

MODELOS MATEMÁTICOS EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

MARCUS ALOIZIO MARTINEZ DE AGUIAR
FLÁVIA MARIA DARCIE MARQUITTI

MODELOS MATEMÁTICOS EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

MARCUS ALOIZIO MARTINEZ DE AGUIAR
FLÁVIA MARIA DARCI MARQUETTI

Editora XXXX
Campinas, SP
2021

Ficha Catalográfica

de Aguiar, Marcus Aloizio & Marquitti, Flávia Maria Darcie
Modelos Matemáticos em Ecologia e Evoluçã / Marcus Aloizio Martinez
de Aguiar; Flávia Maria Darcie Marquitti – Campinas, SP, 2019.
81 f.

Livro Didáticos - Curso ministrado na Universidade Estadual de Campinas

1. Modelos lineares. 2. Modelos não lineares. 3. . 4. . 5. 6. . .

Para XXX e YYY

“...at the borders of interdisciplinarity, progress occurs.

*Whenever the languages of two disciplines meet,
two cultures interact, and something new happens.”*

Martin A. Nowak

Agradecimentos

Agradecemos os comentários e sugestões de diversos alunos, amigos e colegas de profissão.
Em especial agradecemos....

Prefácio

Lorem ipsum dolor sit amet, consectetur adipiscing elit. Ut purus elit, vestibulum ut, placerat ac, adipiscing vitae, felis. Curabitur dictum gravida mauris. Nam arcu libero, nonummy eget, consectetur id, vulputate a, magna. Donec vehicula augue eu neque. Pellentesque habitant morbi tristique senectus et netus et malesuada fames ac turpis egestas. Mauris ut leo. Cras viverra metus rhoncus sem. Nulla et lectus vestibulum urna fringilla ultrices. Phasellus eu tellus sit amet tortor gravida placerat. Integer sapien est, iaculis in, pretium quis, viverra ac, nunc. Praesent eget sem vel leo ultrices bibendum. Aenean faucibus. Morbi dolor nulla, malesuada eu, pulvinar at, mollis ac, nulla. Curabitur auctor semper nulla. Donec varius orci eget risus. Duis nibh mi, congue eu, accumsan eleifend, sagittis quis, diam. Duis eget orci sit amet orci dignissim rutrum.

Nam dui ligula, fringilla a, euismod sodales, sollicitudin vel, wisi. Morbi auctor lorem non justo. Nam lacus libero, pretium at, lobortis vitae, ultricies et, tellus. Donec aliquet, tortor sed accumsan bibendum, erat ligula aliquet magna, vitae ornare odio metus a mi. Morbi ac orci et nisl hendrerit mollis. Suspendisse ut massa. Cras nec ante. Pellentesque a nulla. Cum sociis natoque penatibus et magnis dis parturient montes, nascetur ridiculus mus. Aliquam tincidunt urna. Nulla ullamcorper vestibulum turpis. Pellentesque cursus luctus mauris.

Sumário

Tempo Discreto	1
1 Modelos lineares	3
1.1 Primeira ordem	3
1.1.1 Crescimento exponencial de plantas anuais	3
1.1.2 Migrantes	5
1.2 Segunda ordem	7
1.2.1 Duas espécies	7
1.2.2 Os coelhos de Fibonacci	11
1.2.3 Sobreposição de gerações em plantas anuais	13
1.2.4 Solução da equação de segunda ordem	16
1.2.5 População estruturada	23
1.3 Exercícios	37
2 Modelos não-lineares	38
2.1 Equações não-lineares	38
2.2 Soluções de equilíbrio e estabilidade	40
2.3 Derivada de uma função	42
2.4 Estabilidade	44
2.4.1 Estabilidade do modelo de saturação	44
2.4.2 Estabilidade da equação logística	45
2.5 Duas ou mais espécies	47
2.6 Critérios de estabilidade para duas espécies	50
2.7 O modelo de Hassell de uma espécie	52
2.8 O modelo de Nicholson-Bailey	54
2.8.1 Cálculo da fração $f(H_n, P_n)$	55
2.8.2 Análise do sistema	56
2.9 Exercícios	58
Tempo Contínuo	59

3	Modelos clássicos de modelagem matemática em Ecologia	61
3.1	Introdução	61
3.2	Derivadas e integrais	62
3.3	Crescimento exponencial	65
3.4	Crescimento logístico	66
3.5	Equilíbrio e estabilidade: uma espécie	67
3.6	Equilíbrio e estabilidade: duas espécies	69
3.7	Critérios de estabilidade	72
3.8	Resumo da teoria para duas espécies	73
3.9	Predadores e presas com efeito Allee	73
3.10	Exercícios	75
3.11	Cálculo de autovalores e autovetores	76

TEMPO DISCRETO

Em modelos matemáticos definimos duas categorias quanto à variável independente: discreta ou contínua. Em nossos modelos, utilizamos frequentemente o *tempo* como variável independente. Quando dizemos que o tempo do modelo é discreto (ou nos referimos às equações como *equações à diferença*), significa que observamos nossa variável de interesse em diferentes instantes de tempo e não continuamente, e em geral entre intervalos constantes de tempo. Desta forma, o tempo nestes modelos pode ser descrito por número inteiros, se referindo aos instantes em que descrevemos a variável. Em geral, em casos empíricos e de observações em campo, o tempo é discreto, dado que o empiricista ou observador não fica continuamente fazendo seu trabalho sem interrupções. De uma forma geral, as equações à diferença, ou modelos em tempo discreto, descrevem como as variáveis do sistema se comportam no instante $n + 1$ dadas as características do sistema em tempos anteriores (tais como n , $n - 1$, $n - 2$, mas não necessariamente todos os tempos anteriores). Sabendo-se a situação inicial do sistema, em teoria, podemos obter *recursivamente* a situação do sistema em qualquer instante de tempo posterior. No Capítulo 1 veremos modelos em tempo discreto que são lineares na variável de interesse. Já no Capítulo 2 veremos modelos que são não-lineares na variável de interesse.

1 – Modelos lineares

Neste capítulo, trataremos especialmente de equações lineares, que são aquelas em que a variáveis do problema (x , y , p , entre outras nomenclaturas que usaremos) no instante $n + 1$ dependem apenas de seus valores em instantes anteriores em primeiro grau, isto é, essas variáveis não aparecem elevadas ao quadrado ou expoentes maiores, dentro de uma raiz, ou de um cosseno por exemplo. Estes são problemas mais simples, mas não menos importantes. Através destes modelos mais simplificados entenderemos e aplicaremos conceitos de equilíbrio e estabilidade e aprenderemos sobre ferramentas como os autovalores e autovetores no estudo qualitativo das soluções dessas equações.

1.1 Primeira ordem

A ordem de equações a diferença ou equações em tempo discreto se refere à quantas unidades de tempo anteriores você necessita para descrever uma certa variável no tempo atual. Em geral, para as equações em tempo discreto, descreveremos como está uma certa população em um tempo $n + 1$. Em modelos de primeira ordem, a população no tempo $n + 1$ dependerá apenas da população no tempo imediatamente anterior – n . Na seção 1.2, apresentamos modelos de maior ordem. Utilizaremos exemplos para entender a ordem de equações à diferença.

1.1.1 Crescimento exponencial de plantas anuais

Considere uma população de plantas anuais, que brotam na primavera e morrem durante o inverno seguinte. Suponha que durante o verão cada planta produza uma média de f sementes. Parte dessas sementes também morre durante o inverno e vamos supor que apenas uma fração σ consiga sobreviver. Finalmente, durante a primavera, uma fração α das sementes que sobreviveram germinam e dão origem às novas plantas. Se temos p_n plantas no ano n então:

$f p_n$ sementes são produzidas
 $\sigma f p_n$ sementes sobrevivem ao próximo inverno
 $\alpha \sigma f p_n$ sementes germinam.

O número de plantas no ano $n + 1$ é, portanto, dado por

$$p_{n+1} = \alpha \sigma f p_n$$

ou ainda,

$$\boxed{p_{n+1} = r p_n} \quad (1.1)$$

onde definimos o número efetivo de plantas que cada planta produz como $r = \alpha \sigma f$.

Essa equação pode ser resolvida facilmente passo a passo: dada uma condição inicial p_0 obtemos:

$$\begin{aligned}
 p_1 &= r p_0 \\
 p_2 &= r p_1 = r(r p_0) = r^2 p_0 \\
 p_3 &= r p_2 = r(r^2 p_0) = r^3 p_0
 \end{aligned}$$

e assim por diante, de forma que no ano n haverá

$$\boxed{p_n = r^n p_0 = e^{n \ln r} p_0.} \quad (1.2)$$

note que $r^n = e^{\ln r^n} = e^{n \ln r}$. Se $r > 1$, o que implica que $\ln r > 0$, a população aumenta *exponencialmente* a cada ano, já que $n > 0$. Em oposição, se $r < 1$, o que implica que $\ln r < 0$, a equação 3.3 diminui exponencialmente e a população de plantas vai à *extinção*, isto é $\bar{p} = 0$. Apenas em um caso muito particular, em que $r = 1$, a população existe e fica estável em um certo tamanho, isto é, não cresce exponencialmente e nem vai à extinção. O tamanho populacional estável (\bar{p}) neste caso é exatamente $\bar{p} = p_0$. O coeficiente da exponencial na expressão à direita, $\ln r$, tem uma interpretação simples. Para entender seu significado, vamos supor que $r > 1$ (o que implica que $\ln r > 0$) e nos perguntar quantos anos são necessários para que a população dobre de tamanho. Em termos da equação queremos procurar o número n_d (número de anos para dobrar) tal queremos

$$p_{n_d} \equiv 2p_0 = e^{n_d \ln r} p_0.$$

Dividindo ambos os lados por p_0 e tomando o logaritmo dos dois lados obtemos

$$\ln 2 = n_d \ln r$$

$$n_d = \frac{\ln 2}{\ln r}$$

Se tivéssemos calculado o número de anos para que a população multiplicasse por $e = 2.71728\dots$ obteríamos exatamente $1/\ln r$, já que $\ln e = 1$.

Se $r < 1$, então $\ln r < 0$, e, portanto, $1/|\ln r|$ indica o número de anos necessários para que a população se reduza à $1/2.71828\dots \approx 0.37$ do seu tamanho inicial. Similarmente, se $r < 1$, $\ln 2/|\ln r|$ indica o número de anos necessários para que a população se reduza à metade do seu tamanho inicial.

O crescimento exponencial indicado pela equação (3.3) foi popularizado pelo economista inglês Thomas Malthus (1776-1834) que supôs que a população humana cresceria de forma “geométrica” e que, em breve, não haveria alimentos suficientes para todos já que a produção de alimentos seguiria uma “progressão aritmética”. Desta forma, qualquer crescimento na produção de alimento seria prontamente acompanhado e rapidamente ultrapassado pelo crescimento da população humana, limitando seu crescimento. Se assumirmos que humanos tem um crescimento médio de 3% ao ano, ou seja, $r = 1.03$, então a população do planeta dobraria a cada $n_d = \ln 2 / \ln 1.03 \approx 23$ anos.

1.1.2 Migrantes

Apresentaremos agora uma modificação aos modelos apresentados para os coelhos e para as plantas anuais. As equações apresentadas até aqui são ditas, *homogêneas*, por não apresentarem termos desacompanhados da variável de interesse. Note que na equação 1.1 não há nenhum termo que seja somente uma constante ou que dependa de uma variável que não p (em qualquer instante de tempo). Trataremos agora de uma modificação nesta equação das plantas anuais, transformando-a em uma equação *não-homogênea*.

Voltando ao problema das plantas anuais, vamos imaginar que estamos monitorando uma população em um vale e que algumas sementes adicionais são trazidas pelo vento de outras regiões durante a primavera. Se o número de sementes adicionais é m , a equação 1.1 que descreve o número de plantas dever ser modificada para

$$p_{n+1} = rp_n + m. \quad (1.3)$$

Note que esta nova equação possui um termo (m) que não acompanha nenhum outro termo que dependa do tamanho populacional das plantas (p). Desta forma, esta equação admite uma solução constante, que não depende de p_n ou de n . De fato se supomos que $p_n = p_{n+1} = \bar{p}$ e substituirmos na equação acima, encontraremos o valor $\bar{p} = m/(1 - r)$. A solução geral da equação (1.3 é a soma desta solução constante com a solução do problema sem migrantes, similar à dada em 3.3:

$$p_n = ar^n + \frac{m}{1 - r}$$

onde a constante a deve ser relacionada com a condição inicial. No ano zero teremos

$$p_0 = a + \frac{m}{1-r}$$

de onde obtemos

$$a = p_0 - \frac{m}{1-r}.$$

A solução geral então fica

$$p_n = \left(p_0 - \frac{m}{1-r} \right) e^{n \ln r} + \frac{m}{1-r} \quad (1.4)$$

onde escrevemos novamente $r = e^{\ln r}$.

Se $r < 1$ então $\ln r < 0$ e o primeiro termo dessa expressão vai a zero para n (tempo) grande. Nesse caso a população se estabiliza no valor de equilíbrio

$$\lim_{n \rightarrow \infty} p_n = \frac{m}{1-r}.$$

Quadro 1.1 — Solução particular por recorrência.

Uma outra forma de encontrar a solução particular para compor a solução geral no caso dos migrantes é através de indução a partir da equação de recorrência (Equação 1.3). Calculando para alguns valores, temos:

$$\begin{aligned} p_1 &= rp_0 + m \\ p_2 &= r(rp_0 + m) + m = r^2p_0 + rm + m \\ p_3 &= r(r^2p_0 + rm + m) + m = r^3p_0 + r^2m + rm + m \\ p_4 &= r(r^3p_0 + r^2m + rm + m) + m = r^4p_0 + r^3m + r^2m + rm + m \\ &\vdots \\ p_n &= r^n p_0 + m(r^{n-1} + r^{n-2} + \dots + 1) \end{aligned}$$

Se tomarmos a soma dentro do parêntesis na indução em n , temos $S = r^{n-1} + r^{n-2} + \dots + 1$, que é a soma de uma progressão geométrica de n primeiros termos, em que o primeiro termo é 1 e o n -ésimo termo é r^{n-1} . Desta forma temos que:

$$\begin{aligned} S &= r^{n-1} + r^{n-2} + \dots + 1 \\ &= \frac{1(1-r^n)}{1-r} \end{aligned}$$

E portanto, podemos compor a solução geral usando a solução da parte não homogênea (calculada na Equação 3.3) e a solução particular (calculada acima) é:

$$p_n = r^n p_0 + m \left(\frac{1-r^n}{1-r} \right)$$

$$p_n = r^n \left(p_0 - \frac{m}{1-r} \right) + \frac{m}{1-r}$$

Este quadro é baseado no Quadro YY de XX

1.2 Segunda ordem

As equações (1.1) e (1.3) são ditas *lineares de primeira ordem*, pois a variável p_n só aparece linearmente (não aparece p_n^2 ou $\cos p_n$, por exemplo) e o cálculo de p_{n+1} só depende do valor da população há uma geração. A equação (1.1) é *homogênea* (sem migrantes) e a (1.3) é *não-homogênea* (com migrantes).

Vamos agora introduzir equações de segunda ordem. Esse tipo de equação tem um papel muito importante no estudo geral de dinâmica de populações e vamos analisá-las com cuidado. Uma segunda ordem pode aparecer em diversos casos. Estudaremos nesta seção como a segunda ordem aparece por causa da interação entre espécies diferentes. Estudaremos também como a segunda ordem é importante nos casos de estruturação etária ou em classes em apenas uma população.

1.2.1 Duas espécies

Suponha que duas espécies, que denotaremos por X e Y , tenham seus tamanhos populacionais no tempo n denotados por x_n e y_n respectivamente. Sejam seus crescimentos determinados por equações da forma

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= a_{11}x_n + a_{12}y_n \\ y_{n+1} &= a_{21}x_n + a_{22}y_n \end{aligned} \quad (1.5)$$

A população X tem uma taxa de crescimento intrínseca a_{11} mas é beneficiada (se $a_{12} > 0$) ou prejudicada (se $a_{12} < 0$) pela presença de Y . O mesmo ocorre com Y na presença de X (pelo termo a_{21}) e cuja taxa intrínseca de crescimento é a_{22} .

Esse sistema de equações pode ser convenientemente escrito em forma matricial. Definindo o vetor de duas componentes

$$v_n = \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} \quad (1.6)$$

e a matriz

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \quad (1.7)$$

o par de equações (1.5) pode ser escrito como

$$v_{n+1} = Av_n. \quad (1.8)$$

Nesta seção, mostraremos como as equações dadas em 1.5 podem ser reduzidas a apenas a equações que dependem somente da espécie X em diferentes instantes de tempos. Para isso faremos as seguintes manipulações algébricas: começamos com a primeira das equações (1.5) e, onde aparece y_n substituímos a segunda equação calculada no tempo $n - 1$:

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= a_{11}x_n + a_{12}y_n \\ &= a_{11}x_n + a_{12}(a_{21}x_{n-1} + a_{22}y_{n-1}) \\ &= a_{11}x_n + a_{12}a_{21}x_{n-1} + a_{12}a_{22}y_{n-1}\end{aligned}$$

Usamos agora novamente a primeira das equações (1.8) calculada no tempo $n - 1$ para isolar $a_{12}y_n$ que aparece no último termo acima:

$$\begin{aligned}x_n &= a_{11}x_{n-1} + a_{12}y_{n-1} \\ a_{12}y_{n-1} &= x_n - a_{11}x_{n-1}.\end{aligned}$$

Substituindo na equação anterior e rearranjando os termos obtemos

$$\boxed{x_{n+1} = (a_{11} + a_{22})x_n - (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})x_{n-1}.} \quad (1.9)$$

Se chamarmos

$$\beta = a_{11} + a_{22}$$

e

$$\gamma = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$$

O coeficiente $\beta = a_{11} + a_{22}$ é chamado de *traço* da matriz A (soma dos elementos da sua diagonal) e $\gamma = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$ é o seu *determinante*. Veremos adiante uma equivalência das equações de duas espécies reduzida a apenas uma com uma equação de segunda ordem (equação 1.13).

É importante notar que, apesar das equações (1.5) envolverem quatro coeficientes, a_{11} , a_{12} , a_{21} , a_{22} , a dinâmica só depende de dois valores, dados pelas combinações β e γ acima representando o traço e o determinante de A . Outro ponto interessante é que o efeito da espécie Y fica representado implicitamente na equação (1.9) através de β e γ e de um efeito de “retardo”, pois aparece contribuições do ano $n - 1$.

A manipulação algébrica que fizemos eliminou a variável y e ficamos com uma equação só para x . No entanto, uma vez calculado x_n podemos obter y_n usando mais uma vez a primeira das equações (1.5):

$$y_n = \frac{1}{a_{12}}(x_{n+1} - a_{11}x_n). \quad (1.10)$$

Quadro 1.2 — Interações ecológicas.**Mutualismo**

Interações mutualistas são aquelas em que as atividades de uma espécie beneficiam uma outra espécie, e vice-versa. Exemplos incluem a polinização de plantas por insetos e a proteção de plantas contra parasitas por formigas que se alimentam de seu néctar. Sejam X e Y duas dessas espécies e x_n e y_n seus tamanhos populacionais do tempo n . Vamos supor que quando essas populações encontram-se isoladas uma da outra as taxas de crescimento sejam r e r' , respectivamente. Quando em contato ambas populações crescem a taxas maiores:

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= rx_n + ay_n \\y_{n+1} &= bx_n + r'y_n\end{aligned}$$

Como exemplo explícito vamos considerar $r = 1/2$ e $r' = 3/2$, de forma que X não conseguiria sobreviver longe da Y , mas Y sim. O mutualismo é obrigatório da X mas facultativo para Y . Para os benefícios vamos escolher $a = 5/6$ e $b = 12/5$. Os valores numéricos são escolhidos apenas para facilitar a álgebra e não tem significado em si. Com isso as equações ficam

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= \frac{x_n}{2} + \frac{5y_n}{6} \\y_{n+1} &= \frac{12x_n}{5} + \frac{3y_n}{2}\end{aligned}$$

Reduzindo a sistema a uma única equação para x_n

$$x_{n+1} = \beta x_n - \gamma x_{n-1}.$$

vemos que $\beta = r + r' = 2$ e $\gamma = rr' - ab = \frac{3}{4} - 2 = -\frac{5}{4}$. As taxas de crescimento ficam

$$R_{\pm} = 1 \pm \frac{3}{2} \quad \rightarrow \quad R_+ = \frac{5}{2} \quad R_- = -\frac{1}{2}.$$

Então,

$$x_n = C_+ \left(\frac{5}{2}\right)^n + C_- \left(-\frac{1}{2}\right)^n.$$

Usando a primeira das equações (1.2) (que é equivalente à (1.10)) podemos obter a solução para y_n :

$$y_n = \frac{1}{a} (x_{n+1} - rx_n).$$

Substituindo a solução para x_n e x_{n+1} do lado direito temos

$$\begin{aligned}y_n &= \frac{6}{5} \left[C_+ \left(\frac{5}{2}\right)^{n+1} + C_- \left(-\frac{1}{2}\right)^{n+1} - \frac{1}{2} \left(C_+ \left(\frac{5}{2}\right)^n + C_- \left(-\frac{1}{2}\right)^n \right) \right] \\&= C_+ \left(\frac{5}{2}\right)^n \frac{6}{5} \left(\frac{5}{2} - \frac{1}{2}\right) + C_- \left(-\frac{1}{2}\right)^n \frac{6}{5} \left(-\frac{1}{2} - \frac{1}{2}\right) \\&= \frac{12}{5} C_+ \left(\frac{5}{2}\right)^n - \frac{6}{5} C_- \left(-\frac{1}{2}\right)^n.\end{aligned}$$

Finalmente, tomando como condições iniciais $x_0 = 9$ e $y_0 = 18$ e as equações

(1.19) obtemos $C_+ = 8$ e $C_- = 1$ e a solução final é

$$\begin{aligned}x_n &= 8 \left(\frac{5}{2}\right)^n + \left(-\frac{1}{2}\right)^n \\y_n &= \frac{96}{5} \left(\frac{5}{2}\right)^n - \frac{6}{5} \left(-\frac{1}{2}\right)^n.\end{aligned}$$

As duas populações quando em contato crescem com taxa principal $5/2$. Ambas se beneficiam: a população X se interagir com a população Y cresce numa taxa de $1/2$. Com a interação com Y , X passa a ter uma taxa de crescimento de $5/2$. Da mesma forma Y passa de uma taxa de crescimento de $3/2$ na ausência da interação com X , para $5/2$ quando interage.

Predação

Interações de predação são muito comuns na natureza e veremos mais adiante alguns modelos clássicos que a descrevem, como as equações de Lotka-Volterra. No contexto dos modelos lineares estamos limitados a uma descrição bastante simplificada desse processo. Vamos considerar um sistema descrito pelas equações

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= rx_n + ay_n \\y_{n+1} &= -bx_n + r'y_n.\end{aligned}$$

A presa, representada por Y , é prejudicada pela presença do predador X , por isso o sinal negativo do primeiro termo na segunda equação. Já o predador se beneficia da presa e tem um ganho positivo. Como um primeiro caso vamos considerar os seguintes coeficientes:

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= 0.5x_n + 0.25y_n \\y_{n+1} &= -0.5x_n + 1.5y_n.\end{aligned}$$

A presa, se deixada isolada, cresce com coeficiente $r' = 1.5$. Já o predador morre em isolamento e precisa das presas para sobreviver, pois $r = 0.5$. As taxas de crescimento nesse caso são dadas por

$$R_{\pm} = 1 \pm 0.5\sqrt{4 - 3.5} = \quad \rightarrow \quad R_+ \approx 1.35 \quad R_- \approx 0.65.$$

O resultado é a coexistência das duas populações, que vão crescer com a taxa principal $R_+ \approx 1.35$.

Predação intensa

Vamos considerar agora um segundo exemplo de predação onde os efeitos negativos sobre a presa e positivos sobre o predador sejam mais intensos:

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= 0.5x_n + y_n \\y_{n+1} &= -2.5x_n + 1.5y_n.\end{aligned}$$

Nesse caso as taxas de crescimento ficam

$$R_{\pm} = 1 \pm 0.5\sqrt{4 - 13} = 1 \pm 1.5i.$$

O aparecimento de taxas complexas tem um significado importante: as populações vão oscilar! Esse é um comportamento típico de sistemas predador-presa, como

veremos adiante no modelo de Lotka-Volterra. Na próxima seção estudaremos esse tipo de comportamento em mais detalhes.

Este quadro é baseado no Quadro YY de XX

1.2.2 Os coelhos de Fibonacci

A ideia de capturar elementos quantitativos em biologia e transformá-los em equações é bem antiga. Os padrões geométricos exibidos por conchas ou as oscilações observadas em populações de presas e predadores nos fazem pensar que mecanismos bastante fundamentais podem estar por trás desses fenômenos e que talvez possamos descrevê-los por meio de equações simples.

Um problema bastante curioso foi estudado pelo matemático italiano *Leonardo Bonacci* (1170-1250), mais conhecido por Fibonacci. Suponha que você receba de presente um casal de coelhos. Esses coelhos fictícios demoram um mês para se tornarem adultos e, a partir do segundo mês de vida, se reproduzem dando origem a um novo casal de coelhos. Admitindo que os coelhos vivem por muitos anos, quantos coelhos teremos depois de 2 anos?

Podemos fazer a contagem usando a tabela 1.2.2. Na primeira coluna colocamos o mês, começando com o mês zero, onde ainda não temos nenhum casal de coelhos. Na segunda coluna representamos cada casal separadamente, usando a letra *J* para um casal jovem e a letra *A* para um casal adulto. No primeiro mês ganhamos um casal jovem. No segundo mês o casal ficou adulto. No terceiro mês esse casal adulto continua vivo e tem um casal de filhos jovens. No quarto mês esse casal tornou-se adulto e o primeiro casal se reproduz novamente, e assim por diante. A cada mês todos os casais do mês anterior estão adultos e aqueles que já eram adultos produzem novos casais jovens.

Tabela 1.1: Casais de coelhos mês a mês. Casais adultos são indicados pela letra *A* e casais jovens por *J*.

mês	casais	número de casais
0	0	0
1	J	1
2	A	1
3	A J	2
4	A A J	3
5	A A A J J	5
6	A A A A A J J J	8
7	A A A A A A A A J J J J J	13

Se chamarmos de F_n o número de casais no mês n (a letra F é em homenagem à

Fibonacci), é bastante fácil de ver que a seguinte equação é satisfeita:

$$F_{n+1} = F_n + F_{n-1}. \quad (1.11)$$

Assim, o número de casais no mês seguinte é o número que tínhamos anteriormente, F_n , mais o número de casais produzidos pelos adultos F_{n-1} . Vamos resolver essa equação adiante, mas aqui vamos apenas entender porque ela é tão famosa e especial.

A sequência de números F_n é conhecida como *sequência de Fibonacci*. Os primeiros 12 números são: $F_0 = 0$, $F_1 = 1$, $F_2 = 1$, $F_3 = 2$, $F_4 = 3$, $F_5 = 5$, $F_6 = 8$, $F_7 = 13$, $F_8 = 21$, $F_9 = 34$, $F_{10} = 45$, $F_{11} = 79$. Se fizermos a razão entre dois números consecutivos, veremos que eles se aproximam de um número bastante especial conhecido como *razão dourada*:

$$F_0/F_1 = 0$$

$$F_1/F_2 = 1$$

$$F_2/F_3 = 2/3 \approx 0.667$$

$$F_3/F_4 = 3/5 = 0.6$$

$$F_4/F_5 = 5/8 = 0.625$$

$$F_5/F_6 = 8/13 \approx 0.615$$

$$F_6/F_7 = 13/21 \approx 0.619$$

$$F_7/F_8 = 21/34 \approx 0.618$$

A razão dourada é definida no mundo artístico como uma forma de dividir intervalos (em uma tela ou em um edifício) de maneira que as partes estejam em harmonia. Considere um segmento de tamanho L . Queremos dividi-lo em duas partes de tamanhos Lx e $L(1-x)$, onde x é um valor entre 0 e 1, e de tal forma que a razão entre o segmento original L e a maior das partes Lx seja a mesma razão entre a parte maior, Lx , e a parte menor, $L(1-x)$:

$$\frac{L}{Lx} = \frac{Lx}{L(1-x)}.$$

Note que o tamanho do segmento, L , aparece no numerador e denominador e portanto podemos simplificar a equação. Após essa simplificação (“cancelando” o L) e rearranjando os termos, obtemos a equação de segundo grau

$$x^2 + x - 1 = 0$$

cuja solução é

$$x = \frac{\sqrt{5} - 1}{2} = 0.6180339\dots$$

O que a razão dourada, um número definido por motivos estéticos, tem a ver com os coelhos de Fibonacci? Para responder essa pergunta precisaremos estudar um pouco mais a estrutura matemática dessas equações e os processos dinâmicos que

ocorrem na natureza. No entanto, podemos perceber uma coisa importante: métodos matemáticos desenvolvidos em uma determinada área do conhecimento geralmente encontram aplicações em outras áreas. Quanto mais ferramentas tivermos ao nosso dispor, mais conexões seremos capazes de fazer e mais profundo será nosso entendimento dos processos naturais. Esse capítulo é dedicado ao estudo de equações similares à de Fibonacci, que descrevem de forma bastante simplificada certos fenômenos de crescimento populacional. Veja a ref. ? para artigo de divulgação interessante sobre os números de Fibonacci. Uma abordagem matemática pode também ser vista no livro de Khinchin ?.

1.2.3 Sobreposição de gerações em plantas anuais

No contexto das plantas anuais, vimos que parte das sementes que sobrevivem ao inverno germinam, e a parte restante fica no solo. Vamos supor que parte dessas sementes sobrevivem a mais um inverno e podem germinar no ano seguinte, isto é, ocorre sobreposição de gerações. A cada ano teremos então duas contribuições: a das sementes do ano imediatamente anterior e a das sementes de dois anos atrás. Tomando como base o ano $n - 1$ teremos:

$f p_{n-1}$	sementes são produzidas no ano $n - 1$
$\sigma f p_{n-1}$	sementes sobrevivem ao inverno e chegam ao ano n
$\alpha \sigma f p_{n-1}$	sementes germinam no ano n
$(1 - \alpha) \sigma f p_{n-1}$	sementes <i>não</i> germinam no ano n
$\sigma(1 - \alpha) \sigma f p_{n-1}$	sementes sobrevivem ao próximo inverno
$\alpha \sigma(1 - \alpha) \sigma f p_{n-1}$	sementes do ano $n - 1$ germinam no ano $n + 1$

O número de plantas no ano $n + 1$ é agora dado por

$$p_{n+1} = \alpha \sigma f p_n + \alpha \sigma(1 - \alpha) \sigma f p_{n-1}. \quad (1.12)$$

Temos dois parâmetros determinando o crescimento da população. O primeiro, $\alpha \sigma f$ é o mesmo que chamamos de r nas seções anteriores. No entanto, a letra r é geralmente utilizada para taxa de crescimento e veremos que, devido a presença do segundo termo na equação, a taxa de crescimento vai ser um pouco mais complicada e preferimos introduzir um novo nome para $\alpha \sigma f$. Por motivos de conveniência vamos também denominar a segunda combinação de constantes com uma única letra grega:

$$\beta \equiv \alpha \sigma f$$

e

$$\gamma \equiv -\alpha(1 - \alpha)\sigma^2 f.$$

Note o sinal negativo na definição de gama. Assim reescrevemos

$$\boxed{p_{n+1} = \beta p_n - \gamma p_{n-1}.} \quad (1.13)$$

Essa é uma equação linear de segunda ordem. Para resolvê-la precisamos de duas condições iniciais: p_0 e p_1 .

Exemplo: Suponha que $f = 200$, $\alpha = 0.5$ e $\sigma = 0.2$. Então $\beta = 20$ e $\gamma = -2$. A equação fica

$$p_{n+1} = 20p_n + 2p_{n-1}$$

Se $p_0 = 20$ e $p_1 = 10$ então $p_2 = 240$, $p_3 = 4820$, etc.

Antes de resolvermos a equação (1.13) de forma geral, vamos mostrar que ela aparece também em um outro contexto muito importante, onde duas espécies interagem. A interação será de tal forma que o crescimento de cada população depende não apenas de seus próprios indivíduos, mas também dos indivíduos da outra espécie. Exemplos dessa situação incluem interações mutualistas, onde a interação trás benefícios mútuos, ou antagonísticas, como predação, onde uma espécie se beneficia e a outra se prejudica.

Equivalência entre sobreposição de gerações e duas espécies

Para completar essa seção mostraremos que, assim como conseguimos reduzir um sistema linear de equações entre duas espécies a equações que dependem apenas de uma delas em tempos distintos, também podemos mostrar que existe uma equivalência do modelo de sobreposição de gerações com o modelo feito para duas espécies. Se partimos de uma equação de segunda ordem da sobreposição de gerações da forma

$$p_{n+1} = \beta p_n - \gamma p_{n-1}$$

podemos definir uma variável auxiliar $q_n = p_{n-1}$ e reescrever essa equação como $p_{n+1} = \beta p_n - \gamma q_n$. Dessa forma, o par de equações

$$\begin{aligned} p_{n+1} &= \beta p_n - \gamma q_n \\ q_{n+1} &= p_n \end{aligned}$$

corresponde ao sistema original e tem a forma das equações (1.5) com a seguinte matriz de interações

$$A = \begin{pmatrix} \beta & -\gamma \\ 1 & 0 \end{pmatrix}.$$

Desta forma, as mesmas técnicas podem ser usadas para se resolver ambos os problemas.

Quadro 1.3 — Plantas anuais com sobreposição de gerações.

No exemplo das plantas anuais que estudamos anteriormente consideramos primeiro um caso mais simples onde apenas as sementes do ano anterior contribuíam para as novas plantas, seção 1.1.1, e depois admitimos a possibilidade que semen-

tes mais velhas também pudessem germinar, seção 1.2.3. No primeiro caso vimos que

$$p_{n+1} = rp_n$$

onde $r = \alpha\sigma f$ é o produto do número de sementes produzidas por planta, pela fração que sobrevive ao inverno pela fração que germina. Assim, para α e σ fixos, a população só persiste se o número de sementes produzidas satisfizer a relação

$$f > \frac{1}{\alpha\sigma}. \quad (1.14)$$

Quando sementes do ano anterior são levadas em conta aparecem duas taxas de crescimento,

$$R_{\pm} = \frac{\beta}{2} \pm \frac{1}{2}\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}.$$

Para que as plantas tem sucesso e não desapareçam, pelo menos a maior dessas taxas deve ser maior do que 1. No caso das plantas $\beta \equiv \alpha\sigma f$ e $\gamma \equiv -\alpha(1-\alpha)\sigma^2 f$. Como $\gamma < 0$, é fácil ver que $\sqrt{\beta^2 - 4\gamma} > \beta$ e a maior taxa é R_+ . A condição para que as plantas prosperem é, portanto, $R_+ > 1$, ou

$$\frac{\beta}{2} + \frac{1}{2}\sqrt{\beta^2 - 4\gamma} > 1.$$

Multiplicando tudo por 2 e passando o termo em β para o lado direito podemos isolar a raiz quadrada e, em seguida, elevar tudo ao quadrado:

$$\sqrt{\beta^2 - 4\gamma} > 2 - \beta$$

$$\beta^2 - 4\gamma > 4 - 4\beta + \beta^2$$

$$-\gamma > 1 - \beta$$

Substituindo os valores de β e γ obtemos

$$\alpha(1-\alpha)\sigma^2 f > 1 - \alpha\sigma f$$

$$f[\alpha\sigma + \alpha(1-\alpha)\sigma^2] > 1$$

ou

$$f > \frac{1}{\alpha\sigma + \alpha(1-\alpha)\sigma^2}. \quad (1.15)$$

Comparando com a expressão (1.14) vemos que a contribuição das sementes do ano anterior faz com que a população sobreviva com uma produção menor de sementes por planta. Se apenas 5% das sementes germinam e se apenas metade sobrevive ao inverno, então $\alpha = 0.05$, $\sigma = 0.5$ e $1/\alpha\sigma = 50$. No primeiro caso, cada planta tem que produzir pelo menos 50 sementes para que a população não morra. No segundo caso $1/[\alpha\sigma + \alpha(1-\alpha)\sigma^2] \approx 27$ e as plantas sobrevivem mesmo produzindo menos sementes. ■

Este quadro é baseado no Quadro YY de XX

1.2.4 Solução da equação de segunda ordem

Antes de introduzirmos os modelos de estruturação etária da população, vamos resolver de forma genérica uma equação de segunda ordem como as que apareceram nas seções 1.2.1 e 1.2.3:

$$p_{n+1} = \beta p_n - \gamma p_{n-1}$$

tendo em mente que isso resolve também o problema de duas espécies.

Como a equação é linear supomos que a solução possa ser da forma

$$p_n = CR^n$$

onde a constante C deve estar ligada à condição inicial e R à taxa de crescimento efetiva da população. Substituindo na equação obtemos

$$CR^{n+1} = \beta CR^n - \gamma CR^{n-1}.$$

Cancelando os fatores comuns C e R^{n-1} vemos que R deve satisfazer a equação de segunda ordem

$$R^2 - \beta R + \gamma = 0. \quad (1.16)$$

Essa equação é conhecida como *equação característica do sistema* e, nesse caso, apresenta duas soluções:

$$R_{\pm} = \frac{\beta}{2} \pm \frac{1}{2} \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}. \quad (1.17)$$

A solução que propusemos é portanto satisfeita por dois valores de R e a solução geral da equação de segunda ordem é

$$p_n = C_+ R_+^n + C_- R_-^n. \quad (1.18)$$

As duas constantes C_+ e C_- são determinadas por duas condições iniciais, como sabíamos ser necessário. Se p_0 e p_1 são conhecidos, então,

$$\begin{aligned} p_0 &= C_+ + C_- \\ p_1 &= C_+ R_+ + C_- R_- \end{aligned}$$

Resolvendo esse sistema obtemos

$$\begin{aligned} C_+ &= \frac{p_1 - p_0 R_-}{R_+ - R_-} \\ C_- &= \frac{-p_1 + p_0 R_+}{R_+ - R_-} \end{aligned}$$

Usando a relação $R_+ - R_- = \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}$ ficamos com

$$\begin{aligned} C_+ &= \frac{p_1 - p_0 R_-}{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}} \\ C_- &= \frac{-p_1 + p_0 R_+}{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}} \end{aligned} \quad (1.19)$$

o que completa a solução.

Quadro 1.4 — Retomando o modelo de Fibonacci.

A equação que descreve o número de casais de coelhos no problema de Fibonacci, (1.11) é

$$F_{n+1} = F_n + F_{n-1}.$$

Comparando com a forma geral (1.13) identificamos $\beta = 1$ e $\gamma = -1$. As taxas de crescimento ficam

$$R_{\pm} = \frac{1 \pm \sqrt{5}}{2}.$$

Usando as condições iniciais $F_0 = 0$ e $F_1 = 1$ obtemos

$$C_+ = \frac{1}{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}} = \frac{1}{\sqrt{5}}$$

$$C_- = \frac{-1}{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}} = -\frac{1}{\sqrt{5}}$$

e a solução completa é

$$F_n = \frac{1}{\sqrt{5}} \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^n - \frac{1}{\sqrt{5}} \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^n. \quad (1.20)$$

Este quadro é baseado no Quadro 2 de ?

Vale notar que o mesmo esquema se aplica para equações de ordem maior. Equações de terceira ordem, por exemplo, da forma

$$p_{n+1} = \beta p_n - \gamma p_{n-1} + \delta p_{n-2}$$

tem como solução geral

$$p_n = C_1 R_1^n + C_2 R_2^n + C_3 R_3^n.$$

onde os R_i são as soluções da equação característica cúbica

$$R^3 - \beta R^2 + \gamma R - \delta = 0.$$

Apesar da equação cúbica ter soluções explícitas, elas são bem complicadas e não as

trataremos aqui. Em problemas de ordem 3 ou maior, muito frequentemente recorre-se a métodos numéricos para se obter as taxas de crescimento e as constantes C_i .

Comportamento qualitativo geral das soluções

A solução geral das equações de segunda ordem (1.18) tem duas contribuições, vindas das duas soluções para a taxa de crescimento

$$R_{\pm} = \frac{\beta}{2} \pm \frac{1}{2} \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}.$$

Nesta seção vamos olhar para cada contribuição separadamente. Vamos separar nossa análise em dois casos: (a) quando R é um número real, o que ocorre se $\beta^2 > 4\gamma$ e (b) quando R é um número complexo, se $\beta^2 < 4\gamma$.

(a) Caso real

Se $\beta^2 > 4\gamma$ as duas raízes R_{\pm} são reais. Aquela que tem o maior módulo é dita *dominante* e controla o crescimento da população para tempos longos. Como vamos olhar para cada uma dessas raízes separadamente, vamos denota-la simplesmente por R . Dividimos a análise em quatro casos:

- i. $R > 1$. Nesse caso temos crescimento exponencial. A figura 1.1(a) ilustra o crescimento populacional para $p_0 = 100$ e $r = 1.05$.
- ii. $0 < R < 1$. Neste intervalo ocorre o decaimento exponencial, como ilustrado na figura 1.1(b) $p_0 = 100$ e $r = 0.80$.
- iii. $-1 < R < 0$. Quando R é negativo o sinal de p_{n+1} é sempre oposto ao sinal de p_n e os valores oscilam de positivos para negativos a cada passo de tempo, enquanto que a amplitude do zig-zag diminui. Embora essa situação não possa representar uma população real, veremos que esses resultados serão úteis para estudar a estabilidade de sistemas não lineares, onde p_n vai representar variações da população em torno de seu valor de equilíbrio. Na figura 1.1(c) $p_0 = 100$ e $r = -0.80$.
- iv. $R < -1$. Esse caso é similar ao anterior, mas como o módulo de R é maior do que 1, a solução oscila mas sua amplitude cresce, como mostra a figura 1.1(d) para $p_0 = 100$ e $r = -1.05$.

(b) Caso imaginário: oscilações

No caso de raízes complexas, quando $\beta^2 < 4\gamma$, não é possível separar as contribuições de R_{\pm} , e temos que tratar o problema completo. Começamos explicitando o carácter complexo escrevendo

$$R_{\pm} = \frac{\beta}{2} \pm \frac{i}{2} \sqrt{4\gamma - \beta^2} \equiv r e^{\pm i\phi}$$

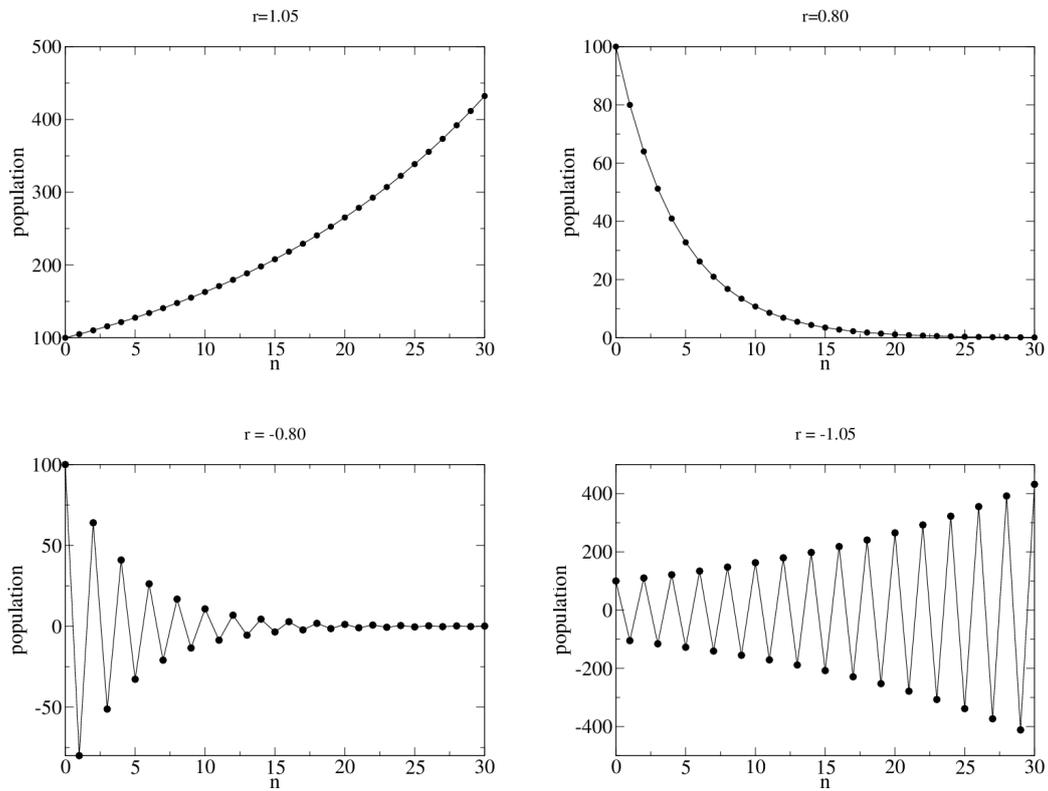


Figura 1.1: Comportamento das soluções lineares no caso em que as taxas de crescimento são reais. Começando do painel superior esquerdo temos: (i) $R = 1.05$, (ii) $R = 0.80$, (iii) $R = -0.80$ e (iv) $R = -1.05$. Em todos os casos $p_0 = 100$.

onde usamos a forma polar. Os valores de r e ϕ podem ser calculados:

$$r = \sqrt{\left(\frac{\beta}{2}\right)^2 + \left(\frac{1}{2}\sqrt{4\gamma - \beta^2}\right)^2} = \sqrt{\gamma}$$

e

$$\tan \phi = \frac{\sqrt{4\gamma - \beta^2}}{\beta}.$$

Como populações não podem assumir valores complexos, temos que fazer uma combinação apropriada das contribuições provenientes de R_+ e R_- de forma que a solução seja real. Notando que R_+ é o complexo conjugado de R_- e que a soma de um número complexo com seu complexo conjugado é sempre real, podemos escolher a constante C_- como sendo o complexo conjugado de C_+ . Com isso teremos

$$\begin{aligned} p_n &= C_+(R_+)^n + C_-(R_-)^n \\ &= C_+(R_+)^n + [C_+]^*[(R_+)]^{*n} \end{aligned}$$

e garantimos que a solução seja real. Usando a forma polar para R_+ e escrevendo

$$C_+ = \frac{A - iB}{2} \quad C_- = \frac{A + iB}{2}$$

obtemos

$$\begin{aligned} p_n &= \frac{A-iB}{2} r^n e^{in\phi} + \frac{A+iB}{2} r^n e^{-in\phi} \\ &= Ar^n \frac{e^{in\phi} + e^{-in\phi}}{2} + Br^n \frac{e^{in\phi} - e^{-in\phi}}{2i} \\ &= Ar^n \cos(n\phi) + Br^n \sin(n\phi). \end{aligned}$$

As soluções são oscilatórias, mas de carácter diferente das obtidas no caso real com $R < 0$. Naquele caso o valor de p_n mudava de sinal a cada passo de tempo. Aqui o período da oscilação é maior. O tempo que demora para que os senos e cossenos retornem ao seu valor inicial é

$$N = 2\pi/\phi.$$

A figura 1.2 ilustra o comportamento para $\phi = 0.5$, o que resulta em $N = 4\pi \approx 12$. O crescimento ou decaimento global é controlado por $r = \sqrt{\gamma}$.

Solução via autovalores e autovetores

Como vimos na seção 1.2.1, sistemas de equações que descrevem a interação entre duas espécies, (1.5) podem ser colocado na forma matricial (1.8). O mesmo vale para uma única população cuja dinâmica é modelada por uma equação linear de segunda e necessita de informação sobre duas gerações anteriores para ser especificada. Em resumo, uma equação linear de segunda ordem é equivalente a duas equações lineares de primeira ordem.

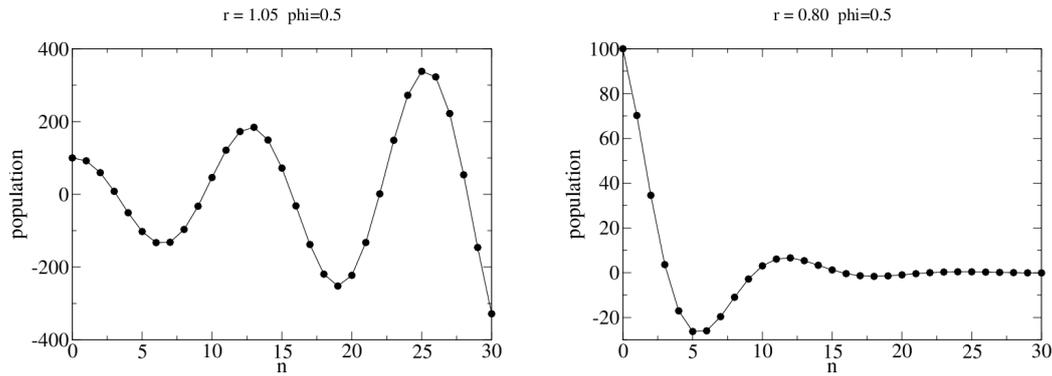


Figura 1.2: Comportamento das populações no caso de raízes complexas.

Na seção 1.2.4 mostramos como resolver a equação de segunda ordem. Aqui vamos mostrar como resolver as equações em sua forma matricial. O ponto de partida são as equações (1.8) que repetimos aqui:

$$v_{n+1} = Av_n$$

onde

$$v_n = \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix}$$

e

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}.$$

Embora o foco aqui seja em duas equações, a solução que apresentaremos se estende para um número arbitrário de equações.

Se $\det(A) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} \neq 0$, existem geralmente dois vetores especiais, chamados de autovetores de A tal que

$$Av_+ = \lambda_+ v_+ \quad e \quad Av_- = \lambda_- v_-. \quad (1.21)$$

A aplicação de A nos autovetores v_{\pm} não altera suas direções, apenas multiplica duas componentes pelo mesmo fator λ_{\pm} , que são chamados de autovalores de A . No apêndice 3.11 mostramos em detalhes como v_{\pm} e λ_{\pm} podem ser calculados. O resultado é que os autovalores são soluções da equação

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \gamma = 0$$

onde $\beta = a_{11} + a_{22}$ e $\gamma = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$. Comparando com (1.16) vemos que os autovalores da matriz A são exatamente as taxas de crescimento R_{\pm} que encontramos anteriormente. Uma vez calculados os autovetores de A a solução do sistema (1.8) é

$$v_n = C_+ \lambda_+^n v_+ + C_- \lambda_-^n v_- \quad (1.22)$$

onde mantemos a notação com λ_{\pm} em vez de R_{\pm} apenas para enfatizar o método de solução. Para verificar que (1.22) de fato é a solução de (1.8) basta aplicar A e usar (1.21):

$$\begin{aligned} Av_n &= C_+ \lambda_+^n Av_+ + C_- \lambda_-^n Av_- \\ &= C_+ \lambda_+^n \lambda_+ v_+ + C_- \lambda_-^n \lambda_- v_- \\ &= C_+ \lambda_+^{n+1} v_+ + C_- \lambda_-^{n+1} v_- \\ &= v_{n+1}. \end{aligned}$$

As duas constantes C_{\pm} são determinadas pela condição inicial:

$$v_0 = C_+ v_+ + C_- v_- \quad (1.23)$$

Para tornar essas equações mais claras e explícitas, vamos escrever os autovetores como

$$v_+ = \begin{pmatrix} a_+ \\ b_+ \end{pmatrix} \quad v_- = \begin{pmatrix} a_- \\ b_- \end{pmatrix}$$

Então a solução (1.22) fica

$$\begin{aligned} x_n &= C_+ a_+ \lambda_+^n + C_- a_- \lambda_-^n \\ y_n &= C_+ b_+ \lambda_+^n + C_- b_- \lambda_-^n \end{aligned}$$

e as constantes são determinadas pelas condições iniciais por

$$\begin{aligned} x_0 &= C_+ a_+ + C_- a_- \\ y_0 &= C_+ b_+ + C_- b_- \end{aligned}$$

Exemplo: Vamos resolver novamente o problema de duas espécies interagindo por mutualismo, já tratado no Quadro 2.2. A matriz de interação (veja a equação 1.2) é:

$$A = \begin{pmatrix} 1/2 & 5/6 \\ 12/5 & 3/2 \end{pmatrix}$$

e os autovalores $\lambda_+ = 5/2$ e $\lambda_- = -1/2$. Os autovetores correspondentes são

$$v_+ = \left(\begin{pmatrix} 5 \\ 12 \end{pmatrix} \right) \quad v_- = \left(\begin{pmatrix} 5 \\ -6 \end{pmatrix} \right).$$

As constantes C_{\pm} são determinadas por

$$\begin{aligned} 18 &= 5C_+ + 5C_- \\ 9 &= 12C_+ - 6C_- \end{aligned}$$

cuja solução é $C_+ = 8/5$ e $C_- = 1/5$. Colocando tudo junto obtemos

$$\begin{aligned} x_n &= 8 \left(\frac{5}{2}\right)^n + \left(-\frac{1}{2}\right)^n . \\ y_n &= \frac{96}{5} \left(\frac{5}{2}\right)^n - \frac{6}{5} \left(-\frac{1}{2}\right)^n . \end{aligned}$$

1.2.5 População estruturada

Uma população é dita estruturada, em geral, quando possui classes bem definidas de acordo com estágio da vida ou idade. Por exemplo uma população de plantas possui sementes, plântulas e indivíduos adultos reprodutivos. Uma população de insetos, que possui estágios larval, pupa 1, pupa 2 e adulto. Algumas populações são mais simples, compostas apenas por indivíduos juvenis e adultos reprodutivos.

Vamos considerar essa população mais simples de indivíduos que tem uma fase juvenil (ou classe juvenil) e uma fase de adulto (ou classe adulta). Uma certa fração indivíduos juvenis se tornam adultos. Uma certa fração dos indivíduos adultos permanecem adultos. E os indivíduos adultos podem se reproduzir em uma certa taxa gerando novos indivíduos juvenis. Podemos representar essa população estruturada em classes da seguinte maneira:

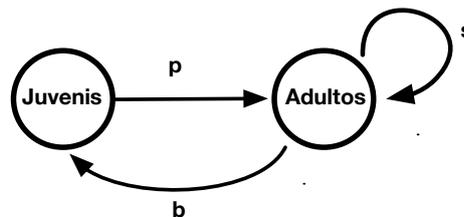


Figura 1.3: Esquema da população de juvenis e adultos

Dado um certo número de indivíduos juvenis e adultos em um certo instante de tempo n , sabemos que no instante seguinte, $n + 1$, o número de indivíduos juvenis é acrescido pela taxa de indivíduos adultos que se reproduziram no instante n . Da mesma forma, sabemos que o número de indivíduos adultos no instante seguinte, $n + 1$ é composto por indivíduos juvenis do instante n que se tornaram adultos e também por indivíduos adultos do instante n que permaneceram adultos. Uma forma de expressar matematicamente este sistema é através de equações recursivas.

Vamos usar $J(n)$ e $A(n)$ para indicar o número de indivíduos juvenis e adultos,

respectivamente, no instante n . Usando as mesmas letras da Figura 1.3 para representar as taxas de crescimento (b), o amadurecimento de juvenis (p) e a sobrevivência dos adultos (s), as equações recursivas para este sistema podem ser escritas da seguinte forma:

$$\begin{aligned} J(n+1) &= bA(n) \\ A(n+1) &= pJ(n) + sA(n) \end{aligned} \quad (1.24)$$

Ao representar a população desta forma, eu posso saber como ela estará no instante de tempo $n = 15$, pode exemplo. Através das equações dadas em 1.24. Podemos escrever os tamanho das diferentes classes de acordo com o número de indivíduos em cada classe no instante $n = 14$. Ou seja, podemos escrever da seguinte maneira:

$$\begin{aligned} J(15) &= bA(14) \\ A(15) &= pJ(14) + sA(14) \end{aligned}$$

Portanto preciso saber como a população estava no instante $n = 14$. Usando as equações 1.24 novamente, posso determinar o número de indivíduos no instante $n = 13$. Como você já deve ter percebido, faremos isso recursivamente até chegar no instante $n = 0$ e nas quantidades iniciais de indivíduos juvenis e adultos. Digamos que começamos com uma população no instante $t = 0$ de 0 indivíduos juvenis ($J(0) = 0$) e 1 indivíduo adulto ($A(0) = 1$). Desta forma, posso saber quanto juvenis e adultos tenho em $n = 1$, e depois em $n = 2$ e então em $n = 3$ até chegar no instante de tempo que estou interessada que é o instante $n = 15$.

Vamos fazer um exemplo numérico para entender o que acontece com a nossa população de $n = 0$ até $n = 15$. Supondo que 0.1 dos indivíduos juvenis se tornam adultos em um certo instante de tempo para outro ($p = 0.1$), e que 0.2 dos adultos sobrevivem de um certo instante de tempo para outro ($s = 0.2$). Além disso, vamos supor que o número de filhos que cada adulto deixa é em média 10 ($b = 10$). Vamos escrever na forma de tabela como os número de adultos e juvenis se alteram ao longo do tempo até $n = 15$.

Tabela 1.2: Tamanho da população em cada uma das classes e tamanho total a instante de tempo.

n	J(n)	A(n)	Total(n)	n	J(n)	A(n)	Total(n)
0	0.00	1.00	1.00	8	8.82	1.42	10.24
1	10.00	0.20	10.20	9	14.24	1.17	15.41
2	2.00	1.04	3.04	10	11.67	1.66	13.33
3	10.40	0.41	10.81	11	16.58	1.50	18.08
4	4.08	1.122	5.20	12	14.98	1.96	16.94
5	11.22	0.63	11.85	13	19.57	1.89	21.46
6	6.32	1.25	7.57	14	18.90	2.33	21.23
7	12.48	0.88	13.36	15	23.35	2.36	25.71

Da mesma forma, podemos calcular para tempos muito distantes e entender como a

população cresce. Calculando essa mesma população (mesmo valores de b , p e s) para um tempo muito grande, podemos visualizar graficamente algumas informações dessa população. Primeiramente vamos fazer o gráfico de Número de indivíduos juvenis e adultos ao longo do tempo:

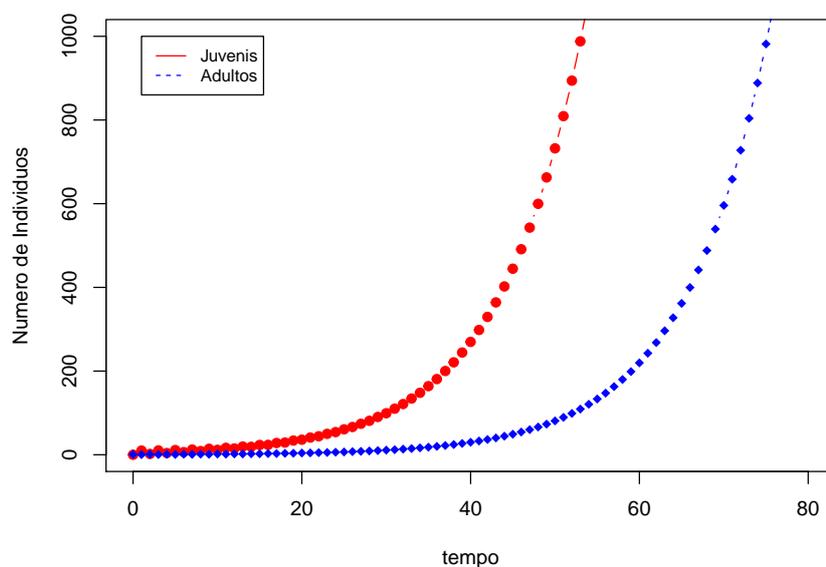


Figura 1.4: Número de indivíduos nas classes Juvenis e Adultos.

Essas populações crescem exponencialmente. Não há nada que funcione como um freio ou limite para o tamanho da população. Por mais que nem todos os adultos sobrevivam, a taxa de natalidade é suficientemente grande para que a cada instante de tempo a população esteja maior que no instante anterior. Se observarmos o início do crescimento vemos algumas oscilações. Porém a partir de um certo momento, a população de juvenis e adultos cresce sem oscilações adquirindo um tamanho cada vez maior a cada instante de tempo.

Podemos avaliar também qual a proporção de juvenis e adultos na população a cada instante de tempo, isto é $\frac{J(n)}{Total(n)}$ e $\frac{A(n)}{Total(n)}$:

Pelo gráfico da figura 1.5, ainda que a população esteja cada vez maior a cada instante de tempo, as proporções de juvenis e adultos alcançam uma proporção estável depois de um certo tempo. Vemos que em torno de 80% da população é composta de juvenis, enquanto 20% da população é composta por adultos, após algumas oscilações iniciais. Esta mesma informação pode ser vista de outra maneira. Se fizermos o gráfico de plano de fases ($A(n) \times J(n)$), essa proporção do número de juvenis para adultos é dado pela inclinação da reta de ajuste dos pontos desse plano de fases:

Como mostrado na Figura 1.4, apesar da população alcançar uma proporção estável de juvenis e adultos (Figuras 1.7 e 1.6), a população não deixa de crescer conforme o tempo passa. Sabemos que a taxa de natalidade é 10 juvenis/adulto. No entanto, o

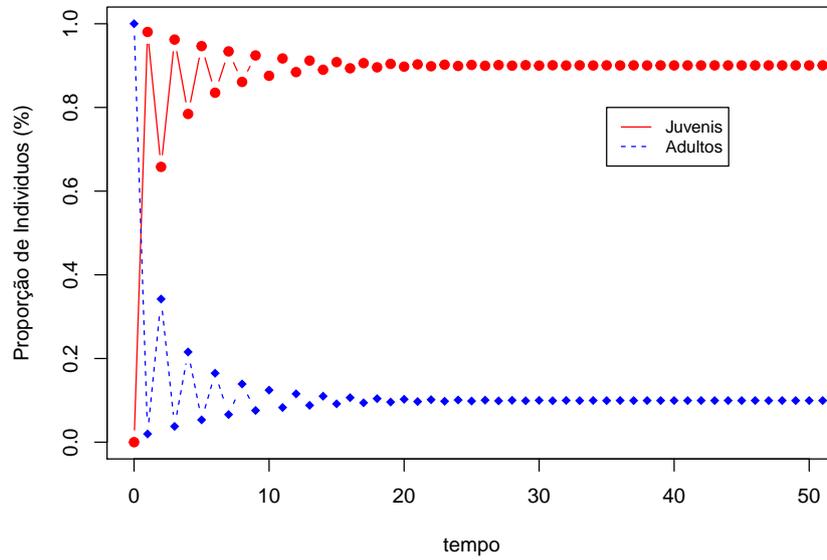


Figura 1.5: Proporção do número de indivíduos nas classes Juvenis e Adultos.

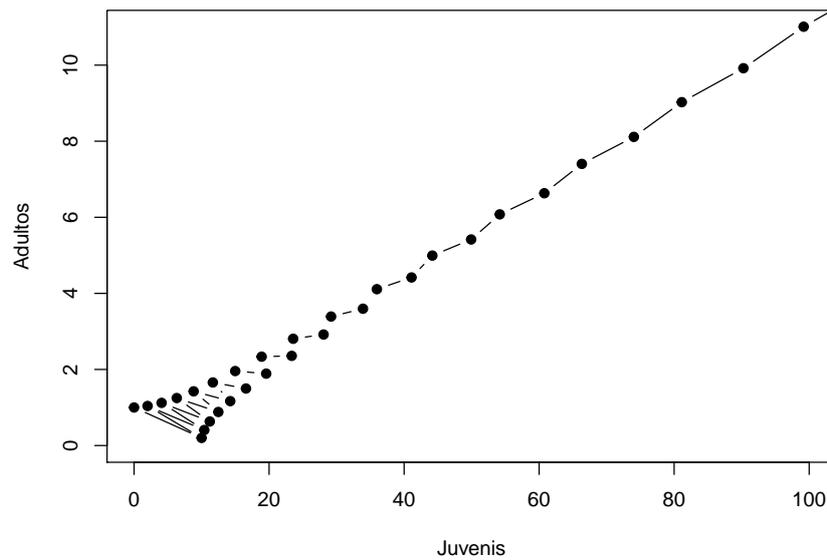


Figura 1.6: Plano de fases do número de indivíduos nas classes Juvenis e Adultos.

efeito da sobrevivência e amadurecimento dos indivíduos dessa população devem ser levados em conta para sabermos de fato o quanto a população cresce a cada instante de tempo. Se consideramos o tamanho da população no instante $n + 1$ em relação ao instante n , podemos estimar o quanto a natalidade, amadurecimento e sobrevivência resultam no crescimento da população.

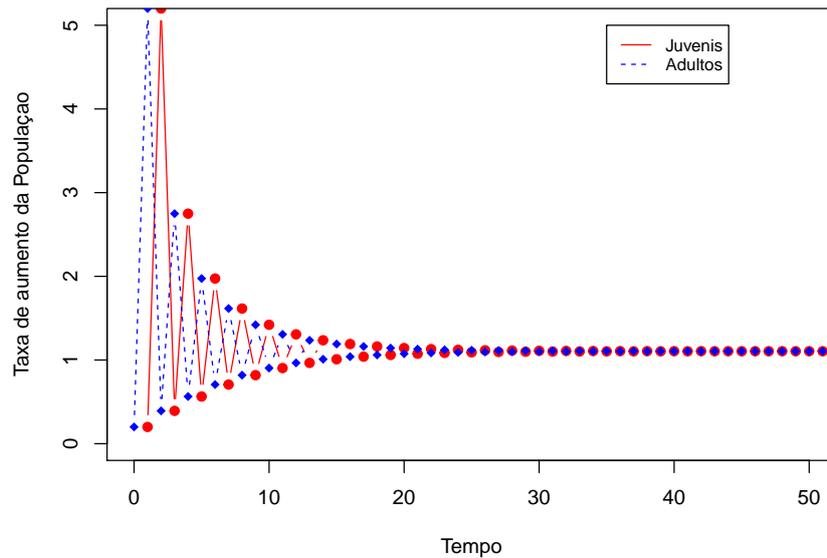


Figura 1.7: Taxa de crescimento da população nas classes Juvenis e Adultos

Matriz de projeção

Uma outra forma de escrevermos o mesmo problema do exemplo acima é através de notação matricial. O problema anterior escrito na forma de matriz é expresso da seguinte forma:

$$\begin{pmatrix} J(n+1) \\ A(n+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & b \\ p & s \end{pmatrix} \begin{pmatrix} J(n) \\ A(n) \end{pmatrix} \quad (1.25)$$

Se chamarmos o vetor da população de \vec{x} e a matriz com o valores de b , p e s de \mathbf{M} , também podemos escrever:

$$\vec{x}(n+1) = \mathbf{M}\vec{x}(n) \quad (1.26)$$

Da mesma forma como fizemos anteriormente, podemos escrever o vetor $\begin{pmatrix} J(n) \\ A(n) \end{pmatrix}$ em termos de $\begin{pmatrix} J(n-1) \\ A(n-1) \end{pmatrix}$. Desta maneira, a equação 1.25 fica:

$$\begin{pmatrix} J(n+1) \\ A(n+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & b \\ p & s \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & b \\ p & s \end{pmatrix} \begin{pmatrix} J(n-1) \\ A(n-1) \end{pmatrix}$$

Podemos ir recursivamente até os tamanho das classes no instante $t = 0$, $\vec{x}_0 = \begin{pmatrix} J(0) \\ A(0) \end{pmatrix}$:

$$\begin{pmatrix} J(n+1) \\ A(n+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & b \\ p & s \end{pmatrix} \cdots \begin{pmatrix} 0 & b \\ p & s \end{pmatrix} \begin{pmatrix} J(0) \\ A(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & b \\ p & s \end{pmatrix}^{n+1} \begin{pmatrix} J(0) \\ A(0) \end{pmatrix}$$

Ou ainda:

$$\vec{x}(n) = \mathbf{M}^n \vec{x}_0$$

A matriz \mathbf{M} é a matriz que contém as estatísticas básicas da população. Ela é conhecida como matriz de projeção, matriz de transição ou ainda por matriz de Leslie. Esta matriz contém informações básicas da população. Dado que a nossa população de exemplo possui um taxa de crescimento constante a partir de um certo instante de tempo (Fig. 1.7) e dado que as proporções de indivíduos nas diferentes classes também se mantêm constantes (Fig. 1.5), podemos relacionar esses dados com característica da matriz de projeção da população.

Uma forma de reescrevermos o problema é assumirmos que a classe de juvenis J é k vezes o tamanho da classe de adultos A , de tal forma que podemos definir o vetor \vec{v} que obedeça essa proporção nas diferentes classes:

$$\vec{v} = \begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} Ak \\ A \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} k \\ 1 \end{pmatrix}$$

Também assumimos que a população cresce com uma taxa λ a cada instante de tempo. Se no instante de tempo n , nós temos J juvenis e A adultos e a população cresce com essa taxa constante, então:

$$\begin{pmatrix} J(n+1) \\ A(n+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda J(n) \\ \lambda A(n) \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} J(n) \\ A(n) \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix}$$

Ou ainda:

$$\vec{x}(n+1) = \lambda \vec{x}(n) = \lambda \vec{v} \quad (1.27)$$

Portanto, juntando as equações 1.26 e 1.27, temos:

$$\lambda \vec{v} = \mathbf{M} \vec{v} \quad (1.28)$$

Para resolver, usamos a matriz identidade, que funciona como uma matriz neutra na multiplicação de matrizes (ou como o número 1 em uma multiplicação de números escalares):

$$\lambda \begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & b \\ p & s \end{pmatrix} \begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix}$$

$$\begin{aligned} \left[\begin{pmatrix} 0 & b \\ p & s \end{pmatrix} - \lambda \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \right] \begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix} &= 0 \\ \left[\begin{pmatrix} 0 & b \\ p & s \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \lambda \end{pmatrix} \right] \begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix} &= 0 \\ \left[\begin{pmatrix} 0 - \lambda & b \\ p & s - \lambda \end{pmatrix} \right] \begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix} &= 0 \end{aligned} \quad (1.29)$$

Para resolver a partir da equação 1.29, ou temos que $\begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix} = 0$, ou seja $J=0$ e $A=0$, que chamamos de solução trivial, ou então a matriz $\mathbf{B} = \begin{pmatrix} 0 - \lambda & b \\ p & s - \lambda \end{pmatrix}$ deve causar um efeito nulo. Uma forma de buscarmos isso matematicamente é multiplicando a equação dada em 1.29 pela matriz inversa de \mathbf{B} , denominada \mathbf{B}^{-1} , supondo que ela exista. Portanto temos que:

$$\mathbf{B}^{-1}\mathbf{B}\vec{v} = \mathbf{B}^{-1}0 \quad (1.30)$$

Como uma matriz inversa multiplicada pela própria resulta em uma matriz identidade, \mathbf{I} , temos que $\mathbf{I}\vec{v} = 0$. Se estamos em busca de uma solução não trivial, chegamos em um absurdo: $\mathbf{I} = 0$. Portanto a matriz \mathbf{B} não pode ser inversível, isto é \mathbf{B}^{-1} não existe. Uma matriz não inversível tem o determinante igual a zero. Então temos:

$$\det \begin{pmatrix} 0 - \lambda & b \\ p & s - \lambda \end{pmatrix} = 0 \quad (1.31)$$

O determinante de uma matriz quadrada 2×2 é simples de se calcular, é simplesmente a multiplicação dos elementos da diagonal principal menos os elementos da diagonal oposta. O determinante gera então uma função polinomial, neste caso de segundo grau, que é chamada de *polinômio característico* ou *função característica*:

$$\lambda^2 - s\lambda - pb = 0 \quad (1.32)$$

A solução desse polinômio leva a dois valores candidatos a serem o que descrevemos acima como taxa de crescimento da população. Este valores são $\lambda_1 = \frac{s + \sqrt{s^2 + 4pb}}{2}$ e $\lambda_2 = \frac{s - \sqrt{s^2 + 4pb}}{2}$. Este são os autovalores da matriz \mathbf{M} . Ao substituirmos o valor de λ na equação dada em 1.29, podemos calcular os valores de J e A que nos fornecem a informação da proporção de indivíduos juvenis e adultos na população estudada. Fazemos isso com cada um dos valores de λ , o que nos resultará em vetores $\begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix}$ associados. Calculando os valores de J e A , temos:

$$\begin{pmatrix} -\lambda & b \\ p & s - \lambda \end{pmatrix} \begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix} = 0 \quad (1.33)$$

Pela multiplicação da primeira linha da matriz pelo vetor $\begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix}$, temos que:

$$-\lambda J + bA = 0 \quad (1.34)$$

Portanto $J = \frac{bA}{\lambda}$. Como sabemos os valores de λ , é só substituímos.

Para o autovalor λ_1 , temos que:

$$J = \frac{2b}{s + \sqrt{s^2 + 4pb}} A \quad (1.35)$$

Desta forma, temos que a classe de juvenis é $\frac{2b}{s + \sqrt{s^2 + 4pb}}$ o tamanho da classe de adultos. E então $A \begin{pmatrix} \frac{2b}{s + \sqrt{s^2 + 4pb}} \\ 1 \end{pmatrix}$ é o autovetor associado ao autovalor λ_1 .

Para o autovalor λ_2 , temos que:

$$J = \frac{2b}{s - \sqrt{s^2 + 4pb}} A \quad (1.36)$$

Desta forma, temos que a classe de juvenis é $\frac{2bA}{s - \sqrt{s^2 + 4pb}}$ o tamanho da classe de adultos. E então $A \begin{pmatrix} \frac{2b}{s - \sqrt{s^2 + 4pb}} \\ 1 \end{pmatrix}$ é o autovetor associado ao autovalor λ_2 .

Como vemos, temos dois valores que nos informam como a população cresce (dois autovalores) e duas proporções de classes associadas ao crescimento da população (dois autovetores associados). No entanto a população cresce de uma forma constante, sem alterar de uma taxa de crescimento para outra (veja a figura 1.7). Vamos fazer os cálculo de autovetores e autovalores usando os valores de b , p e s usados nos exemplos das figuras 1.4-1.7.

- $\lambda_1 = 1.1049876$ e seu autovetor associado é $\frac{-1}{0.1098303} \begin{pmatrix} 9.049876 \\ 1 \end{pmatrix}$
- $\lambda_2 = -0.904987$ e seu autovetor associado é $\frac{1}{0.09013042} \begin{pmatrix} -11.04988 \\ 1 \end{pmatrix}$

Visualmente pelo gráfico da figura 1.7, vemos que a população tem uma taxa de crescimento positiva que é um pouco maior que 1. Pelo gráfico da figura 1.5, vemos que há mais juvenis que adultos e que a porcentagem de juvenis está em 90% e de adultos está em torno de 10%. Desta forma podemos ver que o valor de λ_1 e seu autovetor são aqueles que definem o crescimento e proporções das classes dessa população. Este autovalor é conhecido como autovalor dominante. Ele é aquele autovalor com maior valor em módulo dentre os autovalores da matriz.

Uma forma de vermos matematicamente por que este autovalor é o dominante, é através de método das potências.

Sejam os autovalores e autovetores de uma matriz $A_{2 \times 2}$, λ_1 e λ_2 com seus respectivos autovetores \vec{v}_1 e \vec{v}_2 . Suponha que os autovalores são tais que $|\lambda_1| > |\lambda_2|$. Os autovetores de uma matriz são linearmente independentes, isto é, eles formam uma base para o espaço de duas dimensões R^2 . Desta forma, um certo vetor \vec{w} de dimensão 2 pode ser escrito como uma combinação linear de coeficientes não nulos c_1 e c_2 :

$$\vec{w} = c_1 \vec{v}_1 + c_2 \vec{v}_2$$

Multiplicando os dois lados da equação acima pela matriz \mathbf{A} , temos que:

$$A\vec{w} = c_1 A\vec{v}_1 + c_2 A\vec{v}_2 \quad (1.37)$$

Dado que \vec{v}_1 e \vec{v}_2 são os autovetores da matriz A , podemos fazer $A\vec{v}_1 = \lambda_1 \vec{v}_1$ e $A\vec{v}_2 = \lambda_2 \vec{v}_2$ e, portanto, a equação 1.37 pode ser reescrita da seguinte forma:

$$A\vec{w} = c_1 \lambda_1 \vec{v}_1 + c_2 \lambda_2 \vec{v}_2$$

Fazendo isso mais uma vez, temos que a equação acima fica da seguinte forma:

$$A^2 \vec{w} = c_1 \lambda_1^2 \vec{v}_1 + c_2 \lambda_2^2 \vec{v}_2$$

Fazendo isso $n + 1$ vezes, temos

$$A^n \vec{w} = c_1 \lambda_1^n \vec{v}_1 + c_2 \lambda_2^n \vec{v}_2$$

Dado que $|\lambda_1| > |\lambda_2|$, podemos reescrever a equação acima da seguinte forma:

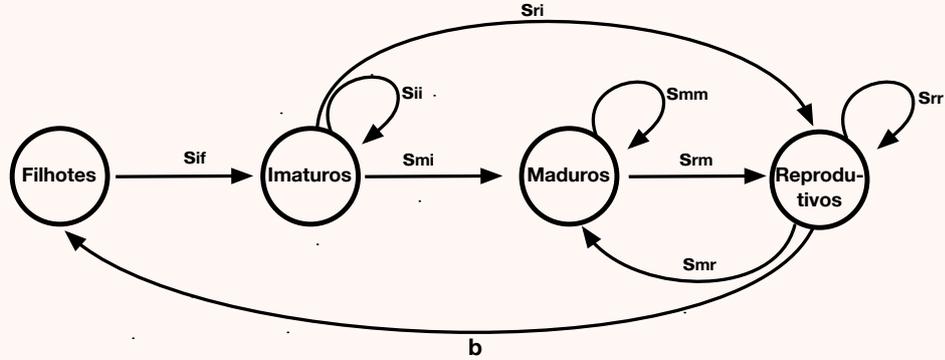
$$A^n \vec{w} = \lambda_1^n \left[c_1 \vec{v}_1 + c_2 \frac{\lambda_2^n}{\lambda_1^n} \vec{v}_2 \right]$$

Dado que $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\lambda_2^n}{\lambda_1^n} = 0$, então, a dinâmica de longos termos definidos pela matriz A terá o autovalor com maior valor absoluto como o autovalor que domina sobre o outros. Essa mesma técnica pode ser aplicada a matrizes de dimensões $m \times m$.

Quadro 1.5 — Estrutura etária de baleias franca.

O exemplo da baleias franca leva em conta uma população estrutura da seguinte maneira: filhotes (F), imaturos (I), maduros (M) e reprodutivos (R). Somente os indivíduos e estado/classe reprodutiva é que gera novos filhotes. Os indivíduos filhotes permanecem filhotes ou se tornam imaturos. Os indivíduos imaturos podem permanecer imaturos, se tornar maduros ou se tornarem diretamente

reprodutivos. Os indivíduos maduros permanecem maduros ou se tornam reprodutivos. Os indivíduos reprodutivos permanecem se reproduzindo ou voltam a ser somente maduros quando não se reproduzem. Uma forma de representarmos essa população é da seguinte maneira:



Usamos as letras s_{jk} para representar a taxa com que um indivíduo da classe k se tornam da classe j . Usamos a letra b para definir a taxa de natalidade, ou seja, quantos filhotes indivíduos reprodutivos geram por instante de tempo em que estão reprodutivos. As equações que definem a quantidade de indivíduos em cada classe dado a quantidade existente no instante anterior são:

$$\begin{aligned} F(n+1) &= bR(n) \\ I(n+1) &= s_{if}F(n) + s_{ii}I(n) \\ M(n+1) &= s_{mi}I(n) + s_{mm}M(n) + s_{mr}R(n) \\ R(n+1) &= s_{ri}I(n) + s_{rm}M(n) + s_{rr}R(n) \end{aligned} \quad (1.38)$$

Escrevendo da forma matricial, temos:

$$\begin{pmatrix} F(n+1) \\ I(n+1) \\ M(n+1) \\ R(n+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & b \\ s_{if} & s_{ii} & 0 & 0 \\ 0 & s_{mi} & s_{mm} & s_{mr} \\ 0 & s_{ri} & s_{rm} & s_{rr} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} F(n) \\ I(n) \\ M(n) \\ R(n) \end{pmatrix}$$

Ou também podemos representar por:

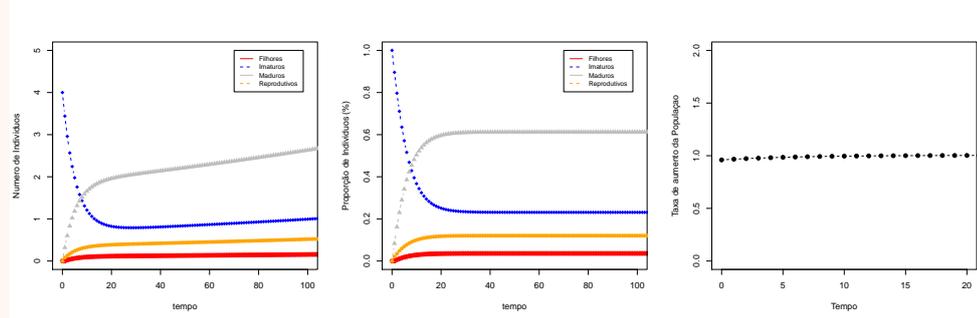
$$\vec{x}(n+1) = \mathbf{M}\vec{x}(n)$$

A matriz de transição (de projeção ou de Leslie) dessa população é a matriz \mathbf{M} . Como vimos na seção 1.2.5, essa matriz pode nos fornecer informações importantes a respeito da taxa de crescimento dessa população e também qual a proporção estável de indivíduos em cada classe. Utilizaremos um exemplo numérico, em que:

- $b = 0.30$
- $s_{fi} = 0.92$
- $s_{ii} = 0.86$
- $s_{mi} = 0.08$
- $s_{ri} = 0.02$
- $s_{mm} = 0.80$
- $s_{mr} = 0.88$
- $s_{rm} = 0.19$
- $s_{rr} = 0$

Da mesma forma como fizemos anteriormente, no caso da população hipotética de Juvenis e Adultos, podemos calcular recursivamente os valores de tamanho populacional em cada classe dados os parâmetros acima que compõem a matriz

M por meio das equações dadas em 1.38. Vamos primeiro observar os gráficos de tamanho populacional de cada classe em função do tempo, as proporções de cada classe em função do tempo e a taxa de crescimento também em função do tempo.



Número de indivíduos em cada classe, proporção de cada classe e taxa de crescimento da população de baleias franca, respectivamente

Agora utilizando a propriedades da matriz de transição, vamos obter os valores de taxa de crescimento e proporções estáveis de cada classe por dos autovalores e seu autovetores dessa matriz. Os autovalores e respectivos autovetores dessa matriz de projeção são:

- $\lambda_1 = 1.003$ e seu autovetor associado $\frac{1}{0.92} \begin{pmatrix} 0.06 \\ 0.38 \\ 1.00 \\ 0.20 \end{pmatrix}$
- $\lambda_2 = 0.824$ e seu autovetor associado $\frac{1}{0.86} \begin{pmatrix} -0.03 \\ 1.00 \\ -0.57 \\ -0.11 \end{pmatrix}$
- $\lambda_3 = -0.166$ e seu autovetor associado $\frac{-1}{0.64} \begin{pmatrix} 1.00 \\ -0.90 \\ 0.58 \\ -0.55 \end{pmatrix}$
- $\lambda_4 = -0.002$ e seu autovetor associado $\frac{-1}{0.73} \begin{pmatrix} -0.94 \\ 1.00 \\ -0.10 \\ 0.005 \end{pmatrix}$

Como vimos anteriormente, o maior autovalor em módulo é o autovalor dominante e é aquele que determina a taxa de crescimento da população. Neste caso, o maior autovalor em valor absoluto é o $\lambda_1 = 1.003$. Isto significa que a cada instante de tempo a população tem o seu tamanho do instante anterior somado mais 0.3% do seu tamanho anterior. Além disso, temos que quando a população estudada alcança suas proporções estáveis, o número de filhotes é igual a 0.06 do número de maduros; o número de imaturos é 0.38 do número de maduros e os reprodutivos são 0.20 do número de maduros. ■

Este quadro é baseado no Quadro XX de YY

Tabelas de vida

Ainda que muitos estudos possam ser feitos a partir de matrizes de Leslie ou Lefkovitch, muitos estudos em Biologia de populações são construídos a partir de tabelas de vida. As tabelas de vida consistem na contagem de número de indivíduos e a reprodução média desses indivíduos em suas idades desde o nascimento até a morte. Em geral, o acompanhamento dessas populações ocorrem em populações fechadas em que não se considera migrantes, não há a sobreposição das gerações e não há transição de uma idade a para uma idade b (onde $a < b$) se a e b não forem consecutivos. Para cada idade i , é contado o número de indivíduos que sobrevivem até a idade $i + 1$ e a quantidade b_i de filhos produzidos pelos indivíduos de idade i (b_i também é chamado de m_i por alguns autores)

Vamos acompanhar uma população hipotética de insetos que começa na idade 0 com 500 indivíduos. Na idade $i = 1$, apenas 400 insetos sobreviveram ($S_1 = 400$, na idade $i = 2$, somente 200 indivíduos estão vivos ($S_2 = 200$) e na idade $i = 3$ apenas 50 indivíduos dos 500 iniciais ainda estão vivos ($S_3 = 50$). Na idade $i = 4$ já não temos nenhum indivíduo vivo ($S_4 = 0$). Além disso, observamos quanto ovos os indivíduos dessa população deixa, em média, em cada idade. Na idade $i = 0$ os indivíduos não se reproduzem. Na idade $i = 1$ cada indivíduo produz em média 2 ovos ($b_1 = 2$, na idade $i = 2$, cada indivíduo deixa, em média, 3 ovos ($b_2 = 3$). Na idade $i = 3$, apenas um ovo é deixado por indivíduo ($b_3 = 1$). Na última idade dessa população os indivíduos todos já morreram e não se reproduzem mais. Montando a tabela de vida básica dessa população na Tabela 1.4:

Tabela 1.3: Tabela de vida de uma população hipotética de insetos

i	S_i	b_i
0	500	0
1	400	2
2	200	3
3	50	1
4	0	0

Outras medidas nessa tabela podem ser calculados a partir dessas informações básicas. Por exemplo, dividindo-se cada valor de S_i pelo número inicial de indivíduos nessa população (S_0), podemos estimar qual a taxa de sobreviventes em cada idade i em relação ao início (l_i). Podemos calcular também qual a taxa de indivíduos da idade i que sobreviveram vindos da idade $i - 1$ (p_i). De um outro ponto de vista, podemos definir a porcentagem de indivíduos de uma classe de idade i sobrevive para a classe de idade seguinte, $i + 1$ (σ_i). Desta forma, completando a tabela acima com os valores de l_i , p_i e σ_i , temos:

Se somarmos o número de filhos produzidos em cada idade (b_i) multiplicado pela sobrevivência relativa ao estado inicial em cada idade (l_i), temos uma estimativa de

Tabela 1.4: Tabela de vida de uma população hipotética de insetos

i	S_i	b_i	l_i	p_i	σ_i
0	500	0	1.00	–	0.80
1	400	2	0.80	0.80	0.50
2	200	3	0.40	0.50	0.25
3	50	1	0.10	0.25	0.00
4	0	0	0.00	0.00	–

quantos filhos um indivíduo produz ao longo de sua vida na população estudada – taxa líquida de reprodução (R_0):

$$R_0 = \sum_{i=0}^k l_i b_i$$

Note que esta não é a taxa de crescimento da população que estamos acostumados (o nosso antigo valor de λ ou r), pois devemos considerar o tempo de geração dessa população. O tempo de geração é a média de idade dos pais de todos os filhos produzidos por uma única coorte, ou ainda o tempo médio de diferença de idade entre os pais e os filhos de uma coorte/geração, quando estes filhos passam a produzir seus próprios filhos. Podemos estimar o tempo de geração (G) dessa população através da seguinte equação:

$$G = \frac{\sum_{i=0}^k l_i b_i i}{\sum_{i=0}^k l_i b_i} = \frac{\sum_{i=0}^k l_i b_i i}{R_0}$$

Agora considerando a população em tempos geracionais, podemos estimar a taxa de crescimento em tempo absoluto por meio de algumas aproximações. Seja N_G o número de indivíduos no tempo geracional G . Seja a população de tamanho inicial N_0 , que cresce a uma taxa λ e uma escala de tempo dada em número de gerações G . Podemos escrever então que:

$$N_G = N_0 \lambda^G$$

Ao dividirmos os dois lados por N_0 temos que:

$$\frac{N_G}{N_0} = \lambda^G$$

Aproximando que o crescimento de N_0 para N_G é a taxa de crescimento líquida dessa população (R_0), então temos que:

$$R_0 \approx \lambda^G$$

Portanto, ao tomar a raiz G -ésima dos dois lados, temos que:

$$\lambda \approx \sqrt[G]{R_0} = R_0^{1/G}$$

Podemos também reescrever a tabela de vida na forma de equações, montar sua respectiva matriz de transição e estimar o valor de λ por meio do autovalor dominante da matriz de transição. Para os indivíduos na idade $i + 1$ no tempo $n + 1$ são todos aqueles indivíduos de idade i no tempo n que sobrevivem de uma idade para a seguinte ($\sigma_i = S_{i+1}(n+1)/S_i(n) = p_{i+1}$). Isto é:

$$S_{i+1}(n+1) = \sigma_i S_i(n) \quad (1.39)$$

ou seja, o número de indivíduos com idade maior no tempo $n + 1$, depende de quantos indivíduos haviam no tempo n na idade anterior multiplicado pela estimativa de sobrevivência de indivíduos daquela classe anterior. Note que $S_0(n+1) = \sigma_{-1}x_{-1}(n)$ não faz sentido biológico, pois não existe uma idade $i = -1$. Na verdade, a primeira classe no tempo $n + 1$ cresce somente com os nascimentos vindos de todas as outras classes naquele tempo, considerando as sobrevivências dos indivíduos reprodutores em cada idade.

Portanto: $S_0(n+1) = b_1 S_1(n+1) + b_2 S_2(n+1) + b_3 S_3(n+1) + b_4 S_4(n+1)$. Utilizando a equação dada em 1.39, temos que:

$$S_0(n+1) = b_1 \sigma_0 S_0(n) + b_2 \sigma_1 S_1(n) + b_3 \sigma_2 S_2(n) + b_4 \sigma_3 S_3(n)$$

Definindo a fertilidade em cada idade como:

$$F_i = b_{i+1} \sigma_i,$$

podemos escrever as nossas equações da seguinte forma:

$$\begin{aligned} S_0(n+1) &= F_0 S_0(n) + F_1 S_1(n) + F_2 S_2(n) + F_3 S_3(n) \\ S_1(n+1) &= \sigma_0 S_0(n) \\ S_2(n+1) &= \sigma_1 S_1(n) \\ S_3(n+1) &= \sigma_2 S_2(n) \\ S_4(n+1) &= \sigma_3 S_3(n) \end{aligned}$$

Desta forma, a matriz de transição fica da seguinte forma:

$$\begin{pmatrix} F_0 & F_1 & F_2 & F_3 & 0 \\ \sigma_0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \sigma_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \sigma_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \sigma_3 & 0 \end{pmatrix}$$

Como $\sigma_3 = 0$ e a última coluna também é composta somente por elementos nulos, podemos descartar a última linha e a última colina da matriz de transição. Podemos então calcular o valor de λ e a a estrutura etária estável dessa população a partir da

matriz de transição. Para o nosso exemplo, temos a seguinte matriz:

$$\begin{pmatrix} 1.6 & 1.5 & 0.25 & 0 \\ 0.8 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.25 & 0 \end{pmatrix}$$

Para esta matriz, temos que o autovalor dominante é $\lambda = 2.1733$. Portanto a taxa de crescimento intrínseca em tempo absoluto desta população é $r = \ln(\lambda) = 0.776$ filhos/indivíduos.unidade de tempo. A estrutura etária estável estima 68,4% indivíduos com idade 1, 25,2% indivíduos com idade 2 5,8% indivíduos com idade 3 e 0,6% indivíduos com idade 4.

1.3 Exercícios

1. Suponha que $p_0 = 1000$, $r = 0.8$ e que não haja migrantes. Estime em quantos anos a população será extinta
2. Suponha agora que $m = 50$. Calcule os valores numéricos de p_n até o ano 10. Faça um gráfico da população em função do tempo.
3. A solução dada pela equação (1.4) não se comporta bem para $r = 1$. Mostre que nesse caso a população cresce continuamente e que $p_n = p_0 + n m$.
4. Considere uma população de insetos onde cada fêmea tenha, em média, uma prole com k indivíduos onde uma fração a é de fêmeas. Se uma fração m da prole morre antes de chegar à maturidade, calcule o número de fêmeas adultas na próxima geração. Calcule também o número total de indivíduos, incluindo machos e fêmeas. Por fim, obtenha a equação para p_{n+1} .

2 – Modelos não-lineares

Neste capítulo, trataremos especialmente de equações não lineares, que são aquelas em que as variáveis do problema (x , y , p , entre outras nomenclaturas que usaremos) no instante $n + 1$ dependem de seus valores em instantes anteriores não mais em primeiro grau, isto é, essas variáveis podem aparecer elevadas ao quadrado ou expoentes maiores, ou, algumas vezes, teremos uma variável x , multiplicada por y , que por sua vez é uma variável que depende de x . Com a não-linearidade, novas dinâmicas aparecem e o estudo dos pontos de equilíbrio e suas estabilidades se torna mais importante.

2.1 Equações não-lineares

No capítulo anterior vimos que sistemas de equações lineares (Capítulo 1) sempre possuem soluções na forma $x_n = CR^n$, onde R (algumas vezes chamado de λ) é uma das soluções da equação característica do problema, com vimos na Sub-Seção 1.2.4. O comportamento do sistema é ditado pelo chamado *autovalor dominante* que corresponde ao maior autovalor em módulo, e há apenas três possibilidades básicas: se $|R| < 1$ então $x_n \rightarrow 0$; se $|R| > 1$ então x_n cresce indefinidamente; finalmente, no “caso crítico” $R = 1$, x_n fica constante.

Na natureza sabemos que comportamentos muito mais ricos ocorrem e, para descrevê-los, temos que considerar equações mais complicadas. No caso de uma única espécie com taxa de crescimento $R > 1$, por exemplo, o crescimento exponencial da população é frequentemente limitado pela finitude dos recursos disponíveis, como alimentos, água e espaço físico. Enquanto a população é pequena e os recursos por indivíduo abundantes, esperamos que ela cresça com taxa R . No entanto, conforme a população aumenta, a taxa efetiva de crescimento deve diminuir, pois a mortalidade por falta de recursos aumenta. Propomos então que tal população seja descrita pela equação

$$x_{n+1} = R(x_n)x_n \tag{2.1}$$

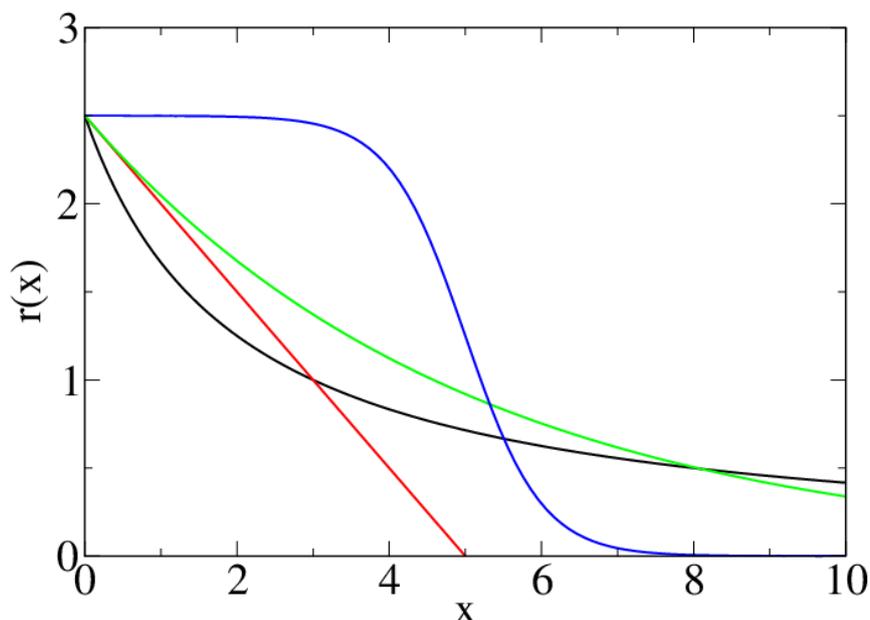


Figura 2.1: Exemplos de taxas de crescimento dependentes da população. Em preto $R(x) = 5x/(2+x)$, em vermelho $R(x) = 2.5(1-x/5)$, em verde $R(x) = 2.5e^{-x/5}$ e em azul, $R(x) = 2.5/[1+e^{2(x-5)}]$

onde introduzimos uma taxa de crescimento dependente do número de indivíduos ($R(x_n)$).

A forma específica de $R(x)$ depende da espécie e dos recursos que queremos modelar. A figura 2.1 mostra quatro exemplos:

(i) $R(x) = K/(b+x)$ (curva preta). Se $x \ll b$ então $R(x) \approx K/b$, que faz o papel da taxa de crescimento livre, quando os recursos são abundantes. Quando $x \gg b$, a taxa de crescimento vai a zero.

(ii) $R(x) = R_0(1-x/K)$ (curva vermelha). Se $x \ll K$ então $rR(x) \approx R_0$, a taxa de crescimento livre. Quando $x \sim K$, a taxa de crescimento vai a zero.

(iii) $R(x) = r_0e^{-x/K}$ (curva verde).

(iv) $R(x) = r_0/[1+e^{a(x-K)}]$ (curva azul).

Em todos os casos pode-se identificar uma *capacidade de suporte*, que é a população máxima que pode ser suportada pela quantidade e qualidade dos recursos disponíveis; em geral a capacidade de suporte é representada pela letra K . No primeiro caso, por

exemplo, que denominaremos *dinâmica de saturação* a equação (2.1) fica

$$x_{n+1} = \frac{x_n K}{b + x_n}. \quad (2.2)$$

Quando a população é pequena, $x_n \ll b$, podemos aproximar $x_{n+1} \approx (K/b)x_n$, indicando que $r_0 = K/b$ corresponde à taxa de crescimento livre, na ausência de competição por recursos. No entanto, quando $x_n \gg b$ a população converge para o valor $x_n \approx K$, que é a capacidade de suporte.

O segundo exemplo é bastante famoso, conhecido como *equação logística*:

$$x_{n+1} = R_0 x_n (1 + x_n/K). \quad (2.3)$$

A taxa de crescimento livre é R_0 e a capacidade de suporte é K . Nos outros exemplos podemos dar interpretações semelhantes aos parâmetros que aparecem.

A dificuldade com essas equações é que elas não podem ser resolvidas por um método universal, como fizemos com as equações lineares. Em geral, equações não-lineares não possuem soluções explícitas, onde é possível calcular x_n diretamente em termos de n e x_0 . No entanto, esperamos que elas possam levar as populações ao equilíbrio e vamos primeiramente focar nossos esforços em encontrar os possíveis pontos de equilíbrio. Veremos, no entanto, que não basta obter os estados de equilíbrio: temos que saber se eles são robustos frente a pequenas perturbações. Se qualquer desvio fizer com que a população sai de seu equilíbrio, então diremos que ele é *instável* e, portanto, não será atingido pela dinâmica. Se, por outro lado, ele retornar ao equilíbrio depois de perturbado, diremos que ele é *estável* e, portanto, um candidato à descrever a população.

2.2 Soluções de equilíbrio e estabilidade

O conceito de estado de equilíbrio, ou estado estacionário, é fundamental e denota a ausência de mudanças no sistema. Junto com ele, vem o conceito de *estabilidade*, que podemos ilustrar da seguinte forma: considere uma bolinha se movendo em uma superfície curva, como mostrado na figura 2.2. O ponto 2 não é um ponto de equilíbrio, pois a bolinha vai se mover no instante que a soltarmos. Os pontos 1 e 3 são pontos de equilíbrio, pois a força gravitacional é contrabalançada exatamente pela força normal que a superfície exerce sobre a bolinha. No entanto, é claro que apenas o ponto 1 é estável, pois pequenos deslocamentos da bolinha não vão alterar muito o seu estado. Se houver uma pequena força de atrito, a bolinha vai voltar a se equilibrar no ponto 1. O mesmo não ocorre com o ponto 3.

Uma equação não-linear de primeira ordem é aquela onde x_{n+1} depende apenas de x_n (e não de x_{n-1} , por exemplo) e que termos do tipo x_n^2 , $\cos x_n$, e^{ax_n} e outros podem aparecer. Em geral escrevemos

$$x_{n+1} = f(x_n) \quad (2.4)$$

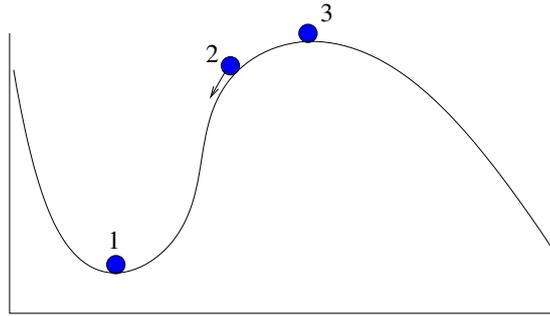


Figura 2.2: Ilustração dos conceitos de equilíbrio e estabilidade. As posições 1 e 3 são de equilíbrio, no entanto apenas a posição 1 corresponde a um equilíbrio estável.

e a função $f(x)$ define a dinâmica. No caso da equação logística, por exemplo (Eq. 2.3), $f(x) = r_0x(1 - x/K)$.

Os pontos de equilíbrio desse sistema, também chamados de pontos fixos, são dados pela condição $x_{n+1} = x_n$, ou ainda por

$$\bar{x} = f(\bar{x}) \quad (2.5)$$

onde usamos uma barra para denotar os pontos especiais onde a dinâmica fica estacionária (algumas vezes podemos também denotar esses pontos estacionários por x^*).

Quadro 2.1 — Pontos de equilíbrio de modelos não lineares clássicos. Dinâmica de saturação

$$x_{n+1} = \frac{x_n K}{b + x_n} \quad \rightarrow \quad \bar{x} = \frac{\bar{x} K}{b + \bar{x}}.$$

Uma primeira solução é $\bar{x}_0 = 0$, que corresponde à extinção da população. Como existe mais de uma solução neste caso, usamos um índice para enumerar cada equilíbrio que encontramos. Cancelando um \bar{x} dos dois lados e rearranjando obtemos $(b + \bar{x}) = K$ ou $\bar{x}_1 = K - b$. Como a população não pode assumir valores negativos, a solução \bar{x}_1 só existe se $b < K$.

Equação logística

$$x_{n+1} = r_0 x_n (1 - x_n/K) \quad \rightarrow \quad \bar{x} = r_0 \bar{x} (1 - \bar{x}/K).$$

Novamente temos a solução $\bar{x}_0 = 0$. Cancelando \bar{x} dos dois lados da equação encontramos $\bar{x}_1 = K(1 - 1/r_0)$, que só existe se $r_0 > 1$.

Modelo de Varley, Gradwell e Hassell (1973)

$$x_{n+1} = \lambda x_n \left(\frac{1}{\alpha} x_n^{-b} \right).$$

A taxa de reprodução é λ e o fator x_n^{-b}/α representa a fração da prole que sobrevive até a idade adulta. Neste caso, a população de equilíbrio, além da trivial $\bar{x}_0 = 0$, é dada por $\bar{x}_1 = (\lambda/\alpha)^{1/b}$.

Modelo de May (1975).

$$x_{n+1} = x_n \exp \{r(1 - x_n/K)\}. \quad (2.6)$$

Esse modelo introduz uma capacidade de suporte K . Note que além de $\bar{x}_0 = 0$, o ponto $\bar{x}_1 = K$ também é um ponto de equilíbrio.

Modelo de Hassell (1975)

$$x_{n+1} = \lambda x_n (1 + a x_n)^{-b}. \quad (2.7)$$

Esse modelo é uma generalização da dinâmica de saturação, que corresponde ao caso que $b = 1$. O $\bar{x}_0 = 0$ é um dos pontos de equilíbrio. Além dele, existe pelo menos mais um ponto de equilíbrio $\bar{x}_1 = (\sqrt[b]{\lambda} - 1)/a$. **REVER O 2o PONTO DE EQUILIBRIO** ■

Este quadro é baseado no Quadro YY de XX

2.3 Derivada de uma função

O estudo de estabilidade envolve uma análise da dinâmica nas vizinhanças do ponto de equilíbrio. Queremos saber o que acontece quando deslocamos a população de seu estado estacionário, por exemplo retirando alguns indivíduos ou introduzindo indivíduos extras. Essa análise envolve o conceito de derivada da função $f(x)$ que rege a dinâmica.

A figura 2.3 mostra como é feito o cálculo da derivada no ponto x_0 . O procedimento consiste em tomar um ponto vizinho realmente bem próximo de x_0 , $x_0 + \delta x$, de forma a montar um pequeno triângulo, que é mostrado ampliado na figura ao lado. A tangente do ângulo θ é então obtida dividindo o lado vertical do triângulo, cujo comprimento é $f(x_0 + \delta x) - f(x_0)$, pelo lado horizontal, de tamanho δx . No entanto, como a função $f(x)$ não é uma reta, esse pequeno triângulo só aparece quando tomamos o limite em que δx é muito pequeno:

$$\frac{df}{dx}(x_0) \equiv \lim_{\delta x \rightarrow 0} \frac{f(x_0 + \delta x) - f(x_0)}{\delta x}. \quad (2.8)$$

Se δx é pequeno mas não tomamos o limite em que ele vai a zero, a expressão (2.8) não é exata, mas pode ser usada como uma aproximação. Assim, para δx pequeno podemos reescrever (2.8) como

$$\frac{df}{dx}(x_0) \approx \frac{f(x_0 + \delta x) - f(x_0)}{\delta x}$$

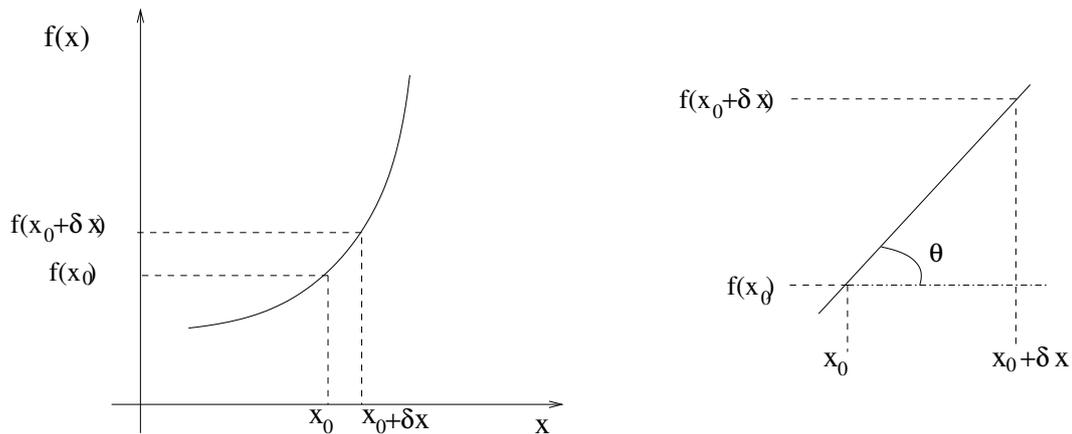


Figura 2.3: A derivada de uma função $f(x)$ no ponto x_0 mede a inclinação de uma reta tangente à curva naquele ponto. É definida como $\tan \theta$ onde θ é o ângulo que a reta tangente faz com o eixo horizontal.

ou, rearranjando os termos:

$$f(x_0 + \delta x) \approx f(x_0) + \frac{df}{dx}(x_0)\delta x. \quad (2.9)$$

Essa aproximação é extremamente útil e é conhecida como *expansão em primeira ordem em série de Taylor*. Ela nos permite conhecer o valor da função em um ponto vizinho à x_0 em termos do valor da função e de sua derivada no ponto x_0 . Vamos usá-la várias vezes no decorrer deste curso.

Quadro 2.2 — Exemplos de derivadas.

Derivada de $f(x) = x^2$:

$$\begin{aligned} \frac{df}{dx}(x_0) &= \lim_{\delta x \rightarrow 0} \frac{(x_0 + \delta x)^2 - (x_0)^2}{\delta x} \\ &= \lim_{\delta x \rightarrow 0} \frac{2x_0\delta x + \delta x^2}{\delta x} \\ &= \lim_{\delta x \rightarrow 0} [2x_0 + \delta x] = 2x_0. \end{aligned}$$

Derivada de $f(x) = e^x$:

$$\begin{aligned} \frac{df}{dx}(x_0) &= \lim_{\delta x \rightarrow 0} \frac{e^{x_0 + \delta x} - e^{x_0}}{\delta x} \\ &= \lim_{\delta x \rightarrow 0} \frac{e^{x_0} e^{\delta x} - e^{x_0}}{\delta x} \\ &= \lim_{\delta x \rightarrow 0} \frac{e^{x_0} (e^{\delta x} - 1)}{\delta x} \\ &= e^{x_0} \lim_{\delta x \rightarrow 0} \frac{e^{\delta x} - 1}{\delta x} = e^{x_0} \end{aligned}$$

Este último limite é um limite conhecido na matemática e $\lim_{h \rightarrow 0} \frac{e^h - 1}{h} = 1$.
 Veja mais derivadas de algumas funções no Apêndice B. ■

Este quadro é baseado no Quadro YY de XX

2.4 Estabilidade

Seja \bar{x} um ponto de equilíbrio do sistema descrito pela equação $x_{n+1} = f(x_n)$. Fazemos então uma pequena perturbação no estado do sistema, de tal forma que o estado passa a ser $x_0 = \bar{x} + \delta x_0$.

A dinâmica vai levar o ponto x_0 ao ponto $x_1 = f(x_0)$. Se δx_0 for bem pequeno, esperamos que x_1 ainda esteja perto de \bar{x} e escrevemos $x_1 = \bar{x} + \delta x_1$. Usando a aproximação (2.9) temos que

$$\bar{x} + \delta x_1 = f(\bar{x} + \delta x_0) \approx f(\bar{x}) + \frac{df}{dx}(\bar{x})\delta x_0.$$

Como $f(\bar{x}) = \bar{x}$, obtemos

$$\delta x_1 \approx \frac{df}{dx}(\bar{x})\delta x_0.$$

O ponto \bar{x} será estável se a magnitude da perturbação for reduzida a cada passo da dinâmica, fazendo com que o estado retorne ao equilíbrio. Em termos matemáticos, o desvio após um passo da dinâmica δx_1 deve ser menor que o desvio inicial δx_0 , ou seja,

$$\left. \begin{array}{l} \text{se } \left| \frac{df}{dx}(\bar{x}) \right| < 1 \quad \bar{x} \text{ é estável} \\ \text{se } \left| \frac{df}{dx}(\bar{x}) \right| > 1 \quad \bar{x} \text{ é instável} \end{array} \right\} \quad (2.10)$$

2.4.1 Estabilidade do modelo de saturação

Vamos revisitar a dinâmica de saturação, Eq. 2.2, e fazer uma mudança de variáveis para $X_n = x_n/K$. Dividindo os dois lados da equação por K podemos reescrevê-la como:

$$X_{n+1} = \frac{aX_n}{1 + aX_n}$$

onde $a = K/b$. A interpretação de X_n é a população medida em unidades da capacidade de suporte K . Assim, $X_n = 0.5$ implica que a população atingiu metade da capacidade de suporte. Vemos que a dinâmica depende apenas de um parâmetro, dado pela combinação K/b . As soluções de equilíbrio são $\bar{X}_0 = 0$ e $\bar{X}_1 = 1 - 1/a$, que só existe se $a > 1$. A

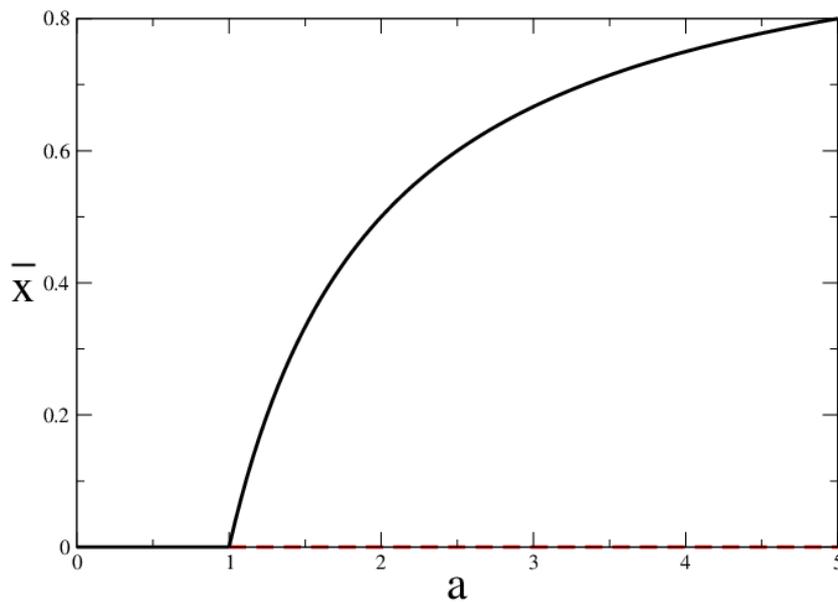


Figura 2.4: Diagrama de bifurcações para a dinâmica de saturação. A solução que corresponde à extinção sempre existe, mas torna-se instável quando $a > 1$ (mostrada em vermelho), que corresponde a $K > b$. Nesse ponto nasce a solução \bar{X}_1 que é estável em todo o intervalo $a > 1$.

derivada de $f(X) = aX/(1 + aX)$ é

$$\frac{df}{dX} = \frac{a}{(1 + aX)^2}.$$

- ponto $\bar{X}_0 = 0$: $df/dX(X_0) = a$. Portanto \bar{X}_0 é estável se $a < 1$.
- ponto $\bar{X}_1 = 1 - 1/a$: $df/dX(X_1) = 1/a$. Portanto \bar{X}_1 é estável se $a > 1$.

A figura 2.4 mostra o comportamento dos pontos de equilíbrio em função do parâmetro a , conhecida como *diagrama de bifurcações*. O ponto de bifurcação é $a = 1$ onde \bar{X}_0 troca de estabilidade e \bar{X}_1 aparece.

2.4.2 Estabilidade da equação logística

A equação logística também pode ser simplificada com a transformação $X_n = x_n/K$. Nesse caso obtemos

$$X_{n+1} = rX_n(1 - X_n)$$

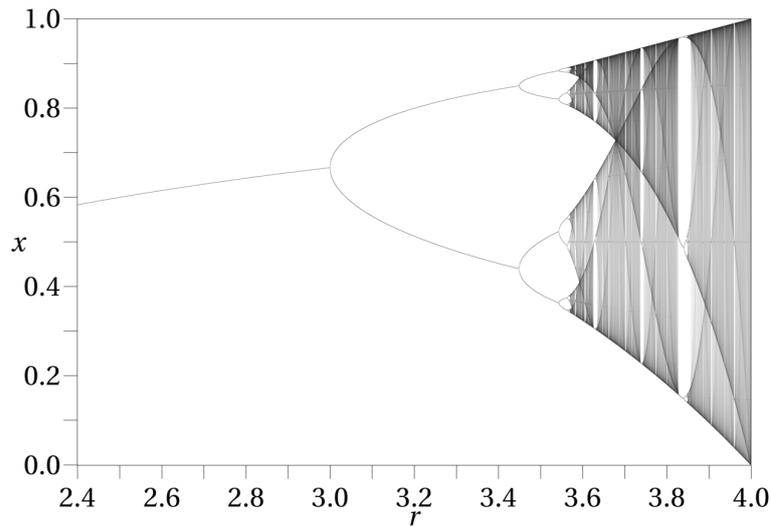


Figura 2.5: Diagrama de bifurcações para a dinâmica logística.

onde omitimos o sub-índice 0 em r_0 . As soluções de equilíbrio são $\bar{X}_0 = 0$ e $\bar{X}_1 = 1 - 1/r$, que só existe se $r > 1$, muito parecido com o problema anterior de saturação. A derivada de $f(X) = rX(1 - X)$ é

$$\frac{df}{dX} = r - 2rX.$$

- ponto $\bar{X}_0 = 0$: $df/dX(X_0) = r$. Portanto \bar{X}_0 é estável se $r < 1$.

- ponto $\bar{X}_1 = 1 - 1/r$: $df/dX(X_1) = 2 - r$. Portanto \bar{X}_1 é estável se $1 < r < 3$.

Diferentemente do caso anterior, o ponto \bar{X}_1 também fica instável para $r > 3$ e o sistema fica sem nenhum ponto de equilíbrio estável: a população não atinge mais um estado estacionário e oscila sempre. O que acontece para r um pouco maior do que 3 é que aparecem um par de pontos X_+ e X_- e a população oscila entre os dois, com $f(X_+) = X_-$ e $f(X_-) = X_+$. Podemos encontrar esses pontos resolvendo a equação

$$f(X_-) = f(f(X_+)) = X_+$$

ou

$$rX_-(1 - X_-) = X_+$$

$$r[rX_+(1 - X_+)](1 - [rX_+(1 - X_+)]) = X_+$$

$$r^2X_+(1 - X_+)\{1 - [rX_+(1 - X_+)]\} = X_+.$$

Essa equação corresponde a um polinômio do quarto grau e tem 4 soluções. No entanto, duas dessas soluções são nossas conhecidas: $X_+ = 0$ e $X_+ = 1 - 1/r$. Isso deve ocorrer porque pontos de equilíbrio satisfazem a condição $f(X) = X$ e, portanto, $f(f(X)) = X$. Podemos então cancelar um X_+ dos dois lados e reescrever o polinômio de grau 3

resultante como

$$r^2(1 - X_+) \{1 - [rX_+(1 - X_+)]\} = 1$$

$$r^2(1 - rX_+ + 2rX_+^2 - X_+ - rX_+^3) = 1$$

$$rX_+^3 - 2rX_+^2 + X_+(1 + r) - 1 + 1/r^2 = 0$$

$$(X_+ - 1 + 1/r)[rX_+^2 - (r + 1)X_+ + (1 + 1/r)] = 0$$

Na última passagem fatoramos a solução $X_+ = 1 - 1/r$ e reduzimos o polinômio a grau dois. As soluções são então

$$X_+ = 0$$

$$X_+ = 1 - 1/r$$

$$X_{\pm} = \frac{r+1 \pm \sqrt{(r-3)(r+1)}}{2r}.$$

As soluções que estamos procurando são as duas últimas. Fica como exercício mostrar que elas são estáveis no intervalo $3 < r < 1 + \sqrt{6} \approx 3.45$. Após esse valor, uma nova bifurcação ocorre e a população passa a oscilar entre 4 valores, e logo em seguida entre 8 valores, depois 16, 32, 64 até atingir $r \approx 3.57$ quando a dinâmica fica caótica, oscilando entre vários valores sem periodicidade alguma. A figura 2.5 mostra o diagrama de bifurcações da equação logística.

Esse exemplo mostra que equações não-lineares podem exibir comportamentos extremamente ricos e complexos. Será que esses tipos de comportamentos são de fato encontrados na natureza? Essa é uma questão interessante cuja resposta pode depender de vários fatores. Se uma população atinge valores muito baixos, como ocorre na equação logística no regime caótico, ela pode não se recuperar por conta de outros fatores, embora matematicamente ela volte a crescer. O quão realistas são os modelos é sempre motivo de debate e de bom senso na sua aplicação e interpretação dos resultados.

2.5 Duas ou mais espécies

Sistemas onde duas populações interagem de forma não-linear podem ser descritos genericamente pelas equações

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= f(x_n, y_n) \\ y_{n+1} &= g(x_n, y_n). \end{aligned} \tag{2.11}$$

Esse sistema pode ser generalizado para o caso de mais espécies de maneira natural, adicionando uma nova variável para cada espécie e uma nova função descrevendo sua

interação com as demais.

Os pontos de equilíbrio são tais que ambas as populações não mudam com a dinâmica, isto é, são dados pelos valores \bar{x} e \bar{y} tais que

$$\begin{aligned}\bar{x} &= f(\bar{x}, \bar{y}) \\ \bar{y} &= g(\bar{x}, \bar{y}).\end{aligned}\tag{2.12}$$

Assim como no caso de uma única espécie, essas equações podem ter mais de uma solução e temos que estudar a estabilidade de cada uma delas. Procedemos da mesma forma que fizemos na seção anterior: construímos uma condição inicial próxima do equilíbrio e vemos se a dinâmica a aproxima do equilíbrio ou a afasta dele. No primeiro caso o equilíbrio será estável e no segundo caso, instável. Seja então

$$\begin{aligned}x_0 &= \bar{x} + \delta x_0 \\ y_0 &= \bar{y} + \delta y_0\end{aligned}\tag{2.13}$$

e

$$\begin{aligned}x_1 &= f(x_0, y_0) = f(\bar{x} + \delta x_0, \bar{y} + \delta y_0) \equiv \bar{x} + \delta x_1 \\ y_1 &= g(x_0, y_0) = g(\bar{x} + \delta x_0, \bar{y} + \delta y_0) \equiv \bar{y} + \delta y_1.\end{aligned}\tag{2.14}$$

Seguindo a ideia apresentada na seção anterior, podemos aproximar as funções pela sua série de Taylor em primeira ordem. A diferença é que agora temos que fazer a aproximação nas duas variáveis:

$$\begin{aligned}f(\bar{x} + \delta x_0, \bar{y} + \delta y_0) &\approx f(\bar{x}, \bar{y}) + \frac{df}{dx}(\bar{x}, \bar{y})\delta x_0 + \frac{df}{dy}(\bar{x}, \bar{y})\delta y_0 \\ g(\bar{x} + \delta x_0, \bar{y} + \delta y_0) &\approx g(\bar{x}, \bar{y}) + \frac{dg}{dx}(\bar{x}, \bar{y})\delta x_0 + \frac{dg}{dy}(\bar{x}, \bar{y})\delta y_0\end{aligned}\tag{2.15}$$

Para não ficar escrevendo as derivadas a todo momento é conveniente definir as variáveis

$$\begin{aligned}a_{11} &= \frac{df}{dx}(\bar{x}, \bar{y}) & a_{12} &= \frac{df}{dy}(\bar{x}, \bar{y}) \\ a_{21} &= \frac{dg}{dx}(\bar{x}, \bar{y}) & a_{22} &= \frac{dg}{dy}(\bar{x}, \bar{y}).\end{aligned}\tag{2.16}$$

A matriz formada pelos elementos a_{ij} é conhecida como matriz de estabilidade (veja também a seção ??). As equações (2.14) ficam então

$$\begin{aligned}\bar{x} + \delta x_1 &= f(\bar{x}, \bar{y}) + a_{11}\delta x_0 + a_{12}\delta y_0 \\ \bar{y} + \delta y_1 &= g(\bar{x}, \bar{y}) + a_{21}\delta x_0 + a_{22}\delta y_0\end{aligned}$$

ou, usando ainda que $f(\bar{x}, \bar{y}) = \bar{x}$ e $g(\bar{x}, \bar{y}) = \bar{y}$,

$$\begin{cases} \delta x_1 &= a_{11}\delta x_0 + a_{12}\delta y_0 \\ \delta y_1 &= a_{21}\delta x_0 + a_{22}\delta y_0. \end{cases}\tag{2.17}$$

Essas equações são bastante familiares e devem ser comparadas com as (1.5) do capítulo 1. Elas correspondem a um modelo linear de duas espécies, que aprendemos a resolver na sub-seção 1.2.4. Vimos que (veja a equação (1.18)),

$$\delta x_n = C_+ R_+^n + C_- R_-^n$$

(e similarmente para δy_n) onde

$$R_{\pm} = \frac{\beta}{2} \pm \frac{1}{2} \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}$$

com $\beta = a_{11} + a_{22}$ e $\gamma = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$.

No contexto do estudo do equilíbrio da solução \bar{x} e \bar{y} queremos saber em que condições os desvios que fizemos vão tender a desaparecer. Queremos então as condições para as quais $|R_{\pm}| < 1$.

Exemplo 1: Modelo de interação presa (x) e predador (y)

$$x_{n+1} = rx_n(1 - x_n/K) - ax_ny_n \tag{2.18}$$

$$y_{n+1} = r'y_n + bx_ny_n.$$

As presas, quando isoladas dos predadores, crescem com taxa livre $r > 1$ e estão limitadas pela capacidade de suporte K . A presença de predadores causa uma redução de seu crescimento. Os predadores, por sua vez, crescem com taxa $r' < 1$, de forma que são extintos na ausência de presas, mas em sua presença podem sobreviver.

Exemplo 2: Sistema de plantas (v) e herbívoros (h).

$$v_{n+1} = fv_n e^{-ah_n} \tag{2.19}$$

$$h_{n+1} = rh_n \left(\delta - \frac{h_n}{v_n} \right).$$

As plantas, quando isoladas dos herbívoros, crescem indefinidamente com taxa livre $f > 1$ (não há capacidade de suporte nesse modelo). A presença dos herbívoros causa uma redução exponencial de crescimento. Os herbívoros crescem com taxa r mas são afetados tanto pela competição por recursos com os próprios herbívoros quanto pela presença de plantas.

Exemplo 3: Modelo de Nicholson-Bailey de hospedeiros (H) e parasitóides (P).

$$H_{n+1} = \lambda H_n e^{-aP_n} \tag{2.20}$$

$$P_{n+1} = cH_n (1 - e^{-aP_n}).$$

Hospedeiros crescem com taxa λ mas uma fração e^{-aP_n} é parasitada e morre. Os parasitóides botam c ovos em cada pupa de hospedeiro parasitada.

Exemplo 4: Modelo de Nicholson-Bailey com capacidade de suporte.

$$\begin{aligned} H_{n+1} &= e^{r(1-H_n/K)} H_n e^{-aP_n} \\ P_{n+1} &= cH_n (1 - e^{-aP_n}). \end{aligned} \quad (2.21)$$

A taxa λ é substituída por $e^{r(1-H_n/K)}$ que inclui uma capacidade de suporte. Quando $H_n \ll K$ podemos aproximar $e^{r(1-H_n/K)} \approx e^r$ que faz o papel de λ .

Exemplo 4: Modelo de Nicholson-Bailey com refúgio.

$$\begin{aligned} H_{n+1} &= H_n e^{r(1-H_n/K)} \left[\frac{EK}{H_n} + \left(1 - \frac{EK}{H_n}\right) e^{-aP_n} \right] \\ P_{n+1} &= cH_n \left(1 - \frac{EK}{H_n}\right) (1 - e^{-aP_n}). \end{aligned} \quad (2.22)$$

Nesse modelo assume-se que uma fração E da população de hospedeiros pode se refugiar e escapar do parasitismo. A fração é medida em relação à máxima população possível K .

2.6 Critérios de estabilidade para duas espécies

Para garantir que o ponto de equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) seja estável, temos que verificar que as duas taxas de crescimento R_+ e R_- tenham módulo menor do que 1. No entanto, ao invés de olhar para cada taxa separadamente, é possível mostrar o seguinte resultado geral que facilita bastante as análises:

1 - Se $\beta^2 < 4\gamma$, ou seja, se R_{\pm} forem complexos, então o ponto de equilíbrio será estável se $\gamma < 1$.

2 - Se $\beta^2 > 4\gamma$, ou seja, se R_{\pm} forem reais, o ponto de equilíbrio será estável se $|\beta| - 1 < \gamma < 1$.

Prova do primeiro resultado.

Se R_{\pm} forem complexos, a solução para δx_n assume a forma

$$\delta x_n = Ar^n \cos(n\phi) + Br^n \sin(n\phi)$$

(e similarmente para δy_n) onde

$$R_{\pm} = re^{\pm i\phi}$$

com $r = \sqrt{\gamma}$ e $\tan \phi = \sqrt{4\gamma - \beta^2}/\beta$ (veja a sub-seção 1.2.4). A condição para que δx_n decresça é que $r < 1$, ou seja, $\gamma < 1$, o que completa a prova.

Prova do segundo resultado.

Se R_{\pm} forem reais, a solução para δx_n é

$$\delta x_n = C_+ R_+^n + C_- R_-^n$$

(e similarmente para δy_n) onde

$$R_{\pm} = \frac{\beta}{2} \pm \frac{1}{2} \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}.$$

Caso (a): se $\beta > 0$ então R_+ é a maior taxa e precisamos garantir apenas que $R_+ < 1$. Uma primeira condição é que $\beta < 2$, senão $\beta/2 > 1$. Temos também a condição imposta para esse caso que é $\beta^2 > 4\gamma$. Juntando as duas precisamos que $4\gamma < \beta^2 < 4$ o que implica novamente na condição $\gamma < 1$.

Finalmente impomos que $R_+ < 1$:

$$\beta/2 + 1/2 \sqrt{\beta^2 - 4\gamma} < 1$$

$$\beta + \sqrt{\beta^2 - 4\gamma} < 2$$

$$\sqrt{\beta^2 - 4\gamma} < 2 - \beta$$

$$\beta^2 - 4\gamma < 4 - 4\beta + \beta^2$$

$$\gamma > \beta - 1.$$

As duas condições podem ser escritas como $1 > \gamma > \beta - 1$.

Caso (b): se $\beta < 0$ então R_- é a taxa (negativa) de maior módulo e precisamos garantir apenas que $R_- > -1$. Escrevendo $\beta = -|\beta|$ temos que

$$R_- = -\frac{|\beta|}{2} - \frac{1}{2} \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}.$$

e uma primeira condição é que $\beta > -2$, senão $\beta/2 < -1$. Temos também a condição $\beta^2 > 4\gamma$. Juntando as duas temos novamente que $4\gamma < \beta^2 < 4$ o que também implica

$\gamma < 1$. Impomos agora que $R_- > -1$:

$$-|\beta|/2 - 1/2\sqrt{\beta^2 - 4\gamma} > -1$$

$$|\beta| + \sqrt{\beta^2 - 4\gamma} < 2$$

$$\sqrt{\beta^2 - 4\gamma} < 2 - |\beta|$$

$$\beta^2 - 4\gamma < 4 - 4|\beta| + \beta^2$$

$$\gamma > |\beta| - 1.$$

A condição de estabilidade pode então ser resumida em $1 > \gamma > |\beta| - 1$, que vale para os casos (a) e (b), pois $|\beta| = \beta$ quando $\beta > 0$.

2.7 O modelo de Hassell de uma espécie

Na seção 2.2 descrevemos o modelo de Hassell ? onde a dinâmica é dada pela equação (2.7)

$$x_{n+1} = \frac{\lambda x_n}{(1 + ax_n)^b}.$$

Nesta seção vamos explorar os diferentes comportamentos que podem ser apresentados em função dos parâmetros a e b .

Os pontos de equilíbrio podem ser encontrados resolvendo-se a equação

$$\bar{x} = \frac{\lambda \bar{x}}{(1 + a\bar{x})^b}$$

e são dados por

$$\bar{x}_0 = 0$$

e

$$\bar{x}_1 = (\lambda^{1/b} - 1)/a.$$

O ponto \bar{x}_1 só existe se $\lambda > 1$. Chamando

$$f(x) = \frac{\lambda x}{(1 + ax)^b}$$

obtemos

$$\frac{df}{dx} = \lambda \frac{1 + ax(1 - b)}{(1 + ax)^{b+1}}.$$



Figura 2.7: Vespa da espécie *Aleoidea Indiscretus* atacando uma largara. (foto: Wikipedia commons)

Se λ aumenta ainda mais, a derivada fica negativa e passa por -1 quando

$$(1 - b) + b\lambda^{** - 1/b} = -1$$

ou seja, para

$$\lambda^{**}(b) = \left(\frac{b}{b-2} \right)^b.$$

Se $\lambda > \lambda^{**}$ o ponto \bar{x}_1 fica instável e aparecem movimentos cíclicos ou caóticos.

A figura 2.6 mostra um diagrama no espaço de parâmetros λ versus b . Se $\lambda < \lambda_1 = 1$ a solução \bar{x}_0 é estável. Na região delimitada pelas reta $\lambda = \lambda_1$, $b = 1$ e a curva λ^* o ponto \bar{x}_1 é estável e sua derivada positiva, indicando que soluções vizinhas convergem para o ponto se oscilar. Entre as curvas λ^* e λ^{**} o ponto \bar{x}_1 ainda é estável mas sua derivada negativa, indicando que soluções vizinhas convergem para o ponto oscilando. Finalmente, acima de λ^{**} todos os pontos de equilíbrio ficam instáveis e a população exibe movimentos cíclicos ou caóticos. Curiosamente, a assíntota da curva λ^* é $\lambda_2 = e$ e da curva λ^{**} a assíntota é e^2 .

2.8 O modelo de Nicholson-Bailey

Na seção 2.5 apresentamos o modelo de Nicholson-Bailey que descreve a interação entre hospedeiros e parasitóides. Parasitóides são organismos que parasitam outros seres não os deixando chegar à fase adulta de reprodução, matando (e geralmente consumindo) seu hospedeiro. A figura 2.7 mostra uma vespa da espécie *Aleoidea Indiscretus* atacando uma largara.

Vamos denotar por H_n e P_n o número de hospedeiros e parasitóides na geração

n , respectivamente. Os hospedeiros parasitados darão origem à próxima geração de parasitas, enquanto que aqueles que escapam se reproduzem e dão origem à próxima geração de hospedeiros. A fração dos hospedeiros que não é parasitada, que pode depender das populações de hospedeiros e parasitóides, será chamada de $f(H_n, P_n)$. As equações que descrevem a dinâmica dessas populações pode ser escrita de forma genérica como

$$\begin{aligned} H_{n+1} &= \lambda f(H_n, P_n) H_n \\ P_{n+1} &= c H_n (1 - f(H_n, P_n)) \end{aligned} \quad (2.23)$$

onde λ é a taxa de reprodução dos hospedeiros e c é o número de ovos colocados em cada hospedeiro por um parasitóide.

2.8.1 Cálculo da fração $f(H_n, P_n)$

Vamos supor que cada parasitóide faça um certo número k de tentativas de encontrar um hospedeiro durante sua vida. O número total de tentativas feitas por toda população de parasitóides é $N_T = kP_n$, e o número médio de tentativas por hospedeiro é $N = N_T/H_n$. Vamos supor que N é um número grande.

A probabilidade de sucesso por tentativa ρ deve ser proporcional ao número de hospedeiros, i.e., $\rho = pH_n$. Então a probabilidade que um determinado hospedeiro seja encontrado a cada tentativa é $\rho/H_n = p$ que é constante. Como o hospedeiro vai receber em média N tentativas de ataque, a probabilidade que ele seja encontrado em n dessas tentativas é dado pela distribuição binomial

$$P(N, n) = \frac{N!}{(N-n)! n!} p^n (1-p)^{N-n}.$$

Pode ser que um hospedeiro seja visitado apenas uma vez, e a probabilidade disso ocorrer é $P(N, 1) = Np(1-p)^{N-1}$. A probabilidade do hospedeiro ser visitado 2 vezes é $P(N, 2)$ e assim por diante. Em média o hospedeiro será visitado $\mu = pN$ vezes. Podemos reescrever a equação acima em termos de μ :

$$P(N, n) = \frac{N!}{(N-n)! n!} \left(\frac{\mu}{N}\right)^n \left(1 - \frac{\mu}{N}\right)^{N-n}.$$

E equação pode ainda ser manipulada da seguinte maneira:

$$\begin{aligned} P(N, n) &= \frac{N(N-1)\dots(N-n+1)}{n!} \left(\frac{\mu}{N}\right)^n \left(1 - \frac{\mu}{N}\right)^{N-n} \\ &= \frac{N(N-1)\dots(N-n+1)}{N^n} \left(\frac{\mu^n}{n!}\right) \left(1 - \frac{\mu}{N}\right)^{N-n}. \end{aligned}$$

Se $N \gg n$ podemos aproximar $N(N-1)\dots(N-n+1) \approx N^n$ e $(1 - \mu/N)^{N-n} \approx (1 - \mu/N)^N \approx \exp(-\mu)$. Com isso obtemos uma expressão aproximada que é independente

de N e é conhecida como distribuição de Poisson:

$$P(n) = \frac{\mu^n}{n!} e^{-\mu}. \quad (2.24)$$

A probabilidade de que o hospedeiro escape do parasitismo é $P(0) = e^{-\mu}$. Podemos finalmente escrever μ calculando o número total N_e de encontros que de fato ocorrem entre hospedeiros e parasitóides. Ele é dado pelo número de tentativas multiplicado chance de sucesso por tentativa:

$$N_e = \rho k P_n = p k H_n P_n \equiv a P_n H_n \quad (2.25)$$

A constante a pode ser interpretada como a eficiência dos parasitóide em buscar hospedeiros. Assim, $\mu = N_e/H_n = a P_n$ e

$$f(H_n, P_n) = P(0) = e^{-a P_n}. \quad (2.26)$$

2.8.2 Análise do sistema

As equações originais de Nicholson-Bailey podem então ser escritas como

$$\begin{aligned} H_{n+1} &= \lambda e^{-a P_n} H_n \\ P_{n+1} &= c H_n (1 - e^{-a P_n}) \end{aligned} \quad (2.27)$$

Os pontos de equilíbrio podem ser encontrados resolvendo-se as equações

$$\begin{aligned} \bar{H} &= \lambda e^{-a \bar{P}} \bar{H} \\ \bar{P} &= c \bar{H} (1 - e^{-a \bar{P}}) \end{aligned}$$

e são dados por

$$\bar{P}_0 = \bar{H}_0 = 0$$

e

$$\bar{P}_1 = \frac{\ln \lambda}{a} \quad \bar{H}_1 = \frac{\lambda \ln \lambda}{ac(\lambda-1)}.$$

Como a e c são números positivos, o ponto \bar{P}_1, \bar{H}_1 só existe se $\lambda > 1$.

Estabilidade. Chamando

$$\begin{aligned} f(H, P) &= \lambda e^{-a P} H \\ g(H, P) &= c H (1 - e^{-a P}) \end{aligned}$$

obtemos

$$a_{11} = \frac{df}{dH} = \lambda e^{-aP}$$

$$a_{12} = \frac{df}{dP} = -a\lambda e^{-aP} H$$

$$a_{21} = \frac{dg}{dH} = c(1 - e^{-aP})$$

$$a_{22} = \frac{dg}{dP} = acHe^{-aP}.$$

Estabilidade de \bar{P}_0, \bar{H}_0 : Calculando as derivadas no ponto $\bar{P}_0 = \bar{H}_0 = 0$ resulta

$$a_{11} = \frac{df}{dH} = \lambda$$

$$a_{12} = \frac{df}{dP} = 0$$

$$a_{21} = \frac{dg}{dH} = 0$$

$$a_{22} = \frac{dg}{dP} = 0.$$

Os autovalores da matriz de estabilidade (ou as taxas R_{\pm}) são dadas por 0 e λ . O ponto \bar{P}_0, \bar{H}_0 portanto é estável se $\lambda < 1$.

Estabilidade de \bar{P}_1, \bar{H}_1 : Calculando as derivadas nesse ponto e usando que $e^{a\bar{P}_1} = \lambda$ obtemos

$$a_{11} = \frac{df}{dH} = 1$$

$$a_{12} = \frac{df}{dP} = a\bar{H}_1 = \frac{\lambda \ln \lambda}{c(\lambda - 1)}$$

$$a_{21} = \frac{dg}{dH} = c(1 - \lambda^{-1}) = \frac{c}{\lambda}(\lambda - 1)$$

$$a_{22} = \frac{dg}{dP} = \frac{ac\bar{H}_1}{\lambda} = \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}$$

Um dos critérios que devem ser satisfeitos para que o ponto de equilíbrios seja estável é que γ , o determinante da matriz de estabilidade, seja menor do que 1. Calculando γ obtemos

$$\gamma = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} + \ln \lambda = \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}$$

é fácil ver que $\gamma > 1$ para todo $\lambda > 1$. Dessa forma, vemos que o problema hospedeiro parasitóide é intrinsecamente instável, e outros fatores devem ser levados em conta (como refúgios e capacidade de suporte para os hospedeiros) para estabilizar as populações.

2.9 Exercícios

1. Encontre os pontos de equilíbrio para as populações descritas por nos exemplos (iii) e (iv) da seção anterior.

TEMPO CONTÍNUO

Os modelos que vimos nos dois capítulos anteriores trataram o crescimento de populações de forma discreta, a cada geração. Em alguns casos, no entanto, o número de indivíduos é tão grande que não é necessário sabermos exatamente o tamanho da população. Por exemplo, 1.587.845 indivíduos podem ser descritos como 1.590.000 sem maiores problemas. Em populações grandes também é frequente que mortes e nascimentos ocorram de maneira quase constante, de modo que uma descrição do número de indivíduos a cada geração pode não ser adequada. Ao modelar um sistema considerando o tempo contínuo, nós utilizamos equações diferenciais. Estas equações agora não mais determinam o estado do sistema (como por exemplo o tamanho populacional) em um certo instante de tempo, e sim informam como se dá a variação do estado do sistema ao longo do tempo. Assim como no caso discreta, em diversas vezes será muito difícil entender o estado da população a cada instante de tempo (dependendo ou não de uma condição inicial). Por isso, o estudo dos estados de equilíbrio e a estabilidade desses equilíbrios será usado recorrentemente para caracterizarmos sistemas descritos por equações de tempo contínuo.

3 – Modelos clássicos de modelagem mate

A partir deste capítulo não iremos separar os problemas quanto à sua linearidade e ordem. Trataremos de diversos modelos clássicos em suas versões de equações diferenciais e raramente buscaremos resolvê-los (encontrar as funções que descrevem o estado do sistema a cada unidade de tempo. Em geral, focaremos a entender a dinâmica do sistema, baseados principalmente nos equilíbrios, as respectivas estabilidades e representações gráficas que nos ajudem a entender para onde o sistema é levado após um certo período de tempo.

3.1 Introdução

Suponha que uma população tenha uma taxa de natalidade b constante. Essa taxa mede o número médio de filhos por indivíduo por unidade de tempo. Se escolhermos nossa unidade de tempo como sendo 1 ano, por exemplo, b dá o número médio de filhos por ano que cada indivíduo produz. Analogamente, a taxa de mortalidade d é a probabilidade de um indivíduo morrer por unidade de tempo. Se $d = 0.1$ por ano, então a chance de um indivíduo morrer no período de um ano é de 10%. Isso também implica que sua expectativa de vida será $\tau = 1/d$, que é de 10 anos nesse caso.

Suponha que observamos essa população em dois instantes de tempo próximos, t e $t + \Delta t$. Então o número de indivíduos satisfaz a equação

$$N(t + \Delta t) = N(t) + b\Delta tN(t) - d\Delta tN(t) \quad (3.1)$$

Se b e d são constantes, podemos dizer que a população cresce a uma taxa efetiva constante $k = b - d$, de tal forma que

$$N(t + \Delta t) = N(t) + k\Delta tN(t). \quad (3.2)$$

Se pretendemos descrever o sistema a tempos contínuos, podemos reescrever essa equação na forma

$$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = kN(t)$$

e tomar o limite de Δt muito pequeno, transformando o lado esquerdo na derivada de N em relação ao tempo:

$$\frac{dN(t)}{dt} = kN(t). \quad (3.3)$$

Nessa formulação falamos da taxa com que a população varia no tempo, medida em número de indivíduos por unidade de tempo. O parâmetro k mede o número efetivo de indivíduos por unidade de tempo que cada indivíduo da população produz. No exemplo acima cada indivíduo produz 1.1 filhos por ano, já contando os nascimentos e mortes.

Para resolver equações diferenciais como a equação acima, precisamos do *teorema fundamental do cálculo*, que relaciona integrais e derivadas. Faremos uma breve revisão desse tópico a seguir.

Quadro 3.1 — Efeito da diminuição do Δt .

Exemplo:

Calcule a mudança na população após um mês, um dia ou uma hora se a taxa de natalidade é $b = 1.2$ filhos por ano e a taxa de mortalidade é de $d = 0.1$ indivíduos por ano.

Solução:

Um mês é $1/12$ de ano e portanto

$$N(t + 1/12) = N(t) + (1.2 - 0.1)(1/12)N(t) = (1 + 0.09)N(t)$$

e a população cresce 9% em um mês.

Em um dia teremos

$$N(t + 1/365) = N(t) + (1.2 - 0.1)(1/365)N(t) = (1 + 0.003)N(t)$$

e em uma hora

$$N(t + 1/8760) = N(t) + (1.2 - 0.1)(1/8760)N(t) = (1 + 0.00013)N(t).$$

Este quadro é baseado no Quadro YY de XX

3.2 Derivadas e integrais

Como vimos na seção 2.3 a derivada de uma função $F(x)$ no ponto x_0 mede a inclinação da reta tangente à função naquele ponto. Mostramos abaixo uma tabela indicando as derivadas de algumas funções simples (veja mais derivadas de funções no Apêndice B):

Tabela 3.1: Algumas funções elementares e suas derivadas.

$F(x)$	$f(x) = \frac{dF}{dx}$
c	0
x^n	nx^{n-1}
cx	c
$Ae^{\alpha x}$	$\alpha Ae^{\alpha x}$
$\ln x $	$1/x$
$\sin(\alpha x)$	$\alpha \cos(\alpha x)$
$\cos(\alpha x)$	$-\alpha \sin(\alpha x)$

O conceito de integral de uma função é bastante diferente do conceito de derivada, e é surpreendente que exista uma relação tão íntima entre eles. A integral da função $f(x)$ entre os pontos x_0 e x_f mede a área delimitada entre a função e o eixo x no intervalo entre x_0 e x_f , conforme ilustrado na figura 3.1(a).

Para calcular a integral podemos dividir o intervalo em N partes de tamanho $\delta x = (x_f - x_0)/N$ de modo que a área total A é a soma das áreas dos pequenos retângulos que se formam. Os pontos delimitados pelos retângulos podem ser enumerados como $x_0, x_1 = x_0 + \delta x, x_2 = x_0 + 2\delta x$, até $x_N = x_0 + N\delta x = x_f$. A área do retângulo formado entre os pontos x_{k-1} e x_k pode ser aproximada por $f(x_k)\delta x$ de forma que

$$F = \lim_{\delta x \rightarrow 0} \sum_{k=1}^N f(x_k)\delta x \equiv \int_{x_0}^{x_f} f(x)dx. \quad (3.4)$$

A área que calculamos é função dos pontos inicial e final. Mudando o ponto final, por exemplo, o valor da área muda. Fixando o ponto inicial em x_0 , vamos considerar F como função apenas do ponto final por enquanto. Temos então $F(x_f)$ e vamos agora calcular a derivada dessa função usando a definição da seção 2.3:

$$\frac{dF}{dx}(x_f) \equiv \lim_{\delta x \rightarrow 0} \frac{F(x_f + \delta x) - F(x_f)}{\delta x}. \quad (3.5)$$

Como ilustrado na figura 3.1(b), a diferença entre as áreas $F(x_f + \delta x)$ e $F(x_f)$ é um pequeno retângulo de área $f(x_f)\delta x$. O δx cancela e o resultado é

$$\frac{dF}{dx}(x_f) = f(x_f). \quad (3.6)$$

Assim, a integral da função $f(x)$ é uma outra função $F(x)$ (onde aqui o x se refere ao ponto final do intervalo de integração) de tal forma que a derivada de $F(x)$ é $f(x)$. A função $F(x)$ é dita a *primitiva* de $f(x)$. Para garantir que a integral sobre um intervalo

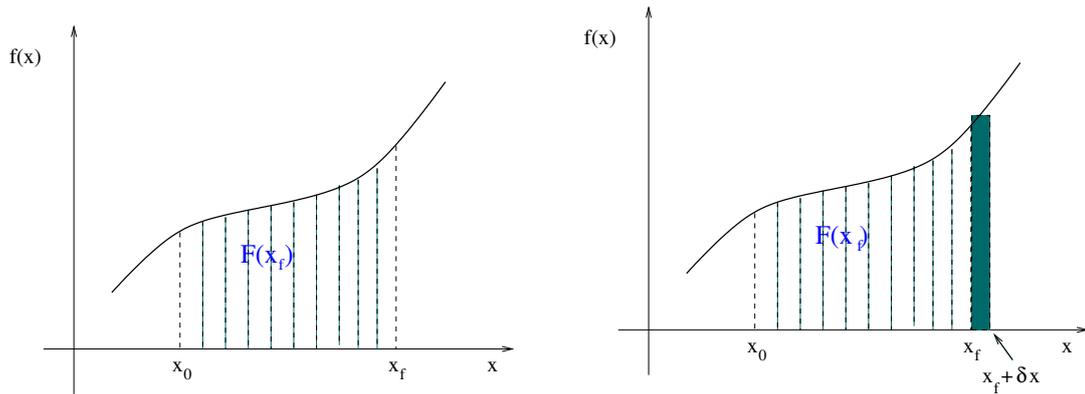


Figura 3.1: (a) Integral de $f(x)$ de x_0 a x_f é a área sob a curva, que denotamos por F . O intervalo de integração é dividido em pequenos intervalos cujas áreas podem ser aproximadas por retângulos. (b) A diferença entre as áreas $F(x_f + \delta x)$ e $F(x_f)$ é um pequeno retângulo de área $f(x_f)\delta x$.

de tamanho nulo seja zero, subtraímos uma constante igual à $F(x_0)$ e escrevemos

$$\int_{x_0}^{x_f} f(x)dx = F(x_f) - F(x_0) \quad (3.7)$$

onde $dF/dx = f(x)$. Esse é o teorema fundamental do cálculo.

Quadro 3.2 — Exemplos de integrais.

Exemplo 1

Calcule:

$$\int_1^3 x^3 dx.$$

A função F tal que $dF/dx = x^3$ é $F(x) = \frac{x^4}{4}$, como pode ser visto pela tabela de derivadas dada anteriormente. Então

$$\int_1^3 x^3 dx = \frac{x^4}{4} \Big|_1^3 = \frac{3^4}{4} - \frac{1^4}{4} = \frac{81}{4} - \frac{1}{4} = 20.$$

Exemplo 2

Calcule:

$$\int_a^b \frac{1}{x} dx$$

A função que satisfaz $dF/dx = 1/x$ é $F(x) = \ln x$. Então

$$\int_a^b \frac{1}{x} dx = \ln x \Big|_a^b = \ln b - \ln a = \ln \left(\frac{b}{a} \right).$$

Exemplo b

Calcule:

$$\int_a^b e^{-x^2} dx.$$

A função $f(x) = e^{-x^2}$ não tem primitiva. Em outras palavras, não existe nenhuma função $F(x)$ cuja derivada seja igual à e^{-x^2} . Assim, não é possível resolver essa integral de forma analítica. ■

Este quadro é baseado no Quadro YY de XX

3.3 Crescimento exponencial

A equação abaixo

$$\frac{dN(t)}{dt} = kN(t)$$

pode agora ser resolvida de duas maneiras. Em primeiro lugar notamos pela tabela 3.1 que a função cuja derivada é proporcional à ela mesma é a exponencial. Então

$$N(t) = N(0) e^{kt}.$$

De fato, derivando essa expressão obtemos

$$\frac{dN(t)}{dt} = \frac{d}{dt}[N(0) e^{kt}] = kN(0) e^{kt} = kN(t).$$

Podemos também integrar a equação diferencial. Reescrevendo a equação na forma

$$\frac{dN}{N} = k dt$$

podemos integrar dos dois lados no intervalo $t = 0$ e $t = t_f$ do lado direito e, do lado esquerdo de N_0 (o valor da população em $t = 0$) a N_f (o valor da população em $t = t_f$):

$$\int_{N_0}^{N_f} \frac{dN}{N} = \int_0^{t_f} k dt.$$

A função cuja integral é k é kt e, seguindo o exemplo 2 acima, obtemos

$$\ln\left(\frac{N_f}{N_0}\right) = kt$$

ou, tomando a exponencial dos dois lados,

$$N(t_f) = N(0) e^{kt_f}.$$

Podemos agora substituir a variável t_f por t e ver que o resultado concorda com a solução anterior.

Esse resultado deve ser comparado com seu equivalente discreto que discutimos na seção ??, equação (??), que reescrevemos abaixo com uma notação ligeiramente diferente:

$$x_{n+1} = ax_n.$$

A solução é dada pela equação (3.3),

$$x_n = a^n x_0 = e^{n \ln a} x_0.$$

Vemos que o equivalente da taxa efetiva de crescimento k é o logaritmo de a . O valor de k pode ser positivo ou negativo, se houverem mais nascimentos do que mortes ou vice-versa. O mesmo ocorre com $\ln a$ que é positivo se $a > 1$ ou negativo se $a < 1$.

3.4 Crescimento logístico

A equação (3.3) descreve uma população que cresce indefinidamente se $k > 0$ ou vai à extinção se $k < 0$. Vamos incorporar uma capacidade de suporte para impedir a explosão demográfica se $k > 0$. Seja então $C(t)$ a quantidade de recursos disponíveis no instante t . Assumimos que os recursos são produzidos continuamente mas que saturam em um valor máximo C_0 caso não haja consumo (população zero). Supomos que cada indivíduo consuma uma certa quantidade α de recursos por unidade de tempo, que podemos escrever

$$C(t) = C_0 - \alpha N(t).$$

A população máxima que o ambiente suporta é C_0/α que vamos interpretar como a capacidade de suporte da região.

A segunda hipótese que fazemos é que a taxa de crescimento é proporcional à quantidade de recursos disponíveis, $k = \beta C$. A equação para o crescimento populacional assume a forma

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= kN = \beta CN \\ &= \beta(C_0 - \alpha N)N \\ &\equiv rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) \end{aligned} \tag{3.8}$$

onde $r = \beta C_0$ e $K = C_0/\alpha$.

Apesar dessa equação ter a mesma forma da sua versão discreta, eq.(2.3) da seção 2.1, o comportamento de $N(t)$ é extremamente simples e não apresenta as bifurcações ou as soluções caóticas de sua amiga discreta. Na verdade a equação (3.8) pode ser integrada e o resultado é

$$N(t) = \frac{KN_0}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}} \tag{3.9}$$

e qualquer condição inicial N_0 converge para $N = K$ se $r > 0$ ou para 0 se $r < 0$.

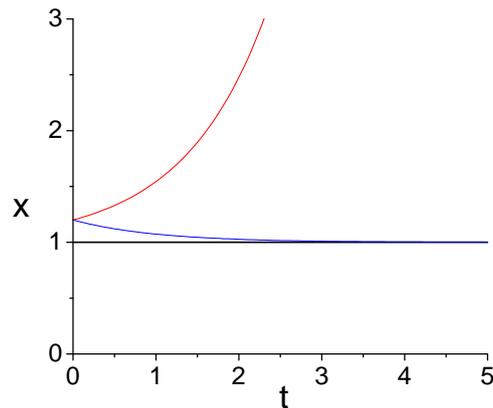


Figura 3.2: Ilustração do comportamento da população $x(t)$ em um caso fictício onde $\bar{x} = 1$ (linha grossa) e $x'(0) = 0.2$. Se a solução de equilíbrio for estável a curva $x(t)$ será representada pela linha azul. Se for instável pela linha vermelha.

3.5 Equilíbrio e estabilidade: uma espécie

O estudo da estabilidade de soluções estacionárias de equações diferenciais é bastante similar ao estudo da estabilidade de pontos fixos em sistemas discretos. Nesta seção vamos tratar apenas de problemas de uma única variável x que podem ser escritos como

$$\frac{dx}{dt} = f(x). \quad (3.10)$$

Uma condição inicial arbitrária x_0 dá origem a uma trajetória $x(t)$ com $x(0) = x_0$. Um ponto estacionário \bar{x} deve ser tal que

$$f(\bar{x}) = 0 \quad (3.11)$$

e a 'trajetória' resultante não muda, pois $dx/dt(\bar{x}) = 0$.

A estabilidade do ponto de equilíbrio é determinada pelo comportamento da dinâmica em sua vizinhança. Fazemos então

$$x(t) = \bar{x} + x'(t)$$

onde $x'(0)$ é um pequeno deslocamento. Substituindo em (3.10) obtemos

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} = \frac{dx'}{dt} &= f(\bar{x} + x') = f(\bar{x}) + \frac{df}{dx}(\bar{x}) x' \\ &= \frac{df}{dx}(\bar{x}) x' \end{aligned}$$

A equação satisfeita por x' é idêntica à equação (3.3) de crescimento exponencial

onde o papel do parâmetro k é feito pela derivada df/dx calculada em (\bar{x}) . A solução é

$$x'(t) = x'(0) \exp\left(\frac{df}{dx}(\bar{x}) t\right).$$

Então \bar{x} é:

estável se	$\frac{df}{dx}(\bar{x}) < 0$
instável se	$\frac{df}{dx}(\bar{x}) > 0$.

A figura 3.2 ilustra o comportamento da população $x(t)$ em um caso fictício onde $\bar{x} = 1$ e $x'(0) = 0.2$.

Quadro 3.3 — Equação Logística e o Efeito Allee.

Equação logística

De acordo com a equação 3.8, temos:

$$f(x) = rx(1 - x/K)$$

e

$$\frac{df}{dx} = r - 2rx/K.$$

Os pontos de equilíbrio são $\bar{x}_0 = 0$ e $\bar{x}_1 = K$. Para o ponto \bar{x}_0 encontramos $df/dx = r$ o que mostra que a extinção só é estável se $r < 0$, o que seria possível se o número de mortes fosse maior que o de nascimentos mesmo para populações pequenas. Para o ponto \bar{x}_1 obtemos $df/dx = -r$ mostrando que \bar{x}_1 é estável para todo $r > 0$.

Efeito Allee

Até esse momento estamos fazendo a hipótese que a população cresce com taxa r quando está bem abaixo da capacidade de suporte e que a taxa de natalidade efetiva (já descontadas as mortes) sempre diminui conforme a população aumenta. A razão dessa suposição é que os indivíduos começam a competir por recursos. No entanto, se a população é muito pequena, os indivíduos tem dificuldade para encontrar parceiros ou para buscar alimentos em grupos e a população pode parar de crescer. O conjunto de efeitos que leva à diminuição da taxa de crescimento para valores muito baixos da população é conhecido como *efeito Allee*. Considere então o seguinte modelo:

$$f(x) = x \left(\frac{a + bx - x^2}{c} \right) \equiv xr(x)$$

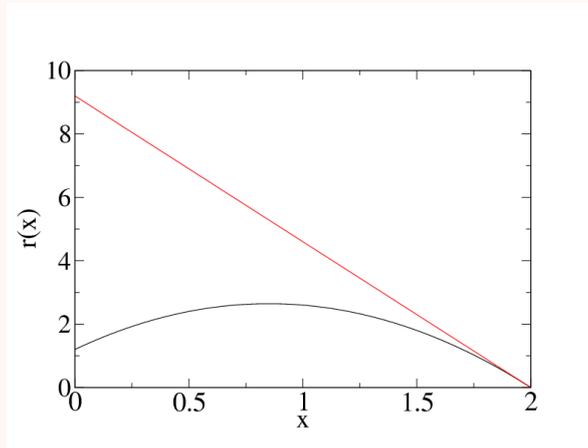
com

$$r(x) = \frac{a + bx - x^2}{c}$$

e

$$\frac{df}{dx} = \frac{a + 2bx - 3x^2}{c}.$$

Os parâmetros a , b e c são positivos.



Taxa de crescimento para a equação logística $r(x) = r_0(1 - x/K)$ (em vermelho) e incluindo o efeito Allee $r(x) = (a + bx - x^2)/c$ (em preto). Na figura usamos $r_0 = 9.2$, $K = 2$ e $a = 0.6$, $b = 1.7$ e $c = 0.5$.

Na figura acima mostramos uma comparação entre $r(x)$ para o modelo logístico (em vermelho) e para o modelo com efeito Allee. A taxa de crescimento começa com valor a/c e cresce conforme a população aumenta, atingindo o seu máximo para valores intermediários da população, quando $x = b/2$. Os pontos de equilíbrio nesse caso são $\bar{x}_0 = 0$ e

$$\bar{x}_1 = \frac{1}{2b} + \frac{1}{2}\sqrt{b^2 + 4a}. \quad (3.12)$$

Para o ponto \bar{x}_0 vemos que $df/dx = a/c > 0$ e a extinção é instável. Para o ponto \bar{x}_1 obtemos $df/dx = -(2a + b\bar{x}_1)/c < 0$ e o ponto é estável. ■

3.6 Equilíbrio e estabilidade: duas espécies

O procedimento para estudar as soluções de equilíbrio de sistemas com mais de uma espécie é bastante análogo ao que fizemos no caso discreto, seções 2.5 e 2.6. Escrevemos as equações dinâmicas para duas populações como

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(x, y) \\ \frac{dy}{dt} &= g(x, y). \end{aligned} \quad (3.13)$$

Uma solução (\bar{x}, \bar{y}) é de equilíbrio se

$$\frac{dx}{dt}(\bar{x}, \bar{y}) = f(\bar{x}, \bar{y}) = 0$$

$$\frac{dy}{dt}(\bar{x}, \bar{y}) = g(\bar{x}, \bar{y}) = 0.$$

Encontradas as soluções de equilíbrio estudamos o comportamento de soluções vizinhas:

$$\begin{aligned}x &= \bar{x} + x' \\ y &= \bar{y} + y'.\end{aligned}$$

Substituindo essas expressões nas equações dinâmicas e expandindo as funções em primeira ordem obtemos

$$\frac{dx'}{dt} = f(\bar{x} + x', \bar{y} + y') \approx f(\bar{x}, \bar{y}) + \frac{df}{dx}(\bar{x}, \bar{y})x' + \frac{df}{dy}(\bar{x}, \bar{y})y'$$

$$\frac{dy'}{dt} = g(\bar{x} + x', \bar{y} + y') \approx g(\bar{x}, \bar{y}) + \frac{dg}{dx}(\bar{x}, \bar{y})x' + \frac{dg}{dy}(\bar{x}, \bar{y})y'.$$

Usando as equações (3.14) reescrevemos esse sistema como

$$\frac{dx'}{dt} = a_{11}x' + a_{12}y'$$

$$\frac{dy'}{dt} = a_{21}x' + a_{22}y'$$

onde definimos, como no caso discreto,

$$\begin{aligned}a_{11} &= \frac{df}{dx}(\bar{x}, \bar{y}) & a_{12} &= \frac{df}{dy}(\bar{x}, \bar{y}) \\ a_{21} &= \frac{dg}{dx}(\bar{x}, \bar{y}) & a_{22} &= \frac{dg}{dy}(\bar{x}, \bar{y}).\end{aligned}$$

Como fizemos no caso discreto, vamos resolver esse sistema de equações de duas maneiras: (i) usando matrizes, autovalores e autovetores e (ii) eliminando a variável y' e resolvendo diretamente a equação resultante para x' .

Solução via matrizes. Escrevemos as equações (3.15) na forma

$$\frac{dv}{dt} = Av$$

onde

$$v = \begin{pmatrix} x' \\ y' \end{pmatrix}$$

e

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}.$$

Usando a técnica apresentada no apêndice 3.11 podemos calcular os autovetores e autovalores de A , que satisfazem

$$Av_+ = \lambda_+ v_+ \quad e \quad Av_- = \lambda_- v_- \quad (3.17)$$

onde os autovalores λ_{\pm} são soluções da equação

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \gamma = 0. \quad (3.18)$$

A solução da equações (3.15) é então:

$$v(t) = c_+ v_+ e^{\lambda_+ t} + c_- v_- e^{\lambda_- t}. \quad (3.19)$$

A prova que essa solução é correta é bastante simples: aplicando a matriz A em $v(t)$ notamos que ela será aplicada nos autovetores v_+ e v_- , produzindo, de acordo com a equação (3.17), coeficientes λ_+ e λ_- multiplicando o primeiro e segundo termos respectivamente. No entanto, esse é o mesmo efeito provocado pela derivação em relação ao tempo de $v(t)$, o que prova que $\frac{dv}{dt} = Av$. Deixamos os detalhes para o leitor.

Solução via eliminação de y' . Para eliminar y' das equações (3.15) derivamos a primeira delas novamente em relação ao tempo:

$$\frac{d^2 x'}{dt^2} = a_{11} \frac{dx'}{dt} + a_{12} \frac{dy'}{dt}.$$

Agora fazemos mais dois passos: onde aparece dy'/dt substituímos pela segunda das equações (3.15). Com isso um novo y' será introduzido. Eliminamos esse y' usando a primeira das equações (3.15) novamente:

$$\begin{aligned} \frac{d^2 x'}{dt^2} &= a_{11} \frac{dx'}{dt} + a_{12}(a_{21}x' + a_{22}y'). \\ &= a_{11} \frac{dx'}{dt} + a_{12}a_{21}x' + a_{22}a_{12}y'. \\ &= a_{11} \frac{dx'}{dt} + a_{12}a_{21}x' + a_{22} \left(\frac{dx'}{dt} - a_{11}x' \right). \end{aligned}$$

Rearranjando os termos obtemos

$$\frac{d^2 x'}{dt^2} - \beta \frac{dx'}{dt} + \gamma x' = 0 \quad (3.20)$$

onde $\beta = a_{11} + a_{22}$ e $\gamma = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$. A equação (3.20) é o equivalente da equação de segunda ordem (??) e sua solução é semelhante. Tentamos uma solução similar àquela

do crescimento exponencial: $x'(t) = C \exp(\lambda t)$. Então:

$$x'(t) = C \exp(\lambda t)$$

$$\frac{dx'}{dt} = C\lambda \exp(\lambda t)$$

$$\frac{d^2x'}{dt^2} = C\lambda^2 \exp(\lambda t).$$

Substituindo na equação (3.20) podemos cancelar o fator comum $C \exp(\lambda t)$ para obter

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \gamma\lambda = 0$$

que coincide com a (3.18). A solução para $x'(t)$ fica, finalmente

$$x'(t) = C_+ \exp(\lambda_+ t) + C_- \exp(\lambda_- t). \quad (3.21)$$

que tem a mesma forma da solução obtida via matrizes (3.19).

3.7 Critérios de estabilidade

As perturbações x' e y' nas proximidades dos pontos de equilíbrio, dada pelas equações (3.19) ou (3.21), crescem exponencialmente com coeficientes λ_+ e λ_- . Para que essas perturbações desapareçam com o tempo, fazendo com que as populações retornem ao ponto de equilíbrio, é necessário que esses coeficientes sejam negativos. Mais precisamente, como eles podem ser números complexos, é necessário que a parte real de λ_+ e λ_- seja negativa. Nesta seção mostraremos o seguinte resultado:

$$\boxed{(\bar{x}, \bar{y}) \text{ é estável se e somente se } \beta < 0 \text{ e } \gamma > 0.} \quad (3.22)$$

A prova deste resultado parte das soluções para os valores λ_{\pm} :

$$\lambda_{\pm} = \frac{\beta}{2} \pm \frac{1}{2} \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}.$$

e temos que considerar separadamente os casos em que λ_{\pm} são complexos ou reais.

(i) autovalores complexos. Para que λ_{\pm} sejam complexos temos que ter $\gamma > 0$ e podemos escrever $\lambda_{\pm} = r \pm ic$ com $r = \beta/2$ e $c = \sqrt{\gamma - \beta^2/4}$. A condição para que $x'(t)$ e $y'(t)$ tendam a zero é que $r < 0$, i.e., $\beta < 0$. Isso mostra o resultado (3.22) para o caso complexo.

(ii) autovalores reais. Quando os autovalores são reais $\beta^2 > 4\gamma$ e, para que λ_+ seja negativo é necessário que $\beta < 0$. No entanto isso não basta: $\beta < 0$ garante que $\lambda_- < 0$

mas para λ_+ pode ser que o termo positivo da raiz quadrada ainda supere o valor negativo de $\beta/2$. Escrevemos então $\beta = -|\beta|$ (supondo já que $\beta < 0$) e impomos que

$$\lambda_+ = \frac{-|\beta| + \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < 0$$

ou

$$|\beta| > \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}.$$

Elevando ao quadrado resulta $\beta^2 > \beta^2 - 4\gamma$, ou $\gamma > 0$. Isso mostra que as condições (3.22) também valem para o caso de autovalores reais.

3.8 Resumo da teoria para duas espécies

Dado o sistema de equações

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

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

as soluções de equilíbrio são dadas por

$$f(\bar{x}, \bar{y}) = 0$$

$$g(\bar{x}, \bar{y}) = 0.$$

Chamando

$$a_{11} = \frac{df}{dx}(\bar{x}, \bar{y}) \quad a_{12} = \frac{df}{dy}(\bar{x}, \bar{y})$$

$$a_{21} = \frac{dg}{dx}(\bar{x}, \bar{y}) \quad a_{22} = \frac{dg}{dy}(\bar{x}, \bar{y})$$

o ponto de equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) será estável se

$$\beta = a_{11} + a_{22} < 0 \quad \text{e} \quad \gamma = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0.$$

3.9 Predadores e presas com efeito Allee

Como um último exemplo de sistema de duas espécies vamos analisar um sistema de predadores e presas onde as presas estão sujeitas ao efeito Allee (veja o exemplo da Box 3.3) e os predadores à competição *intra-específica*, i.e., com os indivíduos da própria espécie. As equações são:

$$\frac{dP}{dt} = \left(\frac{a+bP-P^2}{c} \right) P - QP \tag{3.23}$$

$$\frac{dQ}{dt} = -(1 + \epsilon Q)Q + PQ$$

Neste exemplo, conhecido como *Modelo de Mimura-Murray* ? vamos usar os valores específicos para os parâmetros utilizar do trabalho original: $a = 35$, $b = 16$, $c = 9$ e

$e = 2/5$. Existem 3 pontos de equilíbrio:

Extinção: $(\bar{P}_0, \bar{Q}_0) = (0, 0)$

Só presas: $(\bar{P}_1, \bar{Q}_1) = (b/2 + \sqrt{b^2 + 4a}/2, 0)$

Coexistência: (\bar{P}, \bar{Q}) , onde \bar{P} é solução da equação $P^2 + P(c/e - b) - (a + c/e) = 0$ e $\bar{Q} = (\bar{P} - 1)/e$.

Para os valores dos parâmetros fixados obtemos

$$(\bar{P}_1, \bar{Q}_1) = (8 + \sqrt{99}, 0) \approx (17.95, 0)$$

$$(\bar{P}, \bar{Q}) = (5, 10).$$

As derivadas das funções são:

$$a_{11} = \frac{a+bP-P^2}{c} + P \left(\frac{b-2P}{c} \right)$$

$$a_{12} = -P$$

$$a_{21} = Q$$

$$a_{22} = P - (1 + eQ) - eQ$$

e, portanto:

Extinção: $\beta = a/c - 1 = 35/9 - 1 = 26/9 > 0 \rightarrow$ instável.

Só presas: $a_{11} \approx -893$, $a_{22} = 16.95$. Então, $\beta < 0$. No entanto, como $a_{21} = 0$, $\gamma = a_{11}a_{22} < 0$ e essa solução também é instável.

Coexistência: nesse caso encontramos $a_{11} = 30/9$, $a_{12} = -5$, $a_{21} = 10$ e $a_{22} = -4$. Então, $\beta = 30/9 - 4 \approx -0.67 < 0$ e $\gamma = 300/9 + 50 > 0$ e a solução é estável. Os autovalores são dados por $\lambda_{\pm} = -1/3 \pm i\sqrt{329}$, o que mostra que pequenos desvios do equilíbrio convergem de volta oscilando rapidamente. O período de oscilação é $1/\sqrt{329} \approx 0.06$.

Retornaremos a esse exemplo no próximo capítulo, quando discutirmos sistemas espacialmente explícitos, difusão e padrões de Turing.

3.10 Exercícios

1. Obtenha $y'(t)$ a partir da solução de $x'(t)$.
2. Integre a equação (3.8) e obtenha (3.9).

Apêndice A

3.11 Cálculo de autovalores e autovetores

Dada uma matriz A , 2×2 , queremos encontrar os vetores v e os autovalores λ que satisfazem a equação

$$Av = \lambda v. \quad (3.24)$$

Antes de resolver esse problema, vamos considerar um problema auxiliar mais simples, onde buscamos os vetores v que satisfazem

$$Mv = 0 \quad (3.25)$$

onde M é outra matriz 2×2 . Explicitamente,

$$\begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix} = 0 \quad (3.26)$$

ou ainda

$$\begin{aligned} m_{11}v_1 + m_{12}v_2 &= 0 \\ m_{21}v_1 + m_{22}v_2 &= 0. \end{aligned} \quad (3.27)$$

Da primeira equação obtemos

$$v_2 = -m_{11}v_1/m_{12}. \quad (3.28)$$

Substituindo na segunda, e multiplicando tudo por m_{12} , que assumimos não nulo,

$$v_1(m_{11}m_{22} - m_{12}m_{21}) = 0. \quad (3.29)$$

A quantidade que aparece entre parêntesis é o determinante de M :

$$\det M \equiv m_{11}m_{22} - m_{12}m_{21}. \quad (3.30)$$

Temos então duas possibilidades:

- (i) se $\det M \neq 0$, então $v_1 = 0$ e $v_2 = 0$. Essa é a chamada solução trivial.
- (ii) se $\det M = 0$, a equação (3.29) é satisfeita automaticamente, mas a relação (3.28)

ainda deve ser verificada. O vetor v assume a forma

$$v = v_1 \begin{pmatrix} 1 \\ -m_{11}/m_{12} \end{pmatrix}$$

para qualquer valor de v_1 . Multiplicando tudo por m_{12} e chamando $a = v_1 m_{12}$ obtemos

$$v = a \begin{pmatrix} m_{12} \\ -m_{11} \end{pmatrix} \quad (3.31)$$

que define a 'solução não trivial' do sistema (3.25)

Voltamos agora à equação original que queremos resolver, (3.24). Explicitamente temos:

$$\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix}$$

ou ainda

$$\begin{aligned} a_{11}v_1 + a_{12}v_2 &= \lambda v_1 \\ a_{21}v_1 + a_{22}v_2 &= \lambda v_2. \end{aligned}$$

Essas equações podem ser rearranjadas na forma

$$\begin{aligned} (a_{11} - \lambda)v_1 + a_{12}v_2 &= 0 \\ a_{21}v_1 + (a_{22} - \lambda)v_2 &= 0. \end{aligned}$$

Identificando

$$\begin{aligned} m_{11} &= a_{11} - \lambda \\ m_{12} &= a_{12} \\ m_{22} &= a_{22} - \lambda \\ m_{21} &= a_{21} \end{aligned}$$

temos um sistema na forma (3.25), $Mv = 0$. Sabemos que as soluções não triviais requerem a condição $\det(M) = 0$, que pode ser escrita como

$$\lambda^2 - (a_{11} + a_{22})\lambda + (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) = 0. \quad (3.32)$$

Seguindo a notação usada no texto principal definimos $\beta = a_{11} + a_{22}$ e $\gamma = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$ para obter

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \gamma = 0 \quad (3.33)$$

cujas soluções são nossas famosas taxas de crescimento:

$$\lambda_{\pm} = \frac{\beta}{2} \pm \frac{1}{2}\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}. \quad (3.34)$$

Os autovetores são dados pela equação (3.31) desde que $a_{12} \neq 0$:

$$v_{\pm} = a \begin{pmatrix} a_{12} \\ -a_{11} + \lambda_{\pm} \end{pmatrix}. \quad (3.35)$$

A constante a é arbitrária, e pode ser escolhida conforme a conveniência de cada um.

Exercício Mostre que uma forma alternativa para os autovetores, que vale se $a_{21} \neq 0$ é

$$v_{\pm} = a \begin{pmatrix} a_{22} + \lambda_{\pm} \\ -a_{21} \end{pmatrix}. \quad (3.36)$$

Exercício Mostre que se $a_{12} = a_{21} = 0$ os autovalores são $\lambda_+ = a_{11}$ e $\lambda_- = a_{22}$ e os autovetores são

$$v_+ = a \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} \quad v_- = a \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}. \quad (3.37)$$

Apêndice B

Tabela de derivadas:

$F(x)$	$f(x) = \frac{dF}{dx}$
c	0
x^c	cx^{c-1}
e^x	e^x
Ae^{cx}	cAe^{cx}
$\ln x $	$\frac{1}{x}$
c^x	$c^x \ln c, \quad c > 0$
$\log_b x $	$\frac{1}{x \ln b}$
$\sin(x)$	$\cos(x)$
$\cos(x)$	$-\sin(x)$
$\tan(x)$	$\sec^2(x)$
$\csc(x)$	$-\sec(x) \tan(x)$
$\sec(x)$	$\sec(x) \tan(x)$
$\cot(x)$	$-\csc^2(x)$
$\sin(cx)$	$c \cos(cx)$
$\cos(cx)$	$-c \sin(cx)$

$F(x)$	$f(x) = \frac{dF}{dx}$
$\arcsen(x)$	$\frac{1}{\sqrt{1-x^2}}$
$\arccos(x)$	$-\frac{1}{\sqrt{1-x^2}}$
$\arctan(x)$	$\frac{1}{1+x^2}$
$\operatorname{arcsec}(x)$	$\frac{1}{ x \sqrt{x^2-1}}$
$\operatorname{arccot}(x)$	$-\frac{1}{1+x^2}$
$\operatorname{arccsc} x$	$-\frac{1}{ x \sqrt{x^2-1}}$
$\sinh(x)$	$\cosh(x)$
$\cosh(x)$	$\sinh(x)$
$\tanh(x)$	$\operatorname{sech}^2(x)$
$\operatorname{sech}(x)$	$-\operatorname{sech}(x) \tanh(x)$
$\operatorname{coth}(x)$	$-\operatorname{csch}^2(x)$
$\operatorname{csch}(x)$	$-\operatorname{csch}(x) \operatorname{coth}(x)$

Regras de derivação

Considere funções as $f(x)$ (com derivada $f'(x)$) e $g(x)$ (com derivada $g'(x)$). Denotaremos as funções e suas derivadas sem o (x) para facilitar a leitura:

Regra da soma

$$(f + g)' = f' + g' \quad (f + g)' = f' + g'$$

Regra da subtração

$$(f - g)' = f' - g' \quad (f - g)' = f' - g'$$

Regra da multiplicação

$$(cf)' = cf' \quad (cf)' = cf',$$

em que c é uma constante.

Regra do produto

$$(fg)' = f'g + fg' \quad (fg)' = f'g + fg'$$

Regra do quociente

$$\left(\frac{f}{g}\right)' = \frac{f'g - fg'}{g^2} \quad \left(\frac{f}{g}\right)' = \frac{f'g - fg'}{g^2},$$

sendo que esta regra é válida para todo x no domínio das funções com $g(x) \neq 0$.

Regra da Cadeia

$$(f \circ g)'(x) = f'(g(x))g'(x),$$

onde $(f \circ g)(x) := f(g(x))$ é a composição de f com g (geralmente, lê-se f de g de x , ou função composta de f com g de x). Esta regra é válida para x no domínio D_g da função g e tal que $g(x)$ esteja no domínio D_f da função f , ou seja, é válida em $D_{f \circ g} = \{x \in D_g : g(x) \in D_f\}$.

Arte Gráfica

O projeto gráfico da tese foi elaborado por Mathias Legrand e modificado por Ayana B. Martins e Flávia M D Marquitti.

Modelo obtido em: <http://www.latextemplates.com/template/the-legrand-orange-book>, sob a licença CC BY-NC-SA 3.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/>)

A arte das figuras da capa e cabeçalhos dos capítulos foram feitas por XXXX , a partir das imagens obtidas de: YYYY