No capítulo 2 utilizamos as condições de estabilidade (2.37)-(2.38) para pontos de equilíbrio do sistema dinâmico tridimensional de Hastings-Powell. Neste apêndice, apresentaremos (Murray, 1993) essas condições com mais detalhes e sua generalização para um sistema de enésima ordem.

Considerando um sistema escrito na forma

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{f}(\mathbf{x}, p), \quad (\text{B.1})$$

onde \mathbf{x} e \mathbf{f} são vetores n - dimensionais com $\mathbf{x} \in \mathfrak{R}^n$ e $\mathbf{f} : \mathfrak{R}^{n+1} \rightarrow \mathfrak{R}^n$ e onde p é um parâmetro real, podemos determinar a estabilidade de um ponto de equilíbrio \mathbf{x}^* deste sistema, através das raízes do polinômio característico.

Expandindo o sistema (B.1) em série de Taylor em torno do ponto de equilíbrio \mathbf{x}^* e mantendo somente os termos lineares em $(\mathbf{x} - \mathbf{x}^*)$, obtemos

$$\frac{d\mathbf{r}}{dt} = \mathbf{J} \mathbf{r} \quad (\text{B.2})$$

onde $\mathbf{r} \equiv \mathbf{x} - \mathbf{x}^*$ e a matriz \mathbf{J} é a matriz Jacobiana, em termos ecológicos a matriz comunidade, calculada no ponto de equilíbrio \mathbf{x}^* . A análise da estabilidade na qual estamos interessados, envolve sistemas lineares da forma (B.2) e sua solução pode ser escrita como

$$\mathbf{r} = \mathbf{r}_0 e^{\lambda t} \quad (\text{B.3})$$

onde \mathbf{r}_0 é um vetor constante e os autovalores λ são as raízes do *polinômio característico*, determinados a partir de

$$\det(\mathbf{J} - \lambda \mathbf{I}) = 0 \quad (\text{B.4})$$

onde \mathbf{I} é a matriz identidade. A solução $\mathbf{r} = 0$ é estável se $\text{Re } \lambda < 0$ para todas as raízes λ ; sendo assim, $\mathbf{r} \rightarrow 0$ de forma exponencial quando $t \rightarrow \infty$ e conseqüentemente $\mathbf{r} = 0$ é estável a pequenas perturbações.

Se o sistema é de enésima ordem, o polinômio característico pode ser escrito na forma geral,

$$P(\lambda) = \lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + \dots + a_n \quad (\text{B.5})$$

onde os coeficientes a_i , $i = 0, 1, \dots, n$ são reais. Assumimos que $a_n \neq 0$ para garantir que o polinômio tenha n raízes distintas não nulas.

Se $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$ são raízes distintas não nulas de (B.5) podemos escrever

$$\sum_{i=1}^n \lambda_i = -a_1, \quad \sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}}^n \lambda_i \lambda_j = a_2, \quad \dots, \quad \lambda_1 \lambda_2 \dots \lambda_n = (-1)^n a_n \quad (\text{B.6})$$

Para garantirmos a estabilidade de \mathbf{x}^* , precisamos satisfazer condições para os a_i , $i=0, 1, \dots, n$ tais que os zeros de $P(\lambda)$ tenham $\mathbf{Re} \lambda < 0$. As condições suficientes e necessárias para isto ser satisfeito são denominadas condições de *Routh-Hurwitz*. Existem várias formas equivalentes, uma das quais é, juntamente com $a_n > 0$,

$$D_1 = a_1 > 0, \quad D_2 = \begin{vmatrix} a_1 & a_3 \\ 1 & a_2 \end{vmatrix} > 0, \quad D_3 = \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 \\ 1 & a_2 & a_4 \\ 0 & a_1 & a_3 \end{vmatrix} > 0, \dots,$$

$$D_k = \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 & \dots & \dots \\ 1 & a_2 & a_4 & \dots & \dots \\ 0 & a_1 & a_3 & \dots & \dots \\ 0 & 1 & a_2 & \dots & \dots \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & \dots & \dots & a_k \end{vmatrix} > 0 \quad \text{para } k=1, 2, \dots, n. \quad (\text{B.7})$$

Estas condições são obtidas usando métodos de variáveis complexas.

Para um sistema de terceira ordem, como aquele que tratamos no capítulo 2, o polinômio característico fica

$$\lambda^3 + a_1 \lambda^2 + a_2 \lambda + a_3 = 0$$

e as condições (B.7) para que tenhamos $\mathbf{Re} \lambda < 0$ reduzem-se para

$$a_1 > 0, \quad a_3 > 0 \quad \text{e} \quad a_1 a_2 - a_3 > 0.$$

APÊNDICE C - UMA APLICAÇÃO DO TEOREMA DE POINCARÉ-BENDIXSON

Utilizando a abordagem adotada por Jordan e Smith (1987) queremos aplicar o teorema de Poincaré-Bendixson para mostrar que o sistema dinâmico autônomo

$$\frac{dx}{dt} = x - y - \left(x^2 + \frac{3}{2}y^2 \right)x \quad (C.1)$$

$$\frac{dy}{dt} = x + y - \left(x^2 + \frac{1}{2}y^2 \right)y$$

tem uma solução periódica. Neste exemplo específico, é possível delimitar uma região anelar mínima entre duas circunferências concêntricas, com centro na origem, na qual se situa no mínimo uma solução periódica.

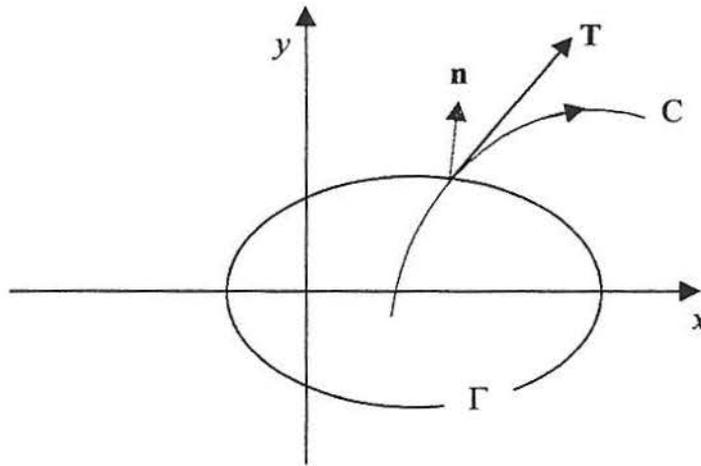
Tanto o contorno interno quanto o contorno externo da região procurada, sendo circunferências com centro na origem, têm como vetor normal \mathbf{n} , apontando para fora da circunferência, o vetor $x \mathbf{i} + y \mathbf{j}$, isto é, de componentes (x, y) , nas direções (e sentidos) dos vetores unitários \mathbf{i} e \mathbf{j} , respectivamente. Por outro lado, o vetor tangente à trajetória traçada pelo sistema dinâmico, no plano de fase, no sentido de t crescente, é o vetor cujas componentes $\left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ são definidas pelo sistema dinâmico em questão, isto é, $(f(x,y), g(x,y))$, onde

$$f(x,y) = x - y - \left(x^2 + \frac{3}{2}y^2 \right)x \quad (C.2)$$

$$g(x,y) = x + y - \left(x^2 + \frac{1}{2}y^2 \right)y$$

Dependendo do sinal do produto escalar entre os vetores \mathbf{n} e $(f(x,y), g(x,y))$, podemos concluir o que segue:

- se este produto escalar for positivo, as trajetórias traçadas pelo sistema dinâmico atravessam de dentro para fora, o contorno cujo vetor normal é \mathbf{n} ; um esboço desta situação está representado na fig. C.1.

Fig. C.1 – Caso $\mathbf{n} \cdot \mathbf{T} > 0$.

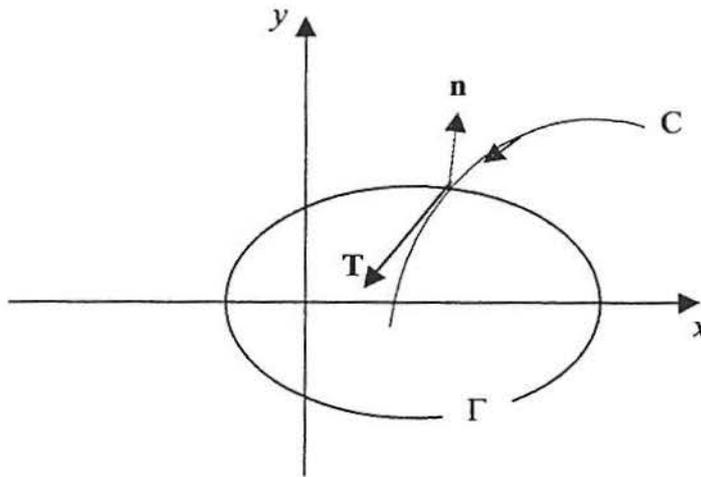
C é a trajetória descrita pelo sistema dinâmico.

Γ é o contorno.

\mathbf{T} é o vetor tangente a trajetória C.

\mathbf{n} é o vetor normal ao contorno Γ .

- se este produto escalar for negativo, as trajetórias traçadas pelo sistema dinâmico atravessam de fora para dentro, o contorno cujo vetor normal é \mathbf{n} , um esboço desta situação está representado na fig. C.2.

Fig. C.2 – Caso $\mathbf{n} \cdot \mathbf{T} < 0$.

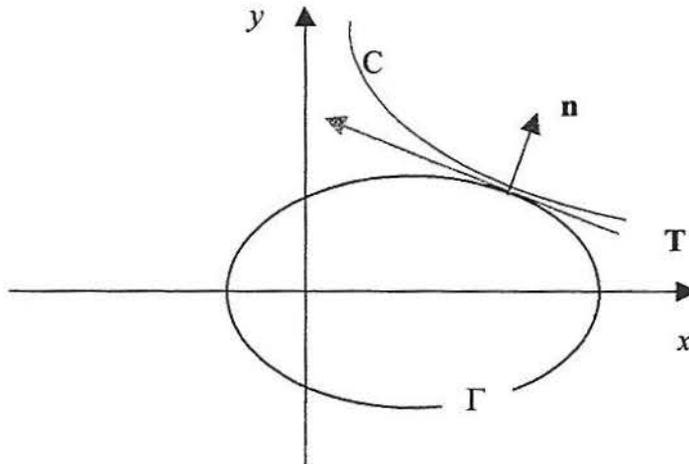
C é a trajetória descrita pelo sistema dinâmico.

Γ é o contorno.

\mathbf{T} é o vetor tangente a trajetória C.

\mathbf{n} é o vetor normal ao contorno Γ .

- se este produto escalar for nulo, as trajetórias traçadas pelo sistema dinâmico são tangentes ao contorno e perpendiculares ao vetor normal, um esboço desta situação está representado na fig. C.3. As trajetórias neste caso nem entram e nem saem.

Fig. C.3 - Caso $\mathbf{n} \cdot \mathbf{T} = 0$.

C é a trajetória descrita pelo sistema dinâmico.

Γ é o contorno.

\mathbf{T} é o vetor tangente a trajetória C.

\mathbf{n} é o vetor normal ao contorno Γ .

Calculando o produto escalar $\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ obtemos

$$x \cdot f(x, y) + y \cdot g(x, y) = x \left[x - y - \left(x^2 + \frac{3}{2} y^2 \right) x \right] + y \left[x + y - \left(x^2 + \frac{1}{2} y^2 \right) y \right]$$

que em coordenadas polares pode ser escrita como

$$r^2 - r^4 \left(1 + \frac{1}{4} \cos 2\theta - \frac{1}{4} \cos^2 2\theta \right) \quad (\text{C.3})$$

onde $r > 0$ é o raio da circunferência com centro na origem e $0 < \theta < 2\pi$. Então, em um ponto qualquer (x, y) de intersecção entre a trajetória traçada pelo sistema dinâmico no espaço de fase e uma circunferência de raio r com centro na origem, o produto escalar entre o vetor \mathbf{n} (normal à circunferência e apontando para fora dela) e o vetor tangente à trajetória traçada pelo sistema dinâmico pode ser escrito sob a forma:

$$r^4 \cos(\theta)^4 - \frac{3}{2} r^4 \cos(\theta)^2 + r^2 - \frac{1}{2} r^4 \quad (\text{C.4})$$

Os gráficos da função de θ , obtida pela expressão do produto escalar em questão sobre a circunferência de raio $\frac{1}{2}$ e sobre a circunferência de raio 2, são apresentadas nas figs. C.4 e C.5 respectivamente.

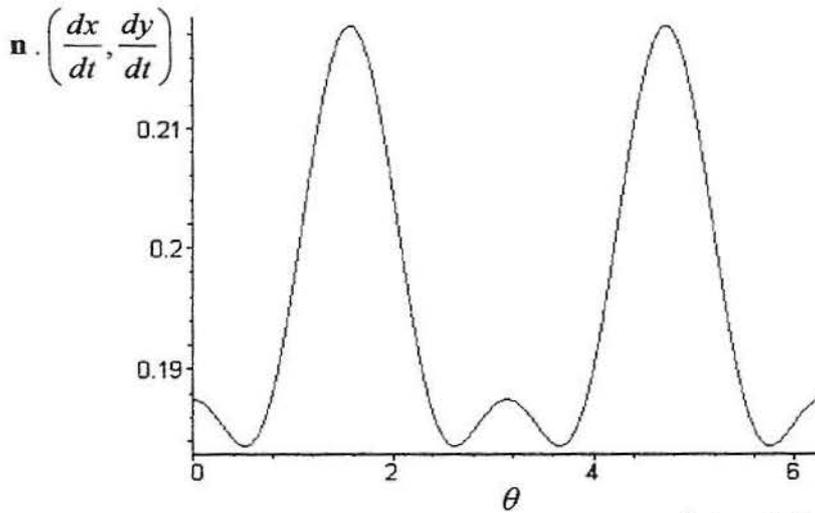


Fig. C.4 – Gráfico do produto escalar $\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ em função de θ , sobre a circunferência de raio $r = 0.5$.

No primeiro, observamos que seu valor é sempre positivo, o que indica que as trajetórias traçadas pelo sistema dinâmico atravessam de dentro para fora a circunferência com $r = 0.5$; por outro lado, com $r = 2.0$, observamos que seu valor é sempre negativo, o que indica que as trajetórias traçadas pelo sistema dinâmico atravessam de fora para dentro esta circunferência.

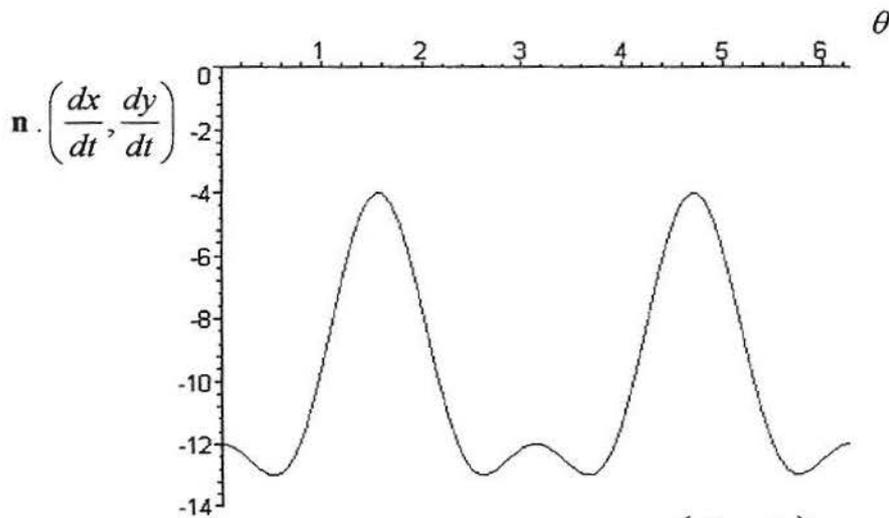


Fig. C.5 – Gráfico do produto escalar $\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ em função de θ , sobre a circunferência de raio $r = 2.0$.

Portanto, existe no mínimo uma solução periódica entre $r = \frac{1}{2}$ e $r = 2$.

A seguir, procuraremos um par de circunferências que delimitem a região anelar mais estreita na qual podemos afirmar que existe um caminho fechado; então temos que determinar:

- um valor máximo para o raio interior, que já sabemos ser maior ou igual a $\frac{1}{2}$, tal que para todo θ entre 0 e 2π , a expressão acima seja sempre positiva;
- um valor mínimo para o raio exterior, que já sabemos ser menor ou igual a 2, tal que para todo θ entre 0 e 2π , a expressão acima seja sempre negativa.

Visualizando o gráfico para $r = 1$ obtivemos a fig. C.6 de onde concluímos que $r = 1$ é um valor que não serve nem para raio interno, nem para raio externo. O raio interno máximo deve ser menor do que 1 (e maior ou igual a $1/2$).

Por tentativa, concluímos que o raio interno, com precisão de duas casas decimais, é 0.97, uma vez que temos para θ entre 0 e 2π o produto escalar sempre positivo como mostra a fig. C.7.

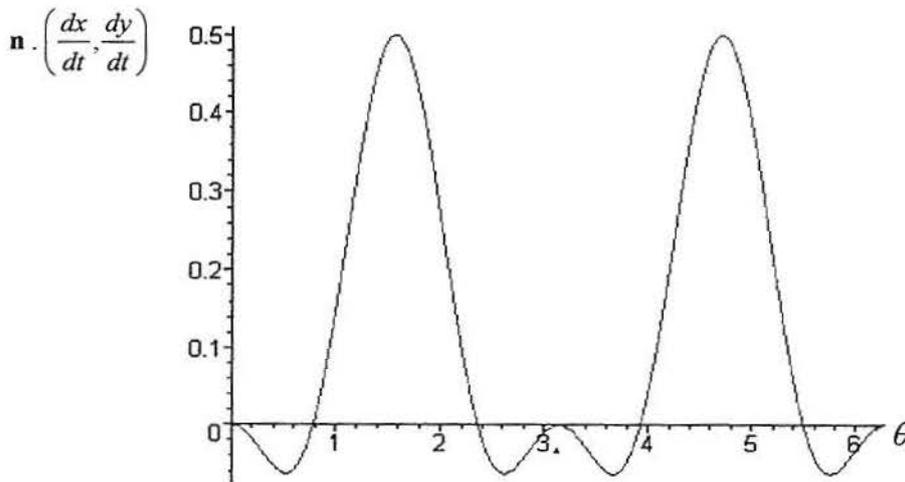


Fig. C.6 - Gráfico do produto escalar $n \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ em função de t .

Circunferência considerada com $r=1$.

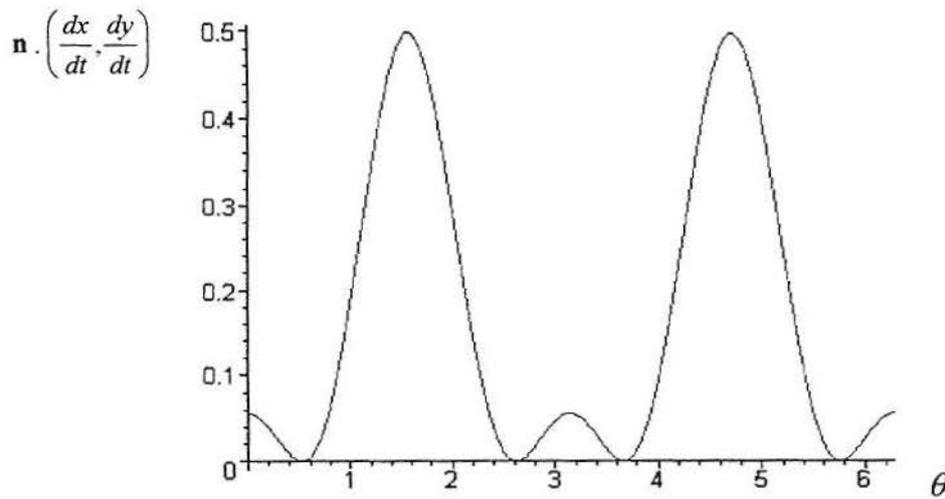


Fig. C.7 – Gráfico do produto escalar $\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ em função de θ , sobre a circunferência com raio $r=0.97$.

Para o raio externo (já sabemos que é menor ou igual a 2 e maior que 1, cujo gráfico mostrou anteriormente valores positivos e negativos) representamos graficamente o produto escalar $\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ em função de θ para $r = 1.5$, na fig. C.8.

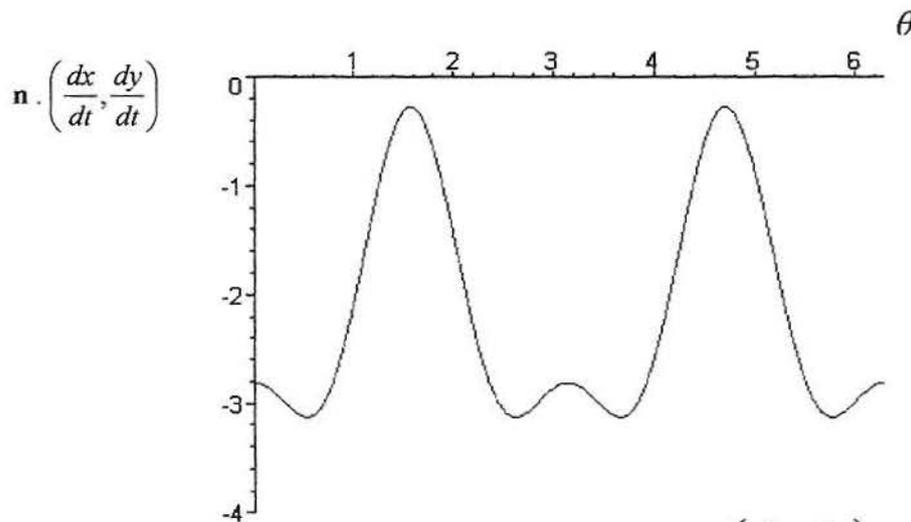


Fig. C.8 – Gráfico do produto escalar $\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ em função de θ , sobre a circunferência com $r = 1.5$.

Tentando um valor menor ainda:

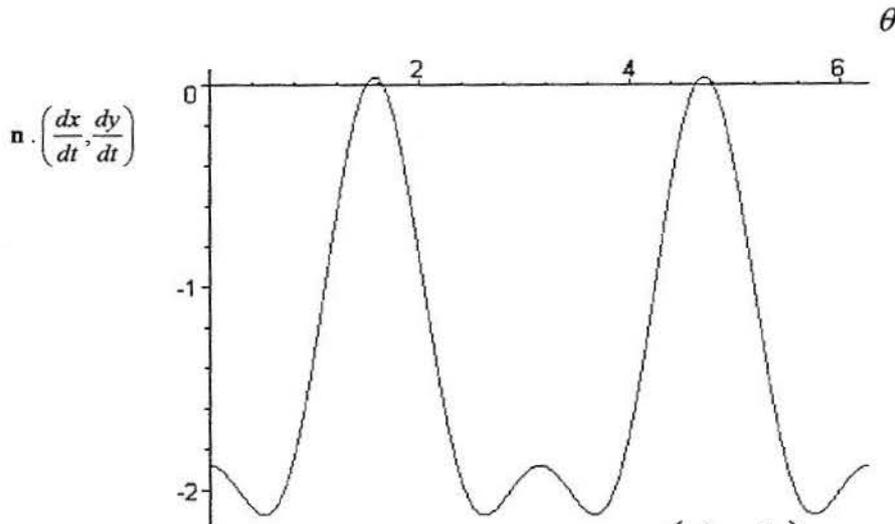


Fig. C.9 – Gráfico do produto escalar $\mathbf{n} \cdot \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right)$ em função de θ , sobre a circunferência com raio $r = 1.4$.

Diminuímos demais; o valor procurado situa-se, portanto, entre 1.4 e 1.5.

Por tentativas concluímos que, com precisão de duas casas decimais, r exterior máximo é 1.41.

Então, na região anelar entre $r = 0.97$ e $r = 1.41$, está situado no mínimo uma solução periódica do sistema dinâmico autônomo:

$$f(x, y) = x - y - \left(x^2 + \frac{3}{2} y^2 \right) x$$

$$g(x, y) = x + y - \left(x^2 + \frac{1}{2} y^2 \right) y$$

Estes valores extremos, para r , podem ser determinados analiticamente. A expressão dada em (C.3) possui uma solução (r, θ) quando

$$r^2 - r^4 \left(1 + \frac{1}{4} \cos 2\theta - \frac{1}{4} \cos^2 2\theta \right) = 0 \quad (\text{C.5})$$

que pode ser escrita na forma

$$4 \left(\frac{1}{r^2} - 1 \right) = \cos 2\theta - \cos^2 2\theta. \quad (\text{C.6})$$

Para determinarmos o intervalo de validade de (C.6) calcularemos o máximo e o mínimo que a função $f(\theta) = \cos 2\theta - \cos^2 2\theta$ pode assumir.

O cálculo da derivada primeira fornece

$$\frac{d(\cos 2\theta - \cos^2 2\theta)}{d\theta} = -2 \operatorname{sen} 2\theta [1 - 2 \cos 2\theta] \quad (\text{C.7})$$

O lado direito de (C.7) é nulo nos seguintes casos:

a) $2\theta = n\pi$, com $n \in Z$

b) $2\theta = \pm \frac{\pi}{3} + 2n\pi$, com $n \in Z$.

Quando consideramos o caso a), $f(\theta) = 0$ se n par ou $f(\theta) = -2$ se n ímpar e no caso b), $f(\theta) = \frac{1}{4}$, ou seja, $f(\theta)$ tem seu valor mínimo em -2 e o valor máximo em $\frac{1}{4}$.

Em outras palavras as soluções de (C.6) existirão para valores do lado esquerdo de (C.6) que estiverem no intervalo $\left(-2, \frac{1}{4}\right)$, isto é, quando

$$\frac{4}{\sqrt{17}} \leq r \leq \sqrt{2} \quad \text{ou} \quad 0.97 \leq r \leq 1.41.$$

APÊNDICE D - BIFURCAÇÕES E CATÁSTROFES

Quando as soluções de um sistema dinâmico não linear mudam seu caráter qualitativo, ao variarmos o valor de um determinado parâmetro, dizemos que ocorreu uma *bifurcação*.

Dentro da teoria de bifurcações (Drazin, P.G, 1994) existem cinco tipos que serão considerados nesta seção. Para deixar clara a essência de cada tipo de bifurcação definiremos as bifurcações transcritical, do tipo forquilha (supercritical e subcritical), do tipo sela-nodo e a bifurcação de Hopf a partir de um diagrama, onde no eixo horizontal tem-se o valor de um parâmetro p envolvido no sistema e no eixo vertical uma variável dependente v ; as soluções estacionárias de um sistema correspondentes a cada valor do parâmetro p constituem pontos neste plano (p, v) . A este tipo de diagrama dá-se o nome de *diagrama de bifurcação*.

Por convenção, soluções estacionárias estáveis constituem curvas contínuas, enquanto que soluções estacionárias instáveis constituem curvas tracejadas.

Para ilustrar cada tipo de bifurcação utilizaremos exemplos unidimensionais e bidimensionais nos casos das bifurcações transcritical e do tipo forquilha e exemplos bidimensionais nos casos das bifurcações de Hopf e sela-nodo, uma vez que estes dois tipos de bifurcação não são definidas em casos unidimensionais.

D.1 Bifurcação Transcritical

Caso unidimensional

Antes de procedermos a definição de *bifurcação transcritical* consideremos o modelo de Verhulst, apresentado na seção 1.1.2, com $K = \frac{a}{b}$ e $r = a$,

$$\frac{dN}{dt} = aN - bN^2 \quad (\text{D.1})$$

que é um modelo simples na teoria de crescimento populacional. A equação (D.1) pode representar o crescimento da população de uma determinada espécie, N representa o número de indivíduos da espécie e a e b são parâmetros reais.

A solução da equação logística (D.1), satisfazendo a condição inicial $N(0) = N_0$, tem a forma

$$N(t) = \frac{aN_0}{b \left[\frac{a}{b} e^{-at} + N_0(1 - e^{-at}) \right]} \quad (\text{D.2})$$

e os resultados da análise de estabilidade de cada um de seus pontos de equilíbrio são apresentados na tabela D.1.

Pontos de equilíbrio	Instável	Estável
$N^* = 0$	$a > 0$	$a < 0$
$N^* = \frac{a}{b}$	$a < 0$	$a > 0$

Tab. D.1 – Análise da estabilidade dos pontos de equilíbrio $N^* = 0$ e $N^* = \frac{a}{b}$.

Nas figs. (D.1) temos os diagramas de bifurcação para os casos $b > 0$ e $b < 0$.

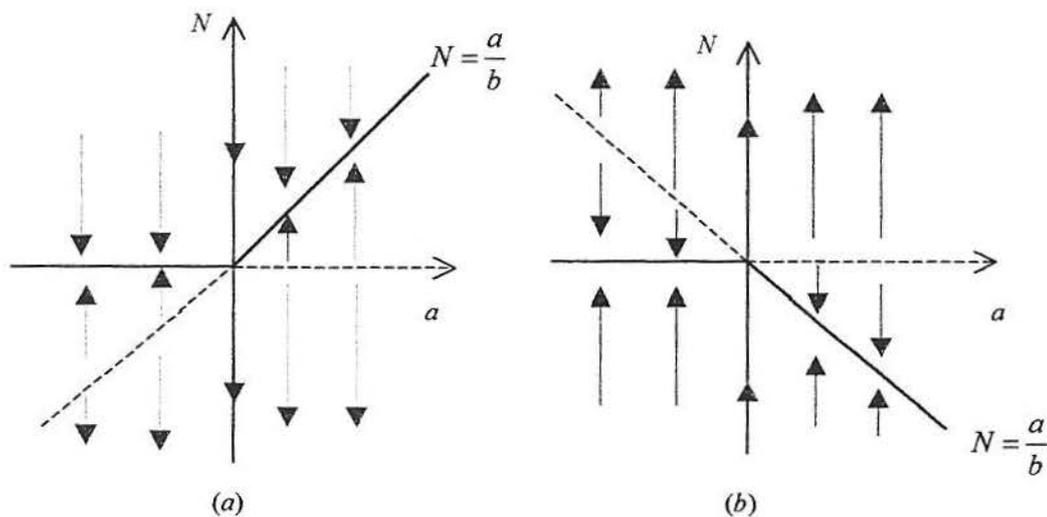


Fig. D.1 – Bifurcações transcricas: os diagramas de bifurcações do sistema $\frac{dN}{dt} = aN - bN^2$ para a) $b > 0$ e b) $b < 0$.

Este tipo de bifurcação, onde ocorre a intersecção de duas curvas de bifurcação, é chamada *bifurcação transcrica*.

Consideraremos a seguir um exemplo de bifurcação transcrica que ocorre em um sistema bidimensional.

Caso bidimensional

Consideremos o sistema

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \mu x - x^2 \\ \frac{dy}{dt} &= -y.\end{aligned}\tag{D.3}$$

onde μ é um parâmetro real.

Dependendo do valor de μ , existem 1 ou 2 pontos críticos, de acordo com a tabela D.2. O valor de bifurcação é $\mu_0 = 0$.

Valores de μ	Pontos de equilíbrio	Tipo de singularidade
$\mu < 0$	$(\mu, 0)$ $(0, 0)$	Ponto de sela Nodo estável
$\mu = 0$	$(0, 0)$	Ponto crítico não hiperbólico
$\mu > 0$	$(0, 0)$ $(\mu, 0)$	Ponto de sela Nodo estável

Tab. D.2 - Pontos de equilíbrio e tipos de singularidades do sistema (D.3) em função dos valores de μ considerados.

Os campos vetoriais juntamente com algumas soluções correspondentes a condições iniciais distintas do sistema (D.3) estão representados nas figs. (D.2). Na fig. D.2a consideramos $\mu = -1 < 0$, na fig. D.2b tem-se $\mu = 0$ e na fig. D.2c consideramos $\mu = 1 > 0$.

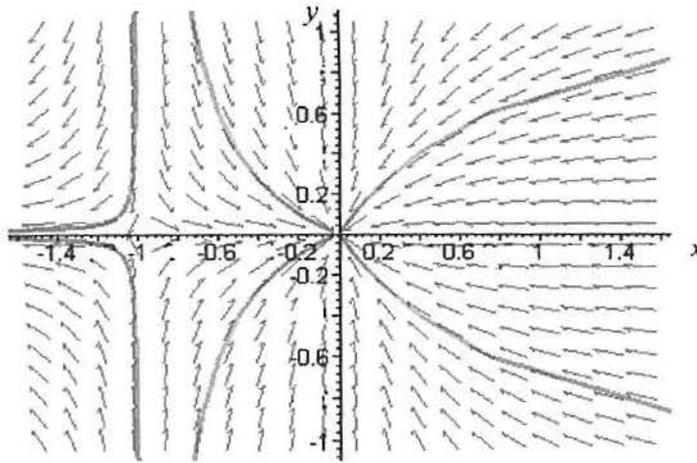


Fig. D.2a – Campo vetorial juntamente com algumas soluções do sistema (D.3) considerado com $\mu = -1$.

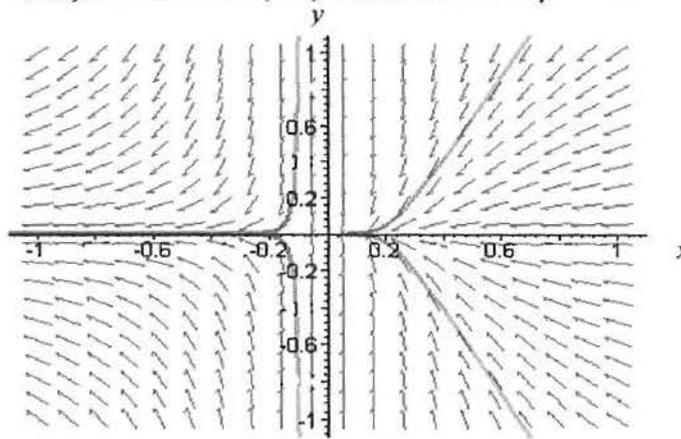


Fig. D.2b – Campo vetorial juntamente com algumas soluções do sistema (D.3) considerado com $\mu = 0$.

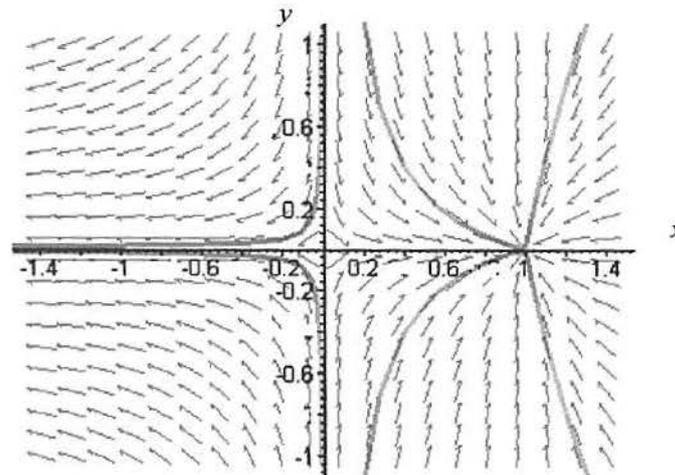


Fig. D.2c - Campo vetorial juntamente com algumas soluções do sistema (D.3) considerado com $\mu = 1$.

Um esboço do diagrama de bifurcação (espécie x) para o sistema (D.3) está na fig. D.3. Para $\mu < 0$ o ponto de equilíbrio $(x^*, y^*) = (0, 0)$ é estável enquanto que $(x^*, y^*) = (\mu, 0)$ é instável; já para $\mu > 0$ temos a situação inversa.

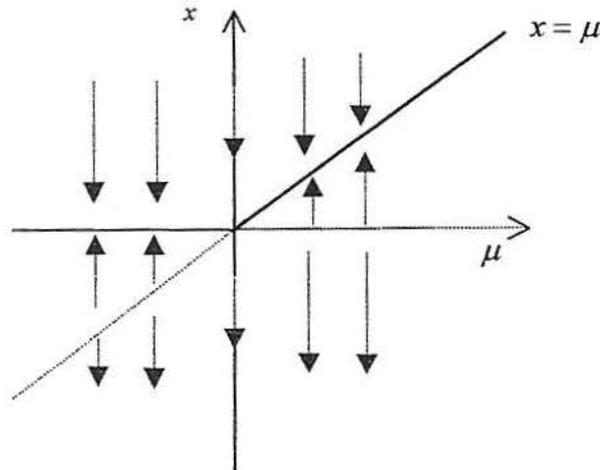


Fig. D.3 – Diagrama de bifurcação para a espécie x do sistema (D.3).

De forma similar ao que ocorre no caso unidimensional (fig.3.14) temos na fig. D.3 a intersecção de duas curvas de bifurcação, o que caracteriza novamente uma bifurcação transcítica.

Observe que este tipo de bifurcação já apareceu ao considerarmos o subsistema xy na seção 3.2.1. Ela ocorre na fig. 3.1 para o valor de $b_1 = 11,5$.

D.2 Bifurcação Pitchfork (do tipo forquilha)

Caso unidimensional

Consideraremos um exemplo antes de definir uma *bifurcação do tipo forquilha*.

Dada a equação diferencial

$$\frac{dx}{dt} = ax - bx^3 \quad (\text{D.4})$$

onde a e b são parâmetros reais, temos como pontos de equilíbrio $x^* = 0$ para todo a e $x^* = \pm \left(\frac{a}{b}\right)^{\frac{1}{2}}$, para todo a e b tais que $a/b > 0$.

Os resultados da análise de estabilidade de cada um destes pontos estão na tabela D.3.

Pontos de equilíbrio	Instável	Estável
$x^* = 0$	$a > 0$	$a < 0$
$x^* = \pm \left(\frac{a}{b}\right)^{\frac{1}{2}}$	$a < 0$ e $b < 0$	$a > 0$ e $b > 0$

Tab. D.3 –Análise da estabilidade dos pontos de equilíbrio $x^* = 0$ e $x^* = \pm \left(\frac{a}{b}\right)^{\frac{1}{2}}$.

A fig. (D.4) ilustra o diagrama de bifurcação para o caso $b > 0$. Existe uma bifurcação na origem. Para $a \leq 0$ há somente um ponto de equilíbrio, a saber, $x^* = 0$ e para $a > 0$ existem três pontos de equilíbrio. A solução $x^* = 0$ é estável se e somente se $a \leq 0$ e as soluções $x^* = \pm \left(\frac{a}{b}\right)^{\frac{1}{2}}$ são estáveis para $a > 0$.

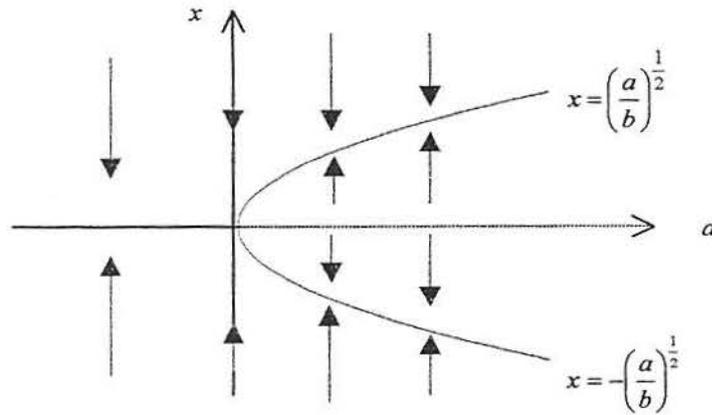


Fig. D.4 – Uma bifurcação supercrítica do tipo forquilha: um esquema do diagrama de bifurcação para $b > 0$. As setas indicam o sentido da variação de algumas soluções com o tempo.

Observa-se que a solução $x = 0$, quando o parâmetro a passa de valores negativos para valores positivos, perde estabilidade “dando origem” a dois novos pontos de equilíbrio estáveis. Neste caso diz-se que a *bifurcação é supercrítica*.

A fig. D.5 ilustra o diagrama de bifurcação para o caso $b < 0$. Neste caso também existe uma bifurcação na origem. Para $a < 0$ existem três soluções estacionárias, $x = 0$ (estável) e $x = \pm \left(\frac{a}{b}\right)^{\frac{1}{2}}$ (instável) enquanto que para $a \geq 0$ há somente uma solução estacionária, a saber $x = 0$ (instável).

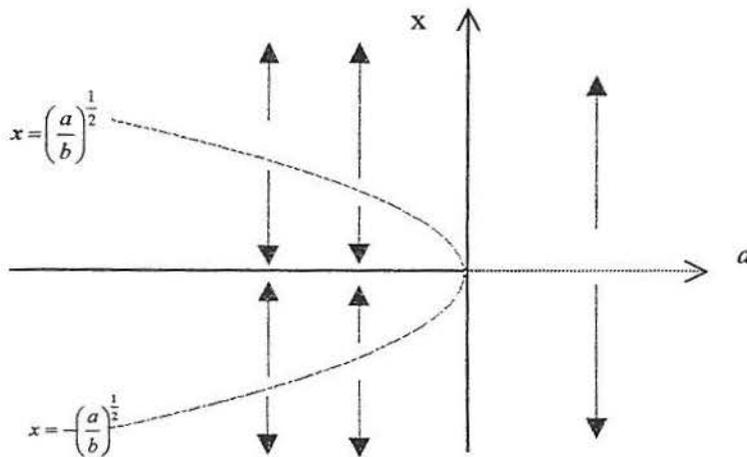


Fig. D.5 – Uma bifurcação subcrítica do tipo forquilha: um esquema do diagrama de bifurcação para $b < 0$. As setas indicam o sentido da variação de algumas soluções com o tempo.

Observe que a solução $x^* = 0$, quando o parâmetro a passa de valores positivos para valores negativos, ganha estabilidade e “dá origem” a dois novos pontos de equilíbrio instáveis. Neste caso diz-se que a *bifurcação é subcrítica*.

Caso bidimensional

Consideremos o sistema

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \mu x - x^3 \\ \frac{dy}{dt} &= -y\end{aligned}\tag{D.5}$$

onde μ é um parâmetro real.

Dependendo do valor de μ , existem 1, 2 ou 3 pontos críticos, de acordo com a tabela D.4. O valor de bifurcação é $\mu_0 = 0$.

Valores de μ	Pontos de equilíbrio	Tipo de singularidade
$\mu < 0$	$(0, 0)$	Nodo estável
$\mu = 0$	$(0, 0)$	Ponto crítico não hiperbólico
$\mu > 0$	$(-\sqrt{\mu}, 0)$ $(0, 0)$ $(0, \sqrt{\mu})$	Nodo estável Ponto de sela Nodo estável

Tab. D.4 - Pontos de equilíbrio e tipos de singularidades do sistema (D.5) em função dos valores de μ considerados.

Os campos vetoriais juntamente com algumas soluções consideradas com condições iniciais distintas do sistema (D.5) estão representados nas figs. D.6. Na fig. D.6a consideramos $\mu = -1 < 0$, na fig. D.6b tem-se $\mu = 0$ e na fig. D.6c consideramos $\mu = 1 > 0$.

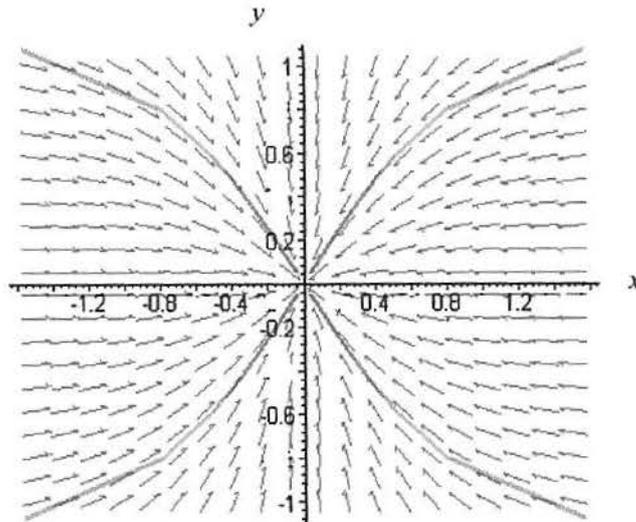


Fig. D.6a - Campo vetorial juntamente com algumas soluções do sistema (D.5) considerado com $\mu = -1$.

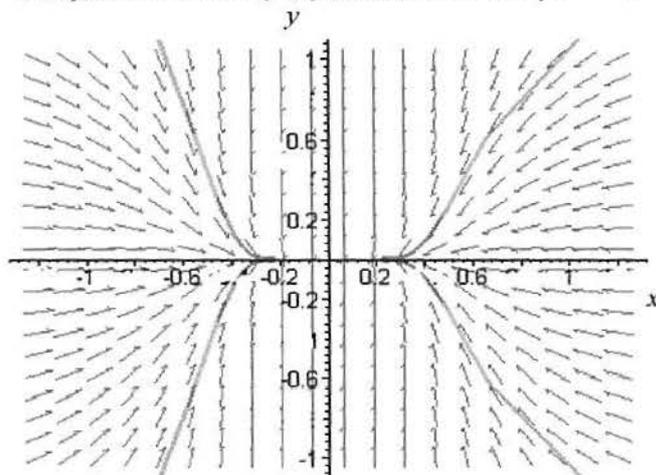


Fig. D.6b - Campo vetorial juntamente com algumas soluções do sistema (D.5) considerado com $\mu = 0$.

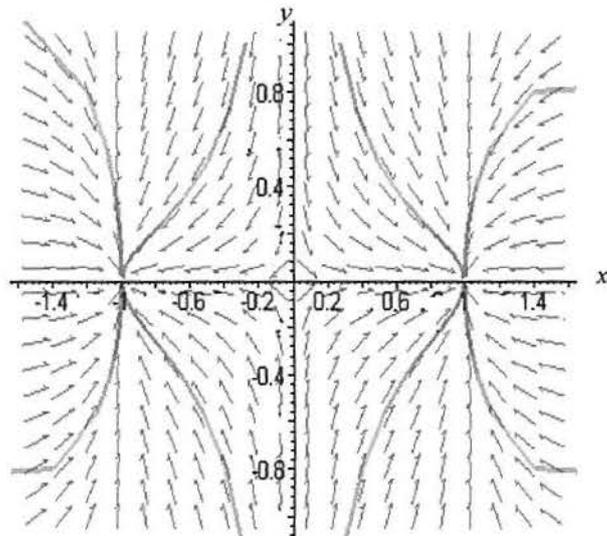


Fig. D.6c - Campo vetorial juntamente com algumas soluções do sistema (D.5) considerado com $\mu = 1$.

Um esboço do diagrama de bifurcação (espécie x) para o sistema (D.5) está na fig. D.7. Observe que existe uma bifurcação na origem. Para $\mu \leq 0$ há somente um ponto de equilíbrio, a saber, $x^* = 0$ e para $\mu > 0$ existem três pontos de equilíbrio. A solução $x^* = 0$ é estável se e somente se $\mu \leq 0$ e as soluções $x^* = \pm\sqrt{\mu}$ são estáveis para $\mu > 0$.

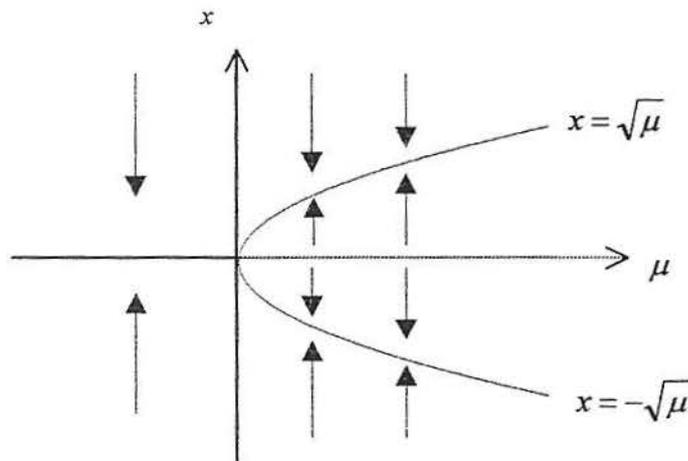


Fig. D.7 – Diagrama de bifurcação (espécie x) para o sistema (D.5).

De forma similar ao que ocorre no caso unidimensional (fig.3.16) temos na fig. D.7 uma bifurcação supercrítica do tipo forquilha.

D.3 Bifurcação do tipo sela-nodo

Consideremos o sistema bidimensional

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \mu - x^2 \\ \frac{dy}{dt} &= -y \end{aligned} \tag{D.6}$$

onde μ é um parâmetro real.

Dependendo do valor de μ , o sistema (D.6) apresenta 1, 2 ou nenhum ponto crítico, de acordo com a tabela D.5. O valor de bifurcação é novamente $\mu_0 = 0$.

Valores de μ	Ponto(s) de equilíbrio	Tipo de singularidade
$\mu < 0$	não existe	***
$\mu = 0$	$(0, 0)$	Ponto crítico não-hiperbólico
$\mu > 0$	$(-\sqrt{\mu}, 0)$	Ponto de sela
	$(\sqrt{\mu}, 0)$	Nodo estável

Tab. D.5 – Pontos de equilíbrio e tipos de singularidades do sistema (D.6) em função do intervalo de μ considerado.

Os campos vetoriais juntamente com algumas soluções consideradas com condições iniciais distintas do sistema (D.6) estão representados nas figs. D.8. Na fig. D.8a consideramos $\mu = -1 < 0$, na fig. D.8b tem-se $\mu = 0$ e na fig. D.8c consideramos $\mu = 1 > 0$

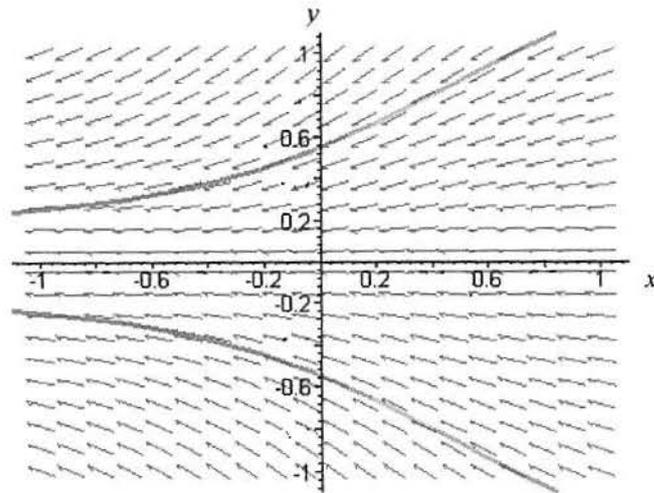


Fig. D.8a - Campo vetorial juntamente com algumas soluções do sistema (D.6) considerado com $\mu = -1$.

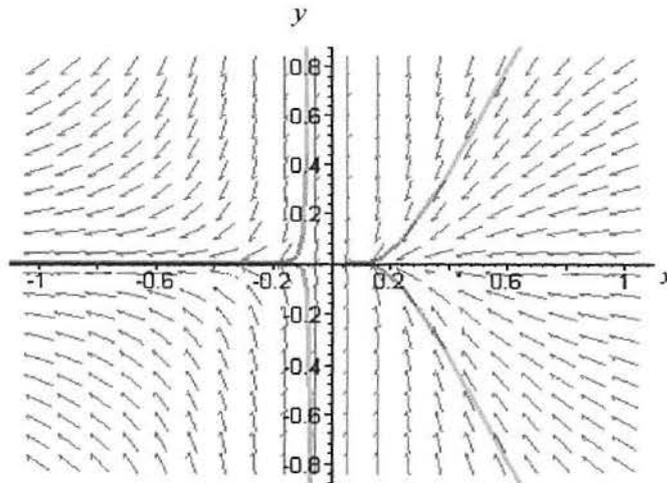


Fig. D.8b - Campo vetorial juntamente com algumas soluções do sistema (D.6) considerado com $\mu = 0$.

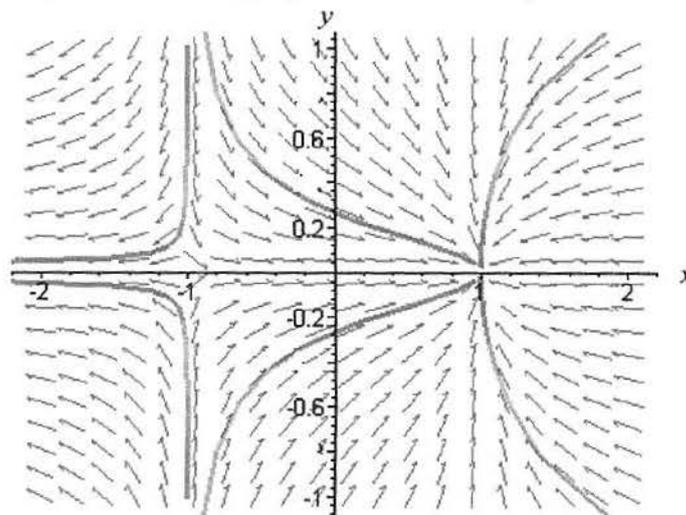


Fig. D.8c - Campo vetorial juntamente com algumas soluções do sistema (D.6) considerado com $\mu = 1$.

Um esboço do diagrama de bifurcação (espécie x) para o sistema (D.6) está na fig. D.9.

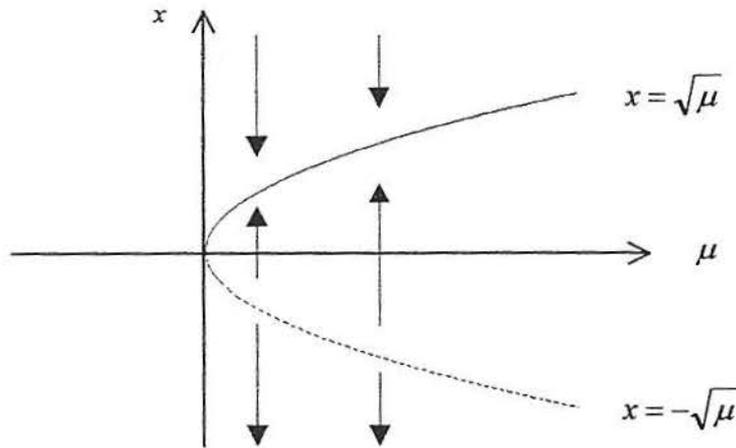


Fig. D.9 - Diagrama de bifurcação (espécie x) para o sistema (D.6).

Observa-se da fig. D.9 que quando o parâmetro μ passa de valores negativos para valores positivos originam-se dois pontos de equilíbrio, um nodo estável e outro instável (ponto de *sela*). A este tipo de bifurcação dá-se o nome de bifurcação do tipo *sela-nodo*.

D.4 Bifurcação de Hopf

Consideremos o sistema de equações diferenciais

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -y + (a - x^2 - y^2)x \\ \frac{dy}{dt} &= x + (a - x^2 - y^2)y \end{aligned} \tag{D.7}$$

para todo a real.

O único ponto de equilíbrio do sistema (D.7) é a solução trivial $(x^*, y^*) = (0, 0)$. Para investigar a estabilidade linear deste ponto lineariza-se as equações dadas em (D.7) em torno de $(x^*, y^*) = (0, 0)$, o que fornece

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= -y + ax \\ \frac{dy}{dt} &= x + ay.\end{aligned}\tag{D.8}$$

O sistema (D.8) pode ser escrito sob forma matricial como segue:

$$\begin{bmatrix} \frac{dx}{dt} \\ \frac{dy}{dt} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a & -1 \\ 1 & a \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix},$$

ou ainda, definindo o vetor $\mathbf{x} = \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix}$, e a matriz $\mathbf{J} = \begin{bmatrix} a & -1 \\ 1 & a \end{bmatrix}$, sob a forma:

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{J}\mathbf{x}.$$

Os autovalores da matriz \mathbf{J} são $\lambda = a \pm i$. Existe estabilidade linear do ponto de equilíbrio $(x^*, y^*) = (0, 0)$ se $\text{Re}(\lambda) < 0$, isto é, se $a < 0$, e instabilidade se $a > 0$.

As figs. D.10 e D.11 mostram o espaço de fase para o sistema (D.8) para valores de a distintos. Na fig. D.10 tem-se para $a = -1 < 0$ uma singularidade do tipo espiral estável, uma vez que os autovalores são complexos e possuem parte real negativa e na fig. D.11 tem-se para $a = 1 > 0$ comportamento do tipo ciclo limite.

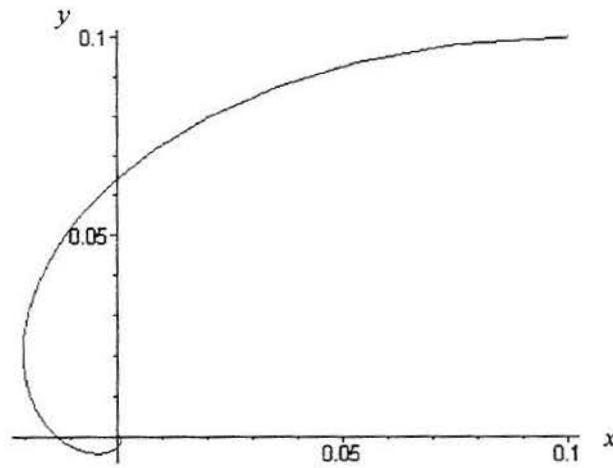


Fig. D.10 – Trajetória no espaço de fase do sistema (D.8), considerando-se $a = -1$, com condição inicial $(x(0), y(0)) = (0.1, 0.1)$; o ponto $(0, 0)$ é uma singularidade do tipo espiral estável.

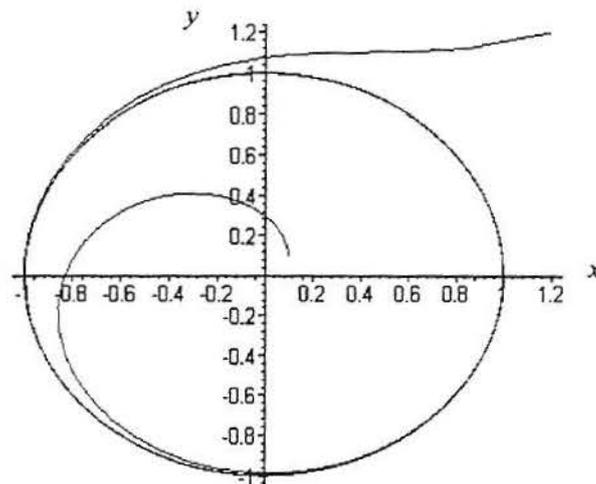


Fig. D.11 – Trajetórias no espaço de fase do sistema (D.8), considerando-se $a = 1$, com duas condições iniciais distintas, a saber, $(x(0), y(0)) = (0.1, 0.1)$ e $(x(0), y(0)) = (1.2, 1.2)$. O sistema apresenta comportamento do tipo ciclo limite.

A fig. D.12 mostra o diagrama de bifurcação (para a espécie x) correspondente ao sistema (D.8). O diagrama para a espécie y tem as mesmas características.

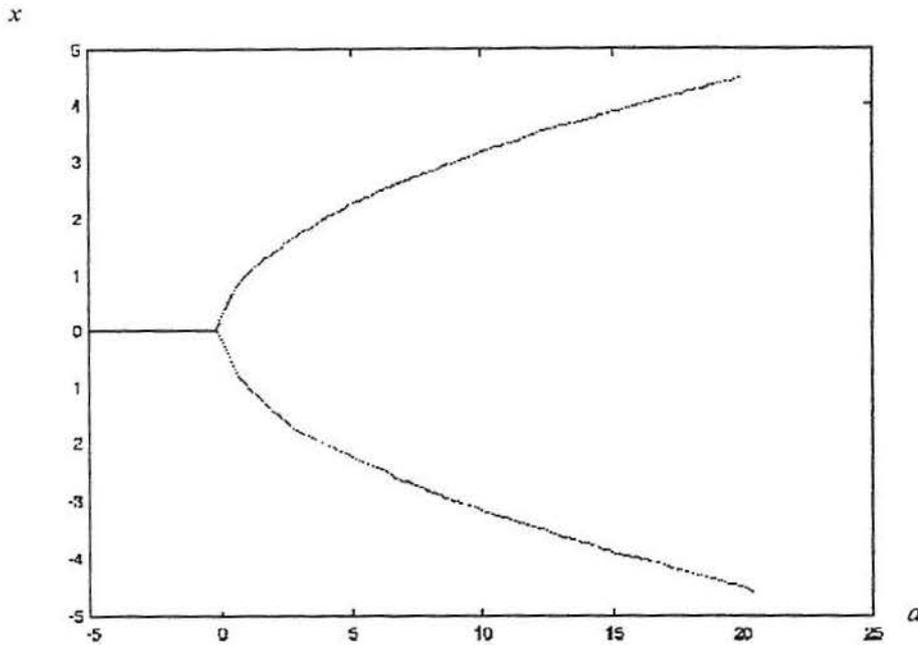


Fig. D.12 – Diagrama de bifurcação (espécie x) para o sistema (D.8).

Observe que este tipo de bifurcação já apareceu ao considerarmos o subsistema xy na seção 3.2.1. Ela ocorre na fig. 3.1 para os valores de $b_1 = 1,21$ e $b_1 = 10,28$.

O sistema (D.8) também pode ser resolvido explicitamente. Se usarmos coordenadas polares onde $x = r \cos \theta$ e $y = r \sin \theta$, para $r \geq 0$, então $x + yi = re^{i\theta}$ e assim

$$\frac{d(re^{i\theta})}{dt} = \frac{dx}{dt} + i \frac{dy}{dt} \quad (\text{D.9})$$

que resulta

$$\frac{d(re^{i\theta})}{dt} = -y + ix + (a - x^2 - y^2)(x + iy) \quad (\text{D.10})$$

isto é,

$$\left(\frac{dr}{dt} + ir \frac{d\theta}{dt} \right) e^{i\theta} = ire^{i\theta} + (a - r^2) re^{i\theta}. \quad (\text{D.11})$$

Dividindo ambos os lados de (D.11) por $e^{i\theta}$ e igualando as partes real e imaginária, obtemos

$$\frac{dr}{dt} = r(a - r^2), \quad \frac{d\theta}{dt} = 1 \quad (\text{D.12})$$

Quanto aos equilíbrios do sistema (D.12) temos dois casos a considerar:

- Se $a \leq 0$, o único equilíbrio do sistema é $r = 0$, ou seja, a origem.
- Se $a > 0$, o sistema apresenta dois equilíbrios, $r = 0$ e $r = \sqrt{a}$.

Observe que $\frac{d\theta}{dt} > 0$ o que significa que temos θ aumentando, ou seja, o sentido das trajetórias nas figs. D.10 e D.11 é anti-horário. Quanto ao raio r , se existir o equilíbrio $r = \sqrt{a}$ temos dois casos a considerar:

- a) O raio r aumenta quando $\frac{dr}{dt} > 0$, o que acontece para $0 < r < \sqrt{a}$.
- b) O raio r diminui quando $\frac{dr}{dt} < 0$, o que acontece para $r > \sqrt{a}$.

Observa-se na fig. D.11 que para $r < 1$ o raio está aumentando enquanto que para $r > 1$ o raio está diminuindo, tendendo nos dois casos a uma solução periódica no tempo, que neste caso, é o círculo de raio $r = 1$.

D.5 Biestabilidade

Consideremos a equação

$$\frac{du}{dt} = r u \left(1 - \frac{u}{q} \right) - \frac{u^2}{1 + u^2} = f(u, r, q) \quad (\text{D.13})$$

onde r e q são parâmetros reais.

Os estados estacionários de (D.13) são soluções de $f(u, r, q) = 0$.

É imediato que $u^* = 0$ é uma solução de $f(u, r, q) = 0$ e as outras soluções satisfazem, se existirem,

$$r \left(1 - \frac{u}{q} \right) = \frac{u^2}{1 + u^2} \quad (\text{D.14})$$

onde definimos

$$g(u, r, q) \equiv r \left(1 - \frac{u}{q} \right) \text{ e } h(u) \equiv \frac{u^2}{1 + u^2} \quad (\text{D.15})$$

É conveniente determinar graficamente as soluções de (D.14). A fig. D.13 mostra as soluções para um valor de q fixo, a saber $q = 11$, e valores distintos de r . As interseções de $h(u)$ com $g(u, r, q)$ fornecem as soluções de (D.14).

Nossa escolha foi manter q fixo e variar r . Escolhendo manter r fixo e variar q o comportamento é o mesmo, ou seja, a existência de um, três e novamente um estado de equilíbrio a medida que aumentamos q .

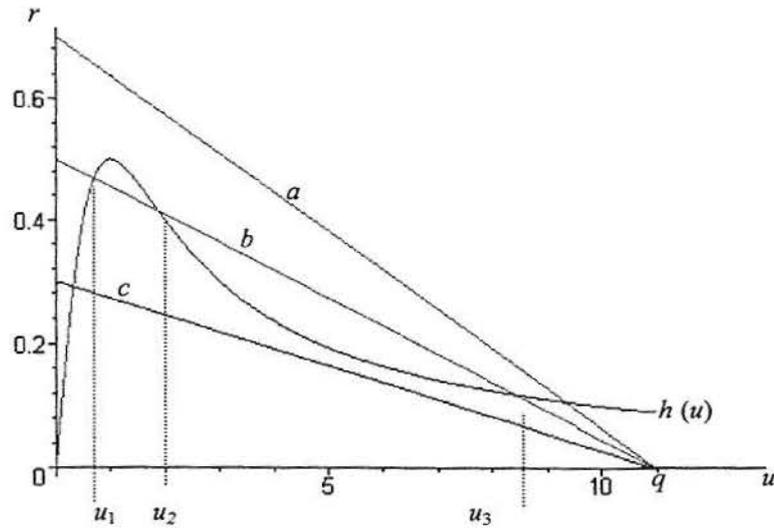


Fig. D.13 - As retas são $g(u, r, q)$ versus u , com $q = 11$.
Para (a): $r = 0,3$, (b): $r = 0,5$, (c): $r = 0,7$.

O que é importante observar na fig. D.13 é a existência de uma, de três ou novamente de uma solução quando r aumenta para um valor de q fixo.

A fig. D.14 mostra o gráfico de $f(u, r, q)$ versus u .

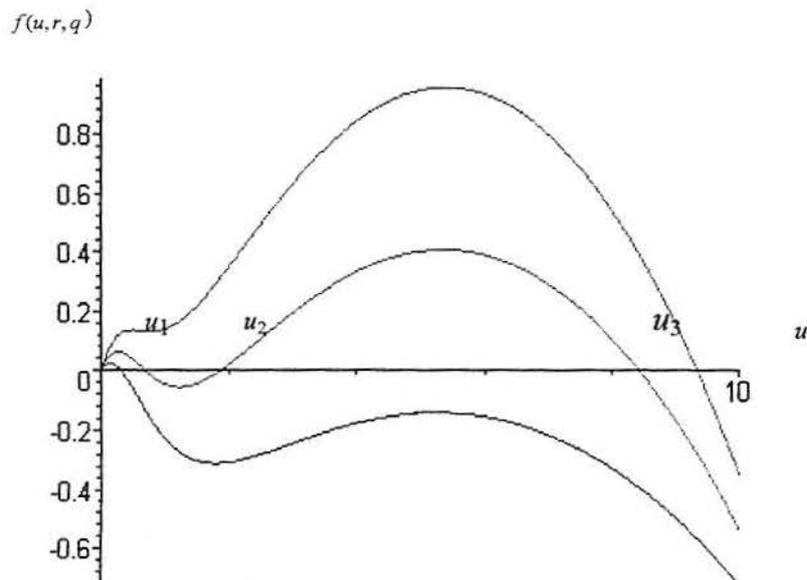


Fig. D.14 - Gráfico de $f(u, r, q)$ versus u , com os mesmos parâmetros r e q correspondentes da fig. D.13.

Nas figs. D.13 e D.14 os valores u_1 , u_2 e u_3 correspondem aos pontos de equilíbrio do sistema (D.13).

Investigamos a estabilidade de cada um dos quatro pontos de equilíbrio e encontramos $u = 0$ e $u = u_2$ linearmente instáveis, uma vez que $\frac{\partial f}{\partial u} > 0$ em $u = 0$ e $u = u_2$ enquanto que u_1 e u_3 são pontos de equilíbrio linearmente estáveis, uma vez que para estes dois $\frac{\partial f}{\partial u} < 0$.

Existe um domínio no espaço de parâmetros qr onde as três raízes de (D.14) existem. A fig. D.15 mostra este resultado.

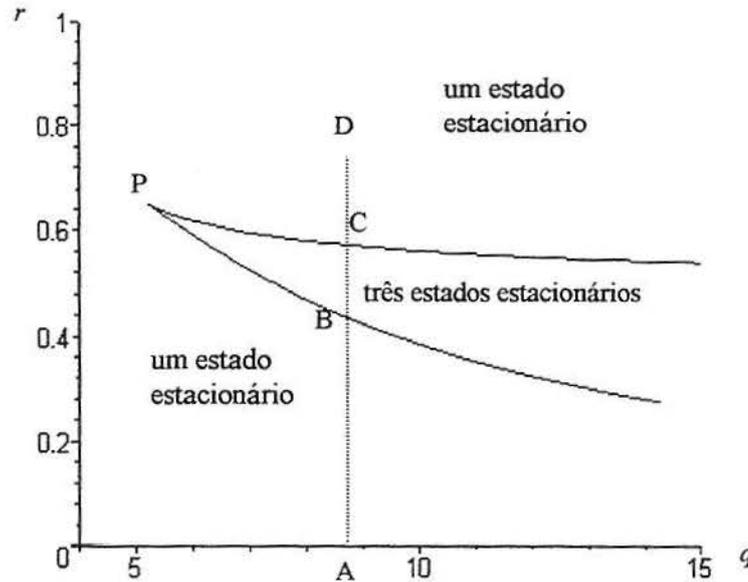


Fig. D.15 – Domínio dos parâmetros para o número de estados de equilíbrio positivos do sistema (D.13). As curvas são dadas

parametricamente por $r(a) = \frac{2a^3}{(a^2+1)^2}$ e $q(a) = \frac{2a^3}{(a^2-1)}$. O valor

$a = \sqrt{3}$ fornece o ponto cuspide P.

Este modelo exhibe um efeito *histerese*. Suponhamos que tenhamos fixado um valor de q e comecemos a aumentar r ao longo do caminho ABCD na fig. D.15. Então, referindo-nos também a fig. D.13, vemos que se $u_1 = 0$ em $r = 0$ o equilíbrio u_1 simplesmente aumenta monotonicamente com r até que o ponto C seja alcançado (fig. D.15). Para um grande r este estado estacionário desaparece e o valor de equilíbrio salta para u_3 . Se reduzirmos r o estado de equilíbrio é o u_3 e permanece assim até que r alcance o menor valor crítico, onde existe novamente um estado estacionário, neste ponto existe um salto do estado u_3 para u_1 . Em outras palavras quando r aumenta ao longo de ABCD existe uma descontinuidade em C enquanto que quando r diminui de D para A existe uma descontinuidade em B. Isto é um exemplo de uma *catástrofe cuspide*. Vejamos um exemplo do efeito histerese obtido em um sistema bidimensional.

CASO BIDIMENSIONAL

Consideremos o sistema dado em coordenadas polares

$$\frac{dr}{dt} = r(\mu + r^2 - r^4) \quad (D.16)$$

$$\frac{d\theta}{dt} = -1.$$

Dependendo do valor de μ o sistema (D.16) apresenta 1, 2 ou 3 estados estacionários, de acordo com a tabela D.6.

Intervalo de μ	Estados de Equilíbrio	Análise da Estabilidade
$\mu < \mu_c$	$r_0 = 0$	Estável
$\mu_c < \mu < 0$	$r_0 = 0$	Estável
	$r_1 = \sqrt{s_1}$ $r_2 = \sqrt{s_2}$	Estável Instável
$\mu > 0$	$r_0 = 0$	Instável
	$r_1 = \sqrt{s_1}$	Estável

Tab. D.6 – Intervalo de μ , com os respectivos estados de equilíbrio e análise da estabilidade.

$$\mu_c = -\frac{1}{4}, \quad s_1 = \frac{1}{2} + \frac{\sqrt{1+4\mu}}{2} \quad \text{e} \quad s_2 = \frac{1}{2} - \frac{\sqrt{1+4\mu}}{2}.$$

A fig. D.16 mostra o diagrama de bifurcação para o sistema (D.16).

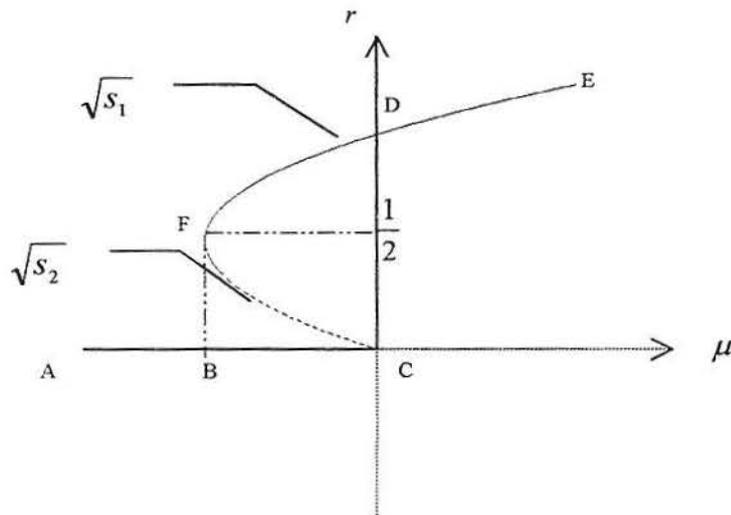


Fig. D.16 – Diagrama de bifurcação para o sistema (D.16).

O ponto B corresponde ao valor crítico de μ , a saber, $\mu_c = -\frac{1}{4}$.

As coordenadas do ponto F são dadas por $(-1/4, 1/2)$.

Observa-se na fig. D.16 que quando o parâmetro μ aumenta de A até B, $r = 0$ é o único estado estacionário que, nesse intervalo, é estável. Para μ aumentando de B até C o sistema apresenta três estados estacionários, $r = 0$ (que já existia) e continua estável e mais dois, a saber, $r = \sqrt{s_1}$ (estável) e $r = \sqrt{s_2}$ (instável). Quando $\mu > 0$, $r = \sqrt{s_2}$ deixa de existir, $r = \sqrt{s_1}$ continua estável e $r = 0$ torna-se instável.

O que é importante observar na fig. D.16 é que para $-\frac{1}{4} < \mu < 0$ o sistema apresenta dois estados estacionários distintos e estáveis ($r = 0$ e $r = \sqrt{s_1}$), e o atrator será um ou outro dependendo da condição inicial utilizada, como mostram as figs. D.17 e D.18 onde utilizamos $\mu = -\frac{1}{8}$. Diz-se neste caso que o sistema é *biestável*.

Se considerarmos o sentido crescente de μ a trajetória será ABCDFBC, enquanto que se μ estiver decrescendo será EDFBCD. Quando acontece o “salto” do ponto C para o ponto D o sistema está passando de um ponto de equilíbrio estável ($r = 0$) para um ciclo limite, denominado de grande amplitude. Do ponto F para o ponto B a situação é inversa.

As figs. D.17, D.18 e D.19 mostram os atratores do sistema dado pelas equações (D.16).

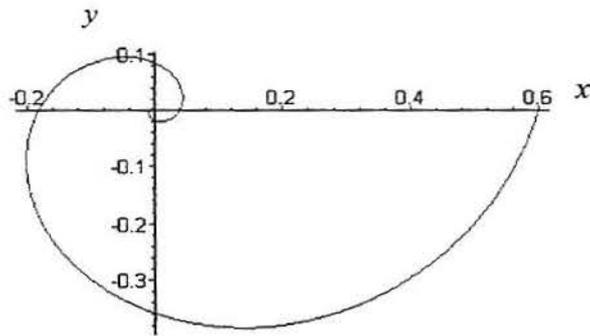


Fig. D.17 – O atrator do sistema (D.16) considerado, com $\mu = -\frac{1}{2}$, $r(0) = 0,6$ e $\theta(0) = 0$, é o estado de equilíbrio $r = 0$.

Considerando-se que $\frac{d\theta}{dt} = -1$ no sistema (D.16), o sentido da trajetória é horário e portanto na fig. D.17 observa-se que a solução está tendendo para $r = 0$ o que confirma os resultados obtidos na fig. D.16 e na tab. D.7.

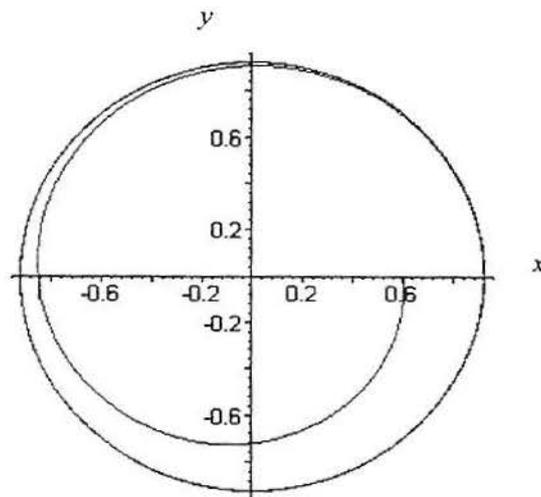


Fig. D.18 - O atrator do sistema (D.16) considerado, com $\mu = -\frac{1}{8}$, $r(0) = 0,6$ e $\theta(0) = 0$, é um ciclo limite.

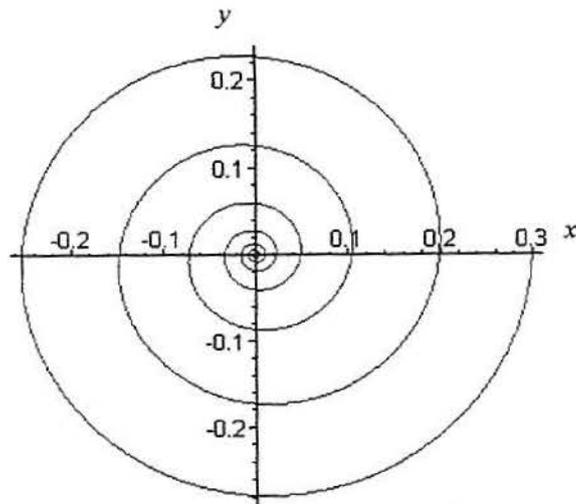


Fig. D.19 - O atrator do sistema (D.18) considerado, com $\mu = -\frac{1}{8}$, $r(0) = 0,3$ e $\theta(0) = 0$, é o estado de equilíbrio $r = 0$.

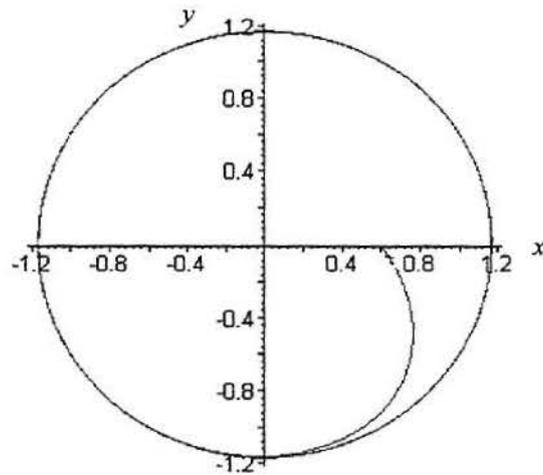


Fig. D.20 - O atrator do sistema (D.18) considerado, com $\mu = \frac{1}{2}$, $r(0) = 0,6$ e $\theta(0) = 0$, é um ciclo limite.

Nas figs. D.18 e D.20 os atratores são ciclos limite (circunferências de raio $r = \sqrt{s_1}$) o que também está de acordo com os resultados da tab. D.7 e o diagrama de bifurcação dado na fig. D.16.

A seguir faremos uma síntese dos principais aspectos de cada bifurcação.

D.6 Síntese

Uma bifurcação transcítica se dá quando existe a intersecção de duas curvas de bifurcação como já mencionamos.

A essência de uma bifurcação do tipo forquilha (supercrítica ou subcrítica) reside no seguinte: quando o parâmetro a aumenta (ou diminui) passando por um valor crítico duas novas soluções estacionárias originam-se no caso da bifurcação supercrítica e duas soluções estacionárias deixam de existir no caso da bifurcação subcrítica.

No caso da bifurcação do tipo sela-nodo, quando o parâmetro atinge um determinado valor passamos de uma região onde não existem equilíbrios para uma onde temos dois pontos, um estável e um instável.

Em uma bifurcação de Hopf, quando o parâmetro a aumenta (ou diminui) passando por um valor crítico origina-se uma solução periódica no tempo. Se esta solução periódica for um ciclo limite instável criado em torno de um ponto crítico estável diz-se que a bifurcação é do tipo Hopf subcrítica. Quando um ciclo limite estável é criado em torno de um ponto crítico instável diz-se que a bifurcação é do tipo Hopf supercrítica.

Em caso de o sistema apresentar biestabilidade (ou curva histerese), podemos ter para um mesmo valor do parâmetro mais de um estado estacionário estável, como mostramos na seção D.5.

APÊNDICE E - APLICAÇÕES DO TEOREMA DA BIFURCAÇÃO DE HOPF

Apresentaremos a seguir duas aplicações do teorema da bifurcação de Hopf (casos bi e tridimensionais) segundo a abordagem adotada por Beltrami, 1997.

E.1 Aplicação a um sistema bidimensional

Consideremos o sistema

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -y \\ \frac{dy}{dt} &= x - \alpha \left(\frac{y^3}{3} - \mu y \right), \text{ para } \alpha > 0. \end{aligned} \tag{E.1}$$

O único ponto de equilíbrio do sistema (E.1) é o ponto $(0, 0)$ independente do valor de μ considerado.

A matriz Jacobiana do sistema linearizado associado ao sistema (E.1) calculada no ponto $(0, 0)$ é dada por:

$$\mathbf{J}(\mu) = \begin{bmatrix} 0 & -1 \\ 1 & \alpha\mu \end{bmatrix} \tag{E.2}$$

$\text{Det } \mathbf{J}(\mu) > 0$ para todo μ , mas $\text{tr } \mathbf{J}(\mu) = \alpha\mu$ depende do sinal de μ . Para $\mu < 0$ o ponto $(0, 0)$ é assintoticamente estável, a fig. E.1 mostra o plano de fase do sistema E.1 considerando-se $\alpha = 2$ e $\mu = -0.5$. Para $\mu > 0$ o ponto de equilíbrio $(0, 0)$ é instável e o plano de fase do sistema E.1 considerando-se $\alpha = 2$ e $\mu = 0.5$. Em $\mu = 0$, os autovalores são imaginários puros e portanto nenhuma conclusão a respeito da estabilidade do ponto pode ser feita.

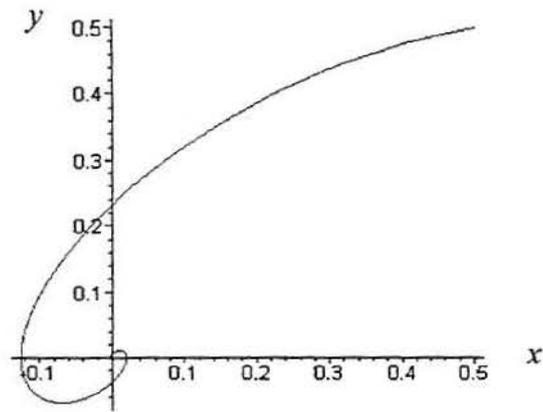


Fig. E.1 – Trajetória no plano de fase do sistema (E.1) considerando-se $\alpha = 2$, $\mu = -0.5 < 0$ e condição inicial $(x(0), y(0)) = (0.5, 0.5)$.

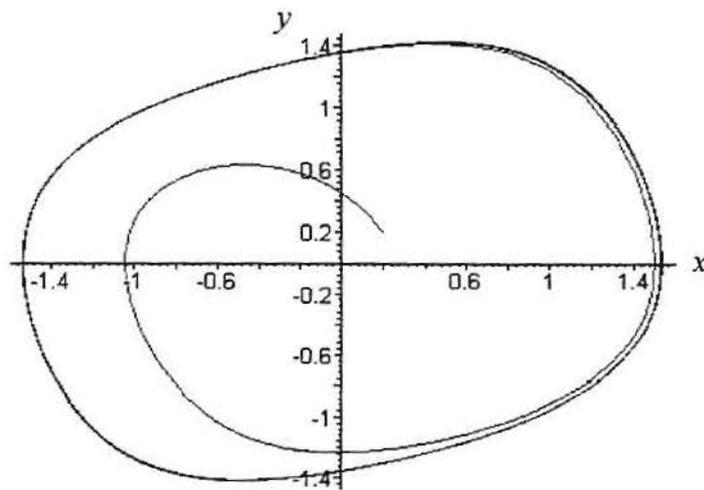


Fig. E.2 – Trajetória no plano de fase do sistema (E.1) considerando-se $\alpha = 2$, $\mu = 0.5 > 0$ e condição inicial $(x(0), y(0)) = (0.5, 0.5)$.

Os autovalores de $\mathbf{J}(\mu)$ são complexos para $|\mu|$ suficientemente pequeno com

$$\operatorname{Re} \lambda_i(\mu) = \frac{\alpha\mu}{2} \text{ satisfazendo}$$

$$\frac{d \operatorname{Re} \lambda_i(\mu)}{d\mu} = \frac{\alpha}{2} > 0$$

e

$$\operatorname{Re} \lambda_i(0) = 0.$$

Também,

$$\operatorname{Im} \lambda_i(0) \neq 0.$$

Segue do teorema da bifurcação de Hopf que um ciclo limite circundando o ponto $(0, 0)$ existe para todo $\mu > 0$ suficientemente pequeno.

E.2 Aplicação a um sistema tridimensional

Consideremos o sistema

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= y \\ \frac{dy}{dt} &= (nz)^2 \cos x \sin x - \frac{g}{l} \sin x - ry \\ \frac{dz}{dt} &= k(\cos x - \rho)\end{aligned}\tag{E.3}$$

O único equilíbrio do sistema (E.3) ocorre no ponto (x^*, y^*, z^*) cujas componentes são

$$\begin{aligned}x^* &= \arccos \rho \\ y^* &= 0 \\ z^* &= \frac{\beta}{\sqrt{\rho}}, \text{ onde } \beta = \frac{1}{n} \sqrt{\frac{g}{l}}\end{aligned}\tag{E.4}$$

O sistema linearizado associado ao sistema (E.3) tem a seguinte matriz Jacobiana:

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 0 \\ (nz)^2 (\cos^2 x - \sin^2 x) - \frac{g}{l} \cos x & -r & 2n^2 z \cos x \sin x \\ -k \sin x & 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

O polinômio característico $\det(\mathbf{J} - \lambda \mathbf{I}) = 0$ pode ser escrito como a equação cúbica

$$\lambda^3 + r\lambda^2 - \lambda \left[(nz)^2 (\cos^2 x - \sin^2 x) - \frac{g}{l} \cos x \right] + 2kn^2 z \sin^2 x \cos x = 0. \quad (\text{E.5})$$

Usando o fato que

$$\sin^2 x = \sin^2(\arccos \rho) = 1 - \cos^2(\arccos \rho) = 1 - \rho^2,$$

o polinômio característico avaliado em (x^*, y^*, z^*) fornece a equação

$$\lambda^3 + r\lambda^2 + \frac{(n\beta^2)(1-\rho^2)\lambda}{\rho} + 2kn\beta\sqrt{\rho}(1-\rho^2) = 0. \quad (\text{E.6})$$

Não é fácil calcular as raízes da equação cúbica (E.6) explicitamente para obter os autovalores λ_i , $i = 1, 2, 3$, então procedemos indiretamente. Para que possamos aplicar o teorema da bifurcação de Hopf é necessário que existam dois autovalores complexos (conjugados) e um autovalor real. Uma equação cúbica na forma mais geral, com $\lambda_i = \sigma \pm iq$ ($i = 1, 2$) e λ_3 real, pode ser escrita como $(\lambda - \lambda_1)(\lambda - \lambda_2)(\lambda - \lambda_3) = 0$, o que fornece

$$\lambda^3 - (2\sigma + \lambda_3)\lambda^2 + (\sigma^2 + q^2 + 2\sigma\lambda_3)\lambda - \lambda_3(\sigma^2 + q^2) = 0. \quad (\text{E.7})$$

Em particular, $\text{Re } \lambda_i$ deve ser zero onde o ponto de bifurcação ocorre. Em $\sigma = 0$ a equação (E.7) torna-se

$$\lambda^3 - \lambda_3\lambda^2 + q^2\lambda - \lambda_3q^2 = 0 \quad (\text{E.8})$$

Comparando os coeficientes de (E.8) com os de (E.6) temos que

$$\lambda_3 = -r$$

$$q^2 = \frac{(n\beta)^2(1-\rho^2)}{\rho}$$

$$\lambda_3q^2 = -2n^2\beta k\sqrt{\rho}(1-\rho^2)$$

Das duas últimas equações, segue que

$$-\frac{\lambda_3(n\beta)^2(1-\rho^2)}{\rho} = 2n^2\beta k\sqrt{\rho}(1-\rho^2),$$

e então, usando o fato que $\lambda_3 = -r$, o valor específico de r para $\text{Re } \lambda_i = 0$ é

$$\hat{r} = \frac{2k\rho^{\frac{3}{2}}}{\beta}.$$

Seja o parâmetro de bifurcação μ definido como $\mu = \hat{r} - r$. Esperaríamos então que uma bifurcação ocorra onde $\mu = 0$ que é onde os dois autovalores complexos tem parte real nula. Observa-se que se $\mu \neq 0$ os autovalores λ_1 e λ_2 são complexos com parte real não nula. De fato, $\text{Re } \lambda_i(\mu) < 0$ se e somente se $\mu < 0$.

O valor de $\lambda_3(0) = \hat{r} < 0$, uma vez que $\mu = 0$ é equivalente a $r = \hat{r}$ e $\text{Re } \lambda_i(0) = 0$ para $i = 1, 2$. Tem-se também $\text{Im } \lambda_i(0) \neq 0$. Para aplicarmos o teorema da bifurcação de Hopf é suficiente olharmos para $\text{Re } \lambda'_i(0)$. Como $r = \hat{r} - \mu$, a diferenciação de (E.6) com relação a μ fornece, para $i = 1, 2$,

$$\frac{d\lambda_i(\mu)}{d\mu} = \frac{1}{3 + \frac{2r}{\lambda_1} + \frac{(1-\rho^2)(n\beta)^2}{\rho\lambda_i^2}}.$$

Quando $\mu = 0$, sabemos que

$$q^2 = \frac{(n\beta)^2(1-\rho^2)}{\rho}$$

e $\lambda_i = \pm iq$ ($\lambda_i^2 = -q^2$). Portanto,

$$\frac{d\lambda_i(0)}{d\mu} = \frac{\left(1 \pm \frac{i\hat{r}}{q}\right)}{2 \left[1 + \left(\frac{\hat{r}}{q}\right)^2\right]}.$$

Segue que $\text{Re } \lambda'_i(0) > 0$. Concluimos então que se $|\mu|$ é suficientemente pequeno, então um ciclo limite existe para $\mu > 0$.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. BASSANEZZI, R. C., FERREIRA, W., *Equações diferenciais com aplicações*, São Paulo: Editora Harbra, 1988.
2. BELTRAMI, E., *Mathematics for Dynamic Modeling*, Academic Press 1997.
3. BOYCE, W. DIPRIMA, R., *Equações diferenciais elementares e problemas de valores de contorno*, LTC, 1999.
4. CASTI, J. L., *Reality Rules: I*, Wiley- Interscience publication, 1997.
5. DRAZIN, P. G., *Nonlinear systems*, Cambridge University Press, 1992.
6. EDELSTEIN-KESHET, L., *Mathematical Models in Biology*, Mc Graw-Hill, 1987.
7. HALE, J., KOÇAK, H., *Dynamics and bifurcations*, Springer-Verlag New York, 1991.
8. HASTINGS, A., *Population biology*, Springer, 1996.
9. HASTINGS, A., POWELL, T., *Chaos in a three-species food chain*, Ecology 72(3), 1991, pp. 896-903.
10. JONES, D. S., SLEEMAN, George Allen & Unwin, London, 1983.
11. JORDAN, D. W., SMITH, P., *Nonlinear ordinary differential equations*, Oxford University Press, 1987.
12. KUZNETSOV, Y. A., MURATORI, S., RINALDI, S., *Homoclinic bifurcations in slow-fast second order systems*, Nonlinear Analysis, Theory, Methods and Applications, vol. 25 (7), 1995, pp.747-762.
13. KEVIN, M., YODZIS, P., *Biological conditions for chaos in a three-species food chain*, Ecology 75, 1994, pp. 561-564.
14. KEVIN, M., YODZIS, P., *Bifurcation structure of a three-species food chain model*, Theoretical population biology 48, 1995, pp. 93-125.
15. LATHROP, DANIEL P., KOSTELICH, E. J., *Characterization of an experimental strange attractor by periodic orbits*, Physical Review 40 (7), 1989, pp.4028-4031.
16. MANICA, E., *Controle de caos em uma cadeia trófica de três espécies, descrita através do modelo de Hastings-Powell*, Dissertação de Mestrado, CPGMAP, 2000.

17. McCANN, K., YODZIS, P., *Bifurcation structure of a three- species food chain Model*, Theor. Pop. Biol 48, 1995 - 93.
18. McCANN, K., YODZIS, P., *Biological conditions for chaos in a three-species food Chain*, Ecology 75, 1994 - 561.
19. MAY, R. M., *Theoretical ecology principles and applications*, Blackwell Scientific Publications, 1976.
20. MURATORI, S., RINALDI, S., *A separation condition for the existence of limit cycles in slow-fast systems*, Appl. Math. Modelling 15, 1991, pp. 312-318.
21. MURATORI, S., RINALDI, S., *Low-and high-frequency oscillations in three-dimensional food chain systems*, J. Appl. Math. 52, 1992, pp. 1688-1706.
22. MURATORI, S., *Detecting slow-fast limit cycles*, Applied Math. and Computation 43, 1991, pp. 1-16.
23. MURRAY, J. D., *Mathematical Biology*, Biomathematics, vol 19, Springer-Verlag, 1989.
24. OSCAR, F., RINALDI, S., *Yield and dynamics of tritrophic food chains*, The american naturalist, 150, 1997, pp. 328-345.
25. OTT, E., GREBOGI, C., YORK, J.A., *Controlling Chaos*, Phys. Rev. Lett. 64 1990 1196.
26. OTT, E., *Chaos in dynamical systems*, Cambridge University Press, 1993.
27. RAI, V., SREENIVASAN, R., *Period-doubling bifurcations leading to chaos in a model food chain*, Ecol. Mod. 69, 1993, pp. 63-77.
28. RINALDI, S., MURATORI S., *Slow-fast limit cycles in predator-prey models*, Ecological Modelling, 61, 1992, pp.287-308.
29. SMITH, J. M., *Models in ecology*, Cambridge University Press, 1974.
30. VARRIALE, M. C., GOMES, A. A., *A study of a three species food chain*, Ecological Modelling 110, 1998, pp.119-133.