

Co-existência de espécies em sistemas presa-predador com switching

S. Palomino-Bean

Depto. de Matemática, UFSC, Campus Universitário, Trindade, 88040-900, SC
e-mail: palomino@mtm.ufsc.br

A.C.S. Vilcarronero, J.F.R. Fernandes

DENSIS/FEEC/UNICAMP, C.P. 6101, 13089-970, Campinas, SP
e-mail: angela_vilcarronero@yahoo.com.br

O. Bonato

IRD, 911 Avenue Agropolis, BP 5045, F-34032, Montpellier, Cedex 1, France.

Resumo

Neste artigo analisamos a co-existência de espécies num sistema de dois níveis tróficos, com duas espécies de presas e uma espécie predadora. Em um primeiro caso consideramos um sistema presa-predador com as espécies interagindo e, posteriormente estudamos o efeito *switching* no sistema. O efeito *switching* é o deslocamento da preferência do predador para um determinado tipo de presa. No trabalho [23], os autores estudaram esse tipo de comportamento, conseguindo-se a co-existência das espécies em um sistema de dois níveis tróficos com as mesmas espécies. Nele as funções de densidade das presas foram consideradas do tipo logístico incluindo um efeito *switching* seguindo as funções de Tansky no caso $n=1$. Dando continuidade a esse trabalho, neste artigo analisamos a co-existência das espécies inserindo no modelo a eficiência de consumo das presas pelo predador e considerando o efeito *switching* no caso geral. A comparação dos resultados obtidos nas simulações numéricas de ambos os sistemas, com e sem *switching*, mostram que o sistema estabiliza com a inclusão do efeito *switching*, mantendo assim a co-existência das espécies.

1. Introdução

O modelo clássico de Lotka-Volterra para multi-espécies tem gerado muitas pesquisas no estudo das interações de populações do tipo presa-predador. Uma das linhas de estudo considera o fato de alguns predadores polívoros deslocarem sua preferência para uma determinada presa, dependendo da frequência relativa desta. Um predador que se alimenta de várias espécies de presa não ataca todos os tipos indiscriminadamente. Quando um tipo de presa torna-se escasso no meio ambiente, o predador pode parar de procurar por esta espécie totalmente e começar a caçar uma

outra espécie mais abundante [10]. Este tipo de comportamento do predador é conhecido como *switching*, ou deslocamento da preferência do predador para um determinado tipo de presa agindo como uma influência estabilizadora na interação das espécies. O comportamento dinâmico e as propriedades *switching* em sistemas presa-predador foram estudados por Murdoch [7], Tansky [11], Mukherjee [16], Matsuda [14] entre outros. Estes e outros estudos realizados com o efeito *switching* do predador mostraram que este pode estabilizar o sistema como um todo e garantir a co-existência e a competição permanente das espécies [10-14,16]. Isto está baseado em fatos empíricos, experimentais e teóricos realizados por muitos autores [1, 7-17, 19]. Em particular Matsuda [13] considerou que os efeitos *switching* podem ser determinados por comportamentos estratégicos do predador, denominando-os como "*Evolutionary Stable Strategies, ESS*". Mukherjee e Roy [16] estudaram sistemas mais complexos adicionando o estudo de estabilidade assintótica global e local com o *switching* do predador. Já Pelletier (2000) fez um estudo dos modelos de multi-espécies de Lotka-Volterra e, usando métodos numéricos, afirma que sistemas mais complexos são mais estáveis quando considerado o efeito *switching* do predador.

À exceção de Mukherjee [16], todos os trabalhos anteriormente citados consideram que a função de densidade das presas tem um crescimento exponencial. Uma forma mais realística é considerar um crescimento logístico como foi feito em Vilcarronero [23]. Isto leva a uma modelagem mais complexa simulando a realidade com mais precisão. Em [23] foi mostrado a co-existência das espécies do sistema presa-predador com o *switching* do predador, onde o *switching* é caracterizado usando funções de Tansky [11] no caso $n=1$,

atuando em cada uma das funções de densidade que descrevem o comportamento das presas. Dando continuidade a [23], este artigo além de considerar o comportamento logístico das presas leva em consideração a eficiência do consumo das presas pelo predador e o caso geral das funções de Tansky para o efeito *switching* como será visto na formulação do problema na Seção 2. A Seção 3 descreve a metodologia utilizada e na Seção 4 será feito o estudo de estabilidade e apresentado os resultados. Por último, nas conclusões, são discutidos os resultados deste artigo.

2. Formulação do Problema

Usando o modelo geral de Lotka-Volterra para multi-espécies e dando continuidade ao trabalho desenvolvido em [23], nesta seção formulamos o problema a ser tratado considerando um sistema de dois níveis tróficos com duas presas e um predador.

Lotka [2] e Volterra [3] estabeleceram um modelo clássico dado por um conjunto de equações diferenciais ordinárias da forma:

$$\dot{X} = F(X) - G(X, Y) \quad (1)$$

$$\dot{Y} = U(G(X, Y)) - V(Y)$$

onde $X = [x_1, \dots, x_n]'$ e $Y = [y_1, \dots, y_n]'$ são, respectivamente, as densidades das presas e dos predadores. As funções $F = [f_1, \dots, f_n]'$, $G = [g_1, \dots, g_n]'$, $U = [u_1, \dots, u_n]'$ e $V = [v_1, \dots, v_n]'$ representam a reprodução das presas (crescimento intrínseco), mortalidade da presa devido à predação, reprodução do predador e mortalidade do predador, respectivamente.

Com a intenção de trabalhar com um modelo mais realístico, em [23] o problema foi modelado usando as funções de Tansky no caso $n=1$:

$$A_i(x_1, x_2) = a_i x_i / (x_1 + x_2)$$

e um crescimento logístico na população das presas da forma:

$$f_i(x_i) = r_i x_i (1 - x_i/k_i) \quad (2)$$

onde r_i e k_i são constantes positivas que indicam a taxa de reprodução da presa i e a capacidade de suporte do meio para a presa i , ($i = 1, 2$). respectivamente.

Neste trabalho vamos considerar uma população com dois níveis tróficos e três

espécies: duas presas e um predador. Consideramos um crescimento logístico para as presas como em (2), modificamos a função de densidade do predador e incluímos um efeito *switching* usando as funções de Tansky no caso geral, como será visto mais adiante nas equações (4) e (5) respectivamente.

Para facilitar a notação do sistema de equações diferenciais (1), consideramos as duas primeiras espécies como sendo as presas, x_1 e x_2 , e a última espécie como sendo a do predador, $x_3 = y$. Assim, a variável predatória será colocada no vetor de densidade das espécies X , isto é, $X = [x_1, x_2, x_3]'$.

Partimos do suposto de que não há competição entre as presas e que elas não interagem com presas de outras espécies.

O problema é formulado apresentando dois modelos considerando-os com e sem o *switching* do predador respectivamente.

O modelo sem *switching* do predador é o modelo clássico de Lotka-Volterra dado por:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \left(r_1 - \frac{r_1}{k_1} x_1 - a_1 x_3 \right) x_1 \\ \dot{x}_2 &= \left(r_2 - \frac{r_2}{k_2} x_2 - a_2 x_3 \right) x_2 \\ \dot{x}_3 &= (-r_3 + c_1 a_1 x_1 + c_2 a_2 x_2) x_3 \end{aligned} \quad (3)$$

No modelo, r_i é a taxa de crescimento intrínseco da presa i ($i = 1, 2$), k_i é a capacidade de suporte do meio para a presa i ($i = 1, 2$), r_3 é a taxa de mortalidade do predador, a_i é o coeficiente da eficiência de procura do predador em relação a presa i ($i=1, 2$), e c_i é a resposta numérica (taxa de reprodução) do predador ao consumir a presa i , ($i = 1, 2$). Todos estes valores utilizados são considerados constantes.

Modelos com *switching* têm efeito na estabilidade das populações. Isto está baseado em fatos empíricos, experimentais e teóricos de muitos autores [1, 7-17, 19]. Para o modelo com *switching* são utilizadas as funções dadas por Tansky [11]:

$$A_1(x_1, x_2) = \frac{a_1}{1 + (x_2/x_1)^n} \quad (4)$$

$$A_2(x_1, x_2) = \frac{a_2}{1 + (x_1/x_2)^n}$$

Na equação (4), a potência n é denominada intensidade do *switching*, fornecendo uma formulação geral ao modelo em estudo neste trabalho.

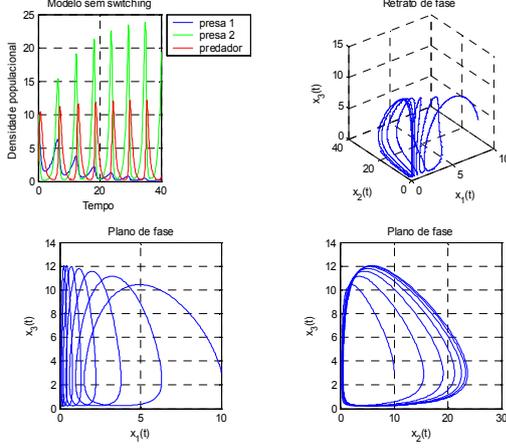


Fig.1 Densidade populacional do modelo sem switching, como uma função do tempo. a)Variação no tempo das populações $x_i, i=1,2,3$. b)Retrato de fase. c)Plano de fase das espécies x_1, x_3 , mostrando a instabilidade. d)Plano de fase das espécies x_2, x_3 e o seu ciclo limite.

Usando essas funções temos o seguinte modelo com *switching*:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= \left(r_1 - \frac{r_1}{k_1} x_1 - A_1(x_1, x_2) x_3 \right) x_1 \\ \dot{x}_2 &= \left(r_2 - \frac{r_2}{k_2} x_2 - A_2(x_1, x_2) x_3 \right) x_2\end{aligned}\quad (5)$$

$$\dot{x}_3 = (-r_3 + c_1 A_1(x_1, x_2) x_1 + c_2 A_2(x_1, x_2) x_2) x_3$$

onde r_3 é a taxa de mortalidade natural do predador e c_i é a resposta numérica (taxa de reprodução) do predador ao consumir a presa i , ($i = 1, 2$). Observe que podemos reproduzir o modelo clássico de Lotka-Volterra ao fazer as funções $A_1(x_1, x_2)$ e $A_2(x_1, x_2)$ como sendo as constantes a_1, a_2 (da equação (3)) respectivamente.

3. Metodologia

Para determinar a estabilidade dos sistemas com e sem *switching* em primeiro lugar são obtidos os possíveis pontos de equilíbrio não triviais fazendo uso do método de Newton-Raphson. Depois, usando a matriz do sistema linearizado, analisamos a estabilidade dos pontos de equilíbrio obtidos usando o método de Routh-Hurwitz. Por último, escolhendo a

condição inicial (tomando o ponto de equilíbrio como referência) encontramos a solução do sistema através do método de Runge-Kutta.

Consideremos em primeiro lugar, o modelo sem ação do efeito *switching*. As equações que governam o modelo foram dadas em (3) e, como obtido em [23], leva à extinção de uma das espécies.

No segundo caso é considerado o efeito *switching* no sistema. Considerando-se as funções fornecidas na equação (4), o sistema é dado por:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= \left(r_1 - \frac{r_1}{k_1} x_1 - \frac{a_1 x_1^n}{x_1^n + x_2^n} x_3 \right) x_1 \\ \dot{x}_2 &= \left(r_2 - \frac{r_2}{k_2} x_2 - \frac{a_2 x_2^n}{x_1^n + x_2^n} x_3 \right) x_2 \\ \dot{x}_3 &= \left(-r_3 + \frac{c_1 a_1 x_1^{n+1} + c_2 a_2 x_2^{n+1}}{x_1^n + x_2^n} \right) x_3\end{aligned}\quad (6)$$

onde os parâmetros são definidos como na equação (3).

Toda vez que o predador se alimenta de alguma presa, a taxa de crescimento da população do predador e a taxa de mortalidade da presa escolhida são modificados pelo mesmo fator, assim os termos de interação relativa aparecem em ambos os sistemas (3) e (6).

4. Resultados

Simulando e comparando os modelos dados em (3) e (6), para diversos valores de n e o mesmo conjunto de parâmetros, pode-se observar a influência estabilizadora do efeito *switching* do predador.

A Fig. 1 mostra as trajetórias de cada uma das espécies do modelo sem o *switching* do predador, dado pela equação (3). Para diversos conjuntos dos parâmetros r_i, k_i e a_i escolhidos, observou-se a instabilidade do ponto de equilíbrio não trivial, em que uma das espécies, a espécie x_1 , vai para a extinção (Fig. 1 (a)) num intervalo de tempo menor do que 40 unidades de tempo. Na mesma figura (1b, c, d) exhibe o retrato de fase e os planos de fase desse sistema. Temos o ponto de equilíbrio (x_1^*, x_2^*, x_3^*) instável cujas espécies projetadas no plano de fase $x_1 x_3$, evoluem numa trajetória em que x_1 vai para extinção (Fig. 1 (c)). Já na projeção do retrato de fase do sistema no plano $x_2 x_3$, a trajetória é de tipo ciclo limite (Fig. 1 (d)).

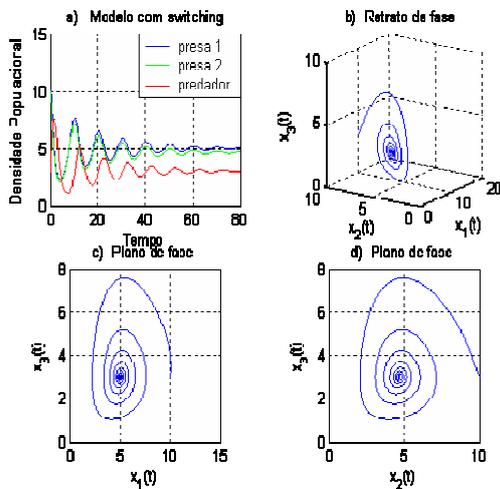


Fig 2. Co-existência das espécies para $n = 1$: a) evolução das trajetórias de cada espécie no tempo, b) o retrato de fase, c) e d) os planos de fase e estabilidade assintótica. Constantes consideradas no modelo: $r_1 = 1.0$, $r_2 = 1.5$, $r_3 = 1.5$, $k_1 = k_2 = 5000$, $a_1 = 0.2$, $a_2 = 0.5$. Ponto de co-existência: $x_1 = 6.27$, $x_2 = 3.75$, $x_3 = 8.1$.

Considerando-se os mesmos parâmetros e as mesmas condições iniciais do modelo (3), simulamos os resultados teóricos do modelo com *switching* do predador dado pela equação (6).

Nas Fig. (2), (3) e (4), podemos observar a evolução das trajetórias para cada uma das espécies em que n é igual a 1, 5, 20 e 100. Neste caso, também temos a estabilidade do ponto de equilíbrio não trivial ou ponto de co-existência das espécies (Fig. 2 (b) e Fig. 3 (b)),

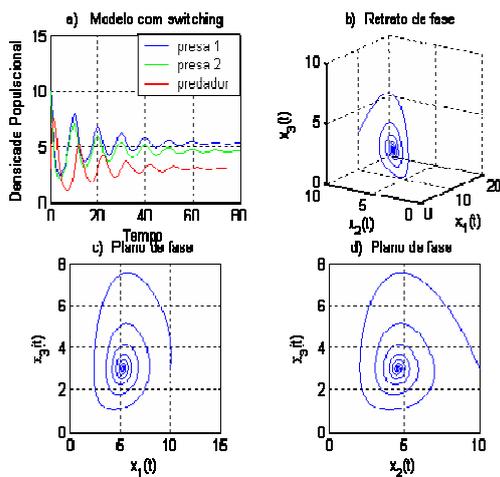


Fig.3. Quando $n = 5$ o comportamento das trajetórias são similares no retrato e nos planos de fase. Neste caso, a estabilidade assintótica acontece quando as espécies assumem os valores $x_1 = 5.0$, $x_2 = 4.6$, $x_3 = 7.98$.

confirmando esses resultados nos planos de fase das figuras (Fig. 2 (c,d) e Fig. 3 (c,d)). Há uma diferença de escalas quando comparamos com a Fig. 1 (a) pelo fato de uma das espécies ir à extinção quando t está perto de 40 unidades de tempo, enquanto que as outras permanecem oscilantes no tempo. Já em ambos casos das Fig. 2, 3 e 4, as trajetórias estabilizam num tempo maior a 60 unidades para atingir a co-existência.

Também, pode-se observar que quando n é maior que 5 a co-existência é atingida num tempo menor quando comparado ao caso de n igual a 1.

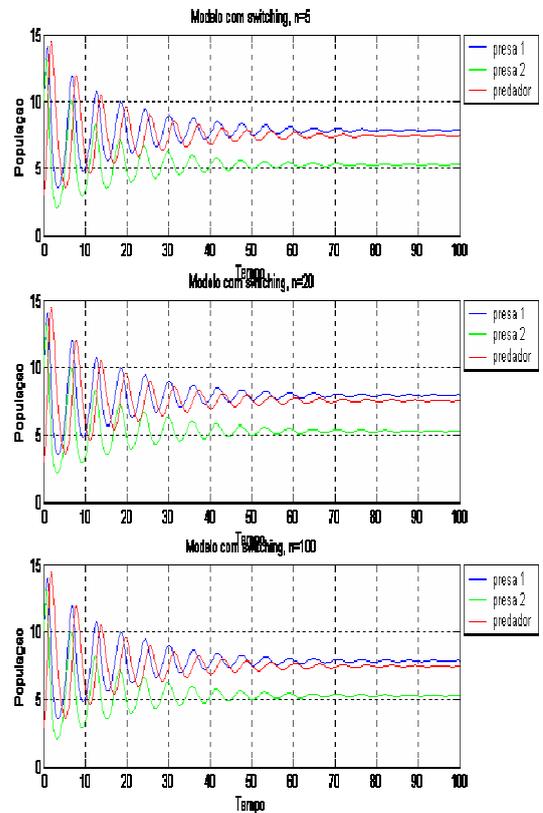


Fig. 4. Evolução das trajetórias nos casos $n = 5, 20$ e 100 . Quanto maior for o valor de n , a estabilidade é atingida em menor tempo e a co-existência permanece. Para valores de n entre 20 e 100 não há muita diferença entre os valores dos pontos fixos obtidos para conseguir a estabilidade assintótica: $x_1 = 4.8$, $x_2 = 4.8$, $x_3 = 7.98$.

Conclusões

Neste trabalho foi analisada uma generalização do modelo clássico Lotka-Volterra com e sem o acréscimo de um termo

que caracteriza o efeito *switching* do predador. Ambos modelos foram comparados para estudar o comportamento de uma população de duas presas e um predador.

Em [21, 22], foi analisado analiticamente o efeito da variação da resposta funcional do modelo presa-predador do tipo Rosenzweig-MacArthur. Em [24], usamos inequações matriciais lineares para estudar a estabilidade local de sistemas chaveados (ou *switching systems*) utilizando duas aproximações diferentes, e em [23] conseguimos a co-existência das espécies num sistema com duas presas e um predador, com e sem o efeito *switching*, usando as funções de Tansky [11] no caso mais simples.

Considerando-se o modelo presa-predador sem acrescentar o efeito *switching* do predador, foi observado neste artigo, que para diferentes conjuntos de parâmetros sempre uma das espécies de presa vai à extinção.

Entretanto, acrescentando-se as funções *switching* ao modelo, as trajetórias convergem assintoticamente para seu ponto de equilíbrio, Isso foi observado nos planos de fase das Fig. 2 e 3. Isto significa que ao considerarmos o caso geral do *switching* do predador estabilizamos o sistema como um todo garantindo a co-existência permanente das espécies.

Tomando diferentes valores para n , constatamos (Fig. 4) que quanto maior o valor de n mais rápida a convergência do sistema para o seu ponto de equilíbrio.

Os resultados numéricos obtidos neste trabalho, assim como em [23], são a continuidade de uma nova linha de pesquisa na qual estamos trabalhando: o *switching* do predador em sistemas de populações. Pretendemos continuar o estudo analisando a estabilidade do ponto de equilíbrio usando outras técnicas como desenvolvidas em [24, 25], assim como associar uma função de controle ao efeito *switching* do sistema.

Referências:

- [1] E. Kuno, Principles of predator-prey interaction in theoretical, experimental, and natural population systems, *Advances in Ecological Research*, 16(1987):249-337.
- [2] A. J. Lotka, "Elements of physical biology", Williams and Wilkins, Baltimore, 1925.
- [3] V. Volterra, Variazioni e fluttuazioni dei numero d'individui in specie animali conviventi, *Mem. Acad. Lincei*, 2(1926):31-113. (English translation in Chapman, R. N. Animal ecology, McGraw-Hill, New York, 1931).
- [4] A. J. Nicholson and V. A. Bailey, The balance of animal populations. Part I., *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 3(1935):551-598.
- [5] C. S. Elton, "Animal ecology". (Sidgwick and Jackson, eds.), London, 1927.
- [6] N. W. Moore, A synopsis of the pesticide problem, *Adv. Ecol. Res.*, 4(1967):75-129.
- [7] W. W. Murdoch, Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations, *Ecol. Monographs*, 39(4) (1969):335-354.
- [8] W. W. Murdoch, S. Avery, and M. E. B. Smyth, Switching in predatory fish, *Ecology*, 56(5) (1975): 1094-1105.
- [9] W. W. Murdoch and J. R. Marks, Predation by *coccinellid beetles*: Experiments on switching, *Ecology*, 54(01) (1973):160-167.
- [10] A. Oaten and W.W. Murdoch, Switching, functional response, and stability in predator-prey systems, *The American Naturalist*, 109(967) (1975): 299-318.
- [11] M. Tansky, Switching effect in prey-predator system, *J. Theor. Biol.*, 70(1978): 263-271.
- [12] E. Teramoto, K. Kawiasaki and N. Shigesada, Switching effect of predation on competitive prey species, *J. Theor. Biol.*, 79(1979):303-315.
- [13] H. Matsuda, Evolutionary stable strategies for predator switching, *J. Theor. Biol.*, 115(1985):351-366.
- [14] H. Matsuda, K. Kawasaki, N. Shigesada, E. Teramoto and L. M. Ricciardi, Switching effect on the stability of the prey-predator system with three trophic levels, *J. Theor. Biol.*, 122(1986):251-262.
- [15] D. Mukherjee and A. B. Roy, Global stability of prey-predator systems with predatory switching, *BioSystems*, 27(3) (1992): 171-178.
- [16] D. Mukherjee and A. B. Roy, On local(ly) ESS of a pair of prey-predator system with predatory switching, *Math. Biosciences*, 151(1998):165-177.
- [17] J. D. Pelletier, Are large complex ecosystems more unstable? A theoretical reassessment with predator switching, *Math. Biosciences*, 163(2000):91-96.
- [18] P. F. Verhulst, Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corr. Math. et Phys.*, 10(1838):113-121.
- [19] P. A. Abrams and H. Matsuda, Positive indirect effects between prey species that share predators, *Ecology*, 77(1996):610.

- [20] T. R. Malthus, "An essay on the Principle of Population", Penguin Books, Harmondsworth, England, 1970
- [21] A. C. S. Vilcarrromero and O. Bonato, Modelagem matemática e simulação das interações entre o ácaro verde-predador nativo-predador exótico no agroecossistema da mandioca. Em "Anais do XXII CNMAC", Santos, SP, Brazil, 1999.
- [22] A. C. S. Vilcarrromero, O. Bonato and Fernandes, J. F. R., Stability analysis in a classical predator-prey model: Example of cassava mites system. Em "Abstracts of XXI International Congress of Entomology", Foz do Iguaçu, PR, Brazil, 2000.
- [23] A. C. S. Vilcarrromero, S. Palomino-Bean, O. Bonato and Fernandes, J. F. R., Switching behavior and stability in predator-prey systems. Em "Anais do X Congresso Latinoamericano de Biomatemática, X ALAB", Campinas, SP. Brazil, 2001.
- [24] S. Palomino-Bean, J. C. Geromel, A. Trofino and J. E. R. Cury, Comparative methods for computation of stability regions of a class of non-linear systems. Em "Anais da 1ª Escola Brasileira de Aplicações em Dinâmica e Controle", São Carlos, SP, Brazil, 2001.
- [25] S. Palomino-Bean, Abordagem Q_r para estabilidade regional de sistemas chaveados, *TEMA*, 4 (2) (2003.): 197-206.