

Universidade Federal de Goiás
Campus de Catalão
Curso de Especialização em Matemática Aplicada

Modelos de Dinâmica Populacional com Tempo Discreto

ADRIANA CARVALHO ROSA
Orientador Dr. Donald Mark Santee

Monografia apresentada ao Curso de Matemática do Campus Avançado de Catalão, da Universidade Federal de Goiás – UFG como parte dos requisitos necessários para a conclusão do curso de Especialização em Matemática Aplicada

Modelos de Dinâmica Populacional com Tempo Discreto

ADRIANA CARVALHO ROSA

Monografia apresentada e aprovada em 30 de junho de 2006, pela Banca Examinadora constituída pelos professores

Donald Mark Santee (Orientador)
Doutor em Engenharia Civil

Cleves Mesquita Vaz
Mestre em Matemática

Marcelo Henrique Stoppa
Doutor em Engenharia Mecânica

Dedicatória

*Dedico esta monografia aos meus amigos,
que sempre estiveram presentes na minha
vida, desde a graduação: Amanda, Anna
Cláudia, Elisangela, Fábio, Julyclezio,
Leila, Lidiane e Rubiana.*

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus pela força, que me levou a conclusão deste curso.

Agradeço ao meu orientador, Dr. Donald Mark Santee, pela excelente orientação.

Agradeço a meus pais e familiares pelo incentivo constante.

Agradeço aos meus colegas pelos dias tensos, mas felizes que passamos juntos.

Agradeço, em especial, a Luzia e ao Nilzo pela carinhosa acolhida.

Epígrafe

O que agora é provado foi uma vez apenas imaginado.
(William Blake, 1757-1827)

Sumário

1. Introdução.....	9
Tempo Discreto em Plantas.....	10
Tempo Discreto em Insetos.....	12
Tempo Discreto em Peixes.....	13
Tempo Discreto em Aves.....	14
Tempo Discreto em Mamíferos.....	15
2. Crescimento Independente da Densidade: Modelo de Malthus.....	17
Modelo de Tempo Naturalmente Discreto.....	18
Modelo de Tempo Contínuo.....	21
Modelo de Tempo Artificialmente Discreto.....	22
Análise das Soluções do Modelo Discreto.....	23
3. Crescimento Dependente da Densidade: Modelo de Verhulst.....	26
Modelo de Tempo Naturalmente Discreto.....	27
Modelo de Tempo Contínuo.....	29
Modelo de Tempo Artificialmente Discreto: Modelo de Beverton-Holt.....	30
A Equação de Beverton-Holt versus A Equação Logística.....	35
Exemplos.....	37
4. Bibliografia.....	45
5. Apêndice.....	48
Solução da Equação de Malthus.....	48
Equivalência com a Equação Logística.....	51
Solução da Equação de Verhulst.....	52
Teorema 1.....	55

Resumo

Esta monografia mostra a importância dos modelos de tempo discreto, para a dinâmica populacional, descrevendo várias espécies de animais cuja vida reprodutiva é melhor descrita por modelos de tempo discreto (equação diferença). Trata e analisa o modelo independente da densidade populacional, conhecido como modelo de Malthus. Analisa também os modelos dependentes da densidade populacional: Logística e de Beverton-Holt, observando as hipóteses que levam a cada um dos modelos. Por fim apresenta alguns exemplos, obtidos através de simulações em que os modelos se aplicam.

Abstract

This monograph shows the importance of discrete time models to population dynamics theory. It describes several animal species that their reproductive life is better described by discrete time models (difference equations). We analyze the population density independent model called Malthus Model. We analyze also two density dependent models derived from Verhulst assumptions: the Logistic and the Beverton-Holt models. The focus is particularly on the assumptions that lead to each model. Finally we present some examples of population dynamics based on the studied models.

1. Introdução

O tamanho de uma determinada população de seres vivos, sejam vírus, bactérias, animais ou plantas, varia instante a instante, continuamente no tempo. Seja crescendo, quando os recursos do seu ambiente são favoráveis, ou decrescendo, quando esses recursos são desfavoráveis. Essa variação pode ser descrita matematicamente por uma função contínua no tempo $N(t)$.

Na prática, entretanto, é difícil, se não impossível, medir e acompanhar o tamanho de uma população a todo instante. Ao se estudar o crescimento de uma população, as medições normalmente são feitas a intervalos regulares. Nesse caso a variação pode ser descrita matematicamente por uma lista de valores N_k . Nesse caso diz-se que o tempo é discreto, uma vez que os valores do tamanho da população são conhecidos apenas em alguns instantes de tempo (Figura 01).

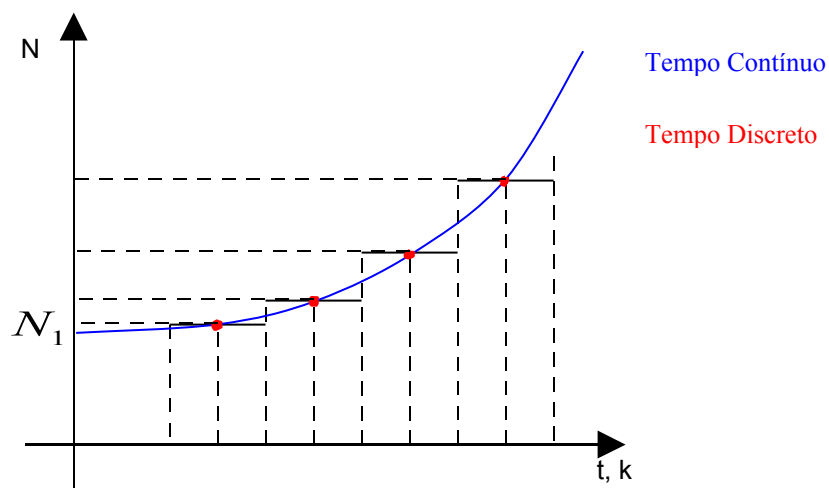


Figura 01 – Tamanho de uma População com Tempo Contínuo e Discreto

A maioria das espécies cresce (ou decresce) continuamente no tempo, isto é, a cada instante existe algum membro nascendo ou morrendo, de tal forma que o tamanho da população varia a cada instante. Para essas espécies o modelo matemático mais apropriado é o modelo de tempo contínuo, que resulta em equações diferenciais. Quando o tempo é discretizado artificialmente por questões práticas, pode-se usar um modelo matemático de tempo discreto, representado por uma fórmula de recorrência ou equação diferença. Para esses casos os modelos serão chamados de Modelos de Tempo Artificialmente Discreto. Entretanto para alguns organismos, nascimentos e mortes podem acontecer, limitados a uma curta 'estação de procriação e morte'. Fazendo com que o crescimento das populações ocorra de forma discreta no tempo. Os modelos matemáticos para esses casos serão chamados de Modelos de Tempo Naturalmente Discretos.

A seguir são descritas algumas espécies cuja reprodução populacional é naturalmente discreta. E serão considerados, alguns modelos matemáticos de tempo discreto simples que são bem adequados a estas espécies.

Tempo Discreto em Plantas

Uma planta reproduz quando floresce, gerando sementes, de onde nascem seus descendentes.

Ervas muitas vezes florescem em seu primeiro ano e então morrem, raízes e tudo, em seguida deixam sementes. Plantas que florescem uma vez e morrem são chamadas de *monocárpicas*. Muitas *monocárpicas* são anuais, mas algumas espécies têm vida longa.

Bambus são gramíneas, embora eles cresçam alcançando grandes tamanhos. Muitas espécies de bambu crescem por 20 anos antes de florescerem e morrerem; outras espécies florescem no período de 1, 3, 11, 15, 30, 48, ou 60 anos (McClure 1967). Uma

espécie japonesa, *Phyllostachys bambusoides* (Figura 02), espera 120 anos para florescer (Janzen, 1976). Algumas espécies de bambu também sincronizam sua reprodução. Isto pode ter desastrosas conseqüências para espécies que vivem desse bambu. Na primavera de 1983, o florescimento e morte simultâneos de um grande número de bambus das espécies *Fargasia spathacea* e *Sinarundinaria fargiana* resultou na diminuição de pandas dentro de uma importante reserva na China.

Uma outra planta *Monocárpica* de vida longa está no deserto de Agave, a *Agave deserti* (uma dentre 10 plantas conhecidas como plantas centenárias), que normalmente vive 20 a 25 anos antes de florescer.

A maioria das árvores floresce regularmente. Entretanto, Foster (1977) caracterizou uma árvore da espécie *Tachigalia versicolor* como uma ‘árvore neotropical suicida’. Após alcançar a altura de 30-40 metros, florescem uma vez e depois morrem.



Figura 02 – Bambu da Espécie *Phyllostachys bambusoides*.

Tempo Discreto em Insetos

Semelparidade é para animais o que *monocárpia* é para plantas. Dentre os insetos semelpares uns são *univoltinos*, isto é, com uma geração por ano, *bivoltinos*, com duas gerações por ano, ou ainda *multivoltinos*, com mais que duas gerações por ano.

Efeméridas, ou Efêmeras, são *semelpares*. Cerca de 2000 espécies de efêmeras são encontradas na ordem *Ephemeroptera*. A maioria das espécies é univoltina. Cada ovo, inicialmente depositado no solo, se choca rapidamente e as larvas desenvolvem lentamente durante um ano, ou mais freqüentemente, os ovos sofrem uma diapausa (estágio de dormência) e as larvas se desenvolvem rapidamente durante dois a quatro meses. Algumas espécies são bivoltinas ou multivoltinas, especialmente em climas quentes (Thorp e Covich, 1991). As larvas sofrem muitas mudas (pele ou pêlo). Após o desenvolvimento, as larvas sobem para a superfície e passam rápido para o estado de subadulto. Em um único dia, os subadultos mudam, uma última vez, transformando-se em adultos. Os adultos não se alimentam e geralmente vivem pouco tempo (algumas poucas horas ou alguns dias). Em climas frios, a emergência de efêmeras com asas é altamente sincronizada sobre uma grande área, formando enormes enxames por curtos períodos do ano. A mudança da temperatura da água freqüentemente determina a hora mais adequada para a emergência (Peters *et al.*, 1987).

Alguns insetos *semelpares* têm vida longa. Três espécies de cigarras do leste dos Estados Unidos, a *Magicalicada septendecim*, a *M. cassini* (Figura 03), e a *M. septendecula*, têm ninhadas que levam 13 ou 17 anos para desenvolver. O crescimento lento é comumente atribuído ao baixo calor e baixo teor nutricional do xilema líquido (99.9% água) que as cigarras sugam das raízes de árvores e gramas (White e Strehl, 1978; Lloyd e White, 1987). As ninhadas de 17 anos crescem lentamente durante os primeiros quatro

anos, mas depois crescem no mesmo ritmo das ninhadas de 13 anos (White e Lloyd, 1975); cada ninhada tem cinco fases de larva, e seu desenvolvimento lento termina pela emergência sincronizada dos adultos num período de um a dois dias. Os adultos vivem 4 a 6 semanas (menos de 1% da vida da cigarra). As ninhadas de 13 anos são encontradas no Vale do Mississippi e em Estados do Sul; as ninhadas de 17 anos são encontradas ao norte e oeste das ninhadas de 13 anos. Evidências históricas indicam que as cigarras de 13 anos podem ter se espalhado para o norte e as cigarras de 17 anos podem ter diminuído. Aparentemente as ninhadas de 17 anos e de 13 anos se misturaram em 1868 (Lloyd *et al.*, 1983). Sobrepostas geograficamente e temporariamente, uma hibridação pode ocorrer novamente a cada 221 anos ($221 = 13 \times 17$).



Figura 03 - Cigarra *Magicicada cassini* que pode ter um ciclo de vida de 13 ou 17 anos

Tempo Discreto em Peixes

Uma pequena fração das 22000 espécies de peixes teleósteos¹ são semelpares e morrem depressa após a desova (Finch, 1990). Quase todas as espécies semelpares migram entre água doce e habitats marinhos, ou descendem de peixes que faziam isso. O salmão do

¹ Subclasse de peixes dotados de esqueleto ósseo. Subdivisão dos actinoptérgios, que abrange cerca de 96% de todos os peixes existentes.

pacífico do gênero *Oncorhynchus* (Figura 04) desova em água doce e se alimenta no oceano. A maior parte das espécies deste gênero apresenta um envelhecimento espetacular depois da primeira desova. A enguia européia de água doce, *Anguilla angilla*, passa os seus primeiros 10-15 anos em lagos e rios de água doce Europeus. Em seguida migram para o Mar de Sargaço perto das Ilhas das Bermudas onde elas desovam e morrem.



Figura 04 - Salmão do Pacífico do Gênero *Oncorhynchus*.

Tempo Discreto em Aves

Não se conhece nenhum exemplo de semelparidade em aves. Entretanto, para algumas espécies o período de reprodução é curto. Muitas espécies de aves do litoral e aves aquáticas se reproduzem no norte do Círculo Ártico onde o clima obriga a sincronia. Por exemplo, a maior e mais conhecida área de reprodução do Ganso Gigante da Neve, Figura 05, (*Anser caerulescens atlantica* ou *Chen caerulescens atlantica*) é na Ilha Bylot longe do nordeste da costa da Ilha de Baffin no noroeste do Território do Canadá. Em 1957, 15000 Gansos Gigantes da Neve chocaram sobre a ilha (Lemieux, 1959). A postura de ovos inicia

em 8 de junho, parando em 20 de junho, e o cume é entre 12 e 17 de junho. Consequentemente todos saem da casca entre 8 e 13 de julho.



Figura 05 - Ganso Gigante da Neve, a *Chen caerulescens atlantica*.

Tempo Discreto em Mamíferos

Nove pequenos marsupiais² nos gêneros *Antechinus* e *Phascogale* são semelpares. Estas espécies ovulam uma vez por ano e produzem uma única ninhada. Uma característica biológica marcante destas criaturas é a brusca e total mortalidade entre machos logo depois do acasalamento (Braithwaite e Lee, 1979). Nas espécies *Antechinus stuartii* (Figura 06) e *Antechinus swainsonii*, os machos tornam-se sexualmente ativos depois de 11 meses e morrem 3 a 4 semanas mais tarde. Os nascimentos são altamente sincronizados, muitas vezes dentro de um dia ou dois dentro de uma população. Estas espécies vivem em ambientes que possuem explosão previsível de insetos em uma determinada estação do ano.

² *Zool.* Ordem de animais mamíferos, sem placenta cujas fêmeas têm marsúpio ou dobras em forma de bolsa circundando as tetas, útero e vagina; os ovos se desenvolvem no útero, nascendo os filhotes prematuramente e agarrando-se às tetas, na bolsa marsupial, até se desenvolverem de todo. Exemplos: gambás, coalas e cangurus.



Figura 06 - Marsupial do Gênero *Antechinus stuartii*. Os machos morrem 3 a 4 semanas depois de tornarem-se sexualmente ativos.

Dentre os exemplos citados incluem-se espécies, tais como as cigarras, que possuem gerações discretas e não sobrepostas, e outras espécies tais como Ganso da Neve, que tem uma reprodução sincronizada, mas sobrepõem gerações. Espécies com sobreposição de gerações são melhores descritas pelos modelos matemáticos estruturados por idades. Essa monografia concentra-se nos modelos que descrevem gerações não sobrepostas.

2. Crescimento Independente da Densidade: Modelo de Malthus



O economista e demógrafo britânico Thomas Robert Malthus (1766-1834), ficou conhecido pela teoria segundo a qual o crescimento da população tende sempre a superar a produção de alimentos, o que torna necessário o controle da natalidade.

Em 1798, Malthus publicou anonimamente seu *Essay on Population* (Ensaio sobre a população), no qual afirma que a população cresce em progressão geométrica, enquanto a produção de alimentos aumenta em progressão aritmética. A solução para evitar epidemias, guerras e outras catástrofes provocadas pelo excesso de população, consistiria, segundo ele, na restrição dos programas assistenciais públicos de caráter caritativo e na abstinência sexual dos membros das camadas menos favorecidas da sociedade.

Na segunda metade do século XX, os problemas demográficos mundiais revitalizaram as concepções de Malthus, embora a agricultura intensiva tenha permitido aumentos de produção muito maiores do que os previstos por ele.

Segundo a lei Maltusiana, quando as taxas de nascimento e morte são constantes, a população irá crescer (ou cair) em progressão geométrica. Essa lei descreve como as populações crescem ou caem na ausência de quaisquer fatores perturbadores.

A seguir apresenta-se a construção matemática do modelo de Malthus.

Modelo de Tempo Naturalmente Discreto.

Seja $N_k = N(t_0)$ o tamanho de uma população no ano (ou geração) k num instante t_0 . Cada intervalo de tempo Δt a população é recenseada, assim após esse tempo o tamanho da população será $N_{k+1} = N(t_0 + \Delta t)$. Depois do intervalo Δt , cada indivíduo terá deixado A descendentes (taxa de natalidade per capita), e uma proporção M de indivíduos terá morrido (taxa de mortalidade per capita). Segue, então que o tamanho da população após o intervalo Δt será:

$$N_{k+1} = N_k - M N_k + A N_k \quad (1)$$

Isto é, a população no instante seguinte é igual à população anterior menos os indivíduos que morreram, mais os que nasceram. Daí:

$$N_{k+1} = N_k + (A - M) N_k \quad (2)$$

Chamando-se de $R = A - M$ o balanço de natalidade e mortalidade tem-se:

$$N_{k+1} = N_k + R N_k \quad (3)$$

Chamando-se ainda $R_0 = 1 + R$, tem-se:

$$N_{k+1} = R_0 N_k \quad (4)$$

Onde pelas hipóteses do modelo de Malthus R_0 é constante.

Exemplo:



Leonardo de Pisa (Fibonacci) matemático e comerciante da idade média, escreveu em 1202 um livro denominado Liber Abacci. A teoria contida neste livro é ilustrada com muitos problemas que representam uma grande parte do livro.



Um dos problemas que está nas páginas 123 e 124 deste livro é o Problema dos pares de coelhos (*paria coniculatorum*): Quantos pares de coelhos podem ser gerados de um par de coelhos em um ano? Um homem tem um par de coelhos em um ambiente inteiramente fechado. Desejamos saber quantos pares de coelhos podem ser gerados deste par em um ano, se de um modo natural a cada mês ocorre a produção de um par e um par começa a produzir coelhos quando completa dois meses de vida.

Como o par adulto produz um par novo a cada trinta dias, no início do segundo mês existirão dois pares de coelhos, sendo um par de adultos e outro de coelhos jovens, assim no início do segundo mês existirão dois pares: 1 par adulto + 1 par recém nascido.

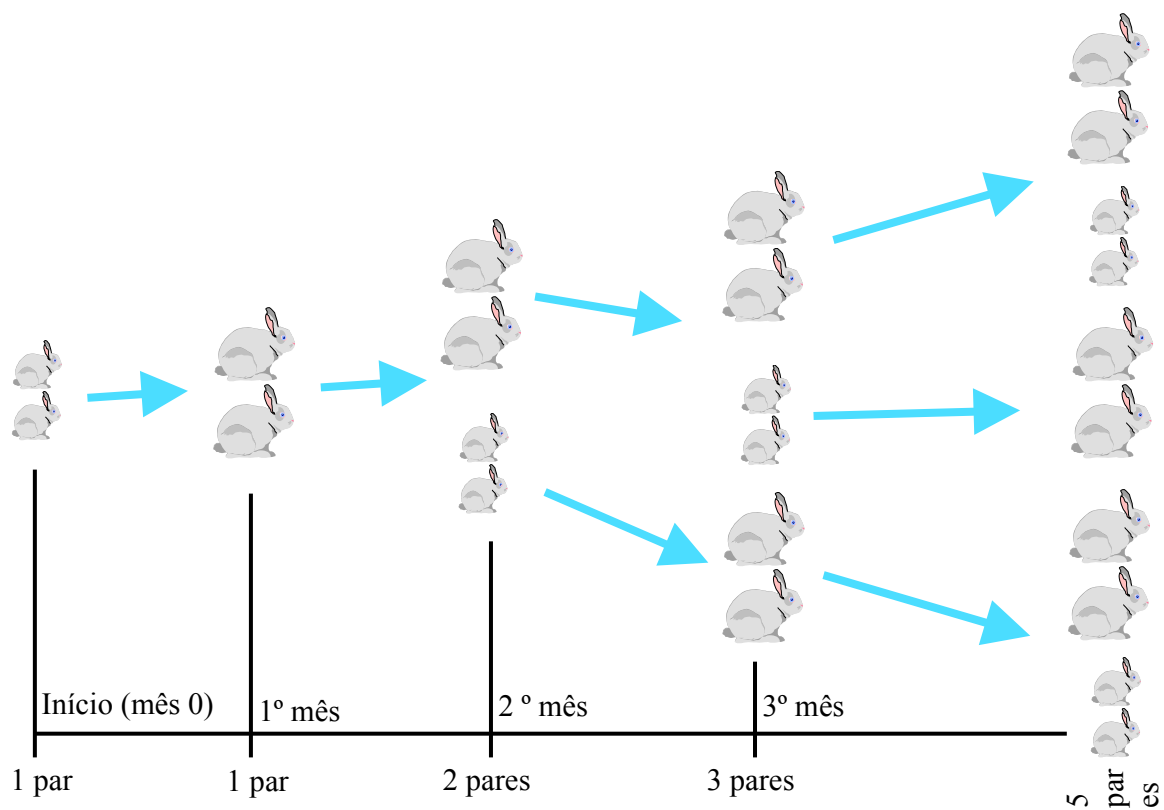


Figura 07 – O Problema dos Pares de Coelhos de Fibonacci

No início do terceiro mês o par adulto produzirá de novo mais um par enquanto que o par jovem terá completado um mês de vida e ainda não estará apto a produzir, assim no início do terceiro mês existirão três pares de coelhos, sendo: 1 par adulto + 1 par com 1 mês de idade + 1 par recém nascido.

Tal processo continua através dos diversos meses até completar um ano. Observa-se esta formação na Figura 07, e pode-se perceber que a seqüência numérica, conhecida como a seqüência de Fibonacci, indica o número de pares ao final de cada mês:

1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89,...

e os termos desta seqüência são denominados números de Fibonacci. Pode-se tomar a definição desta seqüência para todo k natural, como:

$$N_{k+1} = N_k + N_{k-1}, \text{ com } N_0 = 1 \text{ e } N_1 = 1$$

que é uma propriedade recursiva, isto é, que cada termo pode ser obtido em função dos termos anteriores. No final do mês 12, o número de pares de coelhos deverá ser 144.

Tomando as razões de cada termo pelo seu antecessor, obtemos uma outra

seqüência numérica cujo termo geral é dado por: $\frac{N_{k+1}}{N_k}$. Assim obtemos:

$\frac{N_{k+1}}{N_k}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{2}{1}$	$\frac{3}{2}$	$\frac{5}{3}$	$\frac{8}{5}$	$\frac{13}{8}$...
	1	2	1,5	1,667	1,6	1,625	

Pode-se perceber o que ocorre quando colocamos estas razões sucessivas em um gráfico (Figura 08) em que o eixo horizontal indica o número da geração:

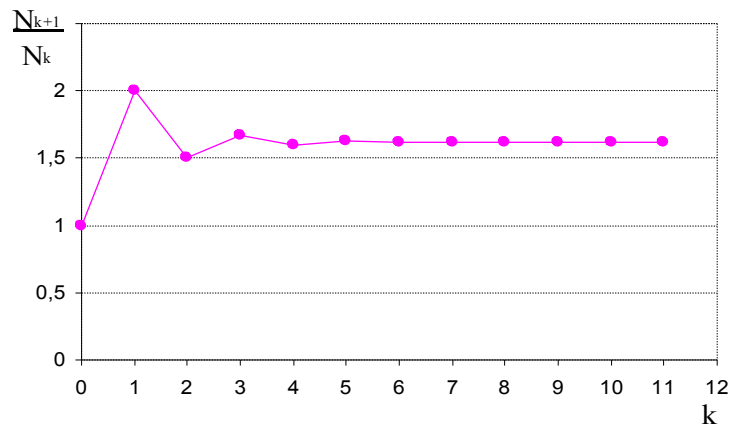


Figura 08 – Limite relação N_{k+1}/N_k quando $k \rightarrow \infty$

As razões vão se aproximando de um valor particular, conhecido como Número de Ouro (Número Áureo), que é frequentemente representado pela letra grega ϕ (Phi). Quando k tende a infinito, o limite é exatamente ϕ , o número áureo.

$$\phi = \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{N_{k+1}}{N_k} = 1.618033988749895... \quad (5)$$

$$\text{Então, temos que } N_{k+1} \cong 1,62N_k. \quad (6)$$

Comparando-se esta expressão com a equação (4) do modelo de Malthus vê-se que para esse problema o valor do balanço de natalidade e mortalidade R_0 é 0,62, como a taxa de mortalidade per capita é zero, a taxa de natalidade per capita é $A = 0,62$.

Modelo de Tempo Contínuo

No modelo contínuo supõe-se que a reprodução e, conseqüentemente, os nascimentos, e mortes ocorrem continuamente no tempo. Assim para construir o modelo matemático de tempo contínuo definem-se: $a = A/\Delta t$, e $m = M/\Delta t$. Que são a taxa de natalidade e mortalidade per capita por unidade de tempo. Assim a equação (2) torna-se:

$$N_{k+1} = N_k + (a - m)\Delta t N_k \quad (7)$$

Que pode ser escrita como

$$N_{k+1} = N_k + r\Delta t N_k \quad (8)$$

Onde $r = R/\Delta t$. Assim:

$$\frac{N_{k+1} - N_k}{\Delta t} = rN_k \quad (9)$$

isto é:

$$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = rN(t) \quad (10)$$

Tomando-se o limite da razão incremental (10) com $\Delta t \rightarrow 0$, tem-se:

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (11)$$

Quando r é constante, a equação (11) é a equação de Malthus para o tempo contínuo. Note que a equação (11) é uma equação diferencial linear de primeira ordem cuja solução é na forma:

$$N(t) = N_0 e^{rt} \quad (12)$$

para $N(0) = N_0$. Ver desenvolvimento no Apêndice 5.1.

Modelo de Tempo Artificialmente Discreto

No modelo de tempo artificialmente discreto supõe-se que o crescimento, ou decrescimento, da população ocorra continuamente no tempo, mas as medições são feitas em intervalos regulares Δt . Dessa forma a equação do modelo é obtida discretizando-se o

tempo a partir da solução (12), por ser uma equação que descreve o tamanho da população no tempo. Assim fixando-se o instante inicial num instante t qualquer $N_0 = N(t_0)$ tem-se:

$$N(t_0 + \Delta t) = N(t_0)e^{r\Delta t} \quad (13)$$

Assim tem-se:

$$N_{k+1} = e^{r\Delta t} N_k \quad (14)$$

Considerando que tanto r como Δt são constantes, podemos definir:

$$R_0 = e^{r\Delta t} \quad (15)$$

onde $R_0 > 0$ também é uma constante, assim temos:

$$N_{k+1} = R_0 N_k \quad (4)$$

Nota-se que, dentro das hipóteses do modelo de Malthus, a fórmula para o crescimento populacional de Tempo Naturalmente Discreto e de Tempo Artificialmente Discreto coincidem.

Análise das Soluções do Modelo Discreto.

A obtenção de um modelo matemático, permite que se compreenda a forma geral do crescimento malthusiano, a seguir descreve-se o crescimento de uma população a partir desse modelo:

$$N_1 = R_0 N_0$$

(16)

$$N_2 = R_0 N_1 = R_0 (R_0 N_0) = R_0^2 N_0, \quad (17)$$

$$\vdots$$

$$N_k = R_0^k N_0 \quad (18)$$

A equação (18) é uma progressão geométrica crescente ou decrescente. Se $R_0 > 1$, cada indivíduo deixa mais que um descendente, e a população cresce geometricamente (Figura 09). Se $0 < R_0 < 1$, indivíduos deixam, em média, menos que um descendente, e a população diminui graficamente (Figura 09). Estas figuras assemelham-se com exponenciais crescentes e decrescentes. E de fato, para R_0 positivo, podemos identificar $R_0 \equiv e^r$ e reescrever a solução como uma equação de crescimento exponencial. Entretanto, lembre-se que k é agora um valor inteiro.

A Figura 09 mostra situações em que a população cresce ou decresce, dependendo dos valores de R_0 :

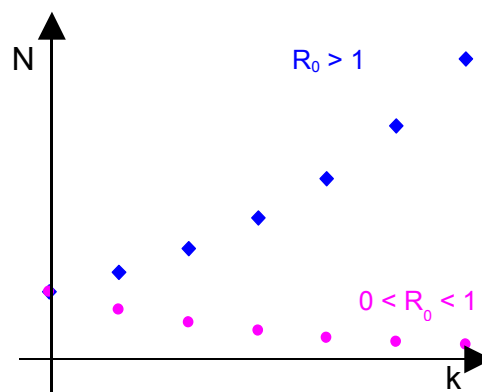


Figura 09 – Tamanho da População Segundo o Modelo de Malthus.

3. Crescimento Dependente da Densidade: Modelo de Verhulst

O modelo de Malthus é, em muitos aspectos, bastante irrealista. Por exemplo, uma população não pode crescer sem limite, uma vez que necessitaria de recursos ilimitados para tal. São muitos os fatores que concorrem para que a taxa de crescimento per capita não seja constante. Além da limitação de recursos, temos também problemas derivados do superpovoamento, tais como competição dentro da mesma espécie e entre espécies, fenômenos migratórios, etc. Por essa razão são muitas vezes introduzidos nos modelos taxas inibidoras de crescimento que normalmente se fazem sentir mais fortemente à medida que a densidade populacional aumenta. Apesar dessas limitações, o modelo de crescimento independente da densidade descreve bem os primeiros estágios de desenvolvimento de muitas populações.

Dependência na densidade ocorre se o número de descendentes, ou a mortalidade, por adulto variar com a concentração, ou com o tamanho da população. É razoável se pensar que, ao contrário do modelo de Malthus, que a taxa de mortalidade pode aumentar com o aumento da população, uma vez que os organismos deverão competir entre si por recursos (água, comida, espaço físico, etc.).

Uma forma de modelar a dependência na densidade é o modelo de Verhulst (Kot, 2001), neste modelo supõe-se que a taxa de crescimento per capita decresce linearmente com o aumento da população, de tal forma que se a população for grande demais a taxa de crescimento per capita será negativa (mais mortes do que nascimentos).

Modelo de Tempo Naturalmente Discreto.

Assim, partindo-se da equação (3) e supondo que a taxa de crescimento per capita tenha a forma:

$$R = R_b \left(1 - \frac{N_k}{K} \right) \quad (19)$$

onde K é o nível de saturação, ou população limite, e R_b é a taxa de crescimento intrínseca da população, essa seria a taxa de crescimento quando a população ainda é muito pequena e dispõe, ainda, de recursos em abundância. Note que quanto maior o tamanho da população, N_k , menor é a taxa de crescimento per capita, e se o tamanho da população for maior que K , essa taxa é negativa. A partir da equação (19) pode-se escrever a equação (3) como segue:

$$N_{k+1} = N_k + R_b \left(1 - \frac{N_k}{K} \right) N_k \quad (20)$$

ou

$$N_{k+1} = N_k + R_b N_k - \frac{R_b N_k^2}{K} \quad (21)$$

ou ainda

$$N_{k+1} = (1 + R_b) N_k - \frac{R_b N_k^2}{K} \quad (22)$$

A equação (22) é uma forma da equação logística (Boyce, 1998).

Veja o Apêndice 5.2 para a demonstração da equivalência entre essa equação e a logística.

Para encontrar a solução de equilíbrio e a estabilidade da equação (22):

Verificam-se as condições em que $N_{k+1} = \varphi(N_k)$ e $\varphi(N^*) = N^*$.

Para a equação (22) tem-se:

$$\varphi(N_k) = (1 + R_b)N_k - \frac{R_b}{K}N_k^2 \quad (23)$$

Fazendo $\varphi(N^*) = N^*$ tem-se:

$$\varphi(N^*) = (1 + R_b)N^* - \frac{R_b}{K}N^{*2} = N^* \quad (24)$$

$$\Rightarrow (1 + R_b)N^* - \frac{R_b}{K}N^{*2} - N^* = 0 \quad (25)$$

$$\Rightarrow N^* \left(R_b - \frac{R_b}{K}N^* \right) = 0 \quad (26)$$

$$\text{Daí, ou } N^* = 0 \text{ ou } R_b - \frac{R_b}{K}N^* = 0 \quad (27)$$

$$\text{Logo, } \begin{cases} N^* = 0 & \text{ou} \\ N^* = K \end{cases} \quad (28)$$

Ou seja, são situações de equilíbrio, a extinção da espécie ($N^* = 0$) e o limite de saturação ($N^* = K$).

Para a verificação da estabilidade, deriva-se a equação (23) e tem-se:

$$\frac{d\varphi}{dN_k} = \varphi'(N_k) = (1 + R_b) - 2\frac{R_b}{K}N_k \quad (29)$$

Logo, uma solução de equilíbrio N^* será estável se $|\varphi'(N^*)| < 1$. (Ver Teorema 1 no Apêndice 5.4)

$$\text{Portanto, } \varphi'(N^*) = \begin{cases} 1 + R_b & , \text{ para } N^* = 0 \\ 1 - R_b & , \text{ para } N^* = K \end{cases} \quad (30)$$

Assim, $N^* = 0$ será estável se $-2 < R_b < 0$ e $N^* = K$ será estável se $0 < R_b < 2$.

Note que para $R_b > 2$ e $R_b < -2$ nenhuma das soluções de equilíbrio será estável.

Modelo de Tempo Contínuo

Para a obtenção do modelo matemático de tempo contínuo, pode-se partir da equação (21), uma vez que se deseja manter as hipóteses do modelo de Verhulst, e definir $r_b = R_b/\Delta t$ como a taxa de crescimento per capita intrínseca por unidade de tempo. Assim a equação fica:

$$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = r_b N(t) - \frac{r_b N^2(t)}{K} \quad (31)$$

Fazendo-se o limite da razão incremental de (31) chega-se à equação diferencial:

$$\frac{dN}{dt} = r_b \left(1 - \frac{N}{K} \right) N, \quad (32)$$

Que é conhecida como equação de Verhulst, cuja solução é da forma:

$$N = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0) e^{-r_b t}} \quad (33)$$

para $N(0) = N_0$. Ver desenvolvimento no Apêndice 5.3.

Modelo de Tempo Artificialmente Discreto: Modelo de Beverton-Holt

Como o modelo de tempo artificialmente discreto supõe que o crescimento da população ocorre continuamente no tempo, parte-se da equação (33), para obter a equação discretizada que mostra o tamanho da população no tempo para o modelo de Verhulst, assim tem-se que partindo de $N(t)$ e após um intervalo Δt o tamanho da população é:

$$N(t_0 + \Delta t) = \frac{KN(t_0)}{N(t_0) + (K - N(t_0))e^{-r_b \Delta t}} \quad (34)$$

Assim:

$$N_{k+1} = \frac{KN_k}{N_k + (K - N_k)e^{-r_b \Delta t}} \quad (35)$$

Considerando-se que r_b e Δt são constantes, podemos fazer uma mudança de variáveis $K_0 = e^{r_b \Delta t}$, assim temos:

$$N_{k+1} = \frac{K_0 N_k}{1 + [(K_0 - 1)/K]N_k} \quad (36)$$

A equação (36) é chamada como a equação da “*curva de estoque e recrutamento de Beverton-Holt*” (Beverton e Holt, 1957).

Essa equação é muito utilizada na modelagem matemática de problemas de pesca marinha. O resultado obtido nessa monografia indica que o modelo de Beverton-Holt só faz sentido se aplicado a populações que se reproduzem continuamente, como é o caso da maioria dos peixes.

Para encontrar a solução de equilíbrio e a estabilidade da equação (36), verificam-se as condições em que $N_{k+1} = \varphi(N_k)$ e $\varphi(N^*) = N^*$.

Para a equação (36) tem-se:

$$\varphi(N_k) = \frac{K_0 N_k}{1 + [(K_0 - 1)/K]N_k} \quad (37)$$

Fazendo $\varphi(N^*) = N^*$ tem-se:

$$\varphi(N^*) = \frac{K_0 N^*}{1 + [(K_0 - 1)/K]N^*} = N^* \quad (38)$$

$$\Rightarrow \frac{K_0 N^*}{1 + [(K_0 - 1)/K] N^*} - N^* = 0 \quad (39)$$

$$\Rightarrow N^* \left(\frac{K_0}{1 + [(K_0 - 1)/K] N^*} - 1 \right) = 0 \quad (40)$$

$$\text{Daí, ou } N^* = 0 \text{ ou } \frac{K_0}{1 + [(K_0 - 1)/K] N^*} - 1 = 0. \quad (41)$$

$$\text{Logo, } \begin{cases} N^* = 0 & \text{ou} \\ N^* = K \end{cases} \quad (42)$$

Ou seja, são situações de equilíbrio a extinção da espécie ($N^* = 0$) e o limite de saturação ($N^* = K$).

Para a verificação da estabilidade de cada situação de equilíbrio, deriva-se (37) e obtem-se:

$$\frac{d\phi}{dN_k} = \phi'(N_k) = \frac{K_0}{(1 + [(K_0 - 1)/K] N_k)^2} \quad (43)$$

Logo, uma solução de equilíbrio N^* será estável se $|\phi'(N^*)| < 1$. (Ver Teorema 1 no Apêndice 5.4)

$$\text{Portanto, } \phi'(N^*) = \begin{cases} K_0 & , \text{ para } N^* = 0 \\ \frac{1}{K_0} & , \text{ para } N^* = K \end{cases} \quad (44)$$

Logo, para $K_0 < 1$, $N^* = 0$ é estável e $N^* = K$ é instável. Nessa situação a população tenderá à extinção com $k \rightarrow \infty$. Para $K_0 > 1$, $N^* = 0$ é instável e $N^* = K$ é estável, e a população tenderá para o limite de saturação quando $k \rightarrow \infty$.

Note que, ao contrário da equação logística, sempre haverá uma solução estável.

A equação de Beverton-Holt é uma das raras equações diferença não-linear da qual se pode obter uma solução exata na forma explícita.

Veja abaixo a solução explícita da equação de Beverton-Holt:

Na equação **(36)**:

$$N_{k+1} = \frac{K_0 N_k}{1 + [(K_0 - 1)/K] N_k}$$

Fazendo a seguinte mudança de variáveis:

$$N_k = \frac{K}{Kx_k + 1}, \quad (45)$$

Cuja inversa é:

$$x_k = \frac{1}{N_k} - \frac{1}{K} \quad (46)$$

Chega-se a expressão:

$$x_{k+1} = \left(\frac{1}{K_0} \right) x_k \quad (47)$$

Cuja solução é:

$$x_k = \left(\frac{1}{K_0} \right)^k x_0 \quad (48)$$

Substituindo-se **(46)** na solução **(48)** e observando que $x_0 = \frac{1}{N_0} - \frac{1}{K}$ chega-se a:

$$N_k = \frac{KN_0}{(K - N_0) \left(\frac{1}{K_0} \right)^k + N_0} \quad (49)$$

Note que, para $k \rightarrow \infty$ temos:

$$\begin{cases} N_k \rightarrow K & \text{quando } \left| \frac{1}{K_0} \right| < 1 \\ N_k \rightarrow 0 & \text{quando } \left| \frac{1}{K_0} \right| > 1 \end{cases} \quad (50)$$

A Equação de Beverton-Holt *versus* A Equação Logística

Nota-se que a equação de Beverton-Holt (36), de tempo artificialmente discreto, é diferente da equação logística (22), de tempo naturalmente discreto. Isso significa que a dinâmica do crescimento de uma população cuja reprodução ocorre em tempo discreto é essencialmente diferente do crescimento de uma população que se reproduz continuamente quando o crescimento depende da densidade.

Existe uma outra maneira de explicar a diferença entre a dinâmica da equação de Beverton-Holt e a Logística. Segundo Neave, a equação de Beverton-Holt é *compensatória* (Neave, 1953): Isso significa que o tamanho da população, N , cresce monotonicamente, mas com uma taxa de crescimento cada vez menor. Um aumento da densidade, ou tamanho da população, leva a uma diminuição da taxa de crescimento, mas não a reduz da população inteira. Diferentemente, a dependência na densidade dada pela equação logística é tão intensa que o aumento da população irá diminuir ainda mais a taxa de crescimento. Este fenômeno é chamado de *supercompensação* (Clark, 1990), como pode ser visto na Figura 10.

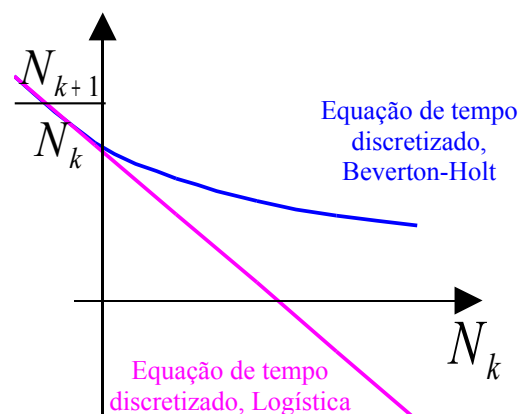


Figura 10 – Comparação da Taxa de Crescimento

Compensação normal e supercompensação podem estar ligadas às duas formas extremas de competição intra-específicas³ que Nicholson (1954) chamou de *contest competition* (competição por luta) e *scramble competition* (competição ao acaso).

Na competição por luta, alguns indivíduos vencem, enquanto outros perdem. A luta permite aos vencedores reunir bastante recursos para se reproduzir, independentemente da densidade populacional. A luta pode ser, por exemplo, pelo uso exclusivo de um território alimentício. A taxa de crescimento será então, nivelada, sem diminuir com o crescimento da população.

Em uma competição ao acaso, todos os indivíduos dividem igualmente os recursos. Se a densidade, ou o tamanho da população, é bastante elevada, pode acontecer que uma vitória não seja suficiente para se obter recursos para reproduzir. Isso pode facilmente levar à supercompensação.

³ Competição entre membros da mesma espécie.

Exemplos.

1. Considere uma população de peixes, em que a taxa de crescimento intrínseca seja 0,5 ton/ano, a população limite seja 20 ton e o tamanho inicial da população seja 1 ton. Isto é, $K = 20$, $R_b = 0,5$ e $N_0 = 1$. Então a partir da equação logística (22) pode-se calcular o crescimento da população ao longo dos anos.

Tabela 1 – Crescimento de uma população com $K = 20$, $R_b = 0,5$ e $N_0 = 1$			
k	N_k	k	N_k
0	1	11	18,41011042
1	1,475	12	19,14186149
2	2,158109375	13	19,5525207
3	3,120728161	14	19,77125441
4	4,437618635	15	19,88431909
5	6,164116473	16	19,94182499
6	8,296266413	17	19,97082789
7	10,72369871	18	19,98539267
8	13,21060521	19	19,992691
9	15,45290557	20	19,99634416
10	17,20955109		

Tabela 1 – Crescimento de uma população com $K = 20$, $R_b = 0,5$ e $N_0 = 1$ (Equação Logística).

No gráfico abaixo (Figura 11) observa-se o crescimento estável da população. Pode-se observar que quando a população de peixes é pequena, o crescimento é geométrico, entretanto à medida que a população aumenta, a taxa de crescimento é cada vez menor, e o tamanho da população tende a 20 toneladas, que é o valor da população limite.

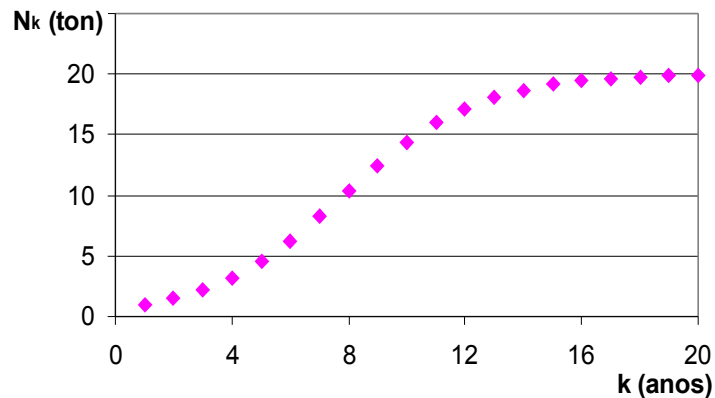


Figura 11 – Crescimento de uma população com $K = 20$, $R_b = 0,5$ e $N_0 = 1$ (Equação Logística).

2. Considere uma população de peixes, cuja taxa de crescimento intrínseca seja 2,2 ton/ano, a população limite seja 20 ton e o tamanho inicial da população seja 1 ton. Isto é, $K = 20$, $R_b = 2,2$ e $N_0 = 1$. O tamanho da população prevista pela equação (22) será:

Tabela 2 – Crescimento de uma população com $K = 20$, $R_b = 2,2$ e $N_0 = 1$			
k	N_k	K	N_k
0	1	11	18,64728252
1	3,09	12	21,42197807
2	8,837709	13	18,07120394
3	19,68910776	14	21,90532731
4	20,36243875	15	17,3142773
5	19,5506237	16	22,42942553
6	20,51703827	17	16,43545743
7	19,35014794	18	22,87979507
8	20,73336863	19	15,63199175
9	19,0607964	20	23,14286533
10	21,03001295		

Tabela 2 – Crescimento de uma população com $K = 20$, $R_b = 2,2$ e $N_0 = 1$ (Equação Logística).

No gráfico abaixo (Figura 12) observa-se que a trajetória tende para uma solução periódica estável de período 2, isto é, após um certo período de crescimento, o tamanho da

população oscilará, ano após ano, entre 14 e 23 toneladas. Portanto, o tamanho da população não será constante no tempo.

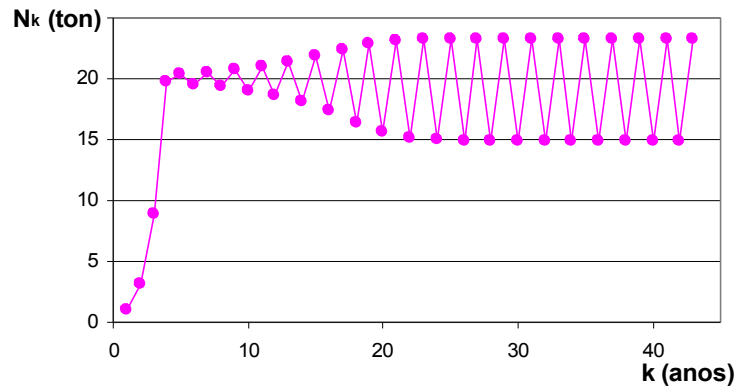


Figura 12 – Crescimento uma população com $K = 20$, $R_b = 2,2$ e $N_0 = 1$ (Equação Logística).

3. Considere uma população de peixes, de modo que a taxa de crescimento intrínseca seja 2,94 ton/ano, a população limite seja 20 ton e o tamanho inicial da população seja 0,05 ton. Isto é, $K = 20$, $R_b = 2,94$ e $N_0 = 0,05$. Então a partir da equação logística (22) temos:

Tabela 3 – Dinâmica de uma população com $K = 20$, $R_b = 2,94$ e $N_0 = 0,05$			
k	N_k	k	N_k
0	0,05	11	13,86270881
1	0,1966325	12	26,36939247
2	0,769048392	13	1,679712041
3	2,943109656	14	6,203314858
4	10,32255356	15	18,7843366
5	25,00725956	16	22,14114488
6	6,600237138	17	15,17225723
7	19,60115417	18	25,93967724
8	20,75037644	19	3,2909006
9	18,46149918	20	11,37413443
10	22,63674483		

Tabela 3 – Dinâmica de uma população com $K = 20$, $R_b = 2,94$ e $N_0 = 0,05$ (Equação Logística).

O gráfico abaixo (Figura 13) refere-se a uma trajetória caótica, isto é, o tamanho da população variará aleatoriamente no tempo de tal forma que é impossível se prever qual o tamanho da população no ano seguinte, a partir apenas do conhecimento do tamanho da população no ano atual, mesmo que não existam fenômenos aleatórios influenciando no crescimento da população.

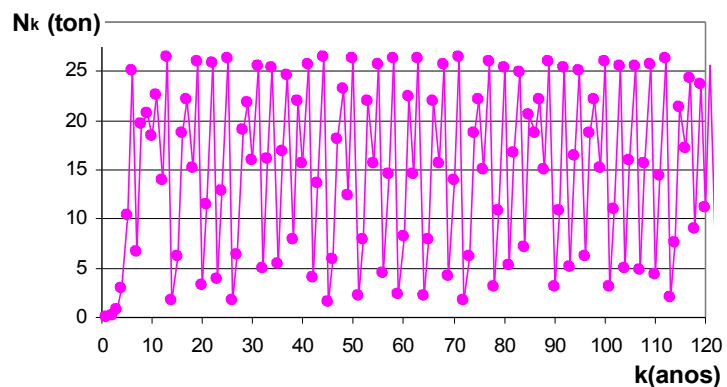


Figura 13 – Dinâmica de uma população com $K = 20$, $R_b = 2,94$ e $N_0 = 0,05$ (Equação Logística).

4. Considere uma população de peixes, de modo que a taxa de crescimento intrínseca seja 2,94 ton/ano, a população limite seja 20 ton e o tamanho inicial da população seja 1 ton. Isto é, $K = 20$, $R_b = 2,94$ e $N_0 = 1$. Então a partir da equação logística (22) temos:

Tabela 4 – Dinâmica de uma população com $K = 20$, $R_b = 2,94$ e $N_0 = 1$			
k	N_k	k	N_k
0	1	11	22,72924658

1	3,793	12	13,61028997
2	12,8295532	13	26,3942635
3	26,35261662	14	1,584797768
4	1,743630295	15	5,874900361
5	6,422987113	16	18,07348265
6	19,242119	17	23,1918577
7	21,38585475	18	12,31016658
8	17,02911455	19	26,22564675
9	24,4660722	20	2,224719738
10	8,403787191		

Tabela 4 – Dinâmica de uma população com $K = 20$, $R_b = 2,94$ e $N_0 = 1$ (Equação Logística).

A única diferença entre esse exemplo e o anterior é a condição inicial, pode-se observar que a trajetória continua caótica, apesar dos valores dos tamanhos da população sejam diferentes.

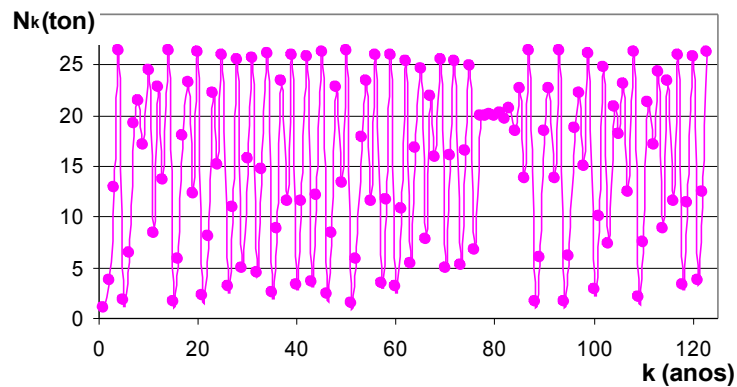


Figura 14 – Dinâmica de uma população com $K = 20$, $R_b = 2,94$ e $N_0 = 1$ (Equação Logística).

5. Considere uma população de peixes, de modo a população limite seja 20 ton e o tamanho inicial da população seja 1 ton. Isto é, $K = 20$, $K_0 = 1,94$ e $N_0 = 1$. Então a partir da equação de Beverton-Holt (36) temos:

k	N_k	k	N_k
0	1	11	17,17553641
1	1,499513145	12	18,07037822
2	2,219393962	13	18,7031242
3	3,224634853	14	19,13827954
4	4,56820616	15	19,43185772
5	6,262598748	16	19,62736464
6	8,249493795	17	19,75643774
7	10,38999178	18	19,84116442
8	12,4952872	19	19,89657199
9	14,38846591	20	19,93271695
10	15,95853061		

Tabela 4 – Dinâmica de uma população com $K = 20$, $K_0 = 1,94$ e $N_0 = 1$
(Equação de Beverton-Holt).

Pode-se observar que o crescimento, para uma população inicial pequena é aproximadamente geométrica, entretanto à medida que a população cresce a taxa de crescimento diminui até que a população tenda ao valor da população limite de 20 toneladas. No modelo de Beverton-Holt esse é o único tipo de crescimento possível.

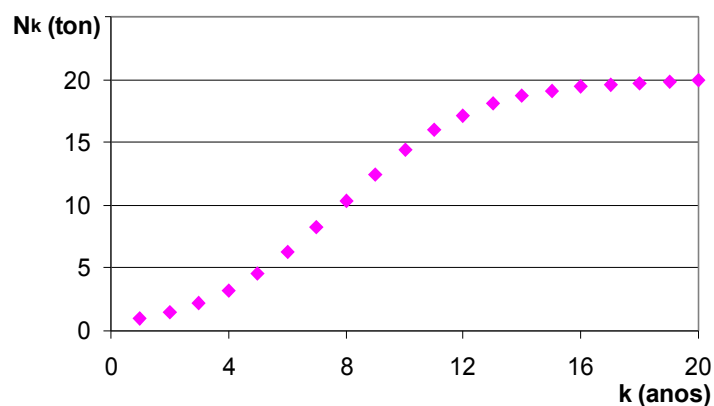


Figura 15 – Crescimento de uma população com $K = 20$, $K_0 = 1,94$ e $N_0 = 1$
(Equação de Beverton-Holt).

Pode-se ver que a dinâmica da equação de Beverton-Holt (de tempo artificialmente discreto) é bem mais simples, uma vez que apresenta apenas um tipo de crescimento. Em oposição a isso a equação logística apresenta uma dinâmica mais complexa, podendo apresentar comportamento periódico e até caótico.

A equação de Beverton-Holt é adequada para modelar populações em que a reprodução ocorre continuamente no tempo, já a equação logística é mais adequada para modelar populações que se reproduzem em tempo discreto, como é o caso dos seres vivos descritos na introdução.

O Não-Determinismo na Natureza

A percepção dos ecologistas sobre modelos matemáticos foi por muito tempo influenciada pelo debate sobre o controle populacional das décadas de 50 e 60. O debate era entre mecanismos de controle populacional densidade-dependente e densidade-independente. Entretanto, isso também era um debate sobre métodos de modelagem. A escola da densidade-independente freqüentemente via a natureza como mais bem descritos pelos modelos estocásticos: fatores independentes da densidade tais como variações no tempo seriam melhor pensados como eventos aleatórios ou imprevisíveis que levaria a séries temporais de populações irregulares ou com ruídos. A escola da densidade-dependente, por sua vez, era favorável a modelos determinísticos simples, tais como a equação diferencial logística exibia um comportamento equilibrado. Aumentando R_b na equação diferença logística é equivalente a aumentar a dependência na densidade. Então, isto foi um choque para os ecologistas ao perceber que a dependência na densidade poderia levar a dinâmicas caóticas (Figuras 13 e 14) que pareciam, pelo menos superficialmente, como estocásticos e com ruído no modelo independente da densidade. A maioria dos ecologistas conheceu o caos através dos artigos pioneiros de Robert May (May, 1974, 1975, 1976; May e Oster, 1976). A crença dos ecologistas na importância do caos foi refinada com o tempo (Hassell *et al.*, 1976; Schaffer e Kot, 1986a; Berryman e Millstein, 1989; Hastings *et al.*, 1993).

4. Bibliografia

- BERRYMAN, A. A. & MILLSTEIN, J. A. “Are ecological systems chaotic – and if not, why not?” *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 4, pp. 26-28, 1989
- BEVERTON, R. J. H. & HOLT, S. J. “On the dynamics of exploited fish populations” *Fishery Investigations*, série II, vol. 19, pp. 1-533, 1957
- BOYCE, W. E. & DIPRIMA, R.C. “Equações Diferenciais Elementares e Problemas de Valores de Contorno” *Livros Técnicos e Científicos Editora*, Rio de Janeiro, 1998
- BRAITHWAITE, R. W. & LEE, A. K. “A mammalian example of semelparity” *American Naturalist*, vol. 113, pp.151-155, 1979
- CLARK, C. W. “Mathematical Bioeconomics: The Optimal Management of Renewable Resources” *John Wiley & Sons*, New York, 1990
- FINCH, C. E. “Longevity, Senescence, and the Genome” *University of Chicago Press*, Chicago, 1990
- FOSTER, R. B. “*Tachigalia versicolor* is a suicidal neotropical tree” *Nature*, vol. 268, pp. 624-626, 1977.
- HASSELL, M. P., LAWTON, J. H., & MAY, R. M. “Patterns of dynamical behaviour in single-species populations” *Journal of Animal Ecology*, vol. 45, pp. 471-486, 1976
- HASTINGS, A., HOM, C. L., ELLNER, S., TURCHIN, P., & GODFRAY, H. C. J. “Chaos in ecology: is mother nature a strange attractor?” *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 24, pp. 1-3, 1993
- JANZEN, D. H. “Why bamboos wait so long to flower” *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 7, pp. 347-391, 1976
- KOT, Mark. “Elements of Mathematical Ecology” *Cambridge University Press*, Cambridge, Inglaterra, 2001

- LEMIEUX, L. "The breeding biology of the greater snow goose on Bylot Island, Northwest Territories" *Canadian Field Naturalist*, vol. 73, pp. 117-128, 1959
- LLOYD, M. & WHITE, J. "Xylem feeding by periodical cicada nymphs on pine and grass roots, with few suggestions for pest control in conifer plantations and orchards" *Ohio Journal of Science*, vol. 87, pp. 50-54, 1987.
- LLOYD, M., KRISKY, C. & SIMON, C. "A simple Mendelian model for 13- and 17-year life cycles of periodical cicadas, with historical hybridization between them" *Evolution*, vol. 37, pp. 1162-1180, 1983
- MAY, R. M. & Oster, G. F. "Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models" *American Naturalist*, vol. 110, pp. 573-599, 1976
- MAY, R. M. "Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos" *Science*, vol. 186, pp. 645-647, 1974
- MAY, R. M. "Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos" *Journal of Theoretical Biology*, vol. 49, pp. 511-524, 1975
- MAY, R. M. "Some mathematical models with very complicated dynamics" *Nature*, vol. 261, pp. 459-467, 1976
- MCCLURE, F. A. "The Bamboos – a Fresh Perspective" *Harvard University Press*, Cambridge, MA, EUA, 1967
- NEAVE, F. "Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia" *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, vol. 9, pp. 450-491, 1953
- NICHOLSON, A. J. "An outline of the dynamics of animal populations" *Australian Journal of Zoology*, vol. 2, pp. 9-65, 1954
- PETERS, J. G., PETERS, W. L. & FINK, T. J. "Seasonal synchronization of emergence in *Dolania Americana* (Ephemeroptera: Behningiidae)" *Canadian Journal of Zoology*, vol. 65, pp. 3177-3185, 1987

- SCHAFFER, W. M. & KOT, M. "Chaos in ecological systems: the coals that Newcastle forgot" *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 1, pp. 58-63, 1986
- THORP, J. H. & COVICH, A. P. "Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates" *Academic Press*, San Diego, CA, EUA, 1991
- WHITE, J. & LLOYD, M. "Growth rates of 17- and 13- year periodical cicadas" *American Midland Naturalist*, vol. 94, pp. 127-143, 1975
- WHITE, J. & STREHL, C. "Xylem feeding by periodical cicada nymphs on tree roots" *Ecological Entomology*, vol. 3, pp. 323-327, 1978

5. Apêndice.

Solução da Equação de Malthus

Partindo da Equação de Malthus:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

(11)

e usando a notação N' que corresponde a $\frac{dN}{dt} = N'$ temos que:

$$N' = rN$$

(51)

$$\frac{N'}{N} = r, \quad N \neq 0$$

(52)

$$r - \frac{1}{N} N' = 0$$

(53)

Teorema de Separação de Variáveis:

Suponha A, B contínuas. Então

$$A(x) + B(y)y' = 0$$

(54)

possui uma única solução $y = y(x)$ tal que $y(x_0) = y_0$ em algum intervalo contendo x_0 .

$$\int A(x)dx + \int B(y)dy = c .$$

(55)

Temos a equação **(53)** que é resultante da equação de Malthus. E de acordo com o teorema acima, consideramos

$$A(x) = r \quad \text{e} \quad B(N) = -\frac{1}{N} .$$

(56)

Assim, temos que:

$$\int rdt + \int -\frac{1}{N} dN = c ,$$

(57)

integrando teremos:

$$rt - \ln |N(t)| = c ,$$

(58)

fazendo $N(0) = N_0$

$$r \cdot 0 - \ln |N_0| = c ,$$

(59)

assim temos que:

$$c = -\ln |N_0| ,$$

(60)

substituindo em **(58)** temos:

$$rt - \ln |N(t)| = -\ln |N_0|$$

(61)

$$rt = \ln |N(t)| - \ln |N_0|$$

(62)

$$rt = \ln \left| \frac{N(t)}{N_0} \right|,$$

(63)

aplicando exponencial em ambos os termos, obtemos:

$$e^{rt} = \frac{N(t)}{N_0},$$

(64)

logo encontramos:

$$N(t) = N_0 e^{rt}$$

(12)

Equivalência com a Equação Logística

$$N_{k+1} = N_k \left((1 + r \Delta t) - \frac{r \Delta t}{K} N_k \right)$$

(80)

$$\frac{N_{k+1}}{N_k} = (1 + r \Delta t) - \frac{r \Delta t}{K} N_k$$

(81)

Para uma mudança de variáveis, consideramos:

$$x_k \equiv \frac{r \Delta t}{(1 + r \Delta t) K} N_k, \quad \mu = 1 + r \Delta t$$

(82)

e obtemos a seguinte equação:

$$x_{k+1} = \mu x_k (1 - x_k).$$

(83)

onde μ é uma constante.

A equação **(83)** é chamada de Equação Logística, e entre as suas soluções estão soluções periódicas e caóticas.

Solução da Equação de Verhulst

Partindo da Equação de Verhulst:

$$\frac{dN}{dt} = r_b \left(1 - \frac{N}{K} \right) N$$

(32)

e considerando $N \neq 0$ e $N \neq K$, temos:

$$\frac{dN}{\left(1 - \frac{N}{K} \right) N} = r dt$$

(65)

$$\left(\frac{1}{N} + \frac{1/K}{1 - N/K} \right) dN = r dt$$

(66)

aplicando integral em ambos os termos,

$$\int \frac{1}{N} dN + \int \frac{1/K}{1 - N/K} dN = r \int dt$$

(67)

resolvendo as integrais,

$$\ln |N| + \frac{1}{K} \left(-K \cdot \ln \left| 1 - \frac{N}{K} \right| \right) = rt + c$$

(68)

$$\ln |N| - \ln \left| 1 - \frac{N}{K} \right| = rt + c$$

(69)

$$\ln \left| \frac{N}{1 - N/K} \right| = rt + c$$

(70)

aplicando exponencial

$$\frac{N}{1 - N/K} = Ce^{rt}, \quad C = e^c$$

(71)

$$\frac{N}{\left(1 - N/K\right) \cdot e^{rt}} = C$$

(72)

fazendo $N(0) = N_0$

$$\frac{N_0}{1 - N_0/K} = C$$

(73)

substituindo em (72) temos:

$$\frac{N}{1 - N/K} = \frac{N_0 e^{rt}}{1 - N_0/K}$$

(74)

$$\frac{N}{K - N} = \frac{N_0 e^{rt}}{K - N_0}$$

(75)

$$NK - NN_0 = KN_0 e^{rt} - NN_0 e^{rt}$$

(76)

$$N(K - N_0 + N_0 e^{rt}) = KN_0 e^{rt}$$

(77)

$$N = \frac{KN_0 e^{rt}}{K - N_0 - N_0 e^{rt}}$$

(78)

$$N = \frac{N_0 K}{e^{-rt}(K - N_0 - N_0 e^{rt})}$$

(79)

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

(33)

Teorema 1

Seja ξ um ponto fixo de $\varphi(x)$ isolado num intervalo I centrado em ξ .

Se:

- i) $\varphi(x)$ e $\varphi'(x)$ são contínuas em I .
- ii) $|\varphi'(x)| \leq M < 1, \forall x \in I$ e
- iii) $x_0 \in I$

então a seqüência $\{x_k\}$ gerada pelo processo iterativo $x_{k+1} = \varphi(x_k)$ converge para ξ , isto é, ξ é um ponto fixo estável.

Demonstração:

A demonstração deste teorema é feita em duas partes:

- a) Prova-se que se $x_0 \in I$, então $x_k \in I, \forall k$;
- b) Prova-se que $\lim_{k \rightarrow \infty} x_k = \xi$.

- a) Para qualquer k , temos que $x_{k+1} = \varphi(x_k)$, mas $\xi = \varphi(\xi)$, daí têm-se:

$$\Rightarrow x_{k+1} - \xi = \varphi(x_k) - \varphi(\xi)$$

Agora, $\varphi(x)$ é contínua e diferenciável em I , então, pelo Teorema do Valor Médio,

se $x_k \in I$, existe c_k entre x_k e ξ tal que:

$$\varphi'(c_k)(x_k - \xi) = \varphi(x_k) - \varphi(\xi).$$

Portanto temos

$$x_{k+1} - \xi = \varphi(x_k) - \varphi(\xi) = \varphi'(c_k)(x_k - \xi), \forall k.$$

$$\text{Assim, } x_{k+1} - \xi = \varphi'(c_k)(x_k - \xi)$$

Então, $\forall k$,

$$|x_{k+1} - \xi| = \underbrace{|\varphi'(c_k)|}_{<1} |x_k - \xi| < |x_k - \xi|$$

ou seja, a distância entre x_{k+1} e ξ é estritamente menor que a distância entre x_k e ξ e,

como I está centrado em ξ , temos que se $x_k \in I$, então $x_{k+1} \in I$.

Por hipótese, $x_0 \in I$, então $x_k \in I, \forall k$.

b) Provar que $\lim_{k \rightarrow \infty} x_k = \xi$.

De (1), segue que:

$$|x_1 - \xi| = |\varphi(x_0) - \varphi(\xi)| = \underbrace{|\varphi'(c_0)|}_{\leq M} |x_0 - \xi| \leq M |x_0 - \xi| \quad (c_0 \text{ está entre } x_0 \text{ e } \xi)$$

$$|x_2 - \xi| = |\varphi(x_1) - \varphi(\xi)| = \underbrace{|\varphi'(c_1)|}_{\leq M} |x_1 - \xi| \leq M |x_1 - \xi| \leq M^2 |x_0 - \xi| \quad (c_1 \text{ está entre } x_1 \text{ e } \xi)$$

\vdots

$$|x_k - \xi| = |\varphi(x_{k-1}) - \varphi(\xi)| = \underbrace{|\varphi'(c_{k-1})|}_{\leq M} |x_{k-1} - \xi| \leq M |x_{k-1} - \xi| \leq \dots \leq M^k |x_0 - \xi|$$

(c_k está entre x_k e ξ)

Então, $0 \leq \lim_{k \rightarrow \infty} |x_k - \xi| \leq \lim_{k \rightarrow \infty} M^k |x_0 - \xi| = 0$, pois $0 < M < 1$.

Assim, $\lim_{k \rightarrow \infty} |x_k - \xi| = 0 \Rightarrow \lim_{k \rightarrow \infty} x_k = \xi$.