

**Dinâmica Populacional com Suprimento
Variável de Alimentos**

Jonas da Silva Nascimento

Julho de 2008

Dinâmica Populacional com Suprimento Variável de Alimentos

Jonas da Silva Nascimento

Orientador: Prof. Ronald Dickman, PhD.

Dissertação apresentada à
UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS,
como requisito parcial para a obtenção do grau de
MESTRE EM FÍSICA.

Julho de 2008

*Não há sentido em ser exato quando você nem sabe sobre
o que está falando.*

John von Neumann.

À minha família e amigos.

Agradecimentos

Ao CNPq, pelo suporte financeiro.

Ao meu orientador, Prof. Ronald Dickman, pela atenção e paciência, pelas aulas e notas de aula, pelos livros emprestados e artigos indicados, e pela sua competência.

Ao Prof. Jafferson Kamphorst, do Departamento de Física, pela ajuda em alguns tópicos relacionados ao nosso trabalho.

Aos professores da Pós-Graduação do Departamento de Física responsáveis por complementar minha formação acadêmica.

Aos colegas do Piauí, em especial Héliques Mesquita, e os da Bahia, do Pará, e de outras partes do Brasil, e da Colômbia.

Aos colegas do Grupo de Física Estatística.

Àqueles que contribuíram de alguma forma, direta ou indiretamente para a elaboração desta dissertação. Ao pessoal da biblioteca do Departamento de Física, em especial a Shirley.

À minha família pelo incentivo, em especial aos meus pais, pelas orações e pelo exemplo que são para mim, do qual contribui para meu crescimento.

À minha filha, Luiza Helena, que sofreu com minha ausência sendo tão pequenina, quando o dever e o estudo me chamavam, e minha esposa, Cristina, que com amor e dedicação cuidou de nossa filhinha, tendo paciência nos momentos de choro, e sabedoria para lidar com as adversidades que surgiam na saúde. As duas são meu maior estímulo nessa dura jornada e a quem eu dedico este trabalho.

Conteúdo

Lista de Figuras	iv
Lista de Tabelas	viii
RESUMO	ix
ABSTRACT	x
1 Introdução	1
1.1 Organização do Trabalho	4
2 Equações Diferenciais e Métodos Numéricos	6
2.1 Estabilidade de Sistemas Lineares	6
2.1.1 Classificação do Comportamento	7
2.2 Linearização de um Sistema de Equações	9
2.2.1 Linearização	9
2.2.2 Estabilidade de uma Solução Estacionária	11
2.2.3 Solução Periódica e sua Estabilidade	11
2.3 Métodos Numéricos	13
2.3.1 Método de Euler	14
2.3.2 Método de Euler modificado	16

2.3.3	Método de Runge-Kutta	17
3	Bifurcação e Caos	21
3.1	Introdução	21
3.2	Análise de Bifurcação	22
3.2.1	Bifurcação Transcrítica	22
3.2.2	Bifurcação Sela-Nó	23
3.2.3	Bifurcação de Forquilha	25
3.3	Mapa Logístico	25
3.3.1	Duplicação de Período	27
3.3.2	Janelas Periódicas e Caos	29
4	Introdução à Ecologia de Populações	33
4.1	Crescimento Logística Generalizado	33
4.1.1	Equação de Verhulst-Pearl	35
4.1.2	Equação de Von Bertalanffy	38
4.1.3	Equação de Richards	40
4.2	Modelo da Praga de Lagartas	42
4.3	Modelo de Lotka-Volterra	47
5	Dinâmica Populacional com Suprimento Variável de Alimento	53
5.1	Modelo	53
5.2	Estados Estacionários	56
5.2.1	Comportamento do modelo nos limites	56
5.2.2	Estabilidade das soluções estacionárias	57

5.2.3	Simulações	59
5.3	Sem suprimento de alimento	60
5.4	Suprimento periódico de alimento	61
5.5	Comportamento do modelo para $\kappa \neq 0$	67
6	Conclusão	72
Apêndice A – Modelo Generalizado de um Sistema População-Recurso		74
A.1	Descrição do modelo	74
Apêndice B – Subrotina em FORTRAN do método de Runge Kutta		
de 4 e 5 ordem		79
	Bibliografia	86

Lista de Figuras

1	A curva cheia corresponde a solução exata (2.19), enquanto a curva tracejada corresponde a solução obtido pelo método de Euler; o esquema em miniatura ilustra o erro relativo, que diminui quando o passo é reduzido, sendo $h = 0.1$ (esquerda) e $h = 0.01$ (direita).	15
2	A curva cheia corresponde a solução pelo método de Euler modificado, e a tracejada correspondem a solução exata (2.19); novamente, a figura miniatura ilustra o erro relativo quando o passo é $h = 0.1$ (esquerda) e $h = 0.01$ (direita). Veja que o resultado é mais preciso por este método do que pelo o anterior; com efeito, pois o erro vai com h^3	17
3	As curvas cheias correspondem a solução usando o método de Runge-Kutta de quarta ordem, enquanto as curvas tracejadas correspondem solução exata (2.19); o tamanho do passo é $h = 0.1$, e $h = 0.01$ nos gráficos da esquerda e direita, respectivamente; a figura em miniatura ilustra o erro em cada caso. Compare com os resultados anteriores.	20
4	Diagrama de bifurcação para a bifurcação transcritical.	23
5	Diagrama de bifurcação para a bifurcação sela-nó.	24
6	Diagrama de bifurcação para a bifurcação forquilha, neste caso supercritical. . . .	26
7	x_n é o valor da população na n -ésima geração, e o parâmetro r está restrito ao intervalo $0 \leq r \leq 4$ tal que mapeamos o intervalo $0 \leq x \leq 1$ nele mesmo.	28
8	Solução da equação (3.7). A população cresce e atinge seu valor estacionário. Retirado da ref. [1].	28
9	Solução oscilatória da equação (3.7). Neste caso temos bifurcação e o período da oscilação é 2.	29

10	O ciclo repete-se a cada 4 gerações. Figura da ref. [1].	30
11	Comportamento aperiódico da seqüência x_n para valor de $r > r_\infty$, neste caso $r = 3.9$. Retirado da ref. [1].	31
12	Diagrama de órbitas para a equação (3.7). Este modelo existe duplicação de período e eventualmente caos, e trajetórias periódicas em meio aos caos. A pequena janela mostra a natureza fractal das seqüências de bifurcação. Retirado da ref. [2].	31
13	Evolução do tamanho da população no tempo para a equação logística generalizada com os seguintes valores dos parâmetros : (i) $r = 0.1, N_0 = 1, K = 100, \alpha = 1, \beta = 3, \gamma = 2$; (ii) $r = 1, N_0 = 0.5, K = 50, \alpha = 0.5, \beta = 1.5, \gamma = 1$; (iii) $r = 0.001, N_0 = 10, K = 100, \alpha = 2, \beta = -1, \gamma = 2$; (iv) $r = 0.3, N_0 = 0.1, K = 30, \alpha = 1.5, \beta = 1.5, \gamma = 2.5$. (Dados retirados do artigo de Tsoularis).	36
14	Gráfico da taxa de crescimento versus o tamanho da população da forma de crescimento logística generalizada. Os pontos de inflexão são: (i) $N_{inf} \approx 52.31$; (ii) $N_{inf} \approx 20$; (iii) $N_{inf} = 0$ (sem inflexão); $N_{inf} \approx 13$	37
15	Soluções para taxa de crescimento do modelo de Verhulst, com $r = 0.5, K = 1$; as soluções tendem a afastar-se de 0 e tendem para 1 e os pontos de inflexão estão sobre a linha tracejada $N = 1/2$	39
16	A esquerda temos a solução da equação diferencial de Von Bertalanffy que descreve a curva peso, $N(t)$, em função do tempo; A direita temos a taxa de crescimento do peso, dN/dt , versus a curva peso. Nos dois casos, os parâmetros para a curvas cheias são $r = 0.4587, K = 33.8157, N_0 = 5.060$ enquanto para as curvas tracejadas temos $r = 0.4888, K = 29.7580, N_0 = 4.1109$	40
17	A esquerda temos a solução da equação diferencial de Richards que descreve o crescimento do tamanho $N(t)$, em função do tempo; A direita temos a taxa de crescimento, dN/dt , versus a N . Os parâmetros são: (i) $r = 0.5, K = 35, N_0 = 1$; (ii) $r = 1.5, K = 60, N_0 = 1$; (iii) $r = 2.0, K = 50, N_0 = 10$	42
18	Para a densidade de lagarta, os pontos de equilíbrio estáveis ocorrem em μ_- (refúgio), μ_+ (surto) e o equilíbrio instável ocorre em μ_c ; note que estes pontos são dados pela interseção das curvas $R(1 - \mu/Q)$ e $\mu/(1 + \mu^2)$	44

19	Estados de equilíbrio da função $f(N; r_B, K_B)$	45
20	As curvas representam a região dos parâmetros (R, Q) onde ocorre bifurcação no problema das lagartas.	46
21	Um retrato do espaço de fase mostrando as trajetórias do sistema presa-predador (4.25).	50
22	Variações nas populações de presas e predadores em relação ao tempo para o sistema (4.25), com $\gamma = 0.5$ e condições iniciais $x(0) = 0.68$ e $y(0) = 0.35$	51
23	Flutuações na população de linco e lebre como indicado pela Companhia Hudson Bay. Fig. retirada da ref. [2].	52
24	Densidades estacionárias de alimento e indivíduos versus a taxa de reprodução λ considerando uma entrada estacionária de alimento a taxa $F_0 = 1$	58
25	Densidades de comida e população versus o tempo para $\lambda = 0.01$, $F_0 = 1$; note que a solução apresenta oscilações amortecidas antes de atingir o estado estacionário. No gráfico menor está a trajetória no plano $\rho - f$	59
26	Comportamento das densidades de alimento e indivíduos versus o tempo para $\lambda = 0.2$, $F_0 = 4.0$, $\rho_0 = 1.0$, e $f_0 = 0.1$	59
27	Variacão de ρ com $F_0 = 4$, e $\lambda = 0.2$; os valores são: de baixo para cima $\rho = 1.5$, $\rho = \bar{\rho} \simeq 2.67$, e 3.5	60
28	Densidade de indivíduos versus o tempo para $\rho(0) = 0.01$, $f_0 = 1$, e $F_0 = 0$. Da direita para esquerda: $\lambda = 1, 0.1$, e 0.01	61
29	Evolução temporal de f (linha pontilhada) e $\rho(t)$ (linha sólida) para $\lambda = 0.60$, $\rho = 0.01$, e $f_0 = 1.0$. O gráfico a direita representa a trajetória fechada no plano $f - \rho$	62
30	Seqüência de máximos e mínimos (gráfico menor) de ρ , para $\lambda = 0.034675$. Note nesta seqüência que o período de ρ é 3; note que $\rho(t) = \rho(t \pm T)$	63
31	Diagrama representando os ciclos de período 2^n	64
32	Evolução temporal de ρ (esquerda) e f (direita) para $\lambda = 0.0456$, $\rho = 0.01$, e $f_0 = 1.0$. O gráfico a direita representa a trajetória fechada no plano $f - \rho$	65

33	Densidade de população versus o tempo t^* (a esquerda) e sua trajetória no plano $f - \rho$ (a direita), para $\lambda = 0.01780$	66
34	Esquema dos pares sucessivos dos máximos $x_>$ e mínimos $x_<$ da população; em miniatura, representamos seqüência de valores máximos para $\lambda = 0.01805$, onde suprimento de comida é periódico.	66
35	Seqüência de máximos e mínimos de ρ em função de κ , com $\lambda = 0.0765$	68
36	Seqüência de máximos e mínimos de ρ em função de κ , com $\lambda = 0.03795$	69
37	A duas linhas representam a separação entre período 2-1 (linha pontilhada) e período 4-2 (linha cheia) no espaço $\lambda - \kappa$	69
38	Esquema mostrando a mudança de aperiódica para periódica nas trajetórias de ρ , sendo $\lambda = 0.006421$; os valores de κ e os períodos de cada trajetória são mostrado em cada gráfico (“AP” significa aperiódico); os eixos horizontais estão na mesma escala. Veja que à medida que κ aumenta a população tende a zero.	71

Lista de Tabelas

1	Classificação da solução do sistema (2.1)	8
2	Classe de solução do sistema (2.1)	8
3	Método de Euler	15
4	Mapa Logístico	30
5	Ciclos com períodos T para um dado λ	63
6	Ciclos com períodos n ímpar e par	65

Resumo

Tanto em condições naturais quanto em laboratório, o suprimento de alimento é um aspecto essencial da dinâmica de populações. Um suprimento limitado de alimento parece ser uma característica essencial de qualquer modelo de dinâmica de populações capaz de descrever um estado estacionário. A representação clássica de tal capacidade de suporte é o termo não-linear de Verhulst.

Nessa dissertação consideramos um modelo de população de indivíduos idênticos que morrem na ausência de comida, e reproduzem-se assexuadamente. Para simplificar o modelo, consideramos ausência de outros fatores que podem interferir na dinâmica dos sistema, como doenças, e competições. Consideramos que a quantidade de alimento disponível para população seja distribuída aleatoriamente no espaço, de tal forma que ela siga uma distribuição de Poisson. O modelo é representado por um conjunto de duas equações não-lineares, cujas variáveis dependentes são a densidade de indivíduos, ρ , e a densidade de alimento, f , e que ainda dependem de dois parâmetros, λ e κ , que representam, respectivamente, a taxa de reprodução da população e a redução espontânea na quantidade de alimento disponível. O modelo apresenta muitas semelhanças com o modelo de Gallopin, no qual discute a dinâmica de um sistema população-comida [3].

Abstract

Food supply is an important aspect in the dynamics of populations in nature as well in the laboratory. A limited supply of food seems to be an essential feature of any dynamical population model with a stationary state. A classic representation of such support capacity is the well known non-linear term of Verhulst.

In this dissertation, we consider a population of identical individuals that die in the absence of food, and which reproduce asexually. To simplify the model, we neglect other factors that can interfere in the dynamics of the system, such as diseases or competition. We suppose that the available food is randomly distributed in space and described by a distribution of Poisson. The model is represented by a set of two non-linear equations. The individuals density, ρ , and food density, f , are the dependent variables that depend on two parameters, λ and κ . These parameters represent, respectively, the population rate reproduction and a spontaneous depletion in the amount of available food. Our model is similar to the food-population model of Gallopin.

1 *Introdução*

O estudo de modelos de populações tem em seu arquivo de registro o modelo do economista britânico Thomas Robert Malthus, com sua teoria populacional. No final do século XIX, Malthus publicara seu *Essay on the Principle of Population*¹ no qual ele afirma que, dadas as condições agrícolas da terra, os meios de subsistências, em qualquer circunstância, só poderiam crescer em progressão aritmética. Ainda segundo Malthus, nas mesmas circunstâncias para os meios de subsistência, a população humana cresceria exponencialmente. Com as críticas sobre o crescimento exponencial de uma população de indivíduos, Malthus estudou possibilidades de restringir esse crescimento, pois os meios de subsistência só poderiam crescer em progressão aritmética. Segundo ele, esse crescimento populacional é limitado pelo aumento da mortalidade e por todas as restrições à natalidade, decorrentes da fome, das doenças, do vício etc.

Opositores ao modelo malthusiano de crescimento exponencial foram surgindo ao longo do tempo. Dentre os vários, temos que mencionar o matemático belga Pierre François Verhulst. Em 1838, bem antes do lançamento do livro *The origin of species* do biólogo britânico Charles Darwin, Verhulst propõem um modelo de crescimento populacional mostrando que há um limite máximo de indivíduos atingido pela população sujeitos apenas aos recursos disponíveis na natureza [2]. Esse modelo é conhecido como *modelo logístico de crescimento*.

Embora Malthus tenha sido o primeiro a formular um modelo de dinâmica de populações, foi a limitação imposta no modelo de crescimento logístico de Verhulst que desencadeou o aparecimento de diversos outros modelos em ecologia. Pearl e

¹O leitor interessado no *Essay* publicado por Malthus pode encontrá-lo acessando a página da web: www.ac.wvu.edu/~stephan/malthus/malthus.0.html.

Reed [4], em 1920 aplicaram a equação de Verhulst para calcular, aproximadamente, a população dos EUA no período de 1790-1920. Eles ainda afirmaram que o limite superior da população deste país seria de 197.274.000. O valor atual é de 302.200.000 (Dados obtido na página: <http://www.prb.org>). Von Bertalanffy, desenvolveu um modelo do tipo logístico para descrever o crescimento de peixes. (O modelo também descreve a taxa de crescimento de outros animais, como é feito no trabalho de Oliveira *et al* para crescimento de suínos de corte [5]). Em ciências florestais um modelo que é bastante usado é o de Richards, onde ele faz uma generalização da equação de Von Bertalanffy para descrever o crescimento de plantas [6]. Smith (1963) desenvolveu um modelo para o crescimento populacional de *Daphnia Magna*, uma espécie de crustáceo marinho [7]. Em seu modelo, Smith substituiu o termo que regula o tamanho da população do modelo de Verhulst, por um termo que representa a taxa total da utilização de alimento na saturação. Além de Smith, Gallopin (1971) [3], Vavilin e Vasiliev (1980) [8], Qiwu e Lawson (1982), López *et al* [9] (2000), incluem, implícito ou explicitamente, disponibilidade de recursos como uma variável.

Modelos de interação entre as espécies também são bastante estudados em livros [2] e artigos científicos. Um dos modelos de competição mais estudado é o de Lotka-Volterra, desenvolvido em artigos escritos por Lotka² em 1925 e por Volterra³ em 1926. O modelo de Lotka-Volterra constitui um sistema de equações diferenciais não-lineares que retratam a interação entre duas espécies, na qual uma delas (o predador) alimenta-se da outra (a presa), enquanto esta última vive de outra fonte de alimento. Goel, Maitra e Montroll (1971) publicaram um artigo a respeito deste modelo e de outros, também não-lineares, de competição [11].

Modelos clássicos de crescimento, como os citados acima, além dos de Gompertz (1825) [12], Schnute (1981) [13], definem curvas sigmoidais, em que a taxa de

²Alfred J. Lotka (1880-1949), um biofísico americano, nasceu onde é hoje a Ucrânia, mas foi educado na Europa. É lembrado, em geral, por sua contribuição na formulação das equações de Lotka-Volterra. Foi também o autor do primeiro livro sobre biologia matemática, atualmente com o título de *Elements of Mathematical Biology* (Nota de Boyce [10]).

³Vito Volterra (1860-1940), um grande matemático italiano, foi catedrático em Turim e Roma. É famoso por seu trabalho em equações integrais e análise funcional, sendo que uma das maiores classes de equações integrais leva seu nome. Sua teoria de espécies interagindo foi motivada por dados obtidos por um amigo, D'Ancona, relativos à pesca no Mar Adriático (Nota de Boyce [10]).

crescimento aumenta quando o tamanho da população aumenta a partir de valores pequenos, atingindo um máximo num ponto de inflexão e então diminui quando o tamanho dela está acima do seu limite assintótico.

Talvez a parte mais difícil em modelagem matemática em ecologia não seja resolver as equações diferenciais envolvidas, devido ao grande desenvolvimento de técnicas numéricas e de computadores cada vez mais rápidos, mas em como retratar, quantitativamente, os principais fatores externos e internos, como predação, espalhamento de doenças, disponibilidade de alimento no ambiente, exploração, entre outras que determinam a dinâmica do sistema ecológico. Muitas vezes estes fatores são incluídos por meio de parâmetros.

É um fato conhecido que epidemias como rubéola, sarampo e outros têm a tendência de ocorrer em ciclos que podem ser irregulares. Na década de 70, o biomatemático australiano Robert May, radicado na Inglaterra, descobriu que esses ciclos podem ser entendidos matematicamente [14], e por meio de uma simples equação do segundo grau: a equação logística de Verhulst, porém, não em sua forma diferencial, mas em forma de *mapa*, onde cada valor é obtido a partir do valor anterior: $x_{n+1} = \mu(1 - x_n)x_n$, sendo que o valor de x representa o tamanho da população ao longo do tempo. May pesquisou o que ocorreria com uma epidemia se, de repente, houvesse uma vacinação em massa. Ele utilizou a equação logística para simular o comportamento da epidemia, e verificou que poderiam ocorrer grandes oscilações, ou seja, em algum momento o número de infectados tenderia a crescer abruptamente e num instante posterior a diminuir drasticamente. Na verdade, May verificou que este sistema passa de *periódico* para *aperiódico* devido a pequenas variações de μ . Na condição em que o comportamento do mapa logístico é periódico é fácil prever as condições futuras, pois possui uma certa regularidade que, a longo prazo, se estabiliza na forma de um *atrator*. Mas, quando acontece o regime caótico, quaisquer variações nas condições iniciais provoca grandes variações nas condições futuras.

A melhor maneira de observar a transição para o comportamento caótico neste sistema é traçando o conjunto de atratores do mapa logístico para diferentes valores de μ . Esta transição para o caos é conhecida como rota de duplicação de período. As duplicações ocorrem nos pontos de bifurcação. Uma Bifurcação é um ponto onde

há perda de estabilidade.

Na década de 60, Edward N. Lorenz, pesquisador de meteorologia do MIT (Instituto de Tecnologia de Massachusetts), já havia descoberto que mesmo simplificando muito seu modelo do clima, ele já se mostrava “caótico” [15]. Quem poderia imaginar que em fórmulas aparentemente simples já poderia aparecer o caos? Impressionado, Lorenz disse uma vez que:

“Uma borboleta poderia, com um mero bater de asas, alterar o curso de um furacão a milhares de quilômetros de distância e muitos anos mais tarde!”

1.1 Organização do Trabalho

No capítulo seguinte faremos uma breve introdução às equações diferenciais ordinárias (EDOs) e discutiremos, de maneira sucinta, análises lineares de estabilidade das soluções de equilíbrio. Ainda no capítulo 2, apresentaremos alguns métodos numéricos de resolução das EDOs.

Sabemos que muitos modelos em qualquer área da ciência são apresentados na forma de EDOs não-lineares e, em consequência disso, surgem vários comportamentos em suas propriedades dinâmicas, tais como regimes periódicos e regimes não-periódicos. Tais idéias serão apresentadas e discutidas no capítulo 3, onde veremos que nas equações de diferenças ou, simplesmente, nos mapas, em particular o logístico, surgem as chamadas bifurcações de duplicação de período que ficou conhecida por ser uma rota para o caos.

Alguns modelos de populações em Ecologia na forma de EDOs serão discutidos no capítulo 4, onde apresentaremos no início do capítulo um *modelo generalizado de crescimento logístico* desenvolvido por Tsoularis e Wallace. Outros modelos de crescimento conhecidos resultam de casos especiais deste modelo generalizado. Concluiremos o capítulo apresentando um modelo mais realista.

Motivados pela diversidade de modelos existentes na literatura sobre populações ecológicas, em que poucos discutem acoplamento entre população-comida, apresentaremos no capítulo 5 nosso modelo que envolve densidade de indivíduos e alimento.

Gallopín discute de maneira formal um modelo generalizado de acoplamento entre recursos-população em seu artigo publicado em 1971. Alguns aspectos e características deste modelo que têm semelhanças com nosso modelo serão apresentados no Apêndice A.

Finalmente, apresentaremos no capítulo 6 as nossas conclusões e as perspectivas de trabalhos futuros. Apresentamos no Apêndice B as subrotinas em FORTRAN do método de Runge Kutta de 4 e 5 ordem usadas para integrar as EDOs.

2 *Equações Diferenciais e Métodos Numéricos*

Um problema importante em modelagem de sistemas biológicos é caracterizar a dependência de certas propriedades no espaço e no tempo. Uma estratégia freqüentemente aplicada é a descrição das mudanças nas variáveis de estado por equações diferenciais. Se apenas a mudança temporal for considerada, as equações ordinárias são usadas. Para mudanças no tempo e no espaço, as equações diferenciais parciais são apropriadas. Neste capítulo vamos discutir pontos de equilíbrio, trajetórias no espaço de fase, e estabilidade de sistemas dinâmicos. Finalmente, vamos discutir integração numérica das equações diferenciais ordinárias.

2.1 Estabilidade de Sistemas Lineares

Neste contexto, será necessário que o leitor tenha familiaridade com idéias de Álgebra Linear¹.

Considere um sistema de equações lineares a coeficiente constante da seguinte forma

$$\begin{cases} dx/dt = ax + by \\ dy/dt = cx + dy \end{cases} \quad (2.1)$$

Uma solução para o sistema (2.1) é a trivial $x(t) = y(t) = 0$. É útil, para aplicações, sabermos determinar a estabilidade deste problema; assim, se tivermos um valor

¹Para uma boa revisão de Matemática Algébrica Linear recomendo uma leitura do Livro de Anton e Rorres [16].

inicial (x_0, y_0) próximo de $(0, 0)$, pode-se dizer que, com o passar do tempo, a solução se afasta ou se aproxima da origem.

2.1.1 Classificação do Comportamento

Podemos reescrever o sistema (2.1) numa forma mais elegante, que é a matricial

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \quad (2.2)$$

ou

$$\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{M}\mathbf{x}, \quad (2.3)$$

sendo \mathbf{x} e sua derivada $\dot{\mathbf{x}}$ vetores ou matrizes colunas, cujas componentes são (x, y) e (\dot{x}, \dot{y}) . \mathbf{M} representa uma matriz 2×2 cujos os elementos são os coeficientes do sistema (2.1).

Usando esta notação matricial, podemos reduzir o sistema (2.1) de equações lineares acopladas a um sistema de equações lineares desacopladas simplesmente diagonalizando a matriz dos coeficientes. Usando recursos de Álgebra Linear, podemos determinar a solução do sistema (2.1) por uma combinação linear de exponenciais em t , $e^{\lambda_i t}$, sendo λ_i os autovalores² da matriz \mathbf{M} (o índice i indica o número de autovalores, neste caso $i = 1, 2$). Sendo assim, a solução do sistema (2.1) será

$$x(t) = a_1 e^{\lambda_1 t} + a_2 e^{\lambda_2 t}; \quad y(t) = b_1 e^{\lambda_1 t} + b_2 e^{\lambda_2 t}. \quad (2.4)$$

Nesta fórmula, a_i e b_i são todos constantes. Os autovalores podem ser iguais, quando $ad - bc = 0$ no sistema (2.2). A seguir, vamos supor um caso que não seja este.³

Note que λ_1 e λ_2 podem ser complexos, não necessariamente reais. Podemos escrevê-los na forma,

$$\lambda_j = \mu_j + i\omega_j, \quad (2.5)$$

com μ e ω sendo números reais. É claro, na (2.5), que se tivermos μ_1, μ_2 ambos

²Os autovalores são determinados resolvendo a equação característica da matrix \mathbf{M} que é o determinante da matriz $(\mathbf{M} - \lambda\mathbf{I})$, donde λ é uma variável [16].

³Se fosse, os autovalores de \mathbf{M} seriam $\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda$, e a solução (2.20) seria $x(t) = a_1 e^{\lambda t} + a_2 t e^{\lambda t}$, $y(t) = b_1 e^{\lambda t} + b_2 t e^{\lambda t}$.

negativos, $x(t)$ e $y(t)$ vão a zero no limite $t \rightarrow \infty$; assim o ponto zero é atrativo; Por outro lado, se pelo menos um dos dois for positivo, então $|x(t)|$ e $|y(t)|$ divergem ilimitadamente quando $t \rightarrow \infty$, e o equilíbrio é instável. No caso do autovalor com parte real nula, teremos um ponto fixo estável, porém não atrativo.

Se ambos os autovalores são reais, $\omega_1 = \omega_2 = 0$, podemos classificar a solução conforme ilustra a tabela abaixo (usaremos a conveção para $\mu_1 \leq \mu_2$):

Tabela 1: Classificação da solução do sistema (2.1)

μ_1	μ_2	classe
-	-	nó (ou nó atrator)
+	+	fonte
-	+	ponto de sela

No caso em que $\mu_1 = \mu_2 = 0$, o ponto $(0, 0)$ é um *centro*; neste caso, o sistema faz círculos centrados na origem, percorridos com velocidade angular ω .

No caso do autovalor $\lambda_{\pm} = \mu_j \pm i\omega$ com parte real e parte imaginária não nulos, o ponto $(0, 0)$ é uma “espiral”, estável ou instável segundo o sinal de μ . A Tabela 2 ilustra a situação conforme o sinal de μ .

Tabela 2: Classe de solução do sistema (2.1)

μ	ω	classe
0		centro
-	$\neq 0$	espiral estável
+		espiral instável

2.2 Linearização de um Sistema de Equações

Quando estamos lidando com um sistema de equações não-lineares, por exemplo

$$\begin{cases} dx/dt = f(x, y) \\ dy/dt = g(x, y) \end{cases}, \quad (2.6)$$

com $f(x, y)$ e $g(x, y)$ sendo funções não-lineares, nem sempre é possível determinar a solução geral. Porém, é possível determinar, se existe, a solução estacionária; com efeito, a solução estacionária ocorre quando $\dot{x} = \dot{y} = 0$, e portanto se determina resolvendo o sistema de equações

$$\begin{cases} f(x, y) = 0 \\ g(x, y) = 0 \end{cases}. \quad (2.7)$$

Existindo solução estacionária, digamos $(x, y) = (x_0, y_0)$, é natural checarmos se ela é estável ou se é instável (ou indiferente). Em geral, podemos dizer como se comporta a solução do sistema (2.6) em torno do ponto estacionário (x_0, y_0)

2.2.1 Linearização

Considerando interessante estudar o que ocorre com o sistema em torno da região (x_0, y_0) , vamos fazer uma mudança de variável fazendo uma pequena perturbação em relação ao ponto (x_0, y_0) usando as seguintes relações

$$x = x_0 + \varepsilon\xi, \quad y = y_0 + \varepsilon\eta. \quad (\varepsilon \ll 1). \quad (2.8)$$

Vamos considerar, nesta notação, que ξ e η são de ordem 1; com efeito, pois assumimos uma distância pequena (da ordem de ε) a partir do ponto estacionário (x_0, y_0) . Diferenciando (2.8), temos

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon \frac{d\xi}{dt}, \quad \frac{dy}{dt} = \varepsilon \frac{d\eta}{dt}. \quad (2.9)$$

O sistema (2.6) pode ser reescrito em termos das novas variáveis dependentes ξ e η da seguinte forma

$$\begin{aligned}
\varepsilon \dot{\xi} = f(x_0 + \varepsilon\xi, y_0 + \varepsilon\eta) &= f(x_0, y_0) + \varepsilon \left[\left(\frac{\partial f}{\partial x} \right) (x_0, y_0) \right] \xi \\
&+ \varepsilon \left[\left(\frac{\partial f}{\partial y} \right) (x_0, y_0) \right] \eta + \mathcal{O}(\varepsilon^2), \\
\varepsilon \dot{\eta} = g(x_0 + \varepsilon\xi, y_0 + \varepsilon\eta) &= g(x_0, y_0) + \varepsilon \left[\left(\frac{\partial g}{\partial x} \right) (x_0, y_0) \right] \xi \\
&+ \varepsilon \left[\left(\frac{\partial g}{\partial y} \right) (x_0, y_0) \right] \eta + \mathcal{O}(\varepsilon^2).
\end{aligned}$$

O termo $[(\partial f/\partial x)(x_0, y_0)]$ indica que a derivada foi calculada no ponto (x_0, y_0) ; por exemplo, $[(\partial x^2 y/\partial x)](x_0, y_0) = 2x_0 y_0$. Por definição, (x_0, y_0) é tal que $f(x_0, y_0) = g(x_0, y_0) = 0$. Usando esta propriedade, a equação acima reduz-se a

$$\begin{aligned}
\varepsilon \dot{\xi} &= \varepsilon \left[\left(\frac{\partial f}{\partial x} \right) (x_0, y_0) \right] \xi + \varepsilon \left[\left(\frac{\partial f}{\partial y} \right) (x_0, y_0) \right] \eta + \mathcal{O}(\varepsilon^2), \\
\varepsilon \dot{\eta} &= \varepsilon \left[\left(\frac{\partial g}{\partial x} \right) (x_0, y_0) \right] \xi + \varepsilon \left[\left(\frac{\partial g}{\partial y} \right) (x_0, y_0) \right] \eta + \mathcal{O}(\varepsilon^2).
\end{aligned}$$

Dividindo este resultado por ε e desprezando os termos de segunda ordem no limite $\varepsilon \rightarrow 0$, temos que

$$\begin{aligned}
\dot{\xi} &= \left[\left(\frac{\partial f}{\partial x} \right) (x_0, y_0) \right] \xi + \left[\left(\frac{\partial f}{\partial y} \right) (x_0, y_0) \right] \eta, \\
\dot{\eta} &= \left[\left(\frac{\partial g}{\partial x} \right) (x_0, y_0) \right] \xi + \left[\left(\frac{\partial g}{\partial y} \right) (x_0, y_0) \right] \eta. \tag{2.10}
\end{aligned}$$

Conclusão: acabamos de reduzir um problema de equações *não-lineares* para um problema de equações *lineares*. Lembrando que estamos tratando o comportamento do sistema (2.6) em torno de ponto estacionário (x_0, y_0) .

2.2.2 Estabilidade de uma Solução Estacionária

Aqui, o ponto estacionário (x_0, y_0) corresponde, no novo sistema de coordenadas, (ξ, η) , a origem $\xi = 0, \eta = 0$. Então, temos um sistema de equações lineares onde há uma solução na origem, e podemos aplicar a discussão da Seção 2.1 ao sistema (2.10), tal que

$$a = \left[\left(\frac{\partial f}{\partial x} \right) (x_0, y_0) \right], \quad b = \left[\left(\frac{\partial f}{\partial y} \right) (x_0, y_0) \right]$$
$$c = \left[\left(\frac{\partial g}{\partial x} \right) (x_0, y_0) \right], \quad d = \left[\left(\frac{\partial g}{\partial y} \right) (x_0, y_0) \right]$$

A solução de tal sistema, será discutida nas próximas Seções. É evidente que as discussões que aqui seguirem se estendem á sistema de dimensão maior.

2.2.3 Solução Periódica e sua Estabilidade

A teoria sobre soluções estacionárias de um sistema de equações diferenciais possui um correspondente para soluções periódicas. O tratamento deste assunto está fora do objetivo deste trabalho, mas o leitor interessado é convidado a consultar os textos de Boyce e Hirsch citados na Bibliografia.

A idéia fundamental desta abordagem é a seguinte. Se a solução periódica é $x = \bar{x}(t), y = \bar{y}(t)$, efetuamos uma mudança de variável dependente do tempo da seguinte forma:

$$x(t) = \bar{x}(t) + \varepsilon\xi(t), \quad y(t) = \bar{y}(t) + \varepsilon\eta(t).$$

Procedendo como no caso estacionário, e conservando os termos de primeira

ordem em ε , chegamos a um sistema não-autônomo⁴

$$\begin{cases} d\xi/dt = a(t)\xi + b(t)\eta \\ d\eta/dt = c(t)\xi + d(t)\eta \end{cases}. \quad (2.11)$$

Só lembrando que os coeficientes dependem do tempo porque eles são funções da solução periódica $\bar{x}(t)$, $\bar{y}(t)$. Na prática, isto implica que o sistema não-autônomo é periódico em t .

Na notação matricial, o sistema (2.11) pode ser reescrito como

$$\frac{d\phi}{dt} = M(t)\phi, \quad (2.12)$$

sendo introduzido o vetor ϕ e a matriz M dados por

$$\phi = \begin{pmatrix} \xi \\ \eta \end{pmatrix}, \quad M(t) = \begin{pmatrix} a(t) & b(t) \\ c(t) & d(t) \end{pmatrix}; \quad (2.13)$$

naturalmente esta notação pode ser generalizada para um sistema de dimensão maior.

A solução da (2.12) é escrita formalmente por

$$\phi(t) = \exp\left(\int_0^t M(\tau)d\tau\right)\phi(0). \quad (2.14)$$

Em particular, se T é o período da solução periódica, teremos

$$\phi(T) = Q\phi(0), \quad (2.15)$$

sendo Q a matriz

$$Q = \exp\left(\int_0^T M(\tau)d\tau\right). \quad (2.16)$$

Em geral, sendo $M(t+T) = M(t)$ para cada t , temos

$$\phi(t+T) = Q\phi(t). \quad (2.17)$$

⁴Note na equação (2.11) que as funções f e g não dependem da variável independente t , mas apenas das variáveis dependentes x e y . Um sistema com essa propriedade é dito ser autônomo, caso as funções dependam de t , ele é dito ser não-autônomo.

Portanto, observando o sistema (2.12) num intervalo de tempo discreto de tamanho T , o comportamento de ϕ - em particular, sua estabilidade ou instabilidade - será descrito pelos autovalores da matriz Q ou, equivalentemente, da matriz $\int_0^T M(\tau)d\tau$. Mais detalhes, recomendo o livro de Figueredo [17].

2.3 Métodos Numéricos

A título de ilustração, vamos resolver uma equação diferencial exatamente e depois numericamente para compararmos os resultados e a eficiência de cada método. Considere a seguinte equação

$$\frac{dy}{dt} = -y + \text{sen}(t), \quad (2.18)$$

cuja solução é facilmente determinada; a saber

$$y(t) = \frac{3}{2}e^{-t} - \frac{1}{2}(\text{sen}(t) - \text{cos}(t)), \quad (2.19)$$

sendo $y(0) = 1$ a condição inicial.

Infelizmente, existem muitas equações importantes em engenharia e ciência, em especial problemas não-lineares, nos quais os métodos tradicionais de resolução não se aplicam ou que são muito complicados para serem usados. Felizmente, foram desenvolvidos diversos métodos numéricos capazes de resolver uma gama enorme de problemas que seriam, se pudessem, resolvidos com muita dificuldade pelos procedimentos básicos discutidos em diversos livros de graduação.

Nas Seções que se seguem, vamos resolver a equação (2.18) numericamente pelos métodos de Euler e Runge-Kutta [18, 10]. Estes métodos podem ser executados em computadores através de programas em linguagens FORTRAN, C, entre outras. Muitos livros que abordam as equações diferenciais ordinárias discutem este assunto. Preferencialmente, recomendo ao leitor com pouca bagagem neste assunto, uma pincelada no capítulo 8 da sétima edição do livro de Boyce, pois tratar-se de um texto de fácil “degustação” matemática ⁵.

⁵Boa parte dos fundamentos aqui discutidos encontram-se no livro de Boyce.

2.3.1 Método de Euler

Considere a seguinte equação:

$$\frac{dy}{dt} = f(t, y) \quad (2.20)$$

com sua condição inicial

$$y(t_0) = y_0. \quad (2.21)$$

Então, pelo teorema da unicidade, existe uma única solução $y(t)$. Se a equação (2.20) for não-linear, poder ser difícil encontrar a solução deste problema.

O método de Euler ou método da reta tangente consiste em aproximar a solução da equação diferencial por uma série de retas. A equação geral para a solução da (2.20) pelo método Euler é

$$y_{n+1} = y_n + hf(t_n, y_n), \quad n = 0, 1, \dots \quad (2.22)$$

sendo h o tamanho do passo.

Observe que o método consiste em iterar a equação (2.22) repetidas vezes, usando o resultado de cada passo para o passo seguinte. Fazendo esse procedimento, obteremos uma sequência de valores $y_0, y_1, \dots, y_n, \dots$ que aproxima a solução $y(t)$ nos pontos $t_0, t_1, \dots, t_n, \dots$.

Vamos aplicar a fórmula (2.22) para resolver a equação diferencial (2.18). Para isto, precisamos construir um programa computacional usando os passos apresentados na Tabela 3 [10].

O resultado disto está ilustrado na Figura 1, que mostra a solução exata (2.19), e a solução aproximada por meio do método de Euler.

Voltando nossa atenção a fórmula (2.22), nota-se que ela decorre de uma expansão em série de Taylor da solução exata, $y(t)$, em torno do ponto t_n ; ou seja,

$$y(t_n + h) = y(t_n) + y'(t_n)h + y''(t_n)\frac{h^2}{2!} + \dots \quad (2.23)$$

hb

Tabela 3: Método de Euler

Passos	Tarefas
1.	defina $f(t, y)$
2.	entre com os valores t_0 e y_0
3.	entre com h e o número de passos n
4.	escreva t_0 e y_0
5.	para j de 1 até n calcule
6.	$k_1 = f(t, y); y = y + h * k_1; t = t + h$
7.	escreva t e y
8.	fim

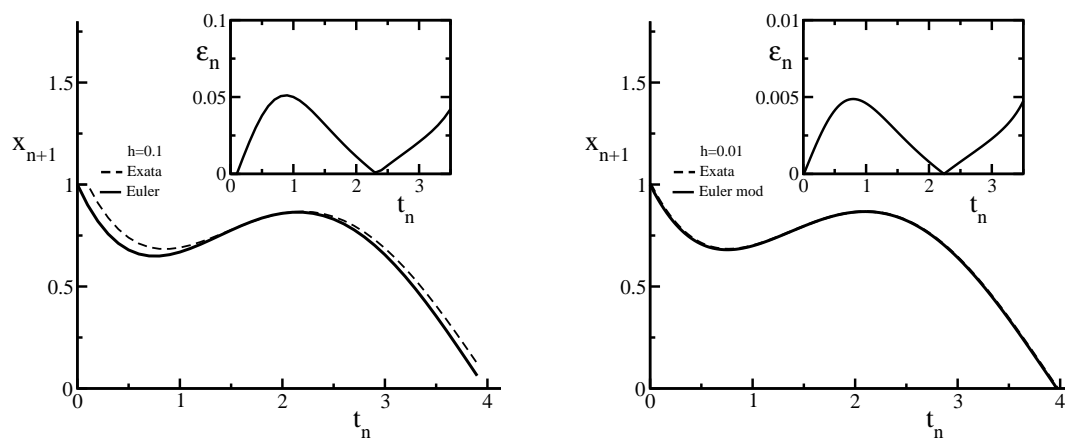


Figura 1: A curva cheia corresponde a solução exata (2.19), enquanto a curva tracejada corresponde a solução obtido pelo método de Euler; o esquema em miniatura ilustra o erro relativo, que diminui quando o passo é reduzido, sendo $h = 0.1$ (esquerda) e $h = 0.01$ (direita).

ou

$$y_{n+1} = y_n + f(t_n, y(t_n))h + f'(t_n, y(t_n))\frac{h^2}{2!} + \dots \quad (2.24)$$

onde truncando esta série após o termo linear obtemos novamente a fórmula de Euler, a (2.22). Neste aspecto, percebemos que o erro encontrado no método de Euler é dado por

$$e_{n+1} = \frac{1}{2}y''(t_n)h^2. \quad (2.25)$$

Observe que o erro é proporcional ao quadrado do tamanho do passo e o fator de proporcionalidade depende da derivada segunda da solução $y(t)$. Este erro também

é chamado de erro de truncamento local. Para estimar um erro a um nível aceitável é preciso analisar o tamanho do passo baseado na escolha de um intervalo para t . Muitas vezes a escolha do tamanho do passo em um dado intervalo pode resultar em mais cálculos do que o necessário e, evidentemente, em mais tempo computacional. Em alguns casos, o método de Euler nos dar uma boa aproximação da solução procurada. Entretanto, para se ter um resultado mais preciso da solução, é necessário um tamanho do passo cada vez menor, como é mostrado na Figura 1. Para isso, precisamos de um método mais aprimorado.

2.3.2 Método de Euler modificado

Podemos estender o método de Euler fazendo um truncamento na série (2.24) a partir do terceiro termo; isto é

$$y_{n+1} = y_n + f(t_n, y(t_n))h + f'(t_n, y(t_n))\frac{h^2}{2}.$$

Dessa maneira, o erro será da ordem de h^3 . Note, porém, que, além do valor da função f , é necessário o cálculo de sua derivada.

Podemos evitar o cálculo desta derivada usando o método de Euler modificado, que consiste em calcular o valor de y_n pela fórmula de Euler e, depois, usar esse resultado para calcular y_{n+1} . Para fazer isto, usamos a seguinte fórmula

$$y_{n+1} = y_n + \frac{h}{2}[f(t_n) + f(t_n + h)]. \quad (2.26)$$

A Figura 2 mostra a solução da (2.18) usando o método de Euler modificado. A mudança que fazemos no algoritmo para usar este método ocorre no passo 6 da Tabela 3. Vamos substituí-lo por

$$\begin{aligned} k1 &= f(t, y) \\ k2 &= f(t + h, y + h * k1) \\ y &= y + (h/2) * (k1 + k2) \\ t &= t + h \end{aligned}$$

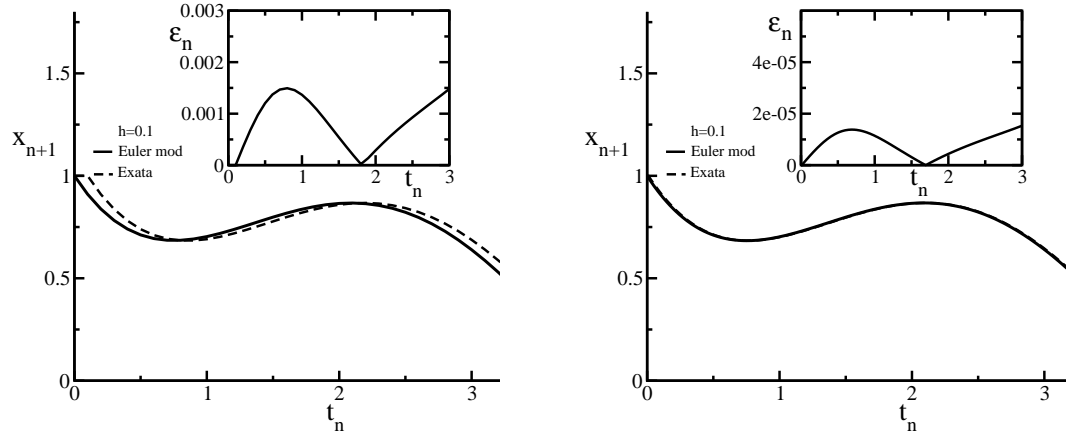


Figura 2: A curva cheia corresponde a solução pelo método de Euler modificado, e a tracejada correspondem a solução exata (2.19); novamente, a figura miniatura ilustra o erro relativo quando o passo é $h = 0.1$ (esquerda) e $h = 0.01$ (direita). Veja que o resultado é mais preciso por este método do que pelo anterior; com efeito, pois o erro vai com h^3 .

Na Figura 1, nota-se que o melhor resultado é quando $h = 0.01$; com efeito, pois o erro de truncamento neste caso $\sim 10^{-4}$ (na menor das hipóteses o erro é da ordem de h , como é notado nas figuras em miniaturas da Figura 1) a cada passo, enquanto para $h = 0.1$ o erro $\sim 10^{-2}$. Observando a Figura 2, tanto para $h = 0.01$ como para $h = 0.1$ o resultado é bem mais preciso. Isto se deve ao fato de que o método de Euler modificado possui um erro da ordem de h^3 , e com $h = 0.01$ e $h = 0.1$ o erro é da ordem de 10^{-6} e 10^{-3} , respectivamente. Portanto, a vantagem em utilizar o método de Euler modificado comparado com método de Euler simples é que aumentamos a precisão sem diminuir os passos, evitando assim a realização de mais cálculos e, conseqüente, aumento no tempo computacional.

2.3.3 Método de Runge-Kutta

Vamos tomar a expansão em série (2.24) e colocá-la na seguinte forma

$$\begin{aligned} y_{n+1} &= y_n + f_n h + f'_n \frac{h^2}{2!} + \dots + f_n^{q-1} \frac{h^q}{q!} \\ &= y_n + h \left[f_n + f'_n \frac{h}{2!} + \dots + f_n^{q-1} \frac{h^{q-1}}{q!} \right] \end{aligned}$$

$$= y_n + h\phi_T(t_n, y_n, h). \quad (2.27)$$

onde denotamos por $\phi_T(t_n, y_n, h)$, a função da expansão de Taylor calculada no ponto (t, y) ; isto é

$$\phi_T(t_n, y_n, h) = f_n + f'_n \frac{h}{2!} + \dots + f_n^{q-1} \frac{h^{q-1}}{q!}.$$

O método geral de Runge-Kutta de ordem R é definido por

$$y_{n+1} = y_n + h\phi(t_n, y_n, h), \quad (2.28)$$

sendo

$$\begin{aligned} \phi(t_n, y_n, h) &= \sum_{n=1}^R b_r k_r, \\ k_1 &= f(t, y), \\ k_r &= f\left(t + a_r h, y + h \sum_{s=1}^{r-1} c_{rs} k_s\right), \quad r = 2, 3, \dots, R, \\ a_r &= \sum_{s=1}^{r-1} c_{rs}, \quad r = 2, 3, \dots, R. \end{aligned}$$

Para obtermos o método de Runge-Kutta devemos determinar os coeficientes a_r , k_r e c_{rs} . Isto pode ser feito comparando a expansão da função $\phi(t_n, y_n, h)$ com a função $\phi_T(t_n, y_n, h)$ da expansão de Taylor. Assim, obtemos métodos da ordem que desejarmos, em particular os métodos de Euler e Euler modificado.

Um dos métodos de Runge-Kutta mais utilizados é o de quarta ordem dado pela expressão

$$y_{n+1} = y_n + \frac{1}{6}[k_1 + 2(k_2 + k_3) + k_4], \quad (2.29)$$

sendo

$$\begin{aligned} k_1 &= f(t_n, y_n), \\ k_2 &= f\left(t_n + \frac{1}{2}h, y_n + \frac{1}{2}hk_1\right), \end{aligned}$$

$$k_3 = f\left(t_n + \frac{1}{2}h, y_n + \frac{1}{2}hk_2\right),$$

$$k_2 = f(t_n + h, y_n + hk_3).$$

A prova dedução desta fórmula não é difícil, porém é trabalhosa, e não apresentarei neste trabalho.

A vantagem em utilizar o método de Runge-Kutta é que o erro de truncamento da série de Taylor é da ordem de h^5 . Evidentemente, com passo $h = 0.1$ o resultado da aproximação da solução da equação (2.18) é bem mais preciso do que usando o método de Euler com $h = 0.01$ e é próximo do resultado obtido com o método de Euler modificado usando $h = 0.01$ e com menos cálculos do que ambos os outros.

Embora as fórmulas do método de Runge-Kutta sejam mais complicadas do que as outras discutidas, isso não é tão relevante, já que não é difícil escrever um programa computacional que implemente este método. O programa vai ter a mesma estrutura do método de Euler esquematizado na Tabela 3, com uma mudança novamente no passo 6 de

$$k_1 = f(t, y)$$

$$k_2 = f\left(t + 0.5 * h/2, y + 0.5 * h * k_1\right)$$

$$k_3 = f\left(t + 0.5 * h/2, y + 0.5 * h * k_2\right)$$

$$k_4 = f(t + h, y + h * k_3)$$

$$y = y + (h/6) * (k_1 + 2 * k_2 + 2 * k_3 + k_4)$$

$$t = t + h$$

A Figura 3 ilustra o resultado da solução da equação (2.18) usando o método de Runge-Kutta de quarta ordem.

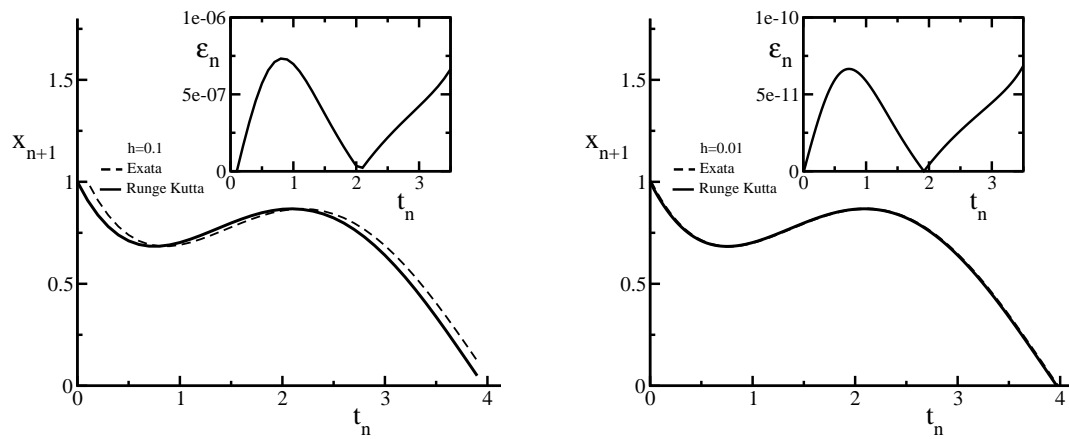


Figura 3: As curvas cheias correspondem a solução usando o método de Runge-Kutta de quarta ordem, enquanto as curvas tracejadas correspondem solução exata (2.19); o tamanho do passo é $h = 0.1$, e $h = 0.01$ nos gráficos da esquerda e direita, respectivamente; a figura em miniatura ilustra o erro em cada caso. Compare com os resultados anteriores.

3 *Bifurcação e Caos*

Quando modelamos fenômenos dinâmicos em biologia por equações diferenciais muitas propriedades qualitativas são identificadas nos modelos que carregam em sua estrutura matemática uma dependência em certos parâmetros. (Neste capítulo, vamos tratar exemplos que dependem de apenas um parâmetro.) Para certo valor do parâmetro envolvido no modelo o “fluxo” gerado pelo sistema tem algumas propriedades qualitativas incluindo o número de equilíbrio, sua estabilidade, o número de ciclos limites, etc. Esperamos que para pequenas mudanças no valor do parâmetro estas propriedades persistem - realmente este é o caso normal. Contudo, deve haver valores do parâmetro onde isto não é o caso (arbitrariamente pequenas mudanças no parâmetro resulta em mudanças nas propriedades, o número de equilíbrio ou ciclo limite mudam, um ponto estável torna-se instável, etc). Se isso acontecer, dizemos que o sistema sofreu uma *bifurcação* para este valor de parâmetro, no qual é chamado de *ponto de bifurcação*.

3.1 Introdução

Vimos que a solução de equilíbrio de um sistema dinâmico é dito estável se para qualquer perturbação suficientemente pequena em torno deste equilíbrio o sistema permanece nas vizinhanças dele. Se o sistema afasta-se do equilíbrio por causa desta mesma perturbação então o ponto é de equilíbrio instável. Geralmente, as propriedades de um sistema dinâmico apresentam uma forte dependência em um ou em vários parâmetros, como no caso do modelo das lagartas que será discutido no capítulo 4. A estrutura qualitativa dos resultados pode mudar quando os parâmetros são variados. Em particular, os pontos de equilíbrio podem ser criados

ou destruídos, ou então sua estabilidade pode mudar. Estas mudanças na dinâmica são chamadas de *bifurcações* e os valores dos parâmetros para o qual elas ocorrem são chamados de *pontos de bifurcação*.

O assunto de bifurcações é bastante grande e complexo. Vamos tentar extrair deste assunto apenas o suficiente para nos dar uma compreensão dos aspectos qualitativos nos modelos que iremos tratar no final do capítulo 4 e no nosso modelo que será apresentado no capítulo 5. Para um maior aprofundamento deste assunto, o leitor pode consultar os capítulos 3 e 4 do livro de Wiggins [19] e o capítulo 3 de Strogatz [1]. Veja também Crawford (1991) [20].

3.2 Análise de Bifurcação

Para iniciar vamos considerar a seguinte equação diferencial,

$$\dot{x} = f(x, r). \quad (3.1)$$

Quando variamos o parâmetro r , a equação diferencial (3.1) deve mudar qualitativamente. Neste caso, bifurcações irão ocorrer. Baseado nisso, vamos discutir as principais bifurcações tratadas dentro deste contexto.

3.2.1 Bifurcação Transcrítica

Vamos considerar o seguinte exemplo

$$\dot{x} = x(r - x). \quad (3.2)$$

Neste caso, temos dois equilíbrios

$$x = 0 \text{ e } x = r, \quad (3.3)$$

do qual um é instável e o outro estável. A estabilidade pode ser verificada tomando a derivada $f'(x) = r - 2x$. Para $r > 0$ o equilíbrio $x = 0$ é instável, enquanto para $r < 0$ este equilíbrio é estável. Para o equilíbrio não-trivial o oposto é verdadeiro. Note

que o equilíbrio estável funciona como um atrator¹, enquanto o equilíbrio instável funciona como um repulsor.

O que ocorre quando $r = 0$? Observe que neste caso temos apenas um equilíbrio, $x = 0$. Este tipo de bifurcação é chamado de *transcrítica*. Alguns autores dizem que neste caso houve uma troca de estabilidade (veja Figura 4). Do ponto de vista da biologia de populações este comportamento está associado à invasão de uma espécie x . A bifurcação transcrítica é dita ser a invasão limite desta espécie. Para $r < 0$ o equilíbrio estável é o zero, o que significa que a espécie não sobrevive (para um tempo longo ela inevitavelmente vai desaparecer). Para $r > 0$ o equilíbrio estável é maior do que zero, o que significa que a população pode ser mantido para tempos longos.

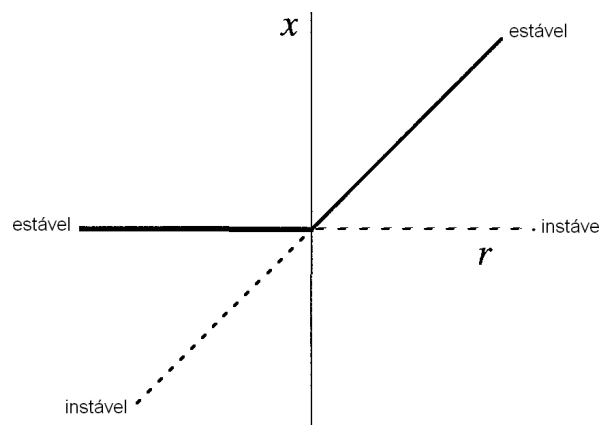


Figura 4: Diagrama de bifurcação para a bifurcação transcrítica.

3.2.2 Bifurcação Sela-Nó

O que caracteriza uma bifurcação sela-nó é o fato de os pontos fixos serem criados ou destruídos. Quando o parâmetro envolvido é variado, dois pontos fixos movem-se na direção um do outro, colidem, e aniquilam-se mutuamente.

¹Atrator é o ponto ou região para onde evolui o sistema quando o número de iterações tende ao infinito. A fase que antecede o aparecimento do atrator é chamada de transiente.

Um exemplo muito simples de bifurcação sela-nó é dado pela seguinte equação diferencial

$$\dot{x} = r - x^2, \quad (3.4)$$

sendo r o parâmetro de controle. Este sistema é qualitativamente diferente da equação (3.2). Para $r < 0$ esta equação não possui ponto de equilíbrio. Em $r = 0$ o equilíbrio $x = 0$ aparece; ele é chamado sela-nó porque ele atrai soluções com valores iniciais positivos e repele aqueles com valores negativos. Para $r > 0$ a equação (3.4) tem dois equilíbrios: $x_1 = \sqrt{r}$ e $x_2 = -\sqrt{r}$; o primeiro é assintoticamente estável e o segundo instável. A Figura 5 ilustra a bifurcação, onde fizemos a distinção entre os pontos de equilíbrio estável pela linha sólida e instável pela linha tracejada.

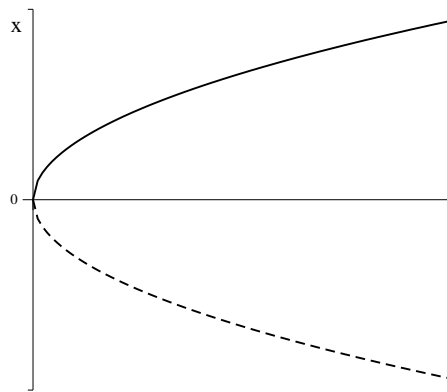


Figura 5: Diagrama de bifurcação para a bifurcação sela-nó.

A situação neste exemplo simples é genérica; se em um sistema sem pontos de equilíbrio um parâmetro é variado e para um valor do parâmetro os pontos de equilíbrio aparecem, eles fazem isso, normalmente, aos pares, com um estável e outro instável. No cenário da biologia de populações, a bifurcação sela-nó é interpretada como a extinção súbita das espécies, que é oposto à bifurcação transcítica.

3.2.3 Bifurcação de Forquilha

Um outro tipo de bifurcação é bastante comum em sistemas que apresentam simetria. Ele é chamado de bifurcação de forquilha. Por exemplo, muitos problemas têm simetria espacial entre esquerda e direita. Em tais casos, os pontos de equilíbrio tendem a aparecer e desaparecer em pares simétricos.

Vamos considerar a seguinte equação diferencial

$$\dot{x} = rx - x^3. \quad (3.5)$$

O lado direito é uma função ímpar, tal que $x = 0$ é sempre um ponto de equilíbrio. Em $x = 0$ a derivada do lado direito $(rx - x^3)' = r - 3x^2$ é sempre negativa para $r < 0$ e positiva para $r > 0$. Como uma consequência, este equilíbrio é assintoticamente estável para $r < 0$ e instável para $r > 0$. Para $r = 0$ ele é ainda assintoticamente estável, como pode ser visto integrando a equação (mas ela não é mais linearmente estável). Portanto, se o parâmetro de bifurcação está aumentando para além de $r = 0$ este equilíbrio perde sua estabilidade. Ao mesmo tempo, a equação tem dois novos pontos de equilíbrio para $r > 0$: $x_1 = \sqrt{r}$ e $x_2 = -\sqrt{r}$. Se estes valores são substituídos na derivada obtemos $-2r < 0$. Portanto, os novos equilíbrios são assintoticamente estáveis. Veja Figura 6 (esta bifurcação de forquilha é chamada de supercrítica porque os novos equilíbrios estáveis aparecem acima do ponto crítico de bifurcação $r = 0$).

3.3 Mapa Logístico

Vamos abandonar, a partir de agora, as equações diferenciais contínuas e passar a usar equações de diferenças, pois elas serão mais apropriadas para o tipo de abordagem que iremos fazer. Seguindo essa rota, teremos um grande ganho com essa nova abordagem, mesmo porque algumas vezes o crescimento populacional pode ser descrito de modo mais preciso por um modelo discreto, em vez de contínuo. Isso é verdade, por exemplo, para espécies cujas gerações não se sobrepõem e que evoluem em intervalos de tempos regulares, tais como as estações do ano.

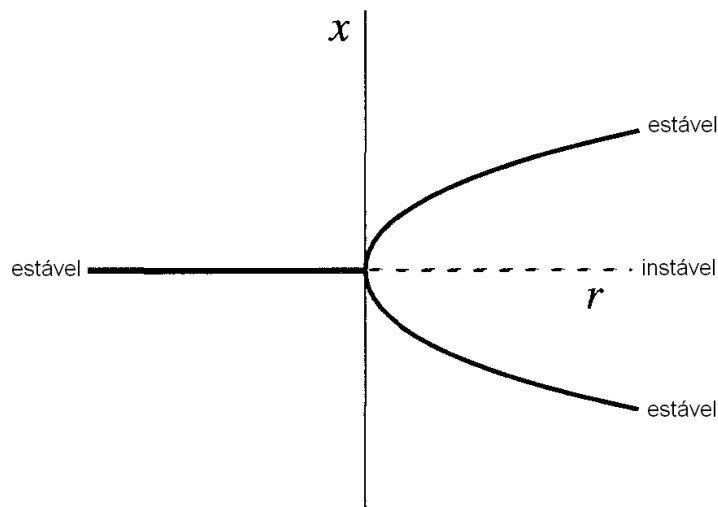


Figura 6: Diagrama de bifurcação para a bifurcação forquilha, neste caso supercrítica.

Os mapas são interessantes para estudar porque eles apresentam um comportamento muito mais “atraente” do que as próprias equações diferenciais e, além do mais, eles são rápidos para simular em computadores, onde o tempo é *inerentemente* discreto. O mais surpreendente é que os mapas têm gerado previsões bem sucedidas de rotas para o caos em diversas áreas.

Vamos discutir, sumariamente, algumas propriedades do caos e as técnicas para analisá-lo em uma abordagem intuitiva dando ênfase nas bifurcações de duplicação de período, considerada uma das principais rotas para o caos, que serão discutidas na última Seção. Para um tratamento mais rigoroso dos mapas, veja Devaney [21]. Para uma discussão e aplicação desta teoria em Biologia e algumas propriedades associadas a ela, veja o fascinante e influente artigo de revisão de May (1976) [14].

Para introduzir e discutir alguns conceitos, vamos analisar os mapas unidimensionais, sem se preocupar com sua origem e nem com os seus tipos², da seguinte

²O mapa de Poincaré permite provar a existência de soluções periódicas para o pêndulo forçado e junções Josephons e analisar a estabilidade de soluções periódicas em geral; o mapa de Lorentz permite mostrar que o atrator de Lorentz é um verdadeiro atrator estranho (veja Strogatz [1], cap. 8 e 9).

forma

$$x_{n+1} = f(x_n), \quad (3.6)$$

sendo f uma função suave na linha real. Em termos de populações, podemos dizer que a população x_{n+1} da espécie no ano (ou em qualquer período) $n + 1$ é uma função da população x_n do ano anterior n . Em geral, ela também é função de n , mas por simplicidade vamos considerar a forma (3.6). A equação (3.6) é chamada equação de diferença de primeira ordem, pois o valor x_{n+1} depende do valor x_n , mas não de valores anteriores como x_{n-1} , x_{n-2} , e assim por diante. Da mesma forma que as equações diferenciais a equação (3.6) será linear se f for função linear de x_n ; caso contrário ela é não-linear.

Por ter resultados paralelos às equações diferenciais, vamos deixar as formas lineares para o leitor estudar em outros livros ou materiais afins. As formas não-lineares são mais complicadas e têm soluções muito mais variadas do que as lineares. Vamos focar nossa atenção a uma única equação de diferença não-linear, a equação logística de crescimento

$$x_{n+1} = rx_n(1 - x_n). \quad (3.7)$$

O análogo contínuo será apresentado no capítulo 4. Aqui $x_n \geq 0$ e r é uma taxa de crescimento intrínseca, que será restrito ao intervalo $0 \leq r \leq 4$ tal que a equação (3.7) mapeia no intervalo $0 \leq x \leq 1$. O comportamento é menos interessante para outros intervalos de x e r . Os pontos fixos, estabilidade e “cobwebs”³ da equação (3.7) ficarão disponíveis no Apêndice B. Podemos obter o gráfico da equação (3.7) por iteração. Como mostra a Figura 7, o gráfico é uma parábola com valor máximo de $r/4$ em $x = 1/2$.

3.3.1 Duplicação de Período

Supondo que r seja fixo e usamos a equação (3.7) fazendo uma escolha da população inicial x_0 , para gerar o subsequente x_n . O que acontece? Para pequenos valores de r , a população sempre se extinguirá: $x_n \rightarrow 0$ quando $n \rightarrow \infty$. Para $1 < r < 3$ a população cresce e eventualmente atinge um estado estacionário não

³Os cobwebs são importantes porque eles nos permitem ver o comportamento global e obter muitas informações apenas fazendo uma análise gráfica.

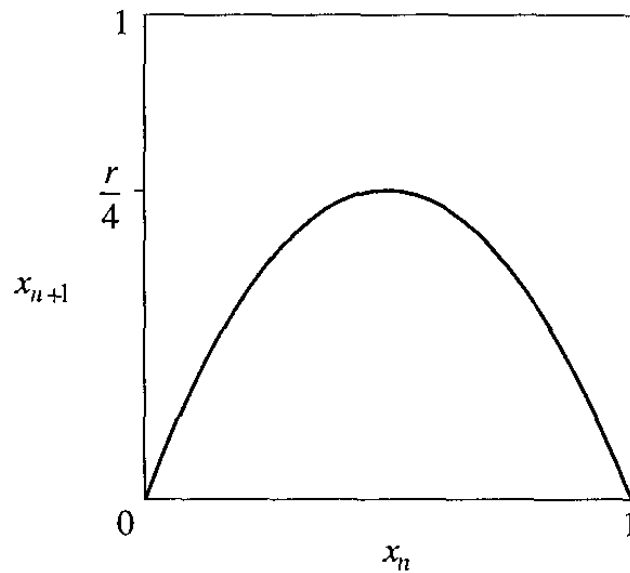


Figura 7: x_n é o valor da população na n -ésima geração, e o parâmetro r está restrito ao intervalo $0 \leq r \leq 4$ tal que mapeamos o intervalo $0 \leq x \leq 1$ nele mesmo.

nulo. A Figura 8 mostra a série temporal de x_n vs. n , com $r = 2.8$.

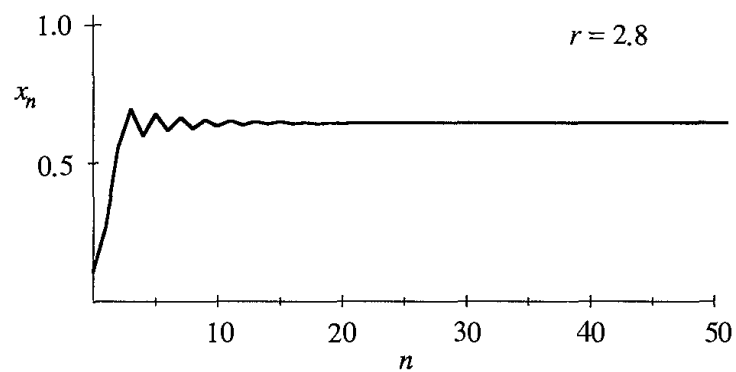


Figura 8: Solução da equação (3.7). A população cresce e atinge seu valor estacionário. Retirado da ref. [1].

Para grandes r , por exemplo $r = 3.3$, a população cresce novamente, mas agora

ela oscila sobre o primeiro estado estacionário, alternando entre uma população maior em uma geração e uma população menor na geração seguinte, como mostra a Figura 9. Este tipo de oscilação em que x_n repete a cada duas gerações é chamado de *ciclo de período 2*.

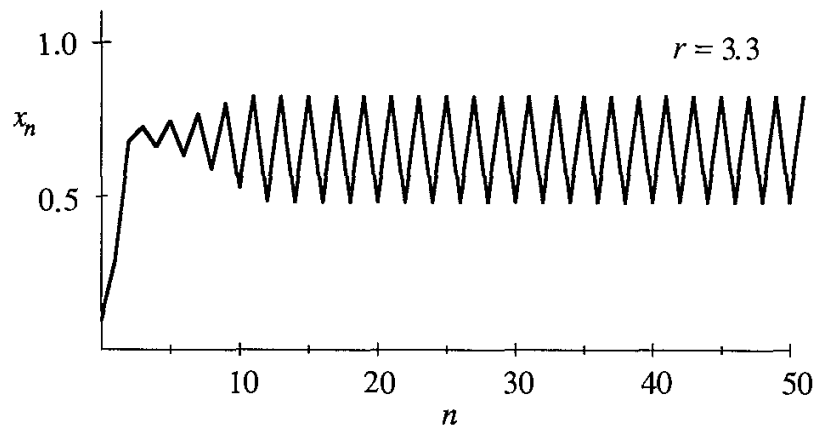


Figura 9: Solução oscilatória da equação (3.7). Neste caso temos bifurcação e o período da oscilação é 2.

Ainda para r grande, digamos $r = 3.5$, a população aproxima-se de um ciclo que agora repete-se a cada quatro gerações; o ciclo anterior dobrou seu período para *período 4*, como mostra a Figura 10. Aumentado r ainda mais, vai ocorrer mais *período-duplo* para ciclos de período 8, 16, 32, 64, Especificamente, r_n define o valor de r onde um ciclo 2^n aparece primeiro.

3.3.2 Janelas Periódicas e Caos

Embora o processo acima produza uma infinita seqüência de ciclos com período 2^n ($n \rightarrow \infty$), as “janelas” dos valores dos parâmetros onde qualquer ciclo é estável diminuiu progressivamente, tal que todo o processo converge a um valor finito do parâmetro, como mostra os resultados computacionais na Tabela 4 (baseado no livro de Strogatz). Este valor “crítico” do parâmetro é um ponto de acúmulo dos ciclos de período 2^n . Para a equação (3.7) ele vale $r_\infty \approx 3.57$.

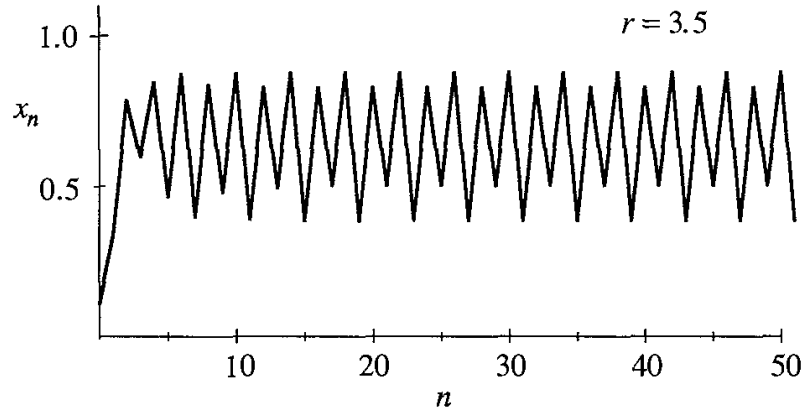


Figura 10: O ciclo repete-se a cada 4 gerações. Figura da ref. [1].

Tabela 4: Mapa Logístico

Parâmetro r	Período do Ciclo
3	2
3.449 ...	4
3.54409 ...	8
3.568759 ...	16
\vdots	\vdots
3.569946 ...	∞

O que acontece para valores do parâmetro r maior do que r_∞ ? A resposta parece ser complicada; de fato, além deste ponto de acúmulo existe um número infinito de pontos fixos com diferentes periodicidades, e um número infinito de diferentes ciclos periódicos. Existe também um número incontável de pontos iniciais x_0 que fornecem trajetórias totalmente aperiódicas; não importa quão longo seja o tempo para que a série temporal gerada por $f(x_n)$ acabe, as configurações nunca se repetem, ou seja, a seqüência x_n nunca retorna ao ponto fixo ou órbita periódica - ao invés disso, o comportamento da série é aperiódico, como é mostrado na Figura 11. Tal situação, onde um número infinito de órbitas pode ocorrer, foi batizado de “caótico” por Li e Yorke [22]. Para ver este comportamento para todos os valores de r , plotamos o diagrama de órbita, representado na Figura 12, que é uma magnífica representação que tornou-se um ícone da dinâmica não-linear. Este diagrama é

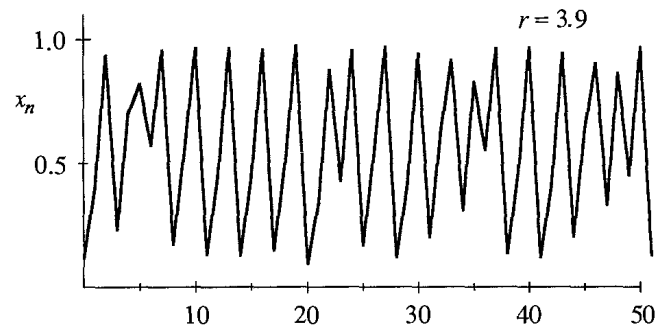


Figura 11: Comportamento aperiódico da sequência x_n para valor de $r > r_\infty$, neste caso $r = 3.9$. Retirado da ref. [1].

obtido por meio de um simples programa computacional.

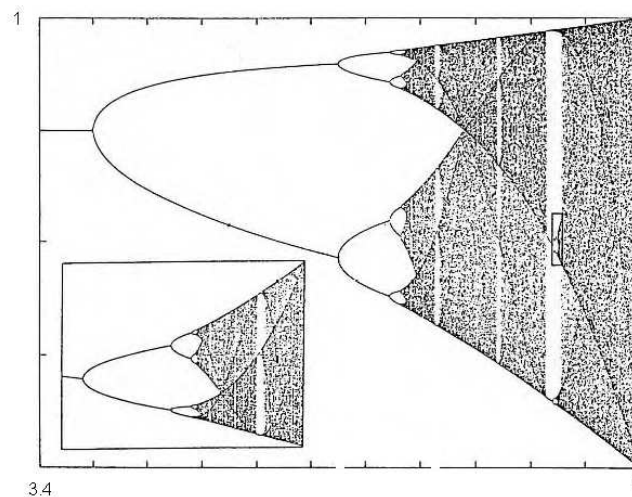


Figura 12: Diagrama de órbitas para a equação (3.7). Este modelo exite duplicação de período e eventualmente caos, e trajetórias periódicas em meio aos caos. A pequena janela mostra a natureza fractal das sequências de bifurcação. Retirado da ref. [2].

Vamos analisar a Figura 9. Veja que ela mostra a região $3.4 \leq r \leq 4$. Para $r = 3.4$, as soluções simplesmente oscilam entre dois pontos, como é indicado pelos dois ramos que surgem no lado esquerdo do diagrama. Quando r aumenta, os dois ramos se dividem simultaneamente, dando origem a um ciclo de período 4. Esta

divisão é a bifurcação de duplicação de período mencionada anteriormente. Uma cascata de mais duplicações de período ocorre quando r aumenta, produzindo ciclos de período 8, 16, 32, e assim por diante, até quando $r = r_\infty = 3.57$, onde o mapa torna-se caótico e muda de um conjunto de pontos finitos para infinitos.

Em suma, notamos que para $r > r_\infty$ o diagrama revela uma verdadeira mistura de ordem e caos, com *janelas periódicas* surgindo entre “nuvens” de pontos. Percebe-se ainda que ciclos de período ímpar começam a aparecer e, eventualmente, um ciclo de período 3 surge quando $r \approx 3.83$, e localmente atrai ciclos com períodos $k, 2k, 4k, \dots$ com k sendo agora ímpar. Li e Yorke provaram que quando o ciclo de período 3 surge pela primeira vez existirá, depois dessa, trajetórias inteiramente caóticas. Eles intitularam esta prova de “Período Três Implica Caos”.

Uma ampliação da janela de período 3 é mostrada no painel inferior da Figura 12. Fantasticamente, uma cópia do diagrama de órbitas se repete em miniatura, revelando um comportamento de natureza fractal ⁴.

⁴Os fractais são conjuntos cuja forma é extremamente irregular ou fragmentada e que têm essencialmente a mesma estrutura em todas as escalas. (H. Moysés Nussenzveig, Complexidade e Caos, pag. 51).

4 *Introdução à Ecologia de Populações*

Em Ecologia, quando se procura determinar o objetivo a ser modelado, pode-se pensar em três níveis hierárquico: população, comunidade e ecossistema. Dessa forma, o primeiro modelo matemático emprestado à Ecologia foi o de Malthus (1798) para descrever o crescimento populacional. Como as populações não crescem indefinidamente segundo o modelo malthusiano, coube à Verhulst (1838) adaptá-lo para melhor descrever uma situação real. Há muitos outros modelos que incorporam o crescimento individual como o modelo de Von Bertalanffy (1934), muito usado para modelar população de peixes. Outro modelo muito famoso em Ecologia é o de presa-predador que foi independentemente formulado por Lotka (1925) e Volterra (1926). O modelo de Lotka-Volterra “sobe” no nível hierárquico para tentar explicar o comportamento de uma comunidade e não apenas de uma população ou espécie. Na natureza todos os seres vivos interagem permanentemente entre si, constituindo um sistema onde cada um contribui influencia na vida dos demais. Esta é a idéia de ecossistema. Neste capítulo, mostrarei alguns modelos de crescimento de populações e interações entre espécies que são amplamente estudados na literatura.

4.1 Crescimento Logística Generalizado

Há uma variedade de modelos matemáticos de crescimento de populações conhecido na literatura. Nesta Seção, apresentarei a equação do crescimento logística generalizada desenvolvida por Tsoularis e Wallace [23] e alguns modelos conhecidos que são casos especiais desta equação generalizada.

A equação diferencial do crescimento logística generalizada é definida como:

$$\frac{dN}{dt} = rN^\alpha \left[1 - \left(\frac{N}{K} \right)^\beta \right]^\gamma, \quad (4.1)$$

sendo α, β, γ números positivos. O fato de adotarmos estes parâmetros como positivos é porque os valores negativos nem sempre representam situações plausíveis do ponto de vista da biologia. Deixarei, no momento, implícito o significado dos parâmetros r e K , pois eles serão discutidos novamente mais adiante nos casos especiais.

Antes de apresentar alguns modelos resultantes desta equação, vamos analisar algumas propriedades que ela apresenta. Observe que:

- 1) $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$, a população atinge seu valor de saturação, chamado de *capacidade de sustento*.
- 2) A taxa de crescimento relativa, $(1/N)(dN/dt)$, atinge seu valor máximo em

$$N^* = \left(1 + \frac{\beta\gamma}{\alpha - 1} \right)^{-\frac{1}{\beta}} K. \quad (4.2)$$

Podemos destacar três limites desta expressão que são:

$$\begin{aligned} \lim_{\alpha \rightarrow 0} N^* &= 0, \\ \lim_{\beta \rightarrow 0} N^* &= e^{\frac{\gamma}{1-\alpha}}, \\ \lim_{\gamma \rightarrow \infty} N^* &= K. \end{aligned}$$

Vamos agora substituir a expressão (4.2) na equação (4.1). Fazendo isso, obtemos a taxa máxima de crescimento relativo que é dada por

$$\left(\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} \right)_{max} = rK^{\alpha-1} \left(\frac{\alpha - 1}{\alpha - 1 + \beta\gamma} \right)^{\frac{\alpha-1}{\beta}} \left(\frac{\beta\gamma}{\alpha - 1 + \beta\gamma} \right)^\gamma. \quad (4.3)$$

- 3) A população no ponto de inflexão (onde a taxa de crescimento é máxima) é dada por

$$N_{inf} = \left(1 + \frac{\beta\gamma}{\alpha} \right)^{-\frac{1}{\beta}} K > N^*. \quad (4.4)$$

Obviamente se $N_{inf} < N_0$, não é possível haver inflexão, pois a taxa de crescimento intrínseca sendo positiva garante que N_{inf} não é acessível. A taxa de crescimento relativo em N_{inf} é dado pela fórmula (4.3) com a substituição de α por $\alpha - 1$ dando

$$\left(\frac{dN}{dt}\right)_{inf} = rK^\alpha \left(\frac{\alpha}{\alpha + \beta\gamma}\right)^{\frac{\alpha}{\beta}} \left(\frac{\beta\gamma}{\alpha + \beta\gamma}\right)^\gamma. \quad (4.5)$$

Os valores limites de N_{inf} importantes são:

$$\begin{aligned} \lim_{\gamma \rightarrow \infty} N_{inf} &= \lim_{\alpha \rightarrow 0} N_{inf} = 0 \\ \lim_{\beta \rightarrow 0} N_{inf} &= Ke^{-\frac{\gamma}{\alpha}} \\ \lim_{\beta \rightarrow \infty} N_{inf} &= \lim_{\alpha \rightarrow \infty} N_{inf} = \lim_{\gamma \rightarrow 0} N_{inf} = K. \end{aligned}$$

A Figura 13 mostra o tamanho da população N versus o tempo, de acordo com a equação (4.1), enquanto a Figura 14 ilustra a taxa de crescimento do tamanho da população N com seus respectivos máximos para os mesmos parâmetros da Figura 13.

A seguir, vamos apresentar, em ordem cronológica, algumas formas de crescimento logístico que podem ser obtidas com uma escolha adequada dos coeficientes α , β e γ da equação de crescimento logístico generalizada (4.1).

4.1.1 Equação de Verhulst-Pearl

Pode-se facilmente imaginar uma série de fatores que poderiam alterar o tamanho atual de uma população com o passar do tempo. Entretanto, o modelo realista mais simples capaz de descrever a dinâmica de tal população é o de crescimento exponencial [2]

$$\frac{dN}{dt} = rN, \quad (4.6)$$

sendo $r > 0$ uma constante chamada de *taxa de crescimento intrínseca* da população. Este é o chamado modelo Malthusiano. A equação diferencial acima nos diz que a taxa de crescimento da população é diretamente proporcional ao tamanho atual da população. Em uma população natural existe tanto o processo de natalidade

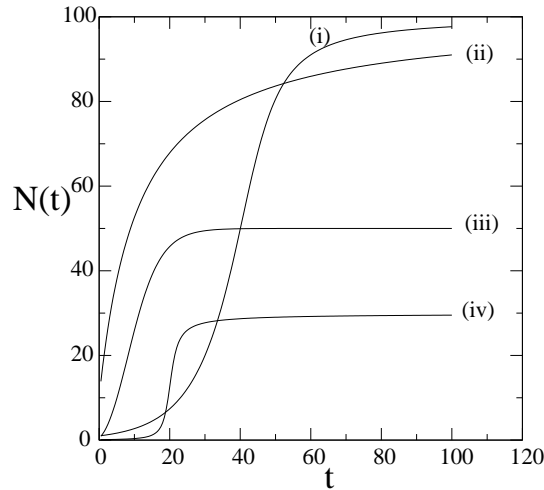


Figura 13: Evolução do tamanho da população no tempo para a equação logística generalizada com os seguintes valores dos parâmetros : (i) $r = 0.1, N_0 = 1, K = 100, \alpha = 1, \beta = 3, \gamma = 2$; (ii) $r = 1, N_0 = 0.5, K = 50, \alpha = 0.5, \beta = 1.5, \gamma = 1$; (iii) $r = 0.001, N_0 = 10, K = 100, \alpha = 2, \beta = -1, \gamma = 2$; (iv) $r = 0.3, N_0 = 0.1, K = 30, \alpha = 1.5, \beta = 1.5, \gamma = 2.5$. (Dados retirados do artigo de Tsoularis).

quanto o processo de mortalidade. Se a migração é descartada e as taxas *per capita* de natalidade e mortalidade são denominadas por b e d , respectivamente, então a taxa de crescimento intrínseca é $r = b - d$ e será positiva apenas se a taxa de natalidade for maior do que a taxa de mortalidade.

A solução da equação diferencial (4.6) é $N(t) = N_0 e^{rt}$, de modo que $N_0 = N(0) > 0$ é o tamanho da população no instante inicial. Observando o tempo necessário para a população atingir o dobro do seu tamanho inicial, podemos determinar a taxa de crescimento intrínseca. Considere τ o tempo para o dobramento; então $2N_0 = N_0 e^{r\tau}$, ou

$$r = \frac{\ln 2}{\tau}. \quad (4.7)$$

Para leitores interessados na aplicação desta fórmula, recomendo o livro de Keyftiz (1985)[24].

Como sabemos, não existe nenhum lugar na natureza que seja possível haver

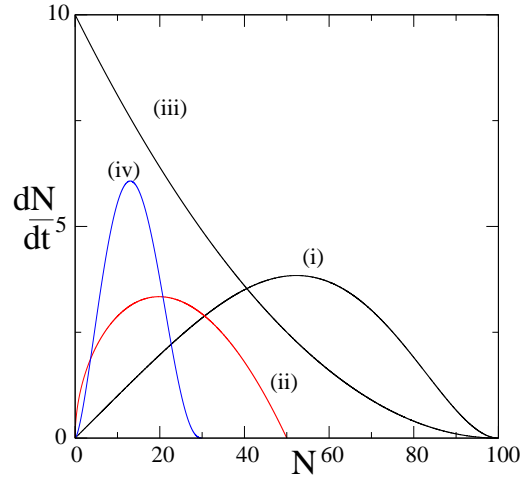


Figura 14: Gráfico da taxa de crescimento versus o tamanho da população da forma de crescimento logística generalizada. Os pontos de inflexão são: (i) $N_{inf} \approx 52.31$; (ii) $N_{inf} \approx 20$; (iii) $N_{inf} = 0$ (sem inflexão); $N_{inf} \approx 13$.

crescimento exponencial ilimitado. Para remover o crescimento ilimitado apresentado pela equação diferencial (4.6), Verhulst considerou que a população estável deve ter um nível de saturação característico do ambiente [2]. Para conseguir isto, o modelo exponencial é ajustado por um fator multiplicativo, $1 - (N/K)$, que representa a deficiência fracional do tamanho atual do nível de saturação, K

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right). \quad (4.8)$$

Esta equação diferencial é conhecida como equação logística de crescimento de Verhulst. Em muitos textos na literatura ela também é conhecida como equação de Verhulst-Pearl, em que primeiro introduziu o termo limitador e o segundo usou a curva para calcular, aproximadamente, o crescimento populacional dos Estados Unidos na década de 20 [4].

Note na equação (4.8) que se $N > K$, então $N(t)$ diminui porque sua derivada é negativa e se $0 < N < K$, $N(t)$ aumenta. Os pontos de equilíbrio são 0 e K . A derivada do lado direito desta equação é positiva em 0. Logo, este é um ponto de

equilíbrio. Por outro lado, em $N = K$ a mesma derivada é negativa tal que este equilíbrio é assintoticamente estável. Como a equação diferencial (4.8) é separável ela pode ser resolvida explicitamente. A solução com o valor inicial $N_0 = N(0) > 0$ é

$$N(t) = \frac{KN_0}{(K - N_0)e^{-rt} + N_0}, \quad t \geq 0.$$

Temos três limites importante: $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$, a população atingirá sua capacidade de sustento; a taxa de crescimento relativa, $(1/N)(dN/dt)$, declina linearmente (sem máximo) com o aumento do tamanho da população e atinge seu mínimo em $N = K$; a população no ponto de inflexão (onde o crescimento é máximo) é exatamente $K/2$ e a taxa de crescimento máxima é $(dN/dt)_{max} = rK/4$.

A curva de crescimento, para $r > 0$, apresenta uma forma sigmoideal e que é assintótica em K . No caso trivial, $r = 0$, a população permanece estática no valor inicial N_0 . Alguns curvas logística estão representadas na Figura 15. Analisando a Figura 15, notamos que a taxa de crescimento dN/dt está aumentando enquanto o tamanho da população estiver abaixo da metade do nível de saturação, $K/2$, e ela está diminuindo acima deste valor.

Note que o modelo de Pear-Verhulst é um caso especial da equação logística generalizado quando $\alpha = \beta = \gamma = 1$.

4.1.2 Equação de Von Bertalanffy

A pesca sempre foi uma atividade muito importante. Com o desenvolvimento tecnológico e leis de proteção ambiental muito brandas e omissas, várias espécies estão ameaçadas de extinção. Modelos matemáticos podem ser usados para medir o efeito das normas de controle da pesca, bem como determinar em que momento esta pode ocorrer. Um modelo matemático bastante conhecido nesta área é o de Von Bertalanffy, desenvolvido na década de trinta para descrever o crescimento de peixes [25]. Considerando $\alpha = 2/3$, $\beta = 1/3$ e $\gamma = 1$ na equação (4.1), a equação

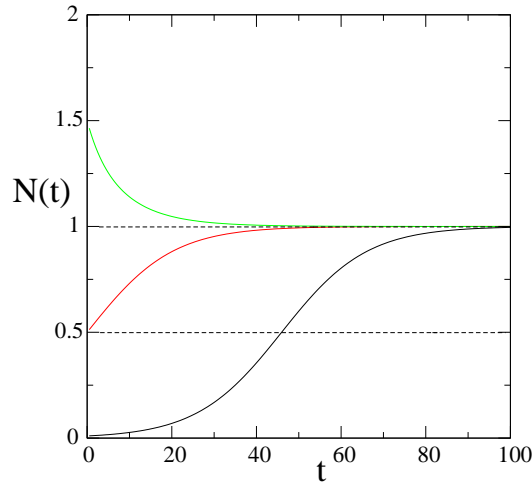


Figura 15: Soluções para taxa de crescimento do modelo de Verhulst, com $r = 0.5$, $K = 1$; as soluções tendem a afastar-se de 0 e tendem para 1 e os pontos de inflexão estão sobre a linha tracejada $N = 1/2$.

diferencial de Von Bertalanffy é

$$\frac{dN}{dt} = rN^{2/3} \left[1 - \left(\frac{N}{K} \right)^{1/3} \right], \quad (4.9)$$

sendo que o expoente $2/3$ está associado com uma relação alométrica entre o peso do peixe e sua superfície corporal [26]. Observe ainda que esta equação é um caso especial da equação diferencial de Bernoulli ¹.

Com o valor inicial N_0 , a solução da equação (4.9) é

$$N(t) = K \left[1 - \left[1 - \left(\frac{N_0}{K} \right)^{1/3} \right] e^{-(rt/3K^{1/3})} \right]. \quad (4.10)$$

¹Jakob Bernoulli (1654-1705) foi um grande matemático suíço que deu importantíssimas contribuições à geometria analítica, à teoria das probabilidades e ao cálculo de variações. A equação diferencial de Bernoulli é uma equação diferencial ordinária de primeira ordem e não linear da forma:

$$y' + P(x)y = Q(x)y^n,$$

sendo n um número qualquer. Veja Boyce de Prima [10].

Neste caso, o ponto de inflexão é dado por

$$N_{inf} = \frac{8}{27}K, \quad (4.11)$$

e a taxa de crescimento máxima é deduzida da fórmula (4.5)

$$\left(\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} \right)_{max} = \frac{4}{27}rK^{2/3}. \quad (4.12)$$

A equação de Von Bertalanffy não admite um valor real de N^* quando a taxa de crescimento relativa diminui não-linearmente com o aumento de N .

A Figura 16 mostra uma curva típica deste modelo e seu ponto de inflexão associado. (Os parâmetros são $r = 0.2$, $N_0 = 5$ e $K = 60$. A inflexão ocorre em aproximadamente $N_{inf} \approx 17.8$).

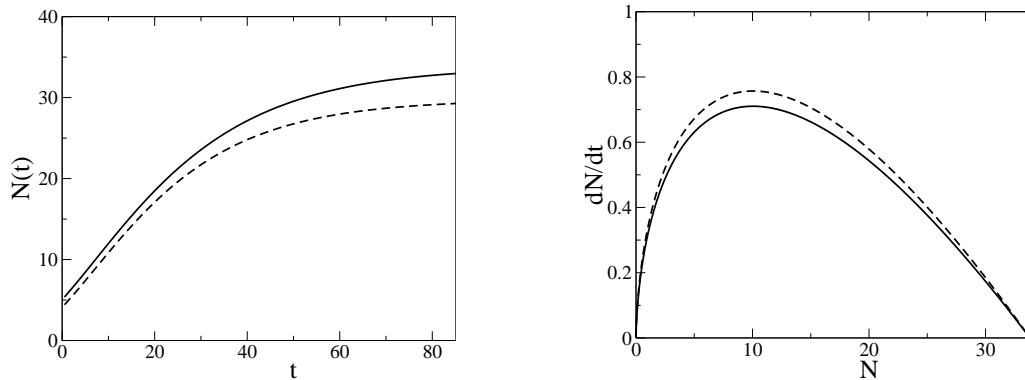


Figura 16: A esquerda temos a solução da equação diferencial de Von Bertalanffy que descreve a curva peso, $N(t)$, em função do tempo; A direita temos a taxa de crescimento do peso, dN/dt , versus a curva peso. Nos dois casos, os parâmetros para a curvas cheias são $r = 0.4587$, $K = 33.8157$, $N_0 = 5.060$ enquanto para as curvas tracejadas temos $r = 0.4888$, $K = 29.7580$, $N_0 = 4.1109$.

4.1.3 Equação de Richards

Em 1959, estendendo o modelo de Von Bertalanffy, Richards estuda o crescimento de plantas e ainda considera que a constante alométrica $2/3$ do modelo de Von Bertalanffy era muito restrita, pois este expoente poderia assumir diferentes

valores dependendo da natureza da população [6].

A generalização de Richards do modelo de crescimento de Bertalanffy é uma expressão matemática de uma hipótese concernente a causas essenciais do fenômeno de crescimento, de tal modo que os parâmetros no modelo têm pelo menos uma total interpretação biológica ou fisiológica. Sendo assim, Richards sugere a seguinte equação diferencial (que também deriva da equação de Bernoulli):

$$\frac{dN}{dt} = rN \left[1 - \left(\frac{N}{K} \right)^\beta \right]. \quad (4.13)$$

Começando com o valor N_0 a solução desta equação diferencial é

$$N(t) = \frac{KN_0}{\left[(K^\beta - N_0^\beta) e^{-r\beta t} + N_0^\beta \right]^{1/\beta}}. \quad (4.14)$$

Neste caso, o ponto de inflexão é dado por:

$$N_{inf} = \left(\frac{1}{1 + \beta} \right)^{1/\beta} K. \quad (4.15)$$

Dessa forma, para $\beta \rightarrow 0$ e $\beta \rightarrow \infty$, o ponto de inflexão atinge os valores fixos $N_{inf} = K/e$ e $N_{inf} = K$, respectivamente. A taxa de crescimento máxima é dada por:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{rK\beta}{(1 + \beta)^{1+1/\beta}}. \quad (4.16)$$

Conforme seja atribuído valores para o parâmetro β , o modelo de Richards pode representar várias leis de crescimento como, por exemplo, o modelo de Bertalanffy, onde $\beta = 2/3$, a função de crescimento molecular ou crescimento de Mitscherlich ² para $\beta = -1$ (sem inflexão). Dividindo a equação diferencial por β produz-se a curva de crescimento de Gompertz quando $\beta \rightarrow 0$ [12]. Para $\beta < -1$, N_{inf} torna-se

²Em 1930, Mitscherlich utilizou um princípio usado na economia (a produção se aproxima de um limite e o incremento na produção tende a zero), traduzindo-o em termos de crescimento biológico como “Lei dos efeitos dos fatores de crescimento” [27]. Essa lei diz que a taxa de crescimento dN/dt é proporcional à diferença entre o tamanho máximo (capacidade de sustento) e a própria variável de crescimento N . Sendo assim,

$$\frac{dN}{dt} = r(K - N) \Rightarrow N(t) = K(1 - e^{-rt}) \quad (N_0 = 0). \quad (4.17)$$

indefinido.

A Figura 17 ilustra 3 diferentes curvas de crescimento, e também a taxa de variação de crescimento da equação de Richards.

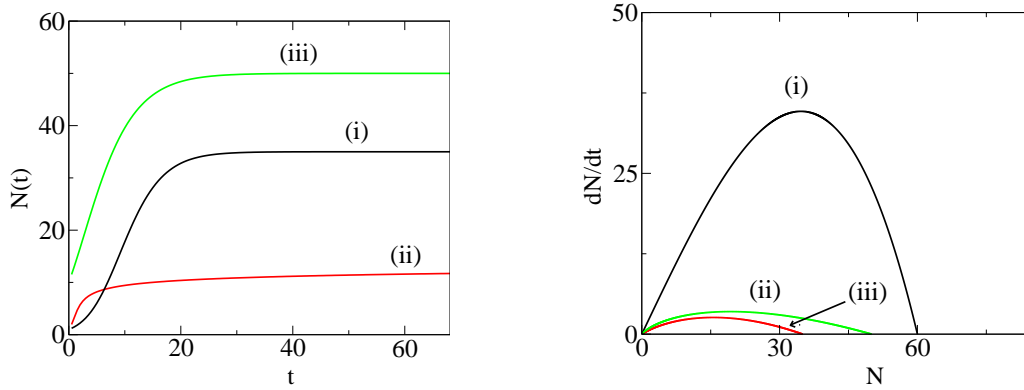


Figura 17: A esquerda temos a solução da equação diferencial de Richards que descreve o crescimento do tamanho $N(t)$, em função do tempo; A direita temos a taxa de crescimento, dN/dt , versus a N . Os parâmetros são: (i) $r = 0.5$, $K = 35$, $N_0 = 1$; (ii) $r = 1.5$, $K = 60$, $N_0 = 1$; (iii) $r = 2.0$, $K = 50$, $N_0 = 10$.

4.2 Modelo da Praga de Lagartas

Uma certa espécie de lagarta, do gênero *Choristoneura*, era responsável pela destruição de florestas do tipo *pinho* que habitam áreas da América do Norte. Este problema que ocorria especificamente no Oeste do Canadá, motivou Ludwig *et al* a formular um modelo matemático que descrevesse o crescimento destes insetos na presença de seus predadores naturais: os pássaros [28]. Para Ludwig *et al*, a densidade de lagartas, N , tem uma dinâmica modelada pela equação

$$\frac{dN}{dt} = r_B N \left(1 - \frac{N}{K_B} \right) - \beta \frac{N^2}{\alpha^2 + N^2} = f(N; r_B, K_B). \quad (4.18)$$

A constante K_B , *carrying capacity*, está relacionada com a densidade de foliagem (comida) das árvores e r_B representa a taxa de crescimento intrínseca das lagartas. Observe que o termo que corresponde à predação apresenta dois parâmetros: α e β . O primeiro parâmetro mede o ponto ou escala da densidade de lagartas onde a predação tem início; o segundo representa o limite superior dos predadores, quando $N \rightarrow \infty$. Uma das características desta predação é que ela satura para uma densidade de presa bastante alta; isto é, existe um limite superior para a taxa de mortalidade das lagartas devido a predação. O consumo de lagartas pelos pássaros é limitado pela saturação, e o número de pássaros é limitado pelo seu comportamento territorial. Similarmente, os parasitas têm uma baixa capacidade de busca o que previne uma rápida expansão de sua população durante um surto. Portanto seu impacto não aumenta apreciavelmente com o aumento da densidade de inseto.

O primeiro passo na análise deste modelo é identificar os pontos de equilíbrio, quando $dN/dt = 0$, e determinar sua estabilidade. Os valores de equilíbrio de N devem satisfazer

$$r_B N \left(1 - \frac{N}{K_B} \right) - \beta \frac{N^2}{\alpha^2 + N^2} = 0. \quad (4.19)$$

Claramente, $N = 0$ é uma solução. Se N for pequeno (próximo de zero), o primeiro termo (crescimento) domina o segundo termo (predação). A derivada dN/dt é positiva para N ligeiramente maior do que zero, e portanto $N = 0$ é um equilíbrio instável. As outras raízes da equação (4.19) satisfazem

$$r_B \left(1 - \frac{N}{K_B} \right) - \beta \frac{N}{\alpha^2 + N^2} = 0. \quad (4.20)$$

O número de raízes desta equação depende de quatro parâmetros r_B , K_B , β e α . Veja na equação (4.18) que α e K_B têm a mesma dimensão de N , enquanto r_B tem dimensão de $(\text{tempo})^{-1}$ e β tem dimensão de $N (\text{tempo})^{-1}$. Vamos combinar estes parâmetros para reescrevermos a equação acima com novos parâmetros adimensionais. Definindo os novos parâmetros por

$$\mu = \frac{N}{\alpha}, \quad R = \frac{\alpha r_B}{\beta}, \quad Q = \frac{K_B}{\alpha} \quad (4.21)$$

e substituindo-os na equação (4.20), temos

$$R \left(1 - \frac{\mu}{Q} \right) = \frac{\mu}{1 + \mu^2}, \quad (4.22)$$

sendo que o lado esquerdo desta equação (uma reta com respeito a R e Q) é a taxa de crescimento *per capita* da variável adimensional μ (com respeito ao tempo adimensional $\tau \equiv (\beta/\alpha)t$), enquanto que o lado direito corresponde à taxa de mortalidade *per capita* devido à predação, também adimensional. Os pontos onde estas curvas se interceptam correspondem ao equilíbrio não nulo de μ (e equivalentemente, N), como mostra a Figura 18; o número e a localização destas intersecções dependem dos dois parâmetros R e Q . A Figura 18 mostra o caso quando há três equilíbrios,

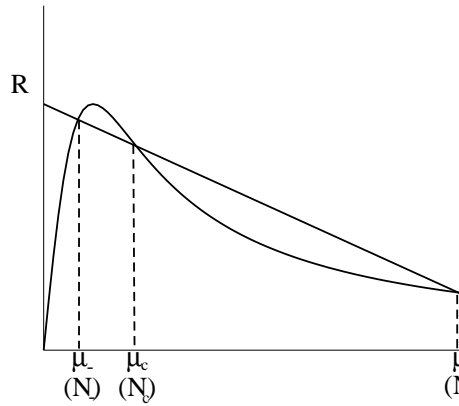


Figura 18: Para a densidade de lagarta, os pontos de equilíbrio estáveis ocorrem em μ_- (refúgio), μ_+ (surto) e o equilíbrio instável ocorre em μ_c ; note que estes pontos são dados pela intersecção das curvas $R(1 - \mu/Q)$ e $\mu/(1 + \mu^2)$.

indicados pelos valores μ_- , μ_c e μ_+ . Embora a equação (4.22) e a Figura 18 estejam em termos da variável μ , podemos mudar para variável original N lembrando que elas diferem apenas por um fator constante, $1/\alpha$.

A dinâmica do sistema pode ser visualizada na Figura 18 imaginando que inicialmente R diminui com Q fixo. Neste caso, a reta gira no sentido anti-horário em torno de Q . Então, os pontos fixos N_+ e N_c aproximam-se um do outro e eventualmente coalescem em uma bifurcação sela-nó (Seção 3.2.2) quando a linha intercepta

a curva tangencialmente. Depois da bifurcação, o único ponto de equilíbrio permanente, além de $N = 0$, claro, é N_- . Argumento geométrico similar mostra que os pontos N_- e N_c podem coalescer e aniquilar-se quando R aumenta.

Como já foi observado $N = 0$ é instável, e o tipo de estabilidade muda quando olhamos ao longo do eixo μ . Portanto, N_- e N_+ são estáveis, pois $\partial f/\partial\mu < 0$, enquanto N_c é linearmente instável, pois $\partial f/\partial\mu > 0$, como pode ser visto intuitivamente na Figura 19. O menor ponto estável, N_- , é chamado de nível de “refúgio” da população das lagartas. Por outro lado, o maior valor estável, N_+ , é o nível de “surto” ou o *outbreak*. Sob o ponto de vista do controle de peste, a população de-

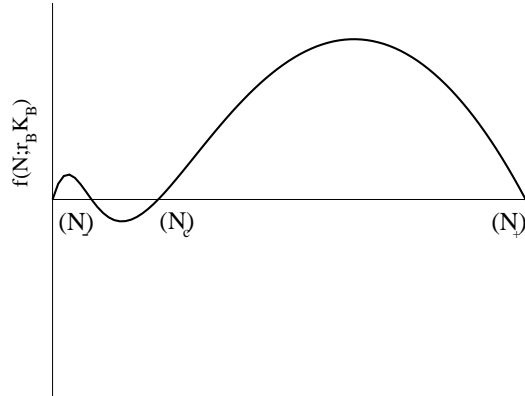


Figura 19: Estados de equilíbrio da função $f(N; r_B, K_B)$.

veria ser mantida em N_- e longe de N_+ . O destino do sistema é determinado pela condição inicial N_0 ; um surto da população das lagartas ocorre se e apenas se $N_0 > N_c$. Neste sentido o equilíbrio instável N_c tem um papel de “chave”.

Um surto de lagartas também pode ser provocado por uma bifurcação sela-nó. Se o par R e Q flutuarem de tal forma que o ponto N_- desapareça, então a população saltará repentinamente para o nível N_+ . A situação agrava pelo chamado efeito histerese, ou seja, mesmo se os parâmetros são restaurados para os valores de antes do surto, a população não retornará ao nível de refúgio.

Os valores críticos de R e Q onde o sistema sofre a bifurcação sela-nó são ilustrados pelas curvas da Figura 20. Estas curvas são obtidas onde as raízes da

equação (4.22) coalescem e desaparecem; isto é, quando a linha $R(1-\mu/Q)$ intercepta a curva $\mu/(1+\mu^2)$ tangencialmente. Atendendo a estas condições, as curvas são [28]

$$R = \frac{2\mu^3}{(1+\mu^2)^2}, \quad Q = \frac{2\mu^3}{\mu^2-1}. \quad (4.23)$$

A condição $Q > 0$ implica que μ deve ser restrito a $\mu > 1$.

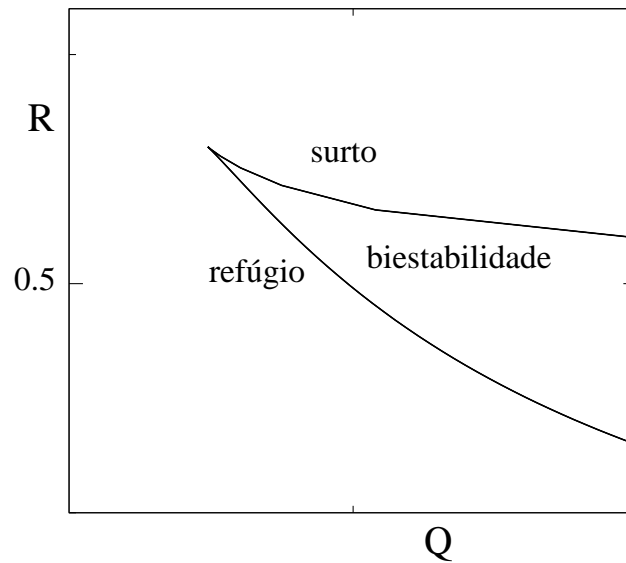


Figura 20: As curvas representam a região dos parâmetros (R, Q) onde ocorre bifurcação no problema das lagartas.

A duas curvas (4.23) definem a curva de bifurcação. Para cada $\mu > 1$, representamos o ponto $(R(\mu), Q(\mu))$ no plano (R, Q) . As diferentes regiões na Figura 20 são nomeadas de acordo com o ponto estável correspondente que existe. O nível de refúgio N_- da lagartas é o único estado estável para R pequeno, e o nível N_+ é o estado estável para R grande. Na região “biestável”, ambos os estado existem. Este resultado pode ser considerado fruto de um fenómeno chamado de *catástrofe “cusp”*³

Os valores plausíveis dos parâmetros R e Q são melhores discutidos por Ludwig

³No sítio <http://www.societyforchaostheory.org/tutorials/> há uma boa explicação deste fenómeno dado pelo professor Dr. Lucien Dujardin com animações em Java.

[28]. De acordo com Ludwig, R aumenta quando a floresta cresce, enquanto Q permanece fixo. Note que neste modelo não foi considerado a dinâmica das árvores e nem a distribuição espacial das lagartas assim como sua possível dispersão - veja Murray [2] para um tratamento deste aspecto.

4.3 Modelo de Lotka-Volterra

Nesta Seção, vamos considerar um modelo de interação presa-predador proposto independentemente pelo biofísico Alfred J. Lotka (1925) e pelo matemático Vito Volterra (1926). O modelo de Lotka-Volterra para uma população $N(t)$ de presa e uma população $P(t)$ de predador no tempo t é [2]

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = N(a - bP) \\ \frac{dP}{dt} = P(cN - d) \end{cases}, \quad (4.24)$$

sendo a , b , c e d constantes positivas.

Note que sem o termo de predação a presa cresce na forma malthusiana; isto é, aN . No entanto, o efeito da predação é reduzir a taxa de crescimento *per capita* da presa por um termo que é proporcional à população de presa e predador; isto está representado pelo termo $-bNP$ na primeira equação. A taxa de crescimento da população de predador é proporcional à disponibilidade de presa, assim como o tamanho da população de predador; isto é dado pelo termo cNP na segunda equação. Ainda nesta equação, podemos observar que na ausência de presa para sustentar o predador, o mesmo decairá exponencialmente, e isto está representado pelo termo $-dP$. Embora essas equações sejam bem simples, elas caracterizam uma grande classe de problemas. Nosso objetivo aqui é determinar o comportamento qualitativo das soluções (trajetórias) do sistema (4.24) para valores iniciais positivos arbitrários de N e P .

Para facilitar nossa análise, vamos definir variáveis adimensionais e reescrever a equação (4.24) da seguinte forma

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1 - y) \\ \frac{dy}{dt} = \gamma y(x - 1) \end{cases}, \quad (4.25)$$

com as seguintes definições

$$x = \frac{cN(t)}{d}, \quad y = \frac{bP(t)}{a}, \quad \tau = at, \quad \gamma = \frac{d}{a}. \quad (4.26)$$

Os pontos de equilíbrio das equações (4.25) são soluções da equação algébrica

$$x(1 - y) = 0, \quad y\gamma(x - 1) = 0,$$

isto é, os pontos $(0, 0)$ e $(1, 1)$. Vamos examinar, primeiro, as soluções do sistema linear correspondente perto de cada ponto de equilíbrio usando os métodos discutidos no capítulo 2.

Próximo da origem, o sistema linear correspondente é

$$\frac{d}{d\tau} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \approx \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \gamma \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}. \quad (4.27)$$

Os autovalores e autovetores são

$$\begin{aligned} \lambda_1 = 1, \quad \mathbf{r}_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}, \\ \lambda_2 = -\gamma, \quad \mathbf{r}_2 = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}, \end{aligned} \quad (4.28)$$

de modo que a solução geral é

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = c_1 \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} e^\tau + c_2 \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} e^{-\gamma\tau}. \quad (4.29)$$

Logo, a origem é um ponto de sela e, portanto, instável. A entrada no ponto de sela é através do eixo dos y ; todas as outras trajetórias se afastam de uma vizinhança do ponto crítico.

Vamos analisar agora a estabilidade do ponto $(1, 1)$ fazendo $x = 1 + u$

e $y = 1 + v$. Desse modo, o sistema correspondente será

$$\frac{d}{d\tau} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \approx \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \gamma & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}. \quad (4.30)$$

Os autovalores deste sistema são $\lambda = \pm i\sqrt{\gamma}$, de modo que o ponto de equilíbrio é um centro (estável) para o sistema linear. Para obter as trajetórias do sistema (4.30), podemos dividir a segunda equação pela primeira para encontrar

$$\frac{dv}{du} = -\frac{v}{\gamma u} \quad (4.31)$$

ou

$$\gamma u du + v dv = 0,$$

que resulta em

$$\gamma u^2 + v^2 = k, \quad (4.32)$$

sendo k é uma constante de integração não negativa. Assim, as trajetórias do sistema linear são elipses centradas no ponto equilíbrio e um tanto alongadas (dependendo de γ) na direção horizontal.

Vamos voltar para o sistema não-linear (4.25). Observe que ele pode ser reduzido a uma única equação,

$$\frac{dx}{dy} = \frac{x(1-y)}{\gamma y(x-1)}. \quad (4.33)$$

Esta equação é separável e tem solução

$$\gamma x + y - \ln yx^\gamma = H, \quad (4.34)$$

sendo H uma constante de integração.

A Figura 21 mostra um retrato de fase para o sistema não-linear (4.25). Note que as trajetórias são curvas fechadas, para γ fixo, em torno do ponto de equilíbrio $(1, 1)$. Para algumas condições iniciais, a trajetória representa pequenas variações em x e y em torno do ponto de equilíbrio e tem uma forma quase-elíptica, como

sugere o sistema linear. Para outras condições iniciais, as variações em x e y são mais pronunciadas e a forma da trajetória é ligeiramente diferente de uma elipse.

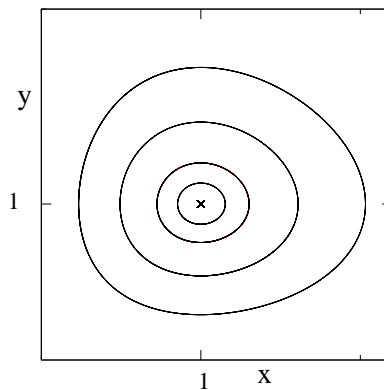


Figura 21: Um retrato do espaço de fase mostrando as trajetórias do sistema presa-predador (4.25).

Na Figura 22, temos a dependência de x e y em τ para um conjunto típico de condições iniciais. Observe que x e y são funções periódicas de τ ; com efeito, já que as trajetórias são curvas fechadas. Além do mais, a oscilação da população predadora vem depois da oscilação de presas, e quando se tem um estado no qual ambas as populações são relativamente pequenas, há primeiro um aumento no número de presas, já que há poucos predadores e, portanto, com comida abundante, a população de predadores também cresce. O efeito disso é um aumento na caça fazendo a população de presas decair e, em consequência da disponibilidade menor de comida, a população de predadores também decai e o sistema retorna aonde tudo começou.

Podemos usar o sistema linear (4.30) quando os desvios são pequenos em torno do ponto de equilíbrio $(1, 1)$ para fazermos uma análise mais detalhada das variações cíclicas da população de presas e predadores. A solução do sistema (4.30) pode ser escrita na forma

$$u(\tau) = k \cos(\sqrt{\gamma}\tau + \phi), \quad (4.35)$$

$$v(\tau) = k \text{sen}(\sqrt{\gamma}\tau + \phi), \quad (4.36)$$

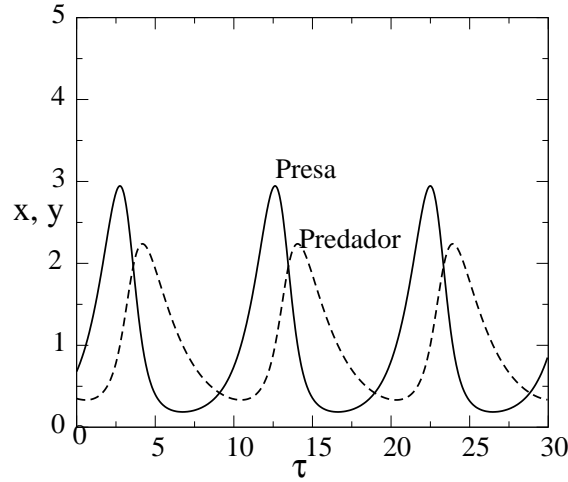


Figura 22: Variações nas populações de presas e predadores em relação ao tempo para o sistema (4.25), com $\gamma = 0.5$ e condições iniciais $x(0) = 0.68$ e $y(0) = 0.35$.

sendo que as constantes k e ϕ são determinadas pelas condições iniciais. Portanto,

$$x(\tau) = 1 + k \cos(\sqrt{\gamma}\tau + \phi), \quad (4.37)$$

$$y(\tau) = 1 + k \text{sen}(\sqrt{\gamma}\tau + \phi). \quad (4.38)$$

Estas soluções são boas aproximações para as trajetórias quase-elípticas perto do ponto crítico $(1, 1)$. Além disso, elas são periódicas de período $2\pi/\sqrt{\gamma}$. Em termos das dimensões (4.26) este período é $T = 2\pi\sqrt{a/d}$. Como vemos, esse período depende somente das taxas de crescimento linear, a , da presa e da taxa de mortalidade, d , dos predadores e independe das condições iniciais.

Como destaca Murray [2], existem várias observações do modelo de Lotka-Volterra na natureza. Um exemplo clássico disso é a abundância de lincés e de lebres, registrado pela Companhia Hudson Bay do Canadá e ilustrado na Figura 23. Observe que quando o tamanho da população de lebres aumenta existe mais comidas para os lincés comerem. Como resultado a população de lincés também aumenta. A população de lincés maior matará mais lebres o que causará uma diminuição na população de lebres. Isto também acarretará uma diminuição na população dos lincés. Portanto, os dados da Hunson Bay nos mostra uma rasoável imagem da interação presa-predador no período 1845-1935, sendo que a principal característica desta imagem é o comportamento periódico ou quase-periódico de

ambas as populações.

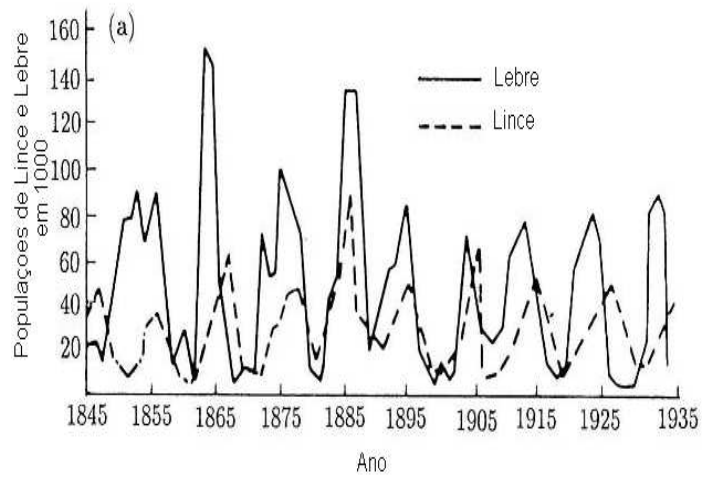


Figura 23: Flutuações na população de lince e lebre como indicado pela Companhia Hudson Bay. Fig. retirada da ref. [2].

5 *Dinâmica Populacional com Suprimento Variável de Alimento*

Tanto em condições naturais quanto em laboratório, o suprimento de alimento é um aspecto essencial da dinâmica de populações. Um suprimento limitado de alimento parece ser uma característica essencial de qualquer modelo de dinâmica de populações capaz de descrever um estado estacionário. A representação clássica de tal capacidade de suporte é o termo não-linear de “Verhulst” (Seção 4.1.1). Neste capítulo, vamos apresentar um modelo de crescimento de populações em que o comportamento estacionário e a dinâmica do sistema são determinados pelas condições no suprimento de alimento, sendo que iremos tratá-la de duas formas: constante e periódica.

5.1 Modelo

Em nosso modelo, consideramos uma população de indivíduos idênticos que reproduzem-se assexuadamente, e que morrem na ausência de alimento. Não há presença de doenças ou processos de outra natureza agindo, tal que dado alimento suficiente, um organismo continua a viver e reproduzir indefinidamente. A regra para sobrevivência é muito simples. Em um certo intervalo de tempo τ , um organismo é capaz de ingerir uma quantidade unitária de alimento. Se ele continuar ingerindo esta quantidade ele sobrevive, do contrário ele morre. Assumimos que as unidades de alimento são distribuídas aleatoriamente no espaço com densidade uniforme, tal

que o número de unidades em um volume V segue uma distribuição de Poisson¹ com média Vf , sendo f a concentração. Assumindo que um organismo é capaz de encontrar um volume v durante um tempo τ , a probabilidade que ele encontre uma unidade de alimento é $1 - e^{-f}$, onde adotamos v como uma unidade de volume. Esta situação aplica-se na ausência de competição com outros organismos pelo alimento. Se existem ρ organismos por unidade de volume, supomos que o volume acessível atingido por organismo durante um intervalo de tempo τ é v/ρ , que leva à uma probabilidade de sobrevivência de $1 - e^{-f/\rho}$.

A reprodução exige, em geral, mais sustento do que uma mera sobrevivência. Para incorporar este aspecto numa forma simples, supomos que os indivíduos capazes de encontrar duas (ou mais) unidades de alimento num tempo τ consomem exatamente duas unidades, e reproduzem-se a uma taxa λ . Adotando τ como um tempo unitário, as equações de movimento para densidade de população ρ e de alimento f são:

$$\frac{d\rho}{dt} = \rho \left[-e^{-f/\rho} + \lambda \left(1 - e^{-f/\rho} - \frac{f}{\rho} e^{-f/\rho} \right) \right] \quad (5.1)$$

e

$$\frac{df}{dt} = -\rho \left[\frac{f}{\rho} e^{-f/\rho} + 2 \left(1 - e^{-f/\rho} - \frac{f}{\rho} e^{-f/\rho} \right) \right] - \kappa f + F(t). \quad (5.2)$$

O primeiro termo na equação para ρ representa a mortalidade dos indivíduos

¹A distribuição de Poisson é sem dúvida de grande importância para Estatística. Ela expressa, por exemplo, a probabilidade de um certo número de eventos ocorrerem num dado período de tempo, caso estes ocorram com uma taxa média conhecida e caso cada evento seja independente do tempo decorrido desde o último evento. A distribuição foi descoberta por Siméon-Denis Poisson (1781-1840) e publicada, conjuntamente com a sua teoria da probabilidade, em 1838 no seu trabalho *Recherches sur la probabilité des jugements en matières criminelles et matière civile* (“Inquérito sobre a probabilidade em julgamentos sobre matérias criminais e civis”). Ela também pode ser usada para um número de eventos em outros intervalos específicos tais como distância, áreas ou volumes. Se a taxa média do número de ocorrências no intervalo considerado é λ , então a probabilidade que exista exatamente n ocorrências é igual a

$$p(n; \lambda) = \frac{\lambda^n e^{-\lambda}}{n!}.$$

Veja I. J. Good, Some Statitlcal Aplication of Poisson’s Work, *Statist. Sci.* 1 (2) (1986), 157-180.

que não encontram alimento; o segundo representa a reprodução a uma taxa λ . (Note que a quantidade entre parênteses representa a probabilidade dos indivíduos encontrarem duas ou mais unidades de alimento.) Os termos multiplicados a $-\rho$ na equação para f representam o consumo, enquanto $F(t)$ é a taxa de inserção em unidades de comida por unidade de tempo e área. O termo $-\kappa f$ representa uma depleção espontânea que pode significar, por exemplo, a quantidade de alimento estragada via oxidação ou consumida por outras espécies.

Veja que nosso modelo representa uma situação bastante simples, ou seja, incluímos apenas duas variáveis dependentes: a densidade de população, ρ , e a densidade de alimento, f , que representa o recurso. Nosso objetivo aqui é descrever o crescimento de uma população “hipotética” de uma única espécie, em um ambiente em que o alimento é o fator que limita esse crescimento, através das equações (5.1) e (5.2). Podemos dizer que este modelo não é destinado para fornecer uma descrição detalhada do crescimento de população, mas ao invés disso ele pode ser útil para nos dar as principais características e propriedades de uma maneira tanto quantitativa quanto qualitativa, considerando o sistema população-alimento.

Entre diversos modelos de crescimento de populações na literatura, são poucos os que consideram o sistema população-alimento. Poderíamos dizer que o modelo de Lotka-Volterra (Seção 4.3), embora não seja especificamente um sistema população-alimento, apresenta um comportamento no sentido descrito pelas equações (5.1) e (5.2), sendo a presa tratada como o alimento fornecida ao predador. Existe ainda o modelo de Gallopin [3], que descreve uma população recebendo recursos (input) e fornecendo biomassa (output) como resposta. Em seu modelo, Gallopin considera o ambiente limitado (e constante) e os recursos como os únicos fatores que podem alterar o tamanho da população (veja o Apêndice A).

Muitas variações e refinamentos do (nosso) modelo definido pelas equações (5.1) e (5.2) são, claro, possíveis. Poderíamos, por exemplo, introduzir uma taxa de mortalidade intrínseca adicionando um termo $-\mu\rho$ no lado direito da equação (5.1), ou impondo uma idade mínima para a reprodução. Tudo isso parece interessante, no entanto, vamos estudar o sistema (5.1) e (5.2), primeiro o modelo mínimo (com $\kappa = 0$), e finalmente com $\kappa \neq 0$.

5.2 Estados Estacionários

O estado estacionário de um sistema, como vimos nos capítulos 2 e 4, é definido como o estado em que todas as taxas de variações, aqui população e alimento, são nulas, ou seja, o estado para o qual o sistema tem valores que permanecem constantes com o transcorrer do tempo. Se o sistema está no estado estacionário, então $d\rho/dt = df/dt = 0$, e as equações (5.1) e (5.2) reduzem-se a:

$$0 = \rho \left[-e^{-f/\rho} + \lambda \left(1 - e^{-f/\rho} - \frac{f}{\rho} e^{-f/\rho} \right) \right] \quad (5.3)$$

$$0 = F(t) - \rho \left[\frac{f}{\rho} e^{-f/\rho} + 2 \left(1 - e^{-f/\rho} - \frac{f}{\rho} e^{-f/\rho} \right) \right] - \kappa f. \quad (5.4)$$

A segunda equação mostra que a única condição de estacionariedade é quando a taxa de comida que entra no sistema, $F(t)$, é uma constante. Vamos denominar as quantidades estacionárias por barras e definir $r \equiv \bar{f}/\bar{\rho}$. Assim, com a condição $F(t) = F_0$, as equações (5.3) e (5.4) implicam em:

$$e^{-r} = \frac{\lambda}{1 + \lambda(1 + r)}. \quad (5.5)$$

e

$$\bar{f} = \frac{r[1 + \lambda(1 + r)]}{2 + \lambda r} F_0. \quad (5.6)$$

Agora temos as condições necessárias para obtermos os estados estacionários com o fornecimento constante de alimento. Note que isso não será uma tarefa trivial porque, em geral, para obtermos as soluções estacionários é requerido resolvermos a equação transcendental (5.5).

5.2.1 Comportamento do modelo nos limites

Métodos de encontrar soluções exatas tanto para equação (5.5) quanto para equações (5.1) e (5.2) não existem. No entanto, algumas propriedades do modelo podem ser discutidas sem o conhecimento da solução explícita, como por exemplo, suas propriedades próximas dos limites das densidade de população e alimento, ou o efeito do parâmetro sobre os valores estacionários (Seção 3.2).

Se conhecermos o valor de f , a equação diferencial (5.1) descreve o comportamento de ρ . Para $\rho \neq 0$, podemos considerar o caso em que o alimento é muito escasso ($f \rightarrow 0$). Assim, $e^{-f/\rho} \rightarrow 1$, e a equação (5.1) reduz-se a:

$$\rho(t) = \rho(0)e^{-t}. \quad (5.7)$$

Portanto, a densidade de indivíduos decresce exponencialmente quando o alimento disponível é muito escasso. Note também que se a população for muito grande, e f pequeno, ρ também decai exponencialmente.

Se o alimento for muito abundante ($f \rightarrow \infty$, mas ρ limitado), então $e^{-f/\rho} \rightarrow 0$, e da (5.1) temos que

$$\rho(t) = \rho(0)e^{\lambda t}, \quad (5.8)$$

que é a famosa lei de Malthus (Seção 4.1), lembrando que λ é positivo.

Vamos agora analisar o comportamento dos estados estacionários no limite do parâmetro λ . Observe que quando $\lambda \rightarrow 0$, temos $r \approx -\ln \lambda$, levando a

$$\bar{f} \simeq \frac{|\ln \lambda|}{2} F_0, \quad \bar{\rho} \rightarrow \frac{F_0}{2}, \quad \text{para } \lambda \rightarrow 0. \quad (5.9)$$

No limite oposto, a equação (5.5) implica $r \simeq \sqrt{\lambda/2}$, dando

$$\bar{f} \rightarrow F_0, \quad \bar{\rho} \simeq \sqrt{\frac{\lambda}{2}}, \quad \text{para } \lambda \rightarrow \infty. \quad (5.10)$$

Estes comportamentos limites são evidentes na Figura 24, que mostra $\bar{\rho}$ e \bar{f} em função de λ para $F_0 = 1$.

5.2.2 Estabilidade das soluções estacionárias

A estabilidade linear da solução estacionária pode ser determinada da forma mais comum (Seção 2.3.1), escrevendo $\rho = \bar{\rho} + \eta$ e $f = \bar{f} + \xi$, com $\eta \ll 1$ e $\xi \ll 1$. Substituindo estas expressões nas equações (5.1) e (5.2) e retendo apenas os termos

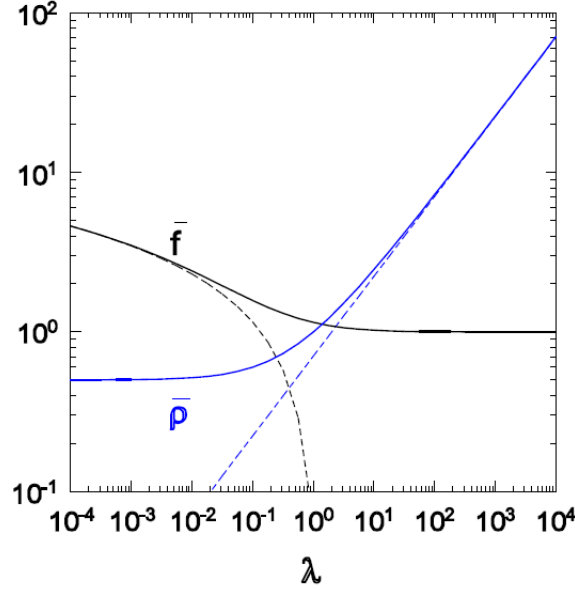


Figura 24: Densidades estacionárias de alimento e indivíduos versus a taxa de reprodução λ considerando uma entrada estacionária de alimento a taxa $F_0 = 1$.

lineares, temos

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \eta \\ \xi \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -(1 + \lambda r)re^{-r} & (1 + \lambda r)e^{-r} \\ -2 + (2 + 2r + r^2)e^{-r} & -(1 + r)e^{-r} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \eta \\ \xi \end{pmatrix}. \quad (5.11)$$

Esta forma matricial é análoga àquela que usamos no modelo de presa-predador de Lotka-Volterra (Seção 4.3). As soluções não triviais satisfazem a condição

$$|A - \lambda I| = 0, \quad (5.12)$$

sendo A a matriz evolução. A equação (5.12) dá origem a uma equação característica quadrática, cujas soluções Λ_{\pm} são simplesmente os autovalores da matriz A ; eles possuem uma parte real negativa, e são conjugados complexos para $\lambda \leq 10.225$. A estabilidade da solução estacionária $(\bar{\rho}, \bar{f})$ é determinada pelo sinal da parte real de $|\Lambda_{\pm}|$. Quando $\lambda \rightarrow 0$, os autovalores aproximam-se de $\Lambda_{\pm} = -\lambda \ln \lambda \pm i\sqrt{2\lambda}$. Neste caso $\Re \Lambda_{\pm} < 0$, e o estado $(\bar{\rho}, \bar{f})$ é estável; além disso, Λ_{\pm} complexo neste limite implica presença de oscilações amortecidas nas soluções, como mostra a Figura 25.

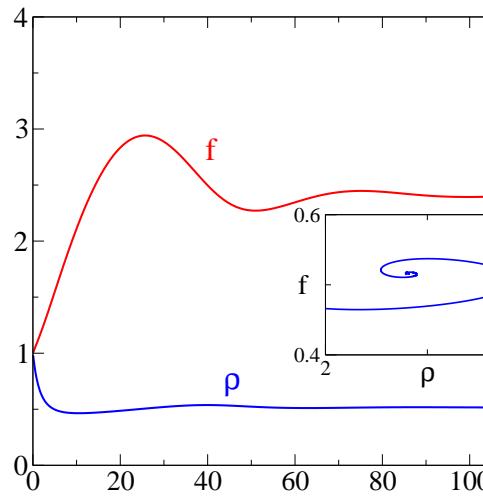


Figura 25: Densidades de comida e população versus o tempo para $\lambda = 0.01$, $F_0 = 1$; note que a solução apresenta oscilações amortecidas antes de atingir o estado estacionário. No gráfico menor está a trajetória no plano $\rho - f$.

5.2.3 Simulações

No sentido de mostrar o comportamento do modelo para diferentes condições, integramos numericamente as equações (5.1) e (5.2) usando um programa computacional em linguagem FORTRAN. Em todos os casos, usamos o método Runge Kutta de 4a. ordem (Seção 2.4.3) para integração numérica com passos fixos de $h = 0.01$. (A rotina de integração encontra-se no Apêndice B.)

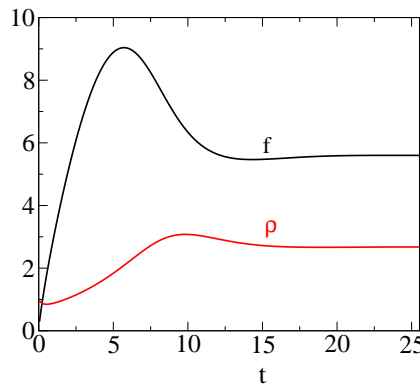


Figura 26: Comportamento das densidades de alimento e indivíduos versus o tempo para $\lambda = 0.2$, $F_0 = 4.0$, $\rho_0 = 1.0$, e $f_0 = 0.1$.

A Figura 26 mostra o comportamento da população e alimento para uma taxa constante de comida. No início, o alimento acumula, porque a população é muito pequena para poder ingerir o alimento na mesma taxa que ela entra. O resultado disso é que a população supera seu valor estacionário, até ela consumir o alimento acumulado, e então ela declina até atingir o seu tamanho estacionário que pode ser mantido com um dado *input* de alimento.

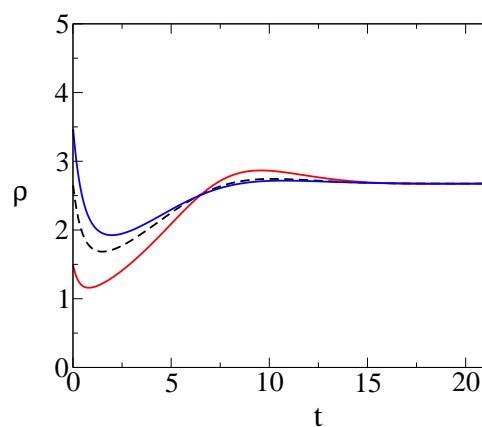


Figura 27: Variação de ρ com $F_0 = 4$, e $\lambda = 0.2$; os valores são: de baixo para cima $\rho = 1.5$, $\rho = \bar{\rho} \simeq 2.67$, e 3.5.

A Figura 27 mostra a variação de ρ para $\lambda = 0.2$, e $F_0 = 4.0$. Utilizamos três valores: ρ maior, menor e igual ao seu valor estacionário, como indica o gráfico. Note que para o valor menor, a população supera seu valor estacionário e depois decai.

5.3 Sem suprimento de alimento

Vamos agora considerar o comportamento temporal quando uma pequena população é introduzida num meio onde o suprimento de alimento é cortado num instante $t = 0$, sem abastecimento para $t > 0$. Observamos que no estágio inicial da evolução, a população deve crescer exponencialmente, a uma taxa λ , enquanto que para instantes posteriores ela deve decair a uma taxa unitária. Entre estes regimes a

densidade de população atinge um máximo. Estas características são ilustradas na Figura 28. Os resultados para $\kappa > 0$ são qualitativamente similares a este; de fato, espera-se apenas que a população decaia mais rapidamente. Este é um fenômeno típico de invasão de pragas como roedores (ratos) ou alguns invertebrados (lagartas, tamanduá da soja), onde existe comida disponível num dado instante e sem reposição no instante posterior.

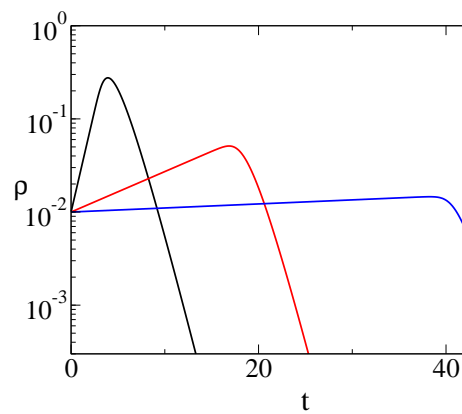


Figura 28: Densidade de indivíduos versus o tempo para $\rho(0) = 0.01$, $f_0 = 1$, e $F_0 = 0$. Da direita para esquerda: $\lambda = 1$, 0.1 , e 0.01 .

5.4 Suprimento periódico de alimento

O modelo nos permite fazer uma análise de seu comportamento quando consideramos o suprimento de alimento periódico; isso representaria, por exemplo, um ciclo sazonal de alimento. Vamos considerar que a função representando a entrada de alimento seja do tipo $F(t) = 1 + \cos \omega t$, e normalizamos o tempo para o período $T = 2\pi/\omega = 100$. Estamos interessados, primeiramente, na dinâmica depois dos transientes iniciais; as condições iniciais são: $f(0) = 1.0$, $\rho(0) = 0.1$.

A Figura 29 mostra a evolução das equações (5.1) e (5.2), com $\kappa = 0$, e as trajetórias no plano de $f - \rho$ para $\lambda = 0.60$. Note na figura que o comportamento

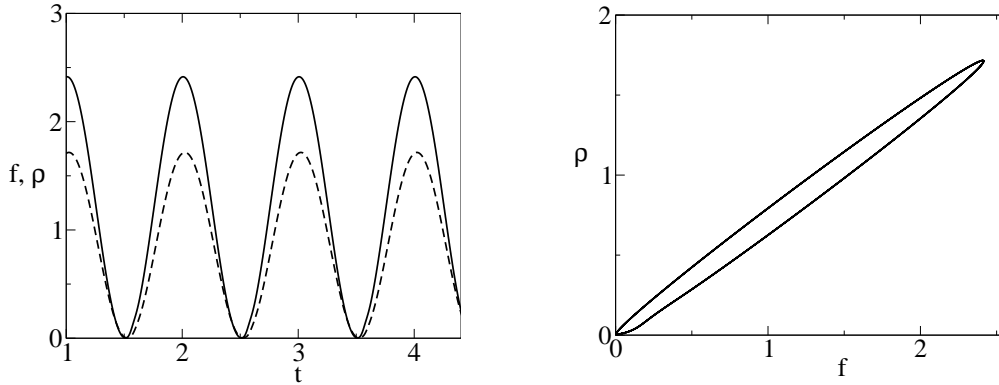


Figura 29: Evolução temporal de f (linha pontilhada) e $\rho(t)$ (linha sólida) para $\lambda = 0.60$, $\rho = 0.01$, e $f_0 = 1.0$. O gráfico a direita representa a trajetória fechada no plano $f - \rho$.

dinâmico das densidades f e ρ são periódicos ao longo do tempo, e com período T ; de fato isso ocorre porque estamos lidando com um sistema forçado periodicamente. Isso sempre ocorre para valores grandes de λ . Se diminuirmos λ , vai chegar um ponto em que o período das densidades dobrará, triplicará, etc; isso significa que o sistema sofreu uma bifurcação (veja Seção 3.3.2). Devemos mencionar que a primeira bifurcação ocorre para $\lambda \approx 0.08$. Notando que, com o suprimento de alimento abundante, o tempo para a população dobrar, dado pela equação (5.8), é:

$$t_2 = \frac{\ln 2}{\lambda}. \quad (5.13)$$

Assim, temos que $t_2 \approx 9$, ou seja, $t_2 \approx T/11$. Nas subseqüentes bifurcações, λ é menor e t_2 é da ordem de $T/5$, ou maior. Então, se interpretamos T como um ano, este valor de λ corresponde a um tempo de dobramento da população de aproximadamente 1 ou 2 meses. Talvez certos insetos ou roedores reproduzem-se neste tempo característico. Por outro lado, T pode representar um dia, por exemplo no ciclo diurno da flora intestinal de um animal que faz uma refeição grande por dia. Neste caso, t_2 corresponde a 2 - 4 horas, que parece razoável para certas bactérias.

A Tabela 5 ilustra um resumo com os períodos, T , em cada ciclo com seu correspondente valor de λ . Para valores pequenos de λ , se a série é periódica, vamos ter um cenário que se repete ao longo do tempo. Podemos determinar o período visualizando o gráfico dos máximos ou mínimos de ρ , como mostra a Figura 30.

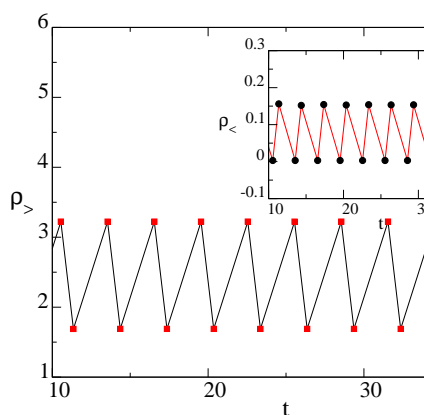


Figura 30: Seqüência de máximos e mínimos (gráfico menor) de ρ , para $\lambda = 0.034675$. Note nesta seqüência que o período de ρ é 3; note que $\rho(t) = \rho(t \pm T)$.

Pela diversidade de fenômenos que podem surgir quando lidamos com sistemas de equações diferenciais não-lineares, do tipo (5.1) e (5.2), questionamos se nosso modelo apresenta a cascata de duplicação de período visto no final do capítulo 3. De fato, o comportamento mais interessante que observamos é quando os valores de λ são pequenos (para o qual o tempo de relaxação é menor e envolve oscilações amortecidas). Nesta região de λ , o sistema atinge regimes caóticos e isto ocorre via bifurcações (veja Seção 3.3.2). Diminuindo o parâmetro λ , identificamos, para um certo valor λ_1 , que o ponto fixo torna-se instável e o ciclo duplicado assume o papel de um atrator. (Isto é similar a bifurcação de forquilha visto na Seção 3.2.3, porém ela agora descreve como os ciclos, ao contrário dos estados de equilíbrio, perdem sua estabilidade).

Tabela 5: Ciclos com períodos T para um dado λ

λ	T	λ	T
≥ 0.081497	1	0.037639 - 0.037861	8
0.038225 - 0.081497	2	0.035660	10
0.034675	3	0.035687	14
0.037141 - 0.037911	4	0.035699	16
0.035211 - 0.035321	5	0.035715	24
0.035519	6	0.035720	32

Como mostra o diagrama abaixo, o período do atrator é duplicado. Este atrator, contudo, é estável apenas acima de um valor crítico do parâmetro, por exemplo, $\lambda = 0.0382258$, onde um atrator de ciclo-4 surge. Não confirmamos, com uma mudança finita do parâmetro, se a cascata de duplicação de período atinge um ponto de acúmulo, onde formalmente o ciclo atinge um período 2^n . Para valores ainda menores de λ , observamos janelas de comportamento aperiódico “misturada” com evolução periódica, com períodos 5, 9, 10, por exemplo (veja a Tabela 6).

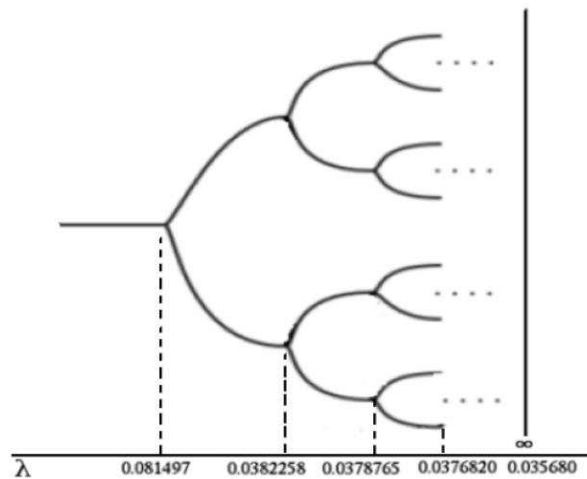


Figura 31: Diagrama representando os ciclos de período 2^n .

As figuras a seguir mostram exemplos da evolução periódica e aperiódica do sistema (5.1) e (5.2). Para $\lambda = 0.0456$, a densidade de alimento e de população oscilam com período $T = 2$, conforme ilustra a Figura 32. Neste caso, $\rho_{min} \approx 3,13 \cdot 10^{-2}$ e a razão entre ρ_{min} e ρ_{max} é de aproximadamente $9,24 \cdot 10^{-4}$; isto é, um ρ extremamente baixo implicaria em extinção.

Para $\lambda = 0.01780$, a evolução é aperiódica como ilustra a Figura 33. (Verificamos, usando tempo bem longo, que a evolução não se repete.) A trajetória no

Tabela 6: Ciclos com períodos n ímpar e par

λ	n	λ	n
≥ 0.025567	3	0.011589	8
0.020583	4	0.009876	44
0.018050	AP	0.008541	9
0.017430	6	0.007325	10
0.015412	5	0.006792	11
0.014213	16	0.006421	AP

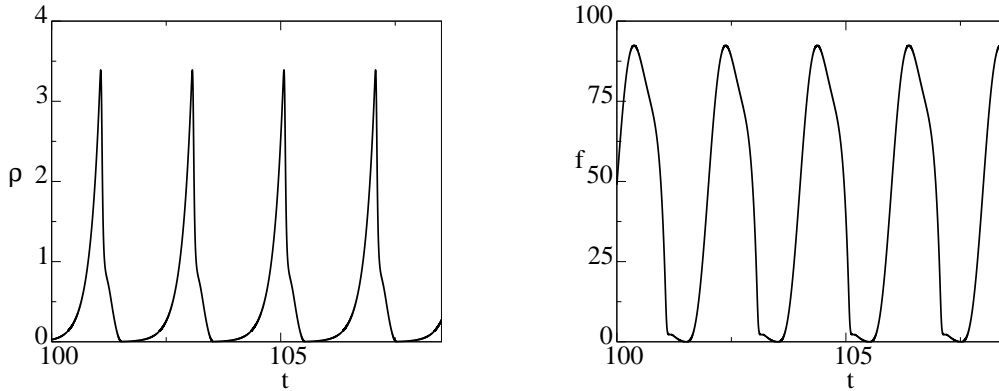


Figura 32: Evolução temporal de ρ (esquerda) e f (direita) para $\lambda = 0.0456$, $\rho = 0.01$, e $f_0 = 1.0$. O gráfico a direita representa a trajetória fechada no plano $f - \rho$.

espaço de fase para este caso não fecha, como vemos no gráfico da direita da Figura 33.

No regime caótico, as séries $\rho(t)$ são caracterizadas pelo intervalo de crescimento exponencial lento (veja Figura 33), e por um rápido colapso ou queda súbita da população. As quedas súbitas, onde a população atinge aproximadamente o nível zero, tende ocorrer perto da metade do ciclo, isto é, onde $F(t) \simeq 0$. Nos referimos a evolução de $\rho(t)$ entre dois mínimos sucessivos como um “estouro”. Estes estouros tendem a ter certas amplitudes específicas, refletindo o número de ciclos de alimento fornecido desde o último colapso. (Na Figura 33, são evidentes quatro amplitudes características). Os estouros de amplitudes maiores têm longa duração; de fato, a população evita a queda de um ou mais pontos na metade do ciclo. Tais estouros acontecem aparentemente quando a população é especialmente baixa no início do

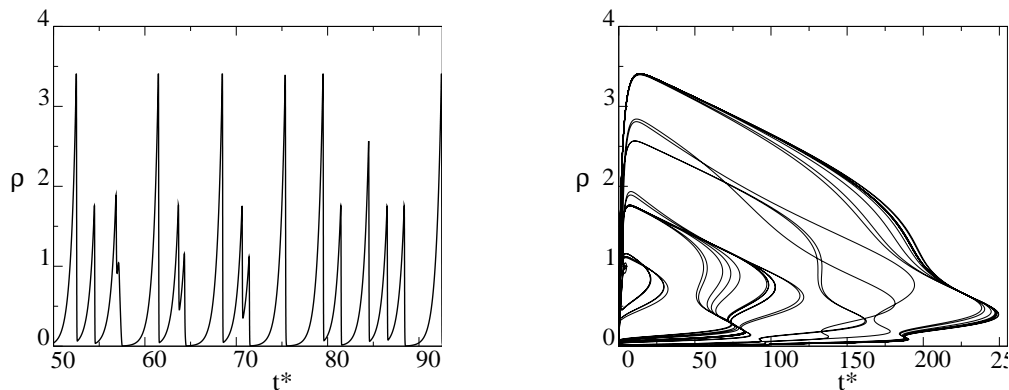


Figura 33: Densidade de população versus o tempo t^* (a esquerda) e sua trajetória no plano $f - \rho$ (a direita), para $\lambda = 0.01780$.

estouro, resultando em mais tempo para o alimento acumular e para a população crescer. Como mostra a figura a seguir, os valores máximos da população tendem

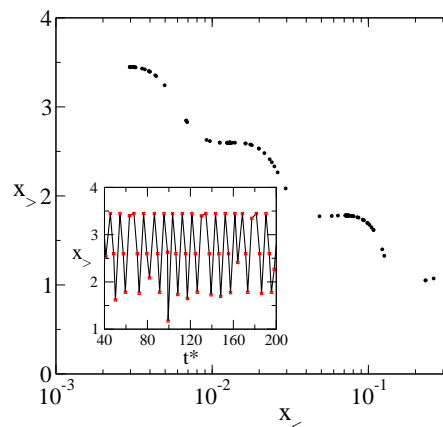


Figura 34: Esquema dos pares sucessivos dos máximos $x_>$ e mínimos $x_<$ da população; em miniatura, representamos seqüência de valores máximos para $\lambda = 0.01805$, onde suprimento de comida é periódico.

a cair em um dos três intervalos. Os maiores máximos tendem a seguir o menores mínimos, e vice-versa. Enquanto a forma de cada tipo de estouro é relativamente constante, a seqüência de estouros é imprevisível; o gráfico menor ilustra a seqüência de valores máximos. Normalmente eles seguem um padrão grande-médio-pequeno.

Estes comportamentos em que a uma população cresce rapidamente, e depois sofre uma queda abrupta é típico de muitas famílias de invertebrados, como gafanhotos, e lagartas.

5.5 Comportamento do modelo para $\kappa \neq 0$

Vamos ver como os resultados acima mudam ao considerarmos que existe um termo regulador da concentração de alimento, denominado por κ . Podemos investigar os estados estacionários e a estabilidade para um valor fixo de κ no caso $F(t) = 0$. Na última parte desta seção vamos ver o efeito de $\kappa \neq 0$ quando o suprimento de alimento, $F(t)$, é periódico.

Considerando κ nas equações (5.1) e (5.2), os estados estacionários são soluções da seguinte equação:

$$\bar{f} = \frac{r[1 + \lambda(1 + r)]}{2 + \lambda r + [1 + \lambda(1 + r)]\kappa} F_0. \quad (5.14)$$

Note que não há mudança na equação (5.5). Este resultado se reduz à equação (5.6) quando fazemos $\kappa = 0$. No caso limite de λ grande e pequeno, o comportamento dos estados estacionários são:

$$\lim_{\lambda \rightarrow 0} \overline{f(\lambda, \kappa)} \rightarrow \frac{|\ln \lambda|}{2 + \kappa} F_0, \quad \lim_{\lambda \rightarrow 0} \overline{\rho(\lambda, \kappa)} \rightarrow \frac{F_0}{2 + \kappa} \quad (5.15)$$

e

$$\lim_{\lambda \rightarrow \infty} \overline{f(\lambda, \kappa)} \rightarrow \frac{\sqrt{2/\lambda}}{\sqrt{2/\lambda} + \kappa} F_0, \quad \lim_{\lambda \rightarrow \infty} \overline{\rho(\lambda, \kappa)} \rightarrow \frac{F_0}{\sqrt{2/\lambda} + \kappa} \quad (5.16)$$

Com relação a Figura 24, κ grande representa apenas um fator de escala.

Para avaliarmos a estabilidade destas soluções, devemos novamente resolver uma equação de autovalores. Neste caso, apenas o elemento a_{22} da matriz A muda. Porém, o resultado desta aparente simples mudança nos autovalores é

$$\Lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left\{ -\kappa - e^{-r} (1 - 2r - \lambda r^2) \pm \left\{ \kappa^2 + e^{-r} [\kappa (2 - \lambda r^2) - 8(1 + \lambda r)] + e^{-2r} [9 + 8r(1 + \lambda r) + 2r^2(2 + 3\lambda) + \lambda r^3(4 + \lambda r)] \right\}^{1/2} \right\}, \quad (5.17)$$

que fica menos confuso no limite $\lambda \rightarrow 0$, resultando em

$$\Lambda_{\pm} = -\frac{\kappa}{2} - \lambda |\ln \lambda| \pm \frac{\sqrt{\kappa^2 + 2\kappa\lambda - 8\lambda}}{2}. \quad (5.18)$$

Lembrando que λ e κ são positivos, os autovalores de Λ_{\pm} têm uma parte real negativa, o que indica que os estados estacionários são estáveis.

Para $F(t)$ periódico, o comportamento dinâmico do sistema é caracterizado por alterações no período das densidades à medida que κ aumenta. Realmente, para pequenos valores de κ , da ordem de um milésimo, percebemos que o sistema praticamente não sofre alteração; No entanto, aumentado κ observamos o aparecimento de bifurcações. Por exemplo, tomando $\lambda = 0.0765$ (com $T = 2$, veja o diagrama acima) fixo, o sistema continua a oscilar com período dois até κ da ordem de um centésimo. Para $\kappa > 10^{-2}$, o sistema sofre bifurcação, e segue oscilando com período um. Isso significa que a população levaria mais tempo para dobrar seu tamanho; isso faz sentido, afinal a comida é reduzida. A Figura 35 ilustra bem essa mudança na qual estamos falando. Ela representa valores máximos e mínimos de ρ em função de κ , com λ fixo. Todos os pontos correspondem ao mesmo instante na série temporal. Outro caso é esquematizado na Figura 36, neste caso $\lambda = 0.03795$, onde o período

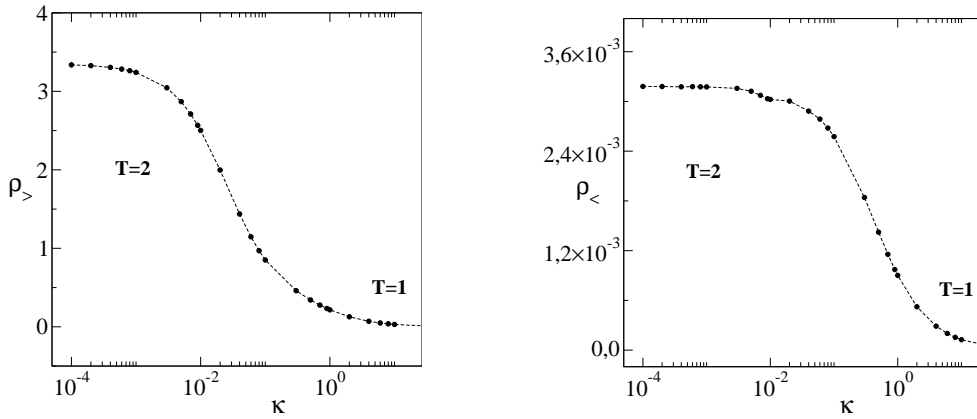


Figura 35: Seqüência de máximos e mínimos de ρ em função de κ , com $\lambda = 0.0765$.

do sistema é quatro (veja o diagrama acima). Veja neste caso, que a população

chega mais rapidamente a zero, pois quando λ vai ficando cada vez menor, mais fraca será a reação para crescer e acompanhar a abundância de comida. Variando λ

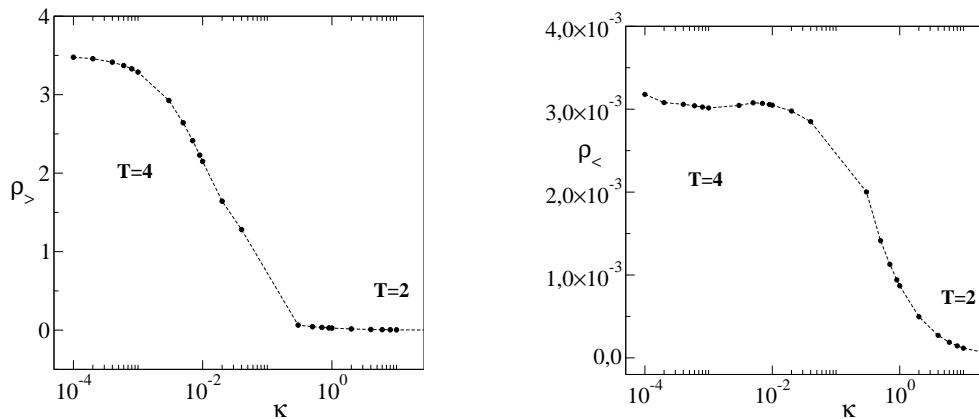


Figura 36: Seqüência de máximos e mínimos de ρ em função de κ , com $\lambda = 0.03795$.

e κ , podemos representar linhas no espaço $\lambda - \kappa$ no qual o período muda de 2-1 ou 4-2, como mostra a Figura 37; a grosso modo, é como se as linhas representassem a “coesistências” dos dois períodos.

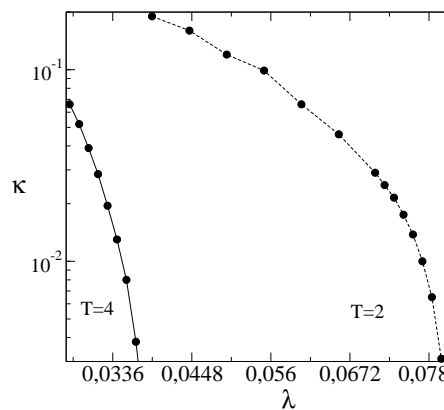


Figura 37: As duas linhas representam a separação entre período 2-1 (linha pontilhada) e período 4-2 (linha cheia) no espaço $\lambda - \kappa$.

Para um valor de λ tal que o comportamento seja aperiódico ($\lambda = 0.006421$, por exemplo), notamos que as densidades passam deste regime para o regime periódico, mas isso não ocorre de forma seqüencial. Num intervalo que compreende valores $10^{-6} > \kappa > 10^{-4}$, surgem períodos como 6, 7, 9, 12, 17, ... o que indica que o sistema continua próximo do regime aperiódico. Para $\kappa > 10^{-3}$, o sistema oscila com período que convergem à medida que κ aumenta. Essa mudança que o sistema sofre de aperiódico para periódico ocorre também via bifurcações; a Figura 38 ilustra esse fato.

Estes comportamentos complicados, em modelo determinístico, onde temos períodos baixos, longos, ou até mesmo incapazes de medir, deve ter implicações perturbadoras para a teoria ecológica, pois torna-se complicado associarmos estes resultados com observações de campo.

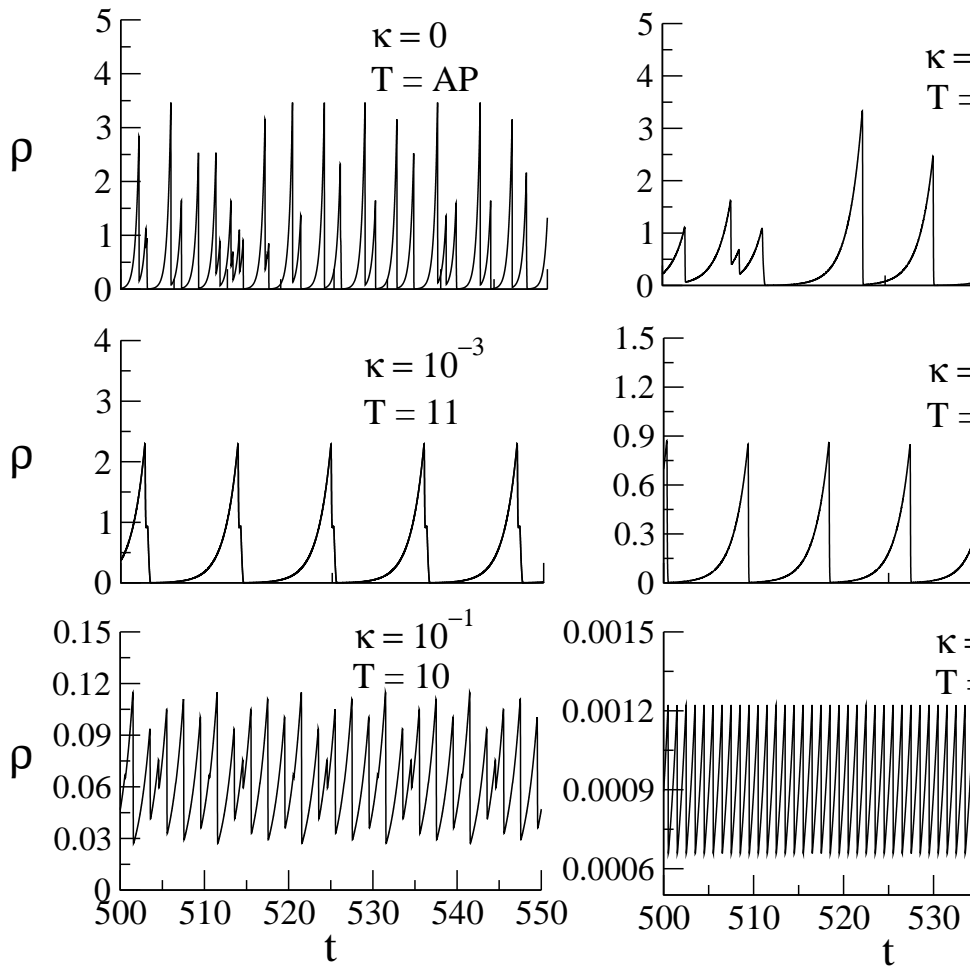


Figura 38: Esquema mostrando a mudança de aperiódica para periódica nas trajetórias de ρ , sendo $\lambda = 0.006421$; os valores de κ e os períodos de cada trajetória são mostrado em cada gráfico (“AP” significa aperiódico); os eixos horizontais estão na mesma escala. Veja que à medida que κ aumenta a população tende a zero.

6 Conclusão

Estudamos basicamente dois casos na análise das equações (5.1) e (5.2). Primeiro, investigamos os estados estacionários e sua estabilidade, dado pela condição de $F(t)$ constante e $F(t) = 0$. Para $F(t)$ constante, vimos que a população atinge o estado estacionário monotonicamente para grandes valores de λ , e com oscilações amortecidas para λ pequeno. Por último, $F(t)$ zero a partir de um dado instante, a população cresce de forma exponencial até atingir um máximo para depois decair ao nível de extinção.

Os resultados mais interessantes observados foram ao considerarmos a entrada de alimento no sistema de forma periódica. Esse caso é interessante porque podemos pensar numa população cujo suprimento de alimento é feito periodicamente (obedecendo as estações do ano, por exemplo). Neste situação, mostramos que o modelo (5.1) e (5.2) apresenta bifurcações de ciclos estáveis de período 1, 2, 4 e 8 (veja o diagrama da Figura 31), e entrando em regiões de comportamento caótico onde a população exibe uma aparente seqüência aleatória de invasões súbitas seguidas por estouros (veja Figuras 33). Em geral, percebemos que para valores grandes de λ , as trajetórias temporais oscilam com o mesmo período de $F(t)$, e para pequenos valores de λ , as trajetórias exibem períodos baixos, ou mesmo indetectáveis, crescimento populacional até que um limiar fosse superado, ocorrendo um desvio no trajeto esperado, e seguido imediatamente de uma queda violenta ao um nível mais baixo. Isto é uma característica do comportamento aparente de muitas populações de bactérias e invertebrados (gafanhotos, lagartas, etc). Contudo, os estouros periódicos, normalmente não deixa a população retornar ao seu nível mais baixo. Conseqüentemente, seu ciclo não fecha sobre ele mesmo, sendo aperiódico, mas também podendo ser quase “aperiódico”.

Considerando κ no modelo (5.1) e (5.2), notamos que um valor de κ muito pequeno ($\ll 1$) não afeta o comportamento do sistema. No entanto, para valores grandes as trajetória mudam o período das oscilações por meio de bifurcações e, para certos valores de λ , elas passavam do regime aperiódico para periódico, como mostra a Figura 36.

Pretendemos estender o estudo do modelo apresentado no capítulo 5 para uma situação em que duas espécies competem pela mesma fonte de alimento, ou seja, vamos discutir duas populações com densidades ρ_1 e ρ_2 , e que se reproduzem a mesma taxa (*a priori*), disputando o mesmo recurso, f . Dessa forma, vamos tentar obter relações entre as espécies 1 e 2 que otimizam o sistema do ponto de vista ecológico, e ver se existem padrões temporais que tenham alguma implicação ecológica.

Posteriormente, vamos estender nosso estudo para dinâmica espaço-temporal e, por conseguinte, tentar verificar a formação de padrões espaciais como cadeias alimentares entre duas ou mais espécies, caos espacial e suas implicações ecológicas. Poderemos, ainda, incluir nas equações termos de difusão-convecção, e ruído para uma possível análise estocástica. Sabemos que é um desafio complicado e por isso pretendemos buscar colaboração com pessoas da área de biologia.

APÊNDICE A – Modelo Generalizado de um Sistema População-Recurso

Neste apêndice vamos discutir resumidamente o modelo de Gallopin publicado em 1971 [3], mostrando as semelhanças com o modelo apresentado no capítulo 5. A teoria apresentada por ele não se trata de um estudo detalhado da população, mas sim de um estudo teórico de ecossistemas ou de cadeias alimentares.

A.1 Descrição do modelo

Hipóteses

- 1) O sistema consiste de uma população (ou, sob condições, todo um nível trófico) espacialmente limitada apenas pelo fornecimento de uma única espécie de recurso.
- 2) O recurso entra no sistema a uma taxa $f(t)$.

A população irá ingerir parte do recurso (ou todo). O recurso ingerido acaba sendo transformada em biomassa, exceto aquela parte perdida por defecação ou egestão antes de ser inteiramente metabolizada pelo organismo. Note que a energia desta porção ingerida não é mais disponível para reingestão, exceto se o recurso é uma simples molécula inorgânica (por exemplo, fósforo). O restante do recurso assimilado sofre redução pela respiração; parte do recurso é destinado para manutenção

da população. Mais uma vez, deve ser feita uma distinção entre recurso energético e material. Para uma simples molécula inorgânica, o enunciado anterior não é verdadeiro porque estas moléculas não respiram. Em alguns casos, os recursos serão perdidos pela excreção e não pela respiração, ou pode ser perdidos por ambas.

Definição das variáveis do sistema

- t → tempo,
- f → taxa de inserção de recursos no sistema,
- F → quantidade de alimento que entra no sistema,
- c → taxa de ingestão (ou consum) de alimento pela população,
- C → quantidade de comida ingerida pela população,
- λ → taxa de perda da população = $e + r + x + d$,
- e → taxa de egestão,
- r → taxa de respiração do recurso,
- x → taxa de excreção do recurso,
- d → taxa de morte da população,
- A → quantidade de recurso disponível,
- dM/dt → produtividade resultante ou taxa de crescimento da população,
- M → quantidade de biomassa da população.

Note: Todas as variáveis são num tempo t . Por exemplo, M é o valor da biomassa da população no instante t . Lembrando que no modelo do capítulo 5 o número de variáveis definidas foi bem menor. Lá, consideramos apenas densidades de população e alimento, tornando-se desnecessário a discussão de como a população assimilava o alimento.

3) A biomassa da população é distribuída homogeneamente no espaço físico.

Antes de escrevermos as equações que descrevem o modelo, é interessante destacar algumas considerações feita pelo autor em relação as taxas de ingestão (c)

e de perda (λ). Embora a taxa de ingestão instantânea em situações reais, e para organismos complexos, deva depender do tempo diário, e os organismos tenham períodos de se alimentarem definido, a taxa de ingestão é considerada contínua. Além disso, a razão entre sua mudança e a mudança na comida disponível será proporcional á fome da população. Isto é, se a população está satisfeita, um aumento na comida disponível não aumentará a taxa de ingestão; mas se a população está faminta, um aumento na comida disponível produzirá um singnificante aumento na taxa de ingestão. Por outro lado, o efeito na comida disponível sobre a taxa de ingetão dependerá de alguma maneira da massa total da população, porque espera-se que quando a população seja grande, a interação entre seus membros modificará o efeito da comida disponível. Matematicamente, isto pode ser expresso como:

$$\frac{\partial c}{\partial A} = h(M) (aM - c), \quad (\text{A.1})$$

sendo, a uma constante de dimensão [1/tempo]; $h(M)$ é um coeficiente de proporcionalidade que depende da biomassa da população. O termo $aM - c$ representa a fome instantânea de toda a população. A hipótese do autor é que $h(M) = \alpha/M$, sendo α uma constante com as mesmas dimensões de a . Portanto,

$$\frac{\partial c}{\partial A} = \frac{\alpha}{M} (aM - c). \quad (\text{A.2})$$

A equação A.2 implica que para qualquer nível de fome, um aumento em A tem grande efeito sobre a taxa de ingestão quando M for menor do que quando M for maior. Se integramos a A.2 em relação a A , obtemos

$$c = aM (1 - e^{-\alpha A/M}), \quad (\text{A.3})$$

sendo que em $A = 0$, a taxa de ingestão é nula.

Deve ser observado que, em particular, $A = F - C$; isto é, a quantidade de comida disponível é igual a quantidade que entra no sistema menos a quantidade ingerida. Outra relação é estabelecida entre a taxa de crescimento, a taxa de ingestão, e a taxa de perda da população, da seguinte forma

$$\frac{dM}{dt} = c - \lambda. \quad (\text{A.4})$$

Esta afirmação é sempre verdadeira, e ela pode ser aplicada tanto nos estados estacionário quanto nos transientes, pois isso trata-se de uma lei de conservação da massa: a taxa de variação da massa da população é igual a taxa do que entra menos a taxa do que sai.

Agora, considere $\lambda = e + \lambda^*$, sendo $\lambda^* = r + x + d$. Em particular, $\lambda^* = kM$, em que k é uma constante com a mesma dimensão de a . Portanto, da equação A.4,

$$c = \frac{1}{\beta} \left(\frac{dM}{dt} + kM \right). \quad (\text{A.5})$$

Equações do Modelo

Tendo descrito as variáveis do modelo e estabelecido algumas relações essenciais, as equações que descrevem o modelo de Gallopín são:

$$\begin{aligned} A &= F(t) - C, \\ c &= aM(1 - e^{-\alpha A/M}), \\ c &= \frac{1}{\beta} \left(\frac{dM}{dt} + kM \right), \end{aligned}$$

e

$$\frac{dM}{dt} = \beta aM \left(1 - \frac{k}{\beta} a - e^{-\alpha A/M} \right), \quad (\text{A.6})$$

$$\frac{dM}{dt} = f(t) - (1 - e^{-\alpha A/M}) \quad (\text{A.7})$$

Estas duas equações têm um comportamento semelhantes às aquelas estudadas no capítulo 5, lembrando que lá usamos densidade de população em vez de biomassa.

***APÊNDICE B – Subrotina em
FORTRAN do método
de Runge Kutta de 4 e
5 ordem***

```

subroutine odeint(ystart,nvar,x1,x2,eps,h1,hmin,nok,nbad,xrel)

c  implicit double precision (a-h, o-z)
c  Runge-Kutta driver with adaptive stepsize control
c  from Numerical Recipes
c  nvar: number of equations
c  x1, x2: initial and final values of indep variable
c  ystart: initial values
c  eps: desired accuracy
c  path: common block stores intermediate results
c  h1: initial step size (guess)
c  hmin: minimum allowed step size (can be zero)
c  nok, nbad: number of good and bad (retried) steps

    implicit double precision (a-h, o-z)
    parameter (maxstp=10000000,nmax=10,two=2.d0,
> zero=0.d0,tiny=1.e-30)
    common /path/ kmax,kount,dxsav,yp(10,200),yp(10,200)
    dimension ystart(nvar),yscal(nmax),y(nmax),dydx(nmax)

```

```
external derivs
```

```
x = x1
```

```
h = sign(h1,x2-x1)
```

```
c The function sign in Fortran is called the sign transfer function.  
c It is a function of two variables, and its definition involves two cases:  
c CASE 1: If  $y = 0$  then  $\text{sign}(x,y) = \text{abs}(x)$   
c CASE 2: If  $y < 0$  then  $\text{sign}(x,y) = -\text{abs}(x)$ 
```

```
y0 = 0.
```

```
y1 = 0.
```

```
nok=0
```

```
nbad=0
```

```
kount=0
```

```
do i = 1, nvar
```

```
  y(i) = ystart(i)
```

```
enddo
```

```
y2 = y(2)
```

```
if (kmax.gt.0) xsav = x - dxsav*two
```

```
do nstp = 1, maxstp
```

```
  call derivs(x,y,dydx)
```

```
  do i = 1, nvar
```

```
    yscal(i) = abs(y(i))+abs(h*dydx(i))+tiny
```

```
  enddo
```

```
! max e min da populacao
```

```
y0 = y1
```

```
y1 = y2
```

```
y2 = y(2)
xs=x*0.01d0
if (y1.lt.y2.and.y1.lt.y0) then
  ymn = y1
else if (y1.gt.y2.and.y1.gt.y0) then
  ymx = y1
  del = ymx - ymxr
  if (ymn.gt.1.d-13) write (2,11) xs, ymn, ymx, del
  ymxr = ymx
endif

if (kmax.gt.0) then
if (abs(x-xsav).gt.abs(dxsav)) then
if (kount.lt.kmax-1) then
xsav=x

t = 0.01d0*x
if (x.gt.xrel) then
write (1,11) t, (y(i), i = 1, nvar)
endif

if (x.ge.x2) then
return
endif
endif
endif
endif

if ((x+h-x2)*(x+h-x1).gt.zero) h=x2-x
call rkqc(y,dydx,nvar,x,h,eps,yscal,hdid,hnext,derivs)
if (hdid.eq.h) then
nok = nok + 1
else
```

```
        nbad = nbad + 1
        endif
        if ((x-x2)*(x2-x1).ge.zero) then
        do i = 1, nvar
        ystart(i) = y(i)
        enddo

        return
        endif
        if (abs(hnext).lt.hmin) pause 'stepsize smaller than minimum'
        h = hnext
c      write (1,*) x, h
        enddo
c      pause 'too many steps'
11     format (6(e12.6,3x))
        return
        end

        subroutine rkqc(y,dydx,n,x,htry,eps,yscal,hdid,hnext,derivs)

c      5th order Runge-Kutta from Numerical Recipes
c      monitoring of local truncation error to ensure accuracy
c      and adjust step size

        implicit double precision (a-h, o-z)

        parameter (nmax=10,pgrow=-0.20,pshrink=-0.25,fcor=1./15.,
> one=1.d0,safety=0.9,errcon=6.e-4,hmax=.05)

        external derivs

        dimension y(n), dydx(n), yscal(n), ytemp(nmax), ysav(nmax),
> dysav(nmax)
```

```
xsav = x
do i = 1, n
  ysav(i) = y(i)
  dysav(i) = dydx(i)
enddo
  h = htry
1 hh = 0.5*h

call rk4(ysav,dysav,n,xsav,hh,ytemp,derivs)
  x = xsav + hh
call derivs(x,ytemp,dydx)
call rk4(ytemp,dydx,n,x,hh,y,derivs)
x = xsav + h
if (x.eq.xsav) pause 'stepsize not significant in rkqc'
call rk4(ysav,dysav,n,xsav,h,ytemp,derivs)
errmax = 0.
do i = 1, n
  ytemp(i) = y(i) - ytemp(i)
  errmax = max(errmax,abs(ytemp(i)/yscal(i)))
enddo
errmax = errmax/eps
if (errmax.gt.one) then
  h = safety*h*(errmax**pshrink)
go to 1
else
  hdid = h
  if (errmax.gt.errcon) then
    hnext = safety*h*(errmax**pgrow)
  else
    hnext = 4.*h
  endif
  if (hnext.gt.hmax) hnext = hmax
```

```
endif
do i = 1, n
y(i) = y(i) + ytemp(i)*fcor
enddo
return
end

subroutine rk4(y,dydx,n,x,h,yout,derivs)

implicit double precision (a-h, o-z)

parameter (nmax=10)

dimension y(n), dydx(n), yout(n), yt(nmax), dyt(nmax), dym(nmax)

hh = h*0.5d0
h6 = h/6.
xh = x + hh
do i = 1, n
yt(i) = y(i) + hh*dydx(i)
enddo
call derivs(xh,yt,dyt)
do i = 1, n
yt(i) = y(i) + hh*dyt(i)
enddo
call derivs(xh,yt,dym)
do i = 1, n
yt(i) = y(i) + h*dym(i)
dym(i)= dyt(i) + dym(i)
enddo
call derivs(x+h,yt,dyt)
do i = 1, n
```

```
    yout(i) = y(i) + h6*(dydx(i)+dyt(i)+2.*dym(i))  
  enddo  
  
  return  
end
```

Bibliografía

- [1] STROGATZ, S. H. *Nonlinear dynamics and chaos : with applications to physics, biology, chemistry, and engineering*. Cambridge : MA: Westview Press, 2000.
- [2] MURRAY, J. D. *Mathematical Biology I: An Introduction*. New York: Springer, 2005.
- [3] GALLOPÍN, G. C. A general model of a resource-population system. i. general properties. *Oecologia*, v. 7, p. 382–413, 1971.
- [4] PEARL, R.; REED, L. J. On the rate of growth of the population of united states since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, G, p. 275, 1920.
- [5] L. OLIVEIRA, A. J. V. B. a. e. R. C. B. Modelo de von bertalanffy generalizado aplicado ao crescimento de suínos de cortes. *Biomatemática*, v. 17, p. 101–109, 2007.
- [6] RICHARDS, F. J. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Botany.*, v. 10, p. 290, 1959.
- [7] SMITH, F. E. Population dynamics in daphnia magna and a new model for population growth. *Ecology*, v. 44, p. 651, 1963.
- [8] VAVILIN, V. A.; VASILIEV, V. B. Nonlinear models of biological treatment processes. *Ecol. Model.*, v. 9, p. 57–71, 1980.
- [9] S. LÓPEZ J. FRANCE, W. G. V. B. V. M. D. D. H.; DIJKSTRA, J. A generalized michaelis-menten equation for the analysis of growth. *J. Anim. Scil.*, v. 78, p. 1816 – 1828, 2000.
- [10] BOYCE, W. E.; DIPRIMA, R. C. *Elementary Differential Equations and Boundary Value Problems*. New York: John Wiley and Sons, 2000.
- [11] N. S. GOEL, S. C.; MONTROLL, E. W. On the volterra and other nonlinear models of interacting population. *Rev. Mod. Phys.*, v. 43, p. 231 – 276, 1971.

-
- [12] SAKANOUÉ, S. Extended logistic model for growth of single-species populations. *Ecol. Mod.*, v. 205, p. 159–168, 2007.
- [13] SCHNUTE, J. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, v. 38, p. 1128, 1981.
- [14] MAY, R. M. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, v. 261, p. 459 – 467, 1976.
- [15] LORENTZ, E. N. Deterministic nonperiodic flow. *J. Atmos. Sci.*, v. 20, p. 130 – 141, 1963.
- [16] ANTON, H.; RORRES, C. *Elementary Linear Algebra: Applications*. New York: John Wiley, 1994.
- [17] A. F. NEVES, D. G. F. e. *Equações Diferenciais Aplicadas*. Rio de Janeiro: Sociedade Matemática, 2001.
- [18] W. H. PRESS B. P. FLANNERY, S. A. T.; VETTERLING, W. T. *Numerical Recipes*. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.
- [19] WIGGINS, S. *Introduction to applied nonlinear dynamical systems and chaos*. New York: Springer, 1990.
- [20] CRAWFORD, J. D. Introduction to bifurcation theory. *Rev. Mod. Phys.*, v. 63, p. 991 – 1037, 1991.
- [21] DEVANEY, R. L. *Introduction to chaotic dynamical systems*. Redwood City, CA: Addison Wesley, 1989.
- [22] LI, T.-Y.; YORKE, J. A. Period three implies chaos. *Am. Mat. Monthly.*, v. 82, p. 985 – 992, 1975.
- [23] TSOULARIS, A.; WALLACE, J. Analysis of logistic growth models. *Math. Biosci.*, v. 179, p. 21–55, 2002.
- [24] KEYFITZ, N. *Applied Mathematical Demography*. New York: Springer, 1985.
- [25] BERTALANFFY, L. V. A quantitative theory of organic growth. *Human Biol.*, v. 10, p. 181, 1938.
- [26] G. B. WEST, J. H. B.; ENQUIST, B. J. Growth models based on first principles or phenomenology? *Ecology*, v. 18, p. 188 – 196, 2004.

-
- [27] C. C. R. BRITO J. A. A. SILVA, R. L. C. F. E. S. S.; FERRAZL, I. Growth resulting from the variation and combination of models of chapman-richards and silva-bailey applied to leucaena leucocephala (lam.) of wit. *Cienc. Flor.*, v. 17, p. 175 – 185, 2007.
- [28] D. LUDWIG, D. D. J.; HOLLING, C. S. Qualitative and analisys of insect outbreak system: the spruce budworm and florest. *J. Anim. Ecol.*, v. 47, p. 315 – 332, 1978.