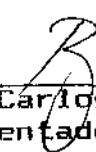


MODELOS DETERMINÍSTICOS COM EQUAÇÕES DE
DIFERENÇAS DE FENÔMENOS BIOLÓGICOS

Este exemplar corresponde à redação final da tese devidamente corrigida e defendida pelo Sr. Atelmo Aloisio Bald e aprovada pela Comissão Julgadora.

Campinas, 11 de fevereiro de 1993


Dr. Rodney Carlos Bassanezi
Orientador

Dissertação apresentada ao Instituto de Matemática, Estatística e Ciência da Computação, UNICAMP, como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Matemática Aplicada.

B19m

19026/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

- UNICAMP -

MODELOS DETERMINÍSTICOS COM EQUAÇÕES DE DIFERENÇAS

DE FENÔMENOS BIOLÓGICOS

ATELMO ALOISIO BALD

Dissertação apresentada ao IMECC
como parte dos requisitos para a
obtenção do grau de Mestre em
Matemática Aplicada.

ORIENTADOR:

Dr. Rodney Carlos Bassanezi

Campinas

1993

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

ATELMO ALOISIO BALDISS

MODELOS DETERMINÍSTICOS COM EQUAÇÕES DE DIFERENÇAS
DE FENÔMENOS BIOLÓGICOS

Dr. Rodney Carlos Bassanezi
Orientador

A minha esposa Rosane

e meus filhos,

Leonardo e Rafael.

AGRADECIMENTOS

Ao Professor Dr. Rodney Carlos Bassanezi, meu orientador.

Ao Professor Dr. João F. C. A. Meyer, co-orientador.

Aos professores que trabalharam conosco durante o curso.

À URI - Universidade Regional Integrada.

Ao Programa Institucional de Capacitação de Docentes.

Ao amigo Paulo B. Blinder.

Aos amigos e colegas do IMECC.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO.....	VIII
CAPÍTULO I.....	1
1. EQUAÇÕES DE DIFERENÇAS LINEARES.....	1
1.1 Introdução.....	1
1.2 Dinâmica Populacional de uma Colméia.....	2
1.3 Propagação de Plantas Anuais.....	17
1.4 Generalização do Modelo das Plantas Anuais.....	38
1.5 População com Estrutura de Idade.....	46
1.6 Estabilidade de Equações de Diferenças.....	50
CAPÍTULO II.....	64
2. EQUAÇÕES DE DIFERENÇAS NÃO LINEARES.....	64
2.1 Introdução.....	64
2.2 Estabilidade de Equações de Diferenças não Lineares.....	67
2.3 Estabilidade: Métodos Gráficos.....	70
2.4 Bifurcações.....	79
2.5 Modelo do Tipo Gompertz.....	103
2.6 Extinção de Espécies.....	112
CAPÍTULO III.....	124

3. INTERAÇÕES ENTRE ESPÉCIES.....	124
3.1 Introdução.....	124
3.2 Modelos do Tipo Presa-Predador.....	128
3.3 Modelos do Tipo Competição.....	152
3.4 Modelos do Tipo Colaboração.....	174
3.5 Um Modelo para Sincronia de Aparições Periódicas.....	187
3.6 Modelo Epidemiológico com Tempo Discreto...	196
 CONCLUSÃO.....	 XII
 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	 XIII

INTRODUÇÃO

Estudar e analisar alguns modelos determinísticos com equações de diferenças é a proposta deste trabalho. Embora estes modelos tenham uma vasta aplicação nas mais diversas áreas científicas aqui nos ateremos mais aos fenômenos biológicos, como sugere o título.

No estágio atual o progresso das ciências depende primordialmente de sua interdisciplinariedade. A Matemática e a Física aparentemente foram as duas ciências que tiveram mais elos ou interfaces até recentemente. A seguir a Química integrou-se ao grupo. As pesquisas interdisciplinares resultaram da necessidade de avanços e inovações tecnológicas. Hoje, de uma ou de outra forma, as fronteiras entre as várias ciências estão se expandindo ou se abrindo a procura do diálogo interdisciplinar e da complementariedade. A Matemática entra firme neste estágio: além de permitir a construção de modelos mais ou menos complexos, discretos ou contínuos, contribui com teorias ou técnicas, criados por matemáticos, como Caos, Catástrofe, Fractais, Fuzzy, Inteligência Artificial, Robótica e outros.

Este trabalho situa-se no estágio da transição de modelos matemáticos para modelos biológicos que historicamente tiveram sua origem em 1798 com a publicação de "An Essay on the Principle of Population" de Thomas Robert Malthus. Com o passar do tempo, observando o desenvolvimento científico e tecnológico

percebemos que os pesquisadores tentam construir, por aproximações sucessivas, modelos cada vez mais sofisticados, com a intenção de entender, controlar ou construir sua realidade. Uma idéia básica parece ser bem aceita neste meio: "um modelo é bom até que outro melhor o substitua". Desta forma conseguiu-se diminuir a distância que separa o modelo artificial (matemático) do real (situação natural). Por conseguinte, os modelos devem ser sistematizados o suficiente para que deles se obtenha uma coerência entre os resultados por eles preconizados e a realidade que pretendem descrever.

Nos modelos matemáticos aplicados à Biologia, pelo menos em muitos deles, o fator tempo é um parâmetro fundamental, no sentido de que todos os fatos são ordenados pelo mesmo; isto é dito de forma simples e sucinta pelo comediante Woody Allen quando diz: "O tempo, é um truque que a natureza encontrou para evitar que as coisas pudessem acontecer simultaneamente". A noção de tempo que temos é semelhante a um fluxo contínuo, embora muitos modelos matemáticos em Biologia são mais realistas quando o consideramos como uma variável discreta. Daí resultam dois tipos de modelos: aqueles que usam o tempo como uma variável contínua (modelos contínuos) e os que usam-no como uma variável discreta (modelos discretos). Cada tipo tem suas próprias vantagens. Neste trabalho nos propomos estudar e analisar modelos discretos em Biologia. Desta forma, nos modelos que vamos apresentar, as grandezas variam discretamente e não continuamente; por isso as equações de diferenças descrevem melhor as mudanças que ocorrem nas variáveis com o passar do tempo. Notemos também que muitos modelos elaborados a partir de equações diferenciais são de resolução difícil quando não impossível. Os modelos discretos sempre terão soluções mesmo que sejam numéricas.

Diversos pesquisadores, na década de 70, dedicaram estudos aos modelos discretos aplicados à Biomatemática. Em 1976,

Robert May, apresentou uma versão discreta do modelo de Verhulst (1845). As suposições básicas de May foram que a reprodução da espécie é sazonal e que não há superposição de diversas gerações, que aparecem em etapas sucessivas. O esquema de estudo seguido por May, foi: achar as soluções de equilíbrio do modelo, linearizá-lo se necessário e discutir a estabilidade das soluções de equilíbrio. Com isto, May conseguiu mostrar, mesmo que a equação de diferenças não-linear seja muito simples, ela pode apresentar um comportamento surpreendente em relação a estabilidade de seus pontos de equilíbrio. Podem ser inicialmente estáveis, e tornar-se instáveis, bifurcar, originar ciclos estáveis e mesmo sendo "determinística", pode gerar uma infinidade de órbitas com períodos diferentes: o estado caótico.

Nosso estudo, embora simples e introdutório, terá ampla cobertura de simulações numéricas e representações gráficas. No (CAP.I) vamos nos ater a modelos discretos e lineares: de uma variável independente, isto é, modelos que descrevem basicamente uma única espécie e, de duas ou mais variáveis independentes, isto é, que envolvem duas ou mais espécies. O (CAP.II) é dedicado a modelos que envolvem as equações de diferenças não-lineares, para uma ou mais espécies. A obtenção dos pontos ou soluções de equilíbrio, linearizações e métodos de discussão da estabilidade das soluções, bifurcações, ciclos de estabilidade e o caos. No (CAP.III) nos propomos estudar e analisar modelos que envolvem interações entre duas espécies: a predação, competição e colaboração. Para cada tipo de interação são apresentados e analisados modelos basicamente teóricos. Para encerrar este terceiro capítulo apresentamos dois modelos: um populacional e outro epidêmico. O primeiro é atribuído a Hoppensteadt-Keller, apresentado sob o título "Synchronization of Periodical Cicada Emergences" (1976). Neste modelo as populações de cigarras têm ciclos sincronizados de

reprodução sazonal. Dependendo do período de demora entre o aparecimento de duas gerações sucessivas, estas aparições podem ser sincronizadas ou balanceadas. É um modelo populacional discreto que utiliza retardamento em equações de diferenças. O segundo, apresenta inicialmente três equações, mas após uma conveniente mudança de variáveis, transforma-se num sistema de apenas duas equações.

De uma maneira geral nos preocupamos em tornar o texto o mais autosuficiente possível e com isso algumas passagens são repetidas. Procuramos o equilíbrio entre o menos cansativo e o mais didático.

CAPÍTULO I

1. EQUAÇÕES DE DIFERENÇAS LINEARES

1.1 Introdução

Em diversas áreas do conhecimento humano encontramos problemas cujo equacionamento envolve variáveis que mudam discretamente ao invés de variarem instantaneamente. Na Biologia, bem como em outras ciências, muitos dados são registrados para períodos de tempo uniformemente espaçados. Neste caso as análises são feitas ao longo de conjuntos discretos de valores de tempo.

Em muitas espécies o crescimento populacional entre gerações sucessivas, se dá em etapas discretas. Genericamente, consideramos a escala de tempo entre gerações como sendo 1, isto é, uma unidade de tempo entre gerações como segundo, minuto, até 17 anos, que ocorre no caso das cigarras com aparições sincronizadas. Em todas estas análises estabelecemos relações entre os elementos da etapa $t+1$ e os da etapa anterior t . Estas relações denominam-se fórmulas recursivas ou equações de diferenças.

Neste capítulo apresentaremos dois modelos matemáticos: - o primeiro é referente à dinâmica populacional de uma colméia, projeto desenvolvido em um curso de especialização (UNICAMP-FAFI Guarapuava, 1981); o segundo, relata a germinação,

crescimento e produção de sementes de plantas anuais, apresentado em Edelstein-Keshet (1988), em seu livro *Mathematical Models in Biology*, com adaptação dos meses às estações do sul do Brasil. Através de cada modelo e por meio de simulações numéricas poderemos saber sobre o seu comportamento em cada etapa e prever o seu tamanho no futuro.

1.2 Dinâmica Populacional de uma Colméia Equações de Diferenças de Primeira Ordem

Uma colméia de abelhas "cárnicas" com uma população equilibrada é constituída de três castas: a rainha, as operárias e os zangões. Em condições normais uma colméia apresenta uma rainha, que pode viver até cinco anos; até quatrocentos zangões, que podem viver até oitenta dias e cuja quantidade depende da abundância da alimentação e, sessenta a oitenta mil abelhas operárias. Toda operária inicia seu trabalho dentro da colméia, cuidando da rainha, dos ovos, das larvas novas e da limpeza da colméia; depois ela é guardiã por alguns dias e por último ela participa da coleta do mel e do pólen.

A capacidade de postura de uma rainha vai até três mil ovos por dia. Essa quantia depende da área disponível para postura, da qualidade genética da rainha e das condições florais e climáticas existentes. Assim que a rainha diminui o número de ovos/dia, as operárias responsáveis pela manutenção da colméia providenciam o desenvolvimento de uma nova rainha alimentando uma larva com geléia real. A nova rainha será

fecundada num vôo nupcial por apenas um zangão e logo depois retorna para expulsar a rainha velha que parte para formar uma nova colméia. Umas dez mil abelhas acompanham a rainha velha formando o enxame voador.

Neste modelo de crescimento populacional de uma nova colméia consideraremos os seguintes dados: - Postura da rainha: 2 000 ovos/dia. - Período entre a postura e o nascimento da abelha: 21 dias.- Quantidade inicial de abelhas: 10 000. - Vida média de uma operária: 40 dias.

Modelos

Quanto ao índice de mortalidade das abelhas operárias podemos estabelecer duas hipóteses distintas:

H_1) As abelhas têm idades equidistribuídas.

H_2) A morte das abelhas é proporcional à quantidade de abelhas que se tem em cada instante.

Considerando H_1 estamos supondo que em cada grupo, distribuído por idade (dias de vida), existe exatamente a mesma quantidade de operárias. Nos primeiros quarenta dias haverá dois tipos de grupos: - grupos de 250 abelhas oriundas do enxame voador, que se extinguirão no quadragésimo dia de vida e, grupos de 2 000 abelhas novas que surgirão no vigésimo primeiro dia de vida da colméia nova, provenientes dos ovos depositados diariamente pela rainha. Neste contexto o nosso modelo terá quatro etapas distintas conforme o número de dias que a colméia nova tem (considerando que cada abelha vive exatamente 40 dias), a saber: de zero até 20 dias; de 21 até 40

dias; de 41 até 60 dias e acima de 60 dias quando a população da colméia se tornou estável.

Desta forma, das 10 000 abelhas, em cada dia morrerão 250 o que corresponde a $1/40$ de 10 000.

Seja $y_n = y(n)$ a quantidade de abelhas no n -ésimo dia de existência da nova colméia com $0 \leq n < 21$ e n um número inteiro. O número de operárias em cada dia será:

$$y_0 = 10\ 000$$

$$y_1 = y_0 - 250$$

$$y_2 = y_1 - 250 = y_0 - 2 \times 250.$$

Generalizando, podemos escrever:

$$y_n = y_0 - n \times 250$$

ou

$$y_n = -250n + 10\ 000, \text{ para } 0 \leq n < 21 \quad (1)$$

Do fato de n (número de dias) ser inteiro e não negativo, a equação (1) é discreta.

A partir do vigésimo primeiro dia nascem cada dia 2 000 abelhas novas e até o quadragésimo dia morrem diariamente 250 das que compunham o séquito inicial da rainha.

Para $20 < n \leq 40$ podemos escrever:

$$y_n = -250n + 10\ 000 + (n-20).2\ 000$$

$$y_n = -250n + 2\,000n + 10\,000 - 40\,000.$$

Assim o modelo matemático correspondente a este intervalo é:

$$y_n = 1\,750n - 30\,000 \quad (2)$$

No quadragésimo dia morrem as últimas 250 abelhas do enxame voador e até o sexagésimo, não morrem abelhas. Então, para $40 < n \leq 60$, teremos:

$$y_n = y_{40} + (n-40) \cdot 2\,000$$

$$y_n = 40\,000 + 2\,000n - 80\,000,$$

e o modelo matemático correspondente será:

$$y_n = 2\,000n - 40\,000 \quad (3)$$

Para $n = 60$, a equação (3) fornece 80 000 abelhas operárias. Para $n > 60$, a cada dia nascem 2 000 e também morrem 2 000 abelhas. Isto significa que a colméia terá sempre a mesma população: 80 000 abelhas. E assim, para $n > 60$, temos:

$$y_n = 80\,000 \quad (4)$$

As equações (1), (2), (3) e (4) formam um modelo matemático para a dinâmica populacional de uma colméia nova.

A tabela seguinte apresenta o número de abelhas operárias para os 66 primeiros dias da colméia. Nos 20

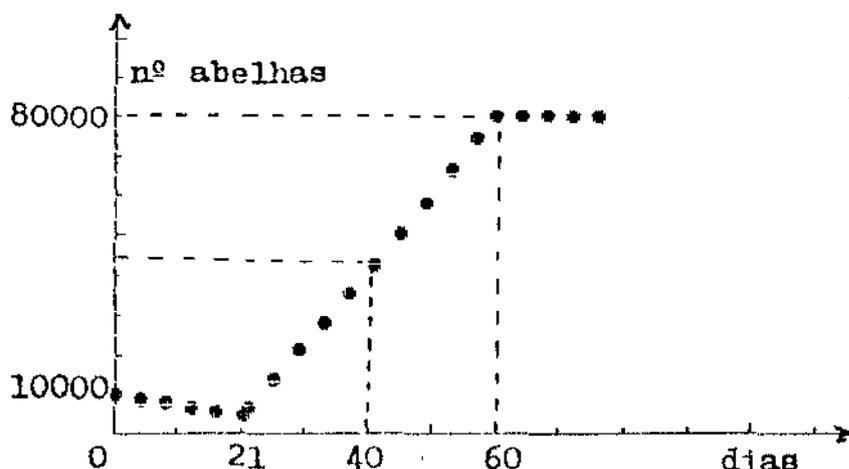
primeiros dias este número cai de 10 000 para 5 000 a uma taxa igual -250 abelhas/dia; nos 20 dias seguintes este número cresce de 1 750 abelhas/dia e nos outros 20 dias seguintes, a taxa é de 2 000 abelhas/dia. Aos 60 dias a população se estabiliza em 80 000.

Tabela 1: Dinâmica populacional de uma colméia nova com base na hipótese H_1 .

n	No.OPER.	n	No.OPER.	n	No.OPER.
0	10000	22	8500	44	48000
1	9750	23	10250	45	50000
2	9500	24	12000	46	52000
3	9250	25	13750	47	54000
4	9000	26	15500	48	56000
5	8750	27	17250	49	58000
6	8500	28	19000	50	60000
7	8250	29	20750	51	62000
8	8000	30	22500	52	64000
9	7750	31	24250	53	66000
10	7500	32	26000	54	68000
11	7250	33	27750	55	70000
12	7000	34	29500	56	72000
13	6750	35	31250	57	74000
14	6500	36	33000	58	76000
15	6250	37	34750	59	78000
16	6000	38	36500	60	80000
17	5750	39	38250	61	80000
18	5500	40	40000	62	80000
19	5250	41	42000	63	80000
20	5000	42	44000	64	80000
21	6750	43	46000	65	80000

A figura abaixo mostra a representação gráfica do modelo matemático da dinâmica populacional de uma colméia nova, com tempo discreto e considerando a hipótese H_1 .

Figura 1: Gráfico do modelo da colméia nova, considerando H_1 , tempo discreto, e dados da tabela 1.



As equações (1), (2), (3) e (4) podem ser escritas na forma contínua, como segue:

$$y(t) = -250t + 10\,000, \quad 0 \leq t \leq 20 \quad (1a)$$

$$y(t) = 1\,750t - 30\,000, \quad 20 < t \leq 40 \quad (2a)$$

$$y(t) = 2\,000t - 40\,000, \quad 40 < t \leq 60 \quad (3a)$$

$$y(t) = y_{60} = 80\,000, \quad t > 60 \quad (4a)$$

Considerando a segunda hipótese (a nosso ver mais realística), estamos supondo que a taxa de mortalidade é $1/40 = 0.025$ e portanto a taxa de sobrevivência é $1 - 0.025 = 0.975$.

Podemos obter uma expressão de recorrência para o número de operárias num dia n , enquanto $n < 21$:

$$y_0 = 10\ 000$$

$$y_1 = 0.975y_0$$

$$y_2 = 0.975y_1 = (0.975)^2 y_0$$

.....

$$y_n = (0.975)^n y_0 \tag{5}$$

Usando o fato de que $a^x = e^{x \cdot \ln a}$, para todo x real a função potência (5) pode ser dada na forma exponencial como segue:

$$y_n = \exp(n \cdot \ln 0.975) y_0 = \exp(-0.02532n) y_0. \tag{6}$$

No caso contínuo podemos escrever:

$$y = y(t) = y_0 e^{-0.02532t}. \tag{7}$$

A equação (6) é discreta e a (7), para tempo contínuo. Ambas descrevem a dinâmica populacional apenas para os 21 primeiros dias da colméia nova.

Para $y_0 = 10\ 000$ e $n = 21$ obtemos $y_{21} = 5\ 876$.

O modelo matemático para o período de desenvolvimento da nova colméia leva em consideração que a partir do 21-ésimo dia nascem, 2 000 abelhas/dia.

Indicando por A_0 a quantidade remanescente de abelhas velhas, então no 21-ésimo dia teremos:

$$Y_1 = y_{21} = A_0 + 2\ 000.$$

Levando em conta que a taxa de sobrevivência é igual a 0.975, podemos estabelecer uma fórmula de recorrência dependendo do valor de A_0 e do tempo discreto n .

$$Y_2 = 0.975Y_1 + 2\ 000 = 0.975(A_0 + 2\ 000) + 2\ 000$$

$$Y_2 = 0.975A_0 + 2\ 000(0.975 + 1)$$

$$Y_3 = 0.975Y_2 + 2\ 000$$

$$Y_3 = (0.975)^2 A_0 + 2\ 000[(0.975)^2 + 0.975 + 1]$$

.....

$$Y_n = 0.975Y_{n-1} + 2\ 000$$

$$Y_n = (0.975)^{n-1} A_0 + 2\ 000[(0.975)^{n-1} + (0.975)^{n-2} + \dots + 0.975 + 1].$$

Entre os colchetes temos a soma dos n primeiros termos de uma progressão geométrica de razão 0.975. Então,

$$Y_n = (0.975)^{n-1} A_0 + 2\ 000 \frac{1 - 0.975^n}{1 - 0.975}$$

$$Y_n = (0.975)^{n-1} A_0 + 80\ 000(1 - 0.975^n)$$

$$Y_n = (A_0 - 78\ 000)(0.975)^{n-1} + 80\ 000. \tag{8}$$

Para $n \geq 21$, podemos escrever:

$$y_n = (A_0 - 78\ 000)(0.975)^{n-21} + 80\ 000. \tag{9}$$

As equações (5) e (9) formam o modelo matemático discreto procurado. A variação da população das abelhas operárias pode ser observada na tabela seguinte. Como a convergência do modelo é relativamente fraca tivemos que considerar muitos dias e por isso a tabela foi elaborada para intervalos de cinco em cinco dias.

Tabela 2: Dinâmica populacional de uma colméia nova com base na hipótese H_2 .

n	No.OPER	n	No.OPER.	n	No.OPER.	n	No.OPER.
0	10000	81	64210	161	77916	241	79725
5	8810	86	66088	166	78164	246	79757
10	7763	91	67742	171	78382	251	79786
15	6840	96	69199	176	78575	256	79811
20	6026	101	70484	181	78744	261	79834
25	14822	106	71615	186	78893	266	79854
30	22572	111	72612	191	79025	271	79871
35	29400	116	73490	196	79141	276	79886
40	35417	121	74264	201	79243	281	79900
45	40718	126	74946	206	79333	286	79912
50	45389	131	75547	211	79412	291	79922
55	49504	136	76077	216	79482	296	79931
60	53130	141	76543	221	79543	301	79939
65	56325	146	76954	226	79598	306	79946
70	59140	151	77316	231	79645	311	79953
75	61620	156	77635	236	79688	316	79958
80	63806	161	77916	241	79725	321	79963

Para um tempo $t \geq 21$, contínuo, podemos obter:

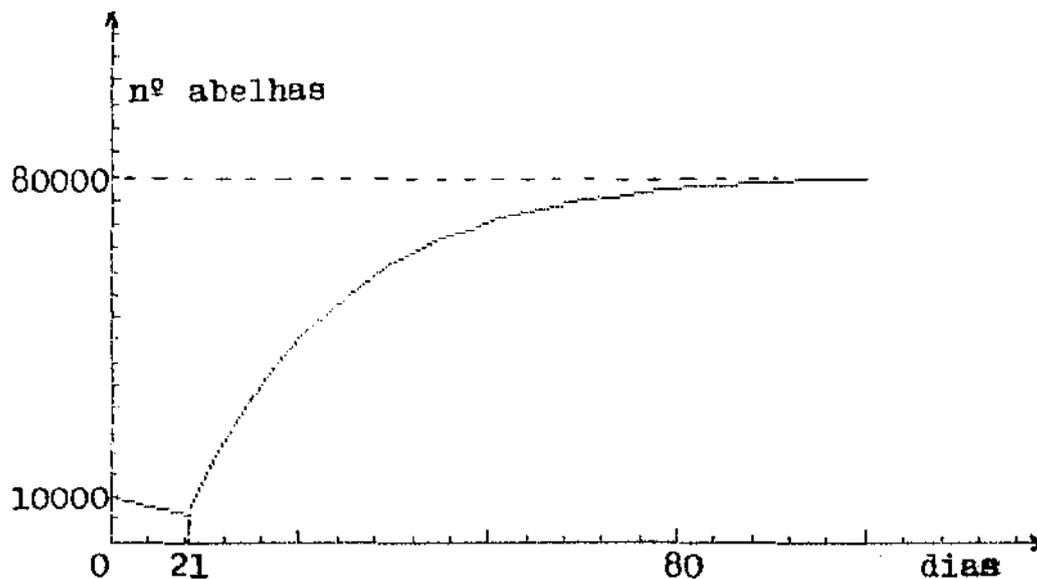
$$y(t) = (A_0 - 78\,000) e^{(t-21)\ln 0.975} + 80\,000$$

ou

$$y(t) = (A_0 - 78\,000) e^{-0.02592(t-21)} + 80\,000 \quad (10)$$

Também aqui temos o termo $e^{-0.02592(t-21)}$ para $t \geq 1$ que tende para zero enquanto t cresce. Assim, nos dois modelos a população limite da colméia é de 80 000 abelhas.

Figura 2: Representação gráfica do modelo contínuo correspondente à H_2 .



No gráfico anterior aparece uma interrupção em $t = 21$ dias pois nesta data a população da colméia começa a crescer com o nascimento de 2 000 abelhas/dia.

As expressões (5) e (9) são as soluções das equações de diferenças:

$$y_{n+1} = 0.975y_n, \text{ com } y_0 = 10\,000 \quad (11)$$

e

$$y_{n+1} = 0.975y_n + 2\,000, \text{ com } y_0 = 6\,026 \quad (12)$$

De um modo geral a equação (11) pode ser escrita na forma:

$$\boxed{y_{n+1} = \alpha y_n} \quad ; \quad y_0 \text{ dado} \quad (13)$$

A equação de diferenças (13) é linear, de primeira ordem, homogênea a coeficientes constantes e sua solução é:

$$y_n = \alpha^n y_0.$$

Agora podemos observar que

se $|\alpha| > 1$, y_n cresce indefinidamente;

se $|\alpha| < 1$, y_n decresce;

se $|\alpha| = 1$, y_n permanece constante.

A equação (12) escrita na forma geral fica:

$$\boxed{y_{n+1} = \alpha y_n + \beta} \quad ; \quad y_0 \text{ dado} \quad (14)$$

A equação (14) é linear, de primeira ordem, não homogênea a coeficientes constantes e para $\alpha \neq 1$ a sua solução pode ser

escrita na forma:

$$y_n = \alpha^n y_0 + \frac{1 - \alpha^n}{1 - \alpha} \beta \quad (15)$$

ou

$$y_n = \alpha^n y_0 + (1 + \alpha + \alpha^2 + \dots + \alpha^{n-1})\beta \quad (15a)$$

Uma outra forma de expressar a solução de (14) podemos obter a partir de (15), como segue:

$$y_n = \alpha^n y_0 + \frac{\beta}{1 - \alpha} - \frac{\beta \alpha^n}{1 - \alpha}$$

Fazendo $\frac{\beta}{1 - \alpha} = y^*$, teremos

$$y_n = \alpha^n (y_0 - y^*) + y^* \quad (15b)$$

Para $\alpha = 1$ a solução fica:

$$y_n = y_0 + \beta n \quad (16)$$

A equação (15b), equivalente a (15) e (15a), devido a sua simplicidade, facilita o estudo do comportamento da sequência-solução de (14).

Inicialmente observemos que

$$y_{n+1} > y_n, \text{ ou}$$

$$\alpha^{n+1}(y_0 - y^*) + y^* > \alpha^n(y_0 - y^*) + y^*$$

$\alpha \cdot \alpha^n (y_0 - y^*) > \alpha^n (y_0 - y^*)$ e para $y^* \neq y_0$, temos

$\alpha > 1$.

Considerando o valor absoluto de α , temos que para,

$|\alpha| > 1$, y_n cresce indefinidamente;

$|\alpha| < 1$, y_n decresce;

$|\alpha| = 1$, y_n permanece constante.

$y^* = \frac{\beta}{1-\alpha}$, com $\alpha \neq 1$, é o ponto de equilíbrio da equação (14), isto é,

$$y_{n+1} = y_n = y^*.$$

O comportamento da sequência-solução de uma equação de diferenças interessa em muitos modelos matemáticos. Este comportamento depende dos valores de y_0 e dos parâmetros α e β .

Para $\alpha \neq 1$ ocorrem soluções convergentes quando $|\alpha| < 1$ ou quando $y_n = y_0 = y^*$. Os gráficos (d), (g), (j) e (k) representam soluções que convergem para y^* .

Para $\alpha = 1$, a solução converge apenas se $\beta = 0$. Isto está representado pelo gráfico (a). Em geral neste texto consideramos $y(n) = y_n$.

Figura 3: Representação gráfica de $y_{n+1} = \alpha y_n + \beta$ para,

(a) $\alpha = 1.0, \beta = 0, y_0 = 5$;

(b) $\alpha = 1.0, \beta = 2.0, y_0 = 0.5$;

(c) $\alpha = 1.0, \beta = -2.0, y_0 = 12.0$.

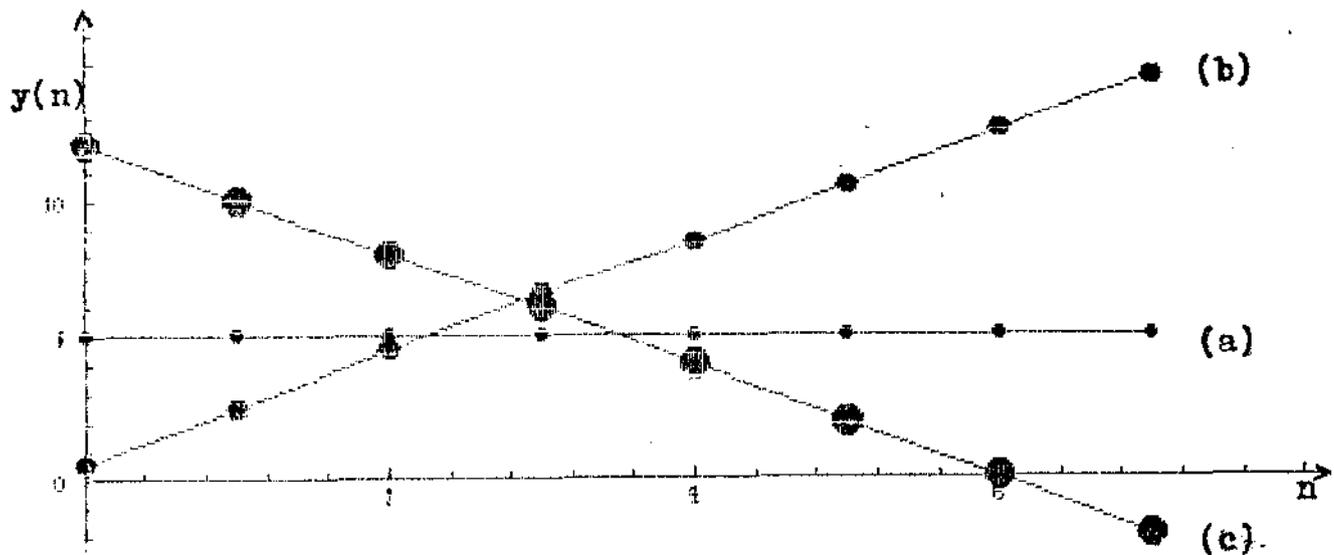


Figura 4: Representação gráfica de $y_n = \alpha^n(y_0 - y^*) + y^*$ para,

(d) $\alpha = 0.5, \beta = 3.0, y_0 = y^*$;

(e) $\alpha = 2.5, \beta = -3.0, y_0 = y^* + 0.5$;

(f) $\alpha = 1.5, \beta = -3.0, y_0 = y^* - 0.5$.

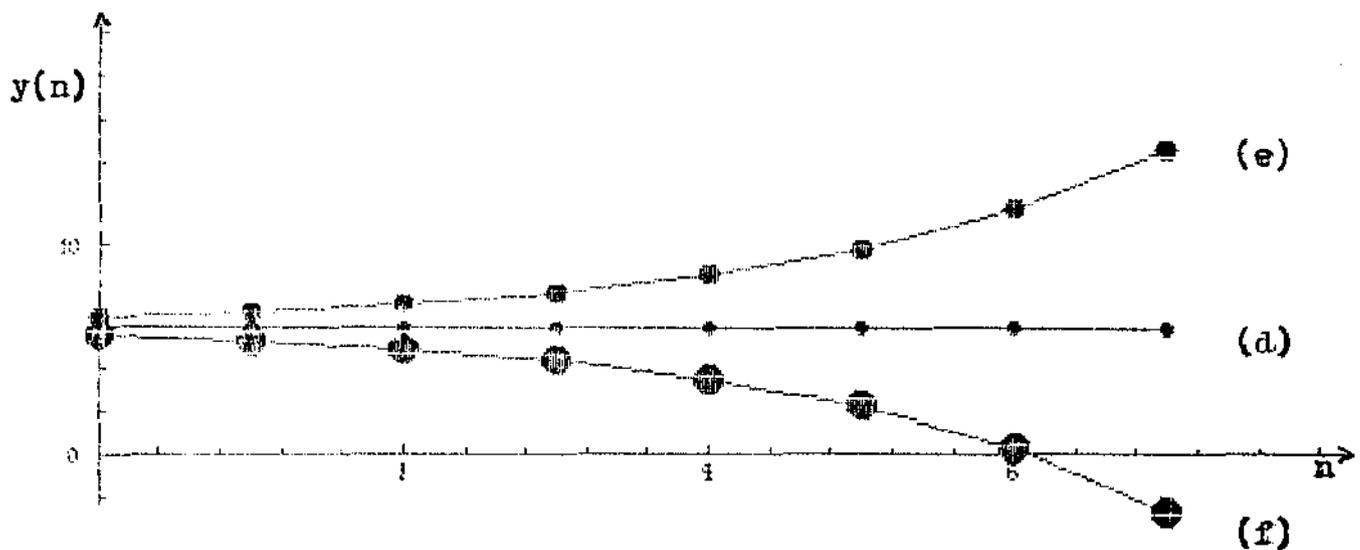


Figura 5: Representação gráfica de $y_n = \alpha^n(y_0 - y^*) + y^*$ para,
 (g) $\alpha = -0.5, \beta = 7.5, y_0 = 8.0$;
 (h) $\alpha = -1.0, \beta = 10.0, y_0 = 0.5$;
 (i) $\alpha = -1.2, \beta = 11.0, y_0 = y^* - 0.5$.

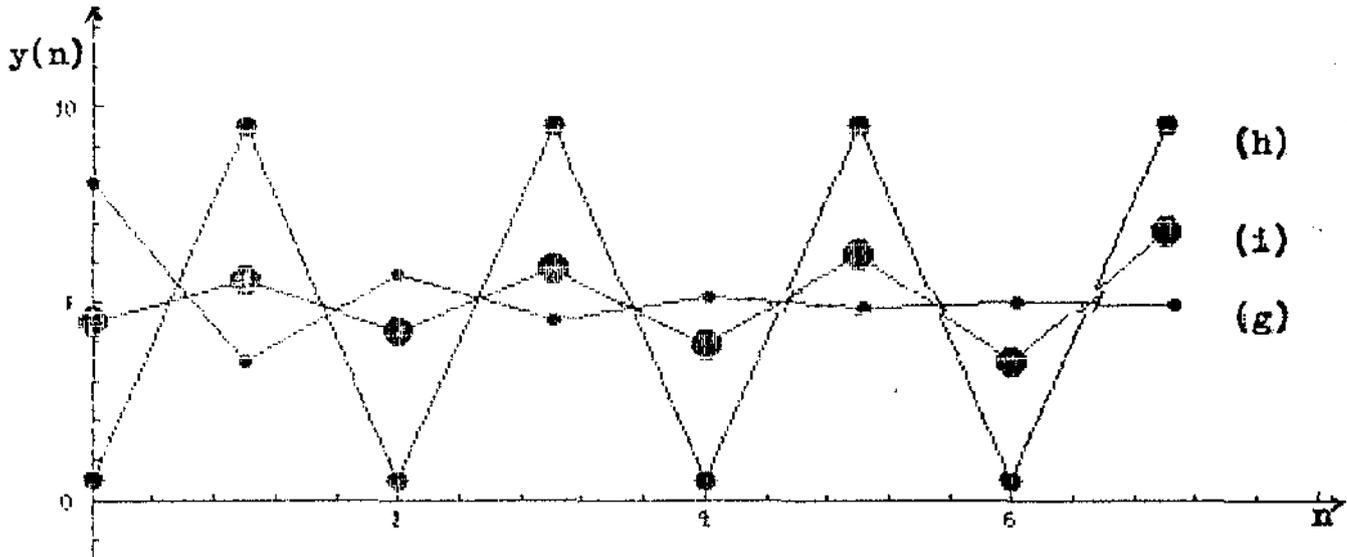
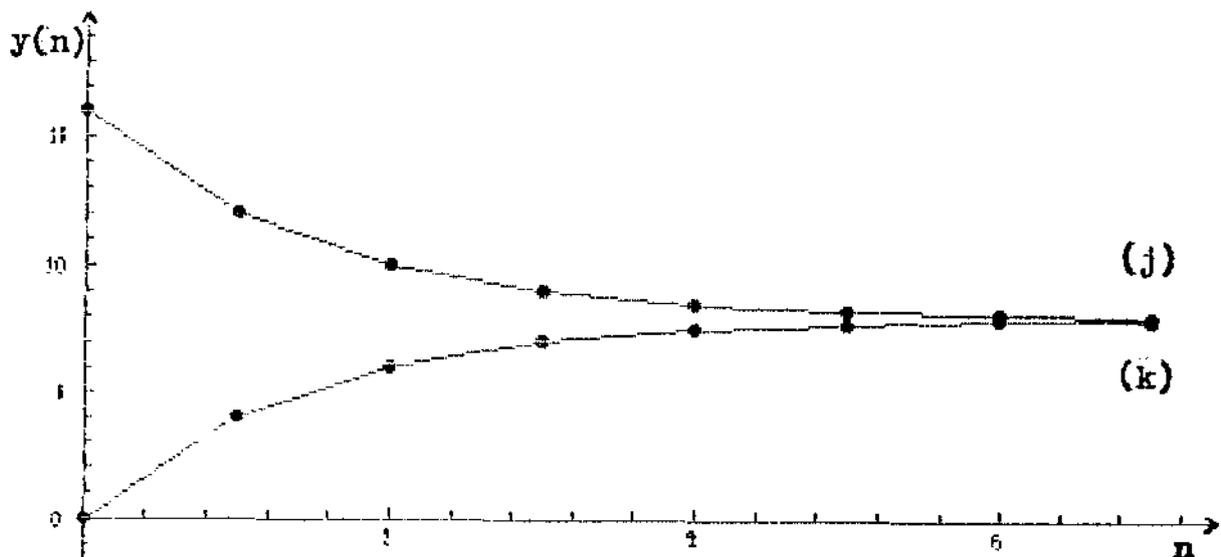


Figura 6: Representação gráfica de $y_n = \alpha^n(y_0 - y^*) + y^*$ para,
 (j) $\alpha = 0.5, \beta = 4.0, y_0 = 10$;
 (k) $\alpha = 0.5, \beta = -8.0, y_0 = 0$.



1.3 Propagação de Plantas Anuais

Equação de Diferenças de Segunda Ordem

Na formulação do modelo que descreve a propagação de plantas anuais consideramos que: - as plantas produzem as sementes no final de cada verão morrendo a seguir; - as sementes produzidas ficam latentes na terra por um ou dois invernos, no máximo, sem perder a capacidade de germinação; - uma fração de sementes morre durante cada inverno; - após o primeiro inverno algumas sementes germinam e outras, após o segundo.

Na modelagem do problema foram definidos os seguintes parâmetros:

γ = número de sementes produzidas por planta em fevereiro;

α = fração de sementes de um ano de idade e que germinam em outubro-novembro;

β = fração de sementes de dois anos de idade e que germinam em outubro-novembro;

σ = fração de sementes que sobrevive um dado inverno;

p_n = número de plantas na geração n ;

S_n^1 = número de sementes de um ano em outubro, antes de germinarem;

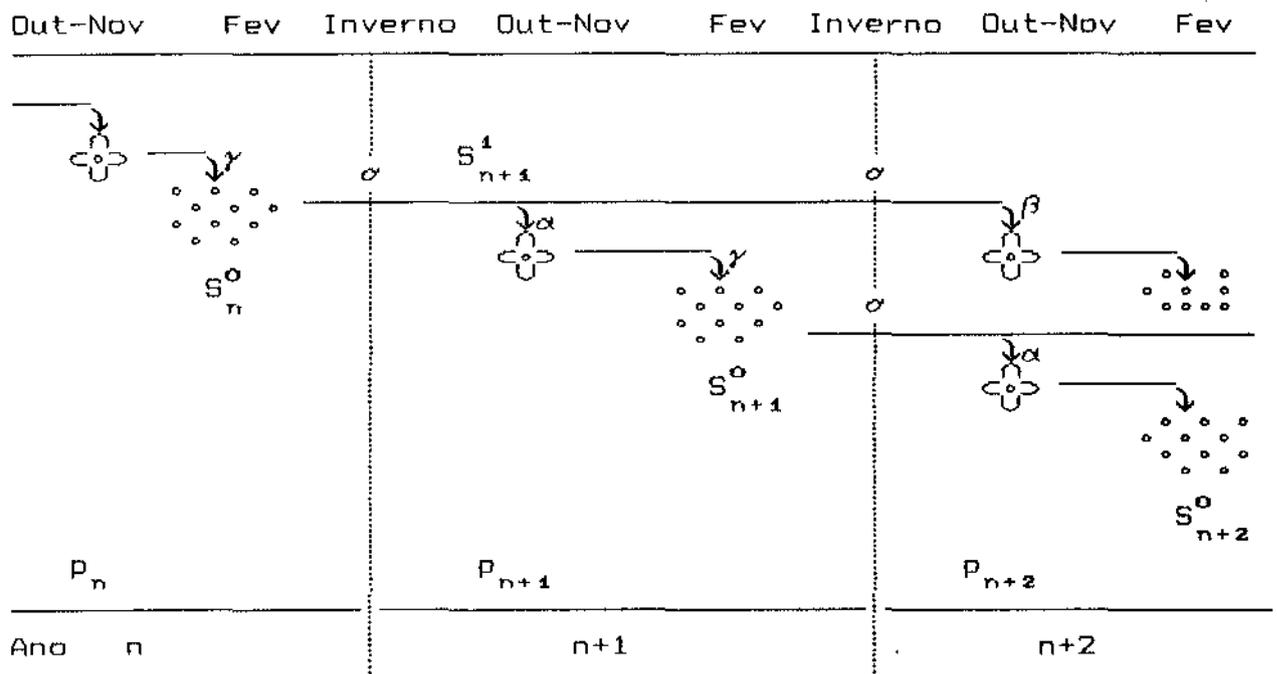
S_n^2 = número de sementes de dois anos em outubro antes de germinarem;

S_n^0 = número de sementes novas produzidas em fevereiro.

Nos índices de S , n indica o número do ano e $0, 1$ e 2

referem-se a idade da semente.

No esquema seguinte, as plantas anuais produzem suas sementes por planta a cada verão. As sementes podem permanecer na terra até dois anos antes de germinarem na primavera. Frações α de sementes de um ano de idade e frações β de dois anos dão origem a uma nova geração de plantas. As sementes com mais de dois anos perdem o poder germinativo e por isso não serão consideradas no modelo.



Em outubro-novembro, uma parte α das sementes de um ano e uma parte β das sementes de dois anos germinam. Assim, o número de plantas que nascem num ano n é:

$p_n = (\text{N}^\circ \text{ de plantas provenientes de sementes de um ano}) + (\text{N}^\circ \text{ de plantas provenientes de sementes de dois anos})$

$$p_n = \alpha S_n^1 + \beta S_n^2 \quad (17)$$

Considerando o esquema representado anteriormente, podemos escrever as relações (18), (19) e (20):

$$S_n^0 = \gamma p_n \quad (18)$$

$$S_{n+1}^2 = \sigma (1-\alpha) S_n^1 \quad (19)$$

$$S_{n+1}^1 = \sigma S_n^0 \quad (20)$$

Escrevendo (20) para a etapa n , obtemos:

$$\begin{aligned} S_n^1 &= \sigma S_{n-1}^0 \\ \text{ou} \\ S_n^1 &= \sigma \gamma p_{n-1} \end{aligned} \quad (21)$$

Escrevendo (19) para a etapa n , obtemos:

$$S_n^2 = \sigma (1-\alpha) S_{n-1}^1 \quad (22)$$

Escrevendo a equação (21) para a etapa $(n-1)$, temos

$$S_{n-1}^1 = \sigma \gamma p_{n-2} \quad (23)$$

Levando (23) em (22),

$$S_n^2 = \sigma^2 (1-\alpha) \gamma p_{n-2} \quad (24)$$

Considerando (21) e (24) na equação (17), obtemos uma

expressão que fornece o número de plantas da etapa n em função das etapas (n-1) e (n-2):

$$p_n = \alpha \sigma \gamma p_{n-1} + \beta \sigma^2 (1-\alpha) \gamma p_{n-2} \quad (25)$$

É interessante observar o significado de cada parte da equação (25):

γp_{n-2} = Sementes produzidas dois anos antes;

$\sigma \gamma p_{n-2}$ = Sementes de dois anos que sobreviveram ao primeiro inverno;

$(1-\alpha) \sigma \gamma p_{n-2}$ = Sementes que falharam na germinação do último inverno;

$\alpha (1-\alpha) \sigma \gamma p_{n-2}$ = Sementes que sobreviveram o último inverno;

$\beta \sigma (1-\alpha) \sigma \gamma p_{n-2}$ = Fração de sementes de dois anos que germinam;

γp_{n-1} = Sementes produzidas no ano anterior;

$\sigma \gamma p_{n-1}$ = Sementes que sobreviveram o primeiro inverno;

$\alpha \sigma \gamma p_{n-1}$ = Fração de sementes de um ano que germinaram.

Escrevendo a equação (23) para a etapa (n+1), obtemos:

$$p_{n+1} - \alpha \sigma \gamma p_n - \beta \sigma^2 (1-\alpha) \gamma p_{n-1} = 0 \quad (26)$$

A equação (26) é linear e de segunda ordem. Como será sua solução?

Sabemos que a solução de uma equação de diferenças linear e de primeira ordem do tipo $y_{n+1} = \alpha y_n$ é da forma

$$y_n = C \lambda^n \quad (27)$$

onde C é uma constante dependente da condição inicial e λ é um número real. Agora vamos mostrar que a solução de (26) também é da forma (27).

Tomemos $p_n = C \lambda^n$ e então $p_{n+1} = C \lambda^{n+1}$ e $p_{n+2} = C \lambda^{n+2}$. Vamos escrever (26) para a etapa $n+2$ e façamos as devidas substituições.

$$p_{n+2} - \alpha \sigma \gamma p_{n+1} - \beta \sigma^2 (1-\alpha) \gamma p_n = 0 \quad (28)$$

$$C \lambda^{n+2} - \alpha \sigma \gamma C \lambda^{n+1} - \beta \sigma^2 (1-\alpha) \gamma C \lambda^n = 0 \quad (29)$$

Assumindo que $C \lambda^n \neq 0$ e que $p_n = 0$ é a solução trivial, obtemos,

$$\lambda^2 - \alpha \sigma \gamma \lambda - \beta \sigma^2 (1-\alpha) \gamma = 0 \quad (30)$$

Assim a forma (27) é na verdade solução de (28) e (26)

se λ verifica a equação (30), que é chamada de "equação característica" da equação (30). Resolvendo (30) em relação a λ encontramos,

$$\lambda_{1,2} = \frac{\alpha \beta \gamma \pm \sqrt{\alpha^2 \beta^2 \gamma^2 + 4 \beta^2 \sigma (1-\alpha) \gamma}}{2} \quad (31)$$

Para $0 < \alpha < 1$ e σ, β, γ positivos, teremos $\lambda_1 > 0$ e $\lambda_2 < 0$.

Os números λ_1 e λ_2 são chamados "autovalores" e nos conduzem às soluções da equação (28). A equação (28) é linear e portanto aplica-se a sua solução o "princípio da superposição linear". Para $\lambda_1 \neq \lambda_2$ as soluções do tipo $A_1 \lambda_1^n$ e $A_2 \lambda_2^n$ são linearmente independentes e qualquer combinação linear das mesmas também é solução de (28). Assim, uma solução geral será da forma,

$$p_n = A_1 \lambda_1^n + A_2 \lambda_2^n \quad (32)$$

A_1 e A_2 são calculados a partir de condições iniciais conhecidas previamente.

Em que condições a população de plantas aumenta de geração em geração? - Para tal devemos ter:

$$P_{n+1} > P_n$$

Substituindo p_{n+1} pela equação (26), temos:

$$\alpha \sigma \gamma p_n + \beta \sigma^2 (1-\alpha) \gamma p_{n-1} > p_n$$

ou

$$\beta \sigma^2 (1-\alpha) \gamma p_{n-1} > (1-\alpha \sigma \gamma) p_n$$

Mas como $p_{n-1} < p_n$, devemos ter que

$$\beta \sigma^2 (1-\alpha) \gamma > 1 - \alpha \sigma \gamma \Rightarrow$$

$$4 \beta \sigma^2 (1-\alpha) \gamma > 4 - 4 \alpha \sigma \gamma \Rightarrow$$

$$\alpha^2 \sigma^2 \gamma^2 + 4 \beta \sigma^2 (1-\alpha) \gamma > 4 - 4 \alpha \sigma \gamma + \alpha^2 \sigma^2 \gamma^2 \Rightarrow$$

$$\alpha^2 \sigma^2 \gamma^2 + 4 \beta \sigma^2 (1-\alpha) \gamma > (2 - \alpha \sigma \gamma)^2$$

Considerando apenas a raiz positiva, temos:

$$\sqrt{\alpha^2 \sigma^2 \gamma^2 + 4 \beta \sigma^2 (1-\alpha) \gamma} > 2 - \alpha \sigma \gamma \Rightarrow$$

$$\frac{\alpha \sigma \gamma + \sqrt{\alpha^2 \sigma^2 \gamma^2 + 4 \beta \sigma^2 (1-\alpha) \gamma}}{2} > 1$$

ou seja,

$$\lambda_1 > 1.$$

De forma semelhante podemos verificar que se

$\lambda_1 < 1$, então $p_{n+1} < p_n$, e a população de plantas vai para a extinção;

$\lambda_1 = 1$, $p_{n+1} = p_n$, e a população permanece constante.

Tabela 3: Variação na população de plantas até 20 gerações para

$N = 20.0000$ $\gamma = 2.00000$
 $\alpha = 0.600000$ $\sigma = 0.80000$
 $\beta = 0.300000$ $\lambda = 1.09968$

G	No.PLAN.	SEM.NOVA	SEM. 1A	SEM. 2A
0	1000.000	0.000	0.000	0.000
1	960.000	2000.000	1600.000	0.000
2	1075.200	1920.000	1536.000	512.000
3	1179.648	2150.400	1720.320	491.520
4	1297.613	2359.296	1887.437	550.502
5	1426.902	2595.226	2076.181	603.980
6	1569.140	2853.805	2283.044	664.378
7	1725.546	3138.279	2510.624	730.574
8	1897.544	3451.093	2760.874	803.399
9	2086.687	3795.089	3036.071	883.480
10	2294.682	4173.374	3338.699	971.543
11	2523.410	4589.364	3671.491	1068.384
12	2774.937	5046.820	4037.456	1174.877
13	3051.535	5549.874	4439.899	1291.986
14	3355.704	6103.071	4882.457	1420.768
15	3690.192	6711.409	5369.127	1562.386
16	4058.021	7380.384	5904.308	1718.121
17	4462.514	8116.042	6492.833	1889.378
18	4907.325	8925.027	7140.022	2077.707
19	5396.475	9814.650	7851.720	2284.807
20	5934.381	10792.950	8634.359	2512.550

Tabela 4: Variação na população de plantas até 20 gerações para

$N = 20.0000$ $\gamma = 2.00000$
 $\alpha = 0.500000$ $\sigma = 0.80000$
 $\beta = 0.250000$ $\lambda = 0.96568$

G	No. PLAN.	SEM. NOVA	SEM. 1A	SEM. 2A
0	1000.000	0.000	0.000	0.000
1	800.000	2000.000	1600.000	0.000
2	800.000	1600.000	1280.000	640.000
3	768.000	1600.000	1280.000	512.000
4	742.400	1536.000	1228.800	512.000
5	716.800	1484.800	1187.840	491.520
6	692.224	1433.600	1146.880	475.136
7	668.467	1384.448	1107.558	458.752
8	645.530	1336.935	1069.548	443.023
9	623.379	1291.059	1032.848	427.819
10	601.988	1246.757	997.406	413.139
11	581.331	1203.975	963.180	398.962
12	561.383	1162.661	930.129	385.272
13	542.119	1122.765	898.212	372.052
14	523.516	1084.238	867.390	359.285
15	505.552	1047.033	837.626	346.956
16	488.204	1011.104	808.883	335.051
17	471.452	976.409	781.127	323.553
18	455.274	942.904	754.323	312.451
19	439.652	910.548	728.439	301.729
20	424.565	879.303	703.443	291.375

Estamos considerando $\lambda = \max(|\lambda_1|, |\lambda_2|)$.

A tabela 3 representa uma simulação para a população de plantas com sucesso. Com $\lambda > 1$ o número de plantas cresce a

cada geração e o mesmo acontece com o número de sementes novas, sementes de um ano e sementes de dois anos no banco de sementes. Já na tabela 4, onde $\lambda < 1$, o número de plantas vai diminuindo bem como o número de sementes. Nestas circunstâncias a população de plantas vai para a extinção.

A equação (28) é uma equação de diferenças linear de segunda ordem com coeficientes constantes. Ela pode ser escrita numa forma mais geral como segue:

$$y_{n+2} + a y_{n+1} + b y_n = g(n) \quad (33a)$$

Na equação (28) temos que $g(n) = 0$, e assim ela passa a ser homogênea:

$$\boxed{y_{n+2} + a y_{n+1} + b y_n = 0} \quad (33b)$$

cuja equação característica é

$$\lambda^2 + a \lambda + b = 0; \text{ e os autovalores são:}$$

$$\lambda_{1,2} = \frac{-a \pm \sqrt{a^2 - 4b}}{2}$$

A forma da solução da equação (33b) depende da natureza dos valores λ_1 e λ_2 .

A) λ_1 e λ_2 são números reais e distintos.

A solução fica:

$$y_n = A_1 \lambda_1^n + A_2 \lambda_2^n$$

conforme visto anteriormente no estudo do modelo das plantas anuais.

Mesmo que a solução geral seja uma combinação linear de $y_n = C \lambda^n$, o autovalor dominante, o de maior módulo, possui o maior efeito na solução. Após diversas etapas o comportamento da solução se aproxima de $y_n = C \lambda^n$ onde $\lambda = \max\{|\lambda_1|, |\lambda_2|\}$.

B) λ_1 e λ_2 são números reais e iguais.

Isto acontece quando o discriminante é nulo, ou seja,

$$a^2 - 4b = 0 \Rightarrow b = a^2/4.$$

O autovalor é $\lambda = -a/2$ e de início obtemos apenas uma solução:

$$y_n^1 = \lambda^n.$$

Para determinar a outra solução partimos de $y_n^2 = u_n y_n^1$.

No caso de $\lambda_1 = \lambda_2$ a equação (30b) toma a forma

$$y_{n+2} + a y_{n+1} + \frac{a^2}{4} y_n = 0 \quad (33c)$$

Levando y_n^2 a esta equação, agrupando e simplificando os termos semelhantes, vem:

$$y_{n+1}^2 = u_{n+1} y_n^1 + u_n y_{n+1}^n$$

$$y_{n+2}^2 = u_{n+2} y_n^1 + u_{n+1} y_{n+1}^1 + u_{n+1} y_{n+1}^1 + u_n y_{n+2}^1$$

$$y_n^1 u_{n+2} + (2 y_{n+1}^1 + a y_n^1) u_{n+1} + (y_{n+2}^1 + a y_{n+1}^1 + a^2/4) u_n = 0$$

O segundo parênteses é igual a zero pois y_n^1 é solução.
O primeiro parênteses também se anula pois

$$2 y_{n+1}^1 = 2 \lambda^{n+1} = 2 \lambda \lambda^n = 2 (-a/2) \lambda^n = -a y_n^1.$$

Com isso resulta apenas a equação:

$$y_n^1 u_{n+2} = 0 \text{ e do fato de } y_n^1 \neq 0 \text{ resulta que}$$

$$u_{n+2} = 0.$$

u_n deve ser uma função discreta de n que decresce

linearmente de n até $n+2$; se k_1 e k_2 são duas constantes então uma forma para u_n pode ser:

$$u_n = k_1 n + k_2, \text{ e assim } y_n^2 = u_n y_n^1 \text{ será}$$

$$y_n^2 = (k_1 n + k_2) y_n^1; \text{ desta forma a solução geral fica:}$$

$$y_n = A_1 \lambda^n + A_2 (k_1 n + k_2) \lambda^n$$

$$y_n = A_1 \lambda^n + A_2 k_1 n \lambda^n + A_2 k_2 \lambda^n$$

$$y_n = (A_1 + A_2 k_1) \lambda^n + A_2 k_2 n \lambda^n$$

Fazendo $(A_1 + A_2 k_1) = B_1$ e $A_2 k_2 = B_2$, teremos

$$y_n = B_1 \lambda^n + B_2 n \lambda^n \quad (33d)$$

C) λ_1 e λ_2 são números complexos conjugados.

Se $\lambda_1 = p + i q$ e $\lambda_2 = p - i q$ com $p, q \in \mathbb{R}$, $q \neq 0$ e

$i = \sqrt{-1}$, a unidade imaginária, então a solução é

$$y_n = A_1 \lambda_1^n + A_2 \lambda_2^n$$

ou

$$y_n = A_1 (p + i q)^n + A_2 (p - i q)^n \quad (34a)$$

Aplicando as fórmulas de Euler em (34a), obtemos

$$y_n = A_1 r^n (\cos n\theta + i \operatorname{sen} n\theta) + A_2 r^n (\cos n\theta - i \operatorname{sen} n\theta)$$

ou

$$y_n = B_1 r^n \cos n\theta + i B_2 r^n \operatorname{sen} n\theta, \quad (34b)$$

onde $r = \sqrt{p^2 + q^2}$, $\theta = \operatorname{arctg} \frac{q}{p}$, $B_1 = A_1 + A_2$ e $B_2 = A_1 - A_2$.

Assim, y_n possui parte real e parte imaginária.

Para $u_n = r^n \cos n\theta$ e $v_n = r^n \operatorname{sen} n\theta$, temos

$$y_n = B_1 u_n + i B_2 v_n \quad (34c)$$

Do fato da equação (34c) ser linear podemos afirmar que as partes real e imaginária são por si mesmas soluções. Pela superposição das duas soluções, teremos:

$$y_n = C_1 u_n + C_2 v_n$$

ou

$$y_n = r^n (C_1 \cos n\theta + C_2 \operatorname{sen} n\theta) \quad (34d)$$

As figuras 7, 8 e 9 representam a solução y_n em função de n e y_{n+1} em função de y_n . Fica muito fácil observar que para

$r < 1$ a solução converge; para $r > 1$, diverge e para $r = 1$ a solução é periódica.

Figura 7: Representação gráfica de $y_n \times n$ e $y_{n+1} \times y_n$ quando $r < 1$.

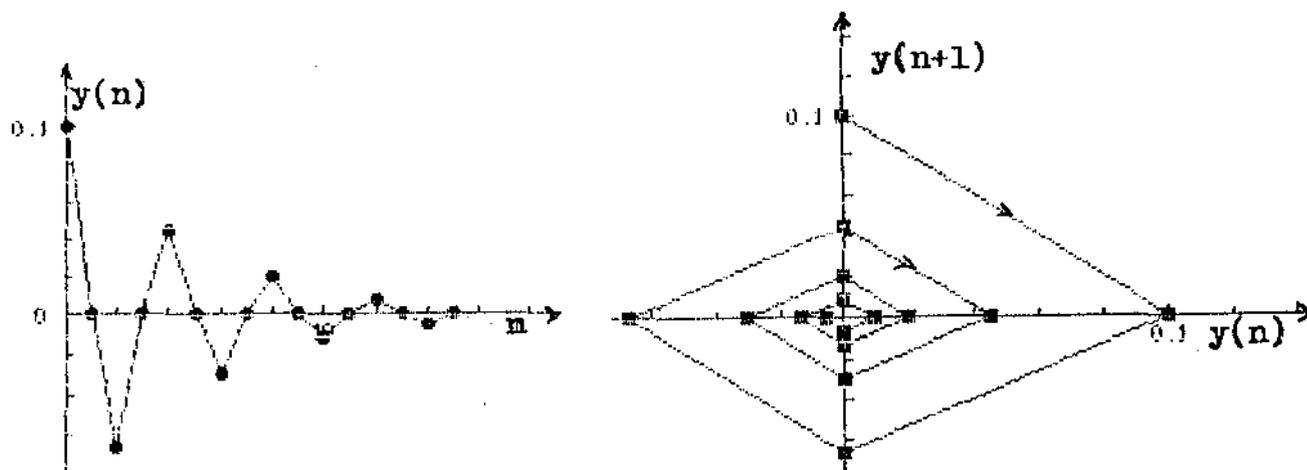


Figura 8: Representação gráfica de $y_n \times n$ e $y_{n+1} \times y_n$ quando $r > 1$.

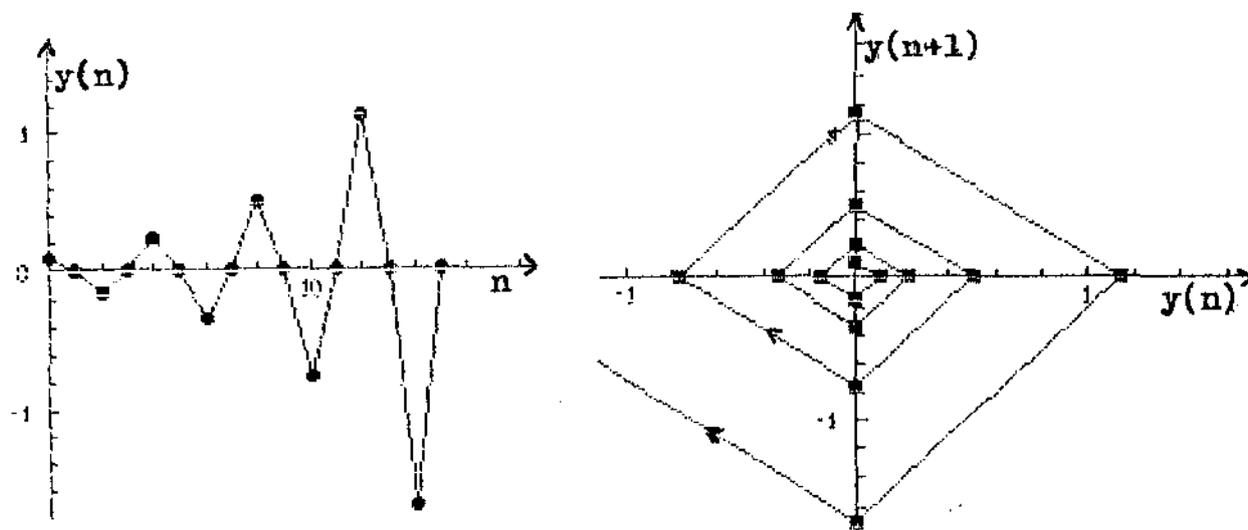
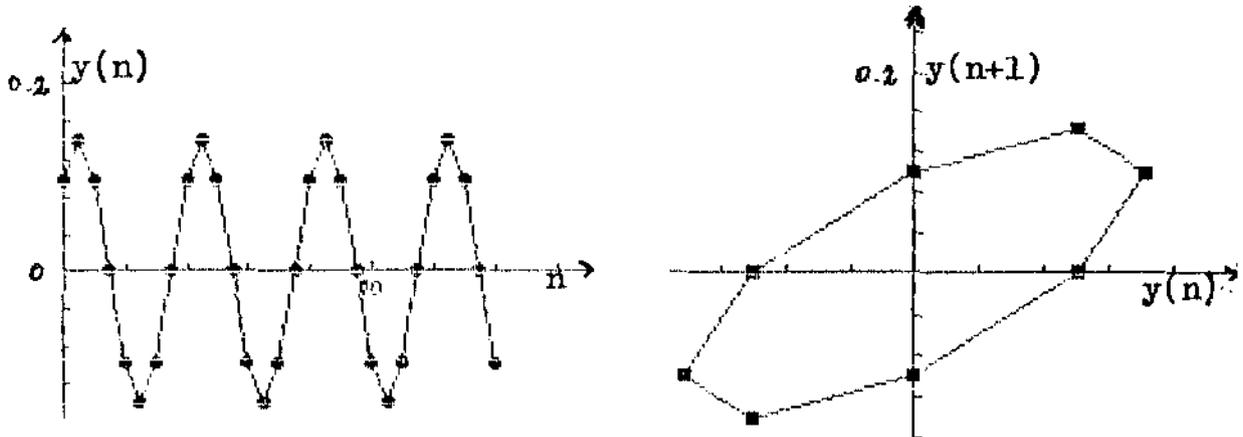


Figura 9: Representação gráfica de $y_n \times n$ e $y_{n+1} \times y_n$ quando $r = 1$.



Partindo da equação (18) podemos estabelecer a relação de S_{n+1}^0 com S_n^0 e S_n^1 , que juntamente com a equação (20) vai formar um sistema de duas equações de diferenças lineares de primeira ordem equivalente a equação linear de segunda ordem (26).

$$S_n^0 = \gamma p_n \quad (18)$$

Para a etapa (n+1),

$$S_{n+1}^0 = \gamma p_{n+1}$$

ou

$$S_{n+1}^0 = \gamma [\alpha S_{n+1}^1 + \beta S_{n+1}^2]$$

ou

$$S_{n+1}^0 = \gamma [\alpha \sigma \gamma p_n + \beta \sigma (1-\alpha) S_n^1]$$

ou

$$S_{n+1}^0 = \gamma \alpha \sigma S_n^0 + \gamma \beta \sigma (1-\alpha) S_n^1 \quad (35)$$

Agora, com as equações (35) e (20) formamos o sistema seguinte:

$$\begin{cases} S_{n+1}^0 = \alpha \sigma \gamma S_n^0 + \beta \sigma (1-\alpha) \gamma S_n^1 \\ S_{n+1}^1 = \sigma S_n^0 \end{cases} \quad (36)$$

De duas maneiras podemos resolver o sistema (36): a) Reduzindo-o a uma equação de diferenças linear de segunda ordem e então resolvê-la; b) usar a Álgebra Linear das Matrizes.

a) Redução a uma equação de segunda ordem.

Para simplificar a notação façamos:

$$\begin{aligned} \alpha \sigma \gamma &= a \\ \beta \sigma (1-\alpha) \gamma &= b \\ \sigma &= c \\ 0 &= d \end{aligned}$$

Assim os sistema (36), fica

$$\begin{cases} S_{n+1}^0 = a S_n^0 + b S_n^1 & (1) \\ S_{n+1}^1 = c S_n^0 & (2) \end{cases} \quad (36a)$$

Escrevendo (1) para a etapa $n+2$,

$$S_{n+2}^0 = a S_{n+1}^0 + b S_{n+1}^1$$

Substituindo S_{n+1}^0 ,

$$S_{n+2}^0 = a S_{n+1}^0 + b c S_n^0$$

ou

$$S_{n+2}^0 - a S_{n+1}^0 - b c S_n^0 = 0 \quad (36b)$$

A equação (36b) é semelhante a equação (28), possuindo a mesma equação característica e os mesmos autovalores. Na variável S_n^0 e, para $\lambda_1 \neq \lambda_2$, a solução fica:

$$S_n^0 = A_1 \lambda_1^n + A_2 \lambda_2^n \quad (36c)$$

Da mesma forma podemos obter:

$$S_{n+2}^1 - a S_{n+1}^1 - b c S_n^1 = 0, \text{ cuja solução é:}$$

$$S_n^1 = B_1 \lambda_1^n + B_2 \lambda_2^n \quad (36d)$$

A_1 , A_2 , B_1 e B_2 são determinados a partir de condições

iniciais e ou de contorno.

b) Pela Álgebra Linear.

Inicialmente escrevemos o sistema (36a) na forma matricial:

$$\begin{pmatrix} S^0 \\ S^1 \end{pmatrix}_{n+1} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} S^0 \\ S^1 \end{pmatrix}_n \quad (37a)$$

Fazendo $M = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \longrightarrow$ matriz dos coeficientes e

$$V_n = \begin{pmatrix} S^0 \\ S^1 \end{pmatrix}_n \longrightarrow \text{vetor solução.}$$

Desta maneira o sistema (37a) pode ser escrito na forma,

$$V_{n+1} = M V_n \quad (37b)$$

Onde $V_n = \begin{pmatrix} A \lambda^n \\ B \lambda^n \end{pmatrix}$ é uma solução.

Levando V_n em (37b), obtemos

$$\begin{pmatrix} A \lambda^{n+1} \\ B \lambda^{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} A \lambda^n \\ B \lambda^n \end{pmatrix} \quad (37c)$$

Expandindo (37c) e usando a igualdade de matrizes, podemos escrever o seguinte sistema:

$$\begin{cases} A \lambda^{n+1} = a A \lambda^n + b B \lambda^n \\ B \lambda^{n+1} = c A \lambda^n \end{cases} \quad (37d)$$

Para $\lambda \neq 0$,

$$\begin{cases} A \lambda = a A + B \\ B \lambda = c A \end{cases} \quad \rightarrow \quad \begin{cases} A (a - \lambda) + b B = 0 \\ A c - B \lambda = 0 \end{cases}$$

ou de forma equivalente,

$$\begin{pmatrix} a-\lambda & b \\ c & -\lambda \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} A \\ B \end{pmatrix} = 0 \quad (37e)$$

A equação (37e) é linear em relação a A e B. Sendo que $A = B = 0$ é a solução trivial e resultando

$$V_n = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

As soluções não nulas para A e B ocorrem quando o

determinante da matriz dos coeficientes se anula; isto é:

$$\det M = \begin{vmatrix} a-\lambda & b \\ c & -\lambda \end{vmatrix} = 0$$

Assim, o polinômio característico, é:

$$\lambda^2 - a \lambda - b c = 0 \quad (37f)$$

Este resultado já foi obtido anteriormente bem como os autovalores seguintes:

$$\lambda_{1,2} = \frac{a \pm \sqrt{a^2 + 4 b c}}{2}$$

O valor $a^2 + 4 b c = \Delta$ é denominado "discriminante da matriz M".

Se $\Delta < 0$, os autovalores serão números complexos;

Se $\Delta = 0$, os autovalores serão números reais e iguais;

Se $\Delta > 0$, os autovalores serão números reais e distintos.

De posse dos autovalores λ_i , podemos associar a cada um deles um vetor

$$v_i = \begin{pmatrix} A_i \\ B_i \end{pmatrix}, \text{ chamado autovetor e que satisfaz a relação,}$$

$$M v_i = \lambda_i v_i.$$

A última expressão é uma simplificação da equação matricial (37c) e que nos permite escrever

$$\begin{bmatrix} a-\lambda_i & b \\ c & -\lambda_i \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} A_i \\ B_i \end{bmatrix} = 0$$

Pode-se mostrar que para $c \neq 0$

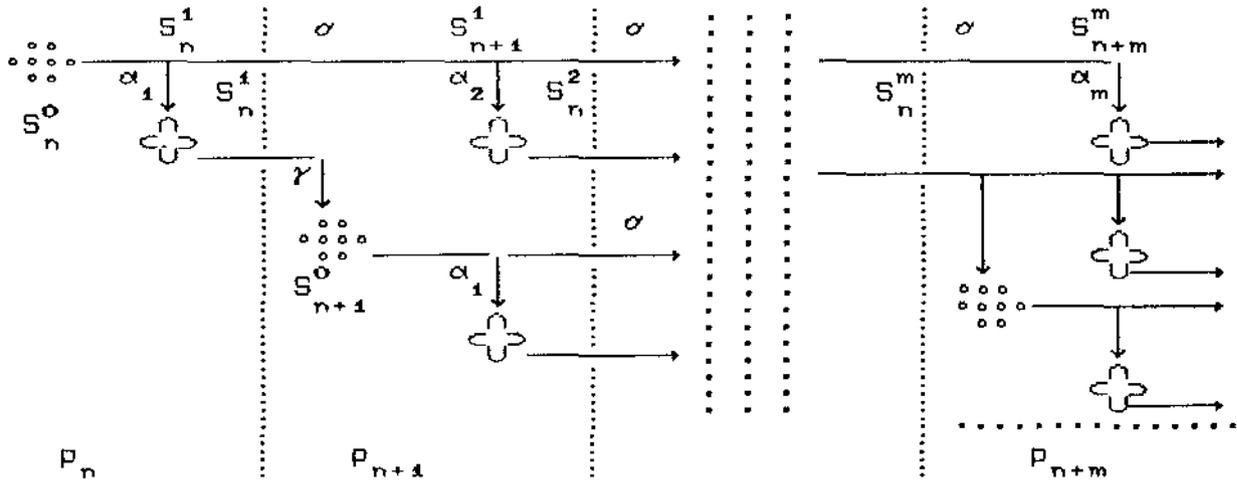
$$v_i = \begin{bmatrix} A_i \\ B_i \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \lambda_i/c \\ 1 \end{bmatrix}$$

é um autovetor associado ao autovalor λ_i . Esta é uma maneira de calcular os valores de A_1 , A_2 , B_1 e B_2 .

1.4 Generalização do Modelo das Plantas Anuais Sistemas de Equações de Diferenças Lineares

Consideremos uma formulação alternativa para o modelo das plantas anuais, apresentado anteriormente, no qual agora as sementes S_n^0 podem sobreviver e germinar em gerações n , $n+1$, $n+2, \dots, n+m$ com frações de germinação $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_m$. γ é o número de sementes produzidas por planta e σ é a fração de sementes que sobrevive a determinado inverno. Neste modelo

consideramos que as frações $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_m$ são aplicadas sobre S_n^0 . P_n é o número total de plantas numa etapa n .



Numa geração n as plantas p provém de sementes novas, das que sobreviveram 1 ano, 2 anos, ..., m anos.

$$P_n = \alpha_1 S_n^0 + \alpha_2 S_n^1 + \alpha_3 S_n^2 + \dots + \alpha_m S_n^{m-1} \quad (38a)$$

Se no esquema acima transportarmos as gerações $n+1, n+2, n+3, \dots, n+m$ na geração n , teremos as sementes $S_n^2, S_n^3, \dots, S_n^m$.

As sementes S_n^0 provém das plantas p_{n-1} ; isto é:

$$S_n^0 = \gamma p_{n-1}, \text{ que na etapa } n+1 \text{ fica}$$

$$S_{n+1}^0 = \gamma P_n \quad (38b)$$

Levando (38a) em (38b), temos

$$S_{n+1}^0 = \gamma \alpha_1 S_n^0 + \gamma \alpha_2 S_n^1 + \dots + \gamma \alpha_m S_n^{m-1} \quad (39a)$$

Vamos imaginar que nenhuma semente tenha germinado na primeira etapa. Então S_{n+1}^1 seria σS_n^0 . Mas, na verdade, uma fração α_1 germinou e então

$$\begin{aligned} S_{n+1}^1 &= \sigma S_n^0 - \alpha_1 \sigma S_n^0 \\ \text{ou} \\ S_{n+1}^1 &= \sigma (1 - \alpha_1) S_n^0 \end{aligned} \quad (39b)$$

Agora, suponhamos que nenhuma semente germinou na primeira e segunda germinação; então S_{n+1}^2 seria $\sigma^2 S_n^1$. Mas as frações α_1 e α_2 germinaram antes e por isso podemos escrever:

$$\begin{aligned} S_{n+1}^2 &= \sigma^2 S_n^1 - \sigma^2 \alpha_1 S_n^1 - \sigma^2 \alpha_2 S_n^1 \\ \text{ou} \\ S_{n+1}^2 &= \sigma^2 (1 - \alpha_1 - \alpha_2) S_n^1 \end{aligned} \quad (39c)$$

De maneira semelhante podemos obter

$$S_{n+1}^3 = \sigma^3 (1 - \alpha_1 - \alpha_2 - \alpha_3) S_n^2 \quad (39d)$$

$$\begin{aligned} &\vdots \\ &\vdots \\ S_{n+1}^{m-1} &= \sigma^m (1 - \alpha_1 - \alpha_2 - \alpha_3 - \dots - \alpha_{m-1}) S_n^{m-2} \end{aligned} \quad (39e)$$

Com as equações (39a), (39b), (39c), (39d) e (39e) compomos o sistema (40) seguinte:

$$\begin{cases} S_{n+1}^0 = \gamma\alpha_1 S_n^0 + \gamma\alpha_2 S_n^1 + \dots + \gamma\alpha_m S_n^{m-1} \\ S_{n+1}^1 = \sigma(1-\alpha_1) S_n^0 \\ S_{n+1}^2 = \sigma^2(1-\alpha_1-\alpha_2) S_n^1 \\ \vdots \\ S_{n+1}^{m-1} = \sigma^{m-1}(1-\alpha_1-\alpha_2-\alpha_3-\dots-\alpha_{m-1}) S_n^{m-2} \end{cases} \quad (40)$$

Na forma matricial o sistema acima fica:

$$\begin{pmatrix} S^0 \\ S^1 \\ S^2 \\ \vdots \\ S^{m-1} \end{pmatrix}_{n+1} = \begin{pmatrix} \gamma\alpha_1 & \gamma\alpha_2 & \gamma\alpha_3 & \dots & \gamma\alpha_m \\ \sigma(1-\alpha_1) & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sigma^2(1-\alpha_1-\alpha_2) & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \sigma^{m-1}(1-\alpha_1-\dots-\alpha_{m-1}) & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} S^0 \\ S^1 \\ S^2 \\ \vdots \\ S^{m-1} \end{pmatrix}_n$$

No intuito de simplificar a apresentação da equação matricial anterior façamos:

$$\gamma\alpha_1 = a_1; \quad \gamma\alpha_2 = a_2; \quad \gamma\alpha_3 = a_3; \dots; \gamma\alpha_m = a_m, \text{ e}$$

$$\sigma(1-\alpha_1) = b_1; \quad \sigma^2(1-\alpha_1-\alpha_2) = b_2; \dots; \sigma^m(1-\alpha_1-\alpha_2-\dots-\alpha_{m-1}) = b_{m-1},$$

assim a matriz dos coeficientes pode ser escrita na forma:

$$A = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & a_2 & \dots & a_m \\ b_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & b_2 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & b_{m-1} & 0 \end{pmatrix}$$

Se $S = \begin{pmatrix} S^0 \\ S^1 \\ S^2 \\ \vdots \\ S^{m-1} \end{pmatrix}$, então o sistema (40) pode ser escrito na

forma:

$$S_{n+1} = A S_n \tag{41a}$$

A matriz A é uma matriz de Leslie de ordem m , muito comum na modelagem de problemas populacionais ou biológicos. O polinômio característico de A é:

$$p(\lambda) = \det(\lambda I - A) = 0,$$

onde λ é autovalor e I a matriz identidade de ordem m .

O polinômio característico pode ser obtido aplicando sucessivamente a Definição de Laplace ao determinante abaixo.

$$\det(\lambda I - A) = \begin{vmatrix} \lambda - a_1 & -a_2 & -a_3 & -a_4 & \dots & -a_m \\ -b_1 & \lambda & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & -b_2 & \lambda & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & \lambda & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & -b_{m-1} & \lambda \end{vmatrix} = 0$$

$$\det(\lambda I - A) =$$

$$= (\lambda - a_1) \begin{vmatrix} \lambda & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ -b_2 & \lambda & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & -b_3 & \lambda & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & -b_{m-1} & \lambda \end{vmatrix} + b_1 \begin{vmatrix} -a_2 & a_3 & a_4 & a_5 & \dots & -a_m \\ -b_2 & \lambda & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & -b_3 & \lambda & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & -b_{m-1} & \lambda \end{vmatrix}$$

O valor do primeiro determinante é λ^{m-1} . No segundo, aplicamos novamente a Definição de Laplace.

$$= (\lambda - a_1) \lambda^{m-1} - b_1 a_2 \begin{vmatrix} \lambda & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ -b_3 & \lambda & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & -b_4 & \lambda & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & -b_{m-1} & \lambda \end{vmatrix} + b_1 b_2 \begin{vmatrix} -a_3 & -a_4 & -a_5 & \dots & -a_m \\ -b_3 & \lambda & 0 & \dots & 0 \\ 0 & -b_4 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \dots & -b_{m-1} & \lambda \end{vmatrix}$$

$$= \lambda^m - a_1 \lambda^{m-1} - a_2 b_1 \lambda^{m-2} - b_1 b_2 a_3 \lambda^{m-3} + b_1 b_2 b_3 \dots \begin{vmatrix} -a_4 & -a_5 & -a_6 & \dots & -a_m \\ -b_3 & \lambda & 0 & \dots & 0 \\ 0 & -b_4 & \lambda & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & -b_{m-1} \lambda \end{vmatrix}$$

Após $m-3$ rebaixamentos da ordem do determinante inicial, teremos:

$$= \lambda^m - a_1 \lambda^{m-1} - a_2 b_1 \lambda^{m-2} - a_3 b_1 b_2 \lambda^{m-3} - \dots + b_1 b_2 \dots b_{m-2} \begin{vmatrix} -a_{m-1} & -a_m \\ -b_{m-1} & \lambda \end{vmatrix}$$

Logo, o polinômio procurado é:

$$p(\lambda) = \lambda^m - a_1 \lambda^{m-1} - a_2 b_1 \lambda^{m-2} - a_3 b_1 b_2 \lambda^{m-3} - \dots - a_{m-1} b_1 b_2 \dots b_{m-2} \lambda + a_m b_1 b_2 \dots b_{m-1} = 0 \quad (41b)$$

Uma matriz de Leslie tem um único autovalor positivo λ^* . Para provar esta asserção, vamos definir a função

$$f(\lambda) = 1 - \frac{p(\lambda)}{\lambda^n} \quad (41c)$$

ou

$$f(\lambda) = 1 - \frac{\lambda^n - a_1 \lambda^{n-1} - a_2 b_1 \lambda^{n-2} - a_3 b_1 b_2 \lambda^{n-3} - \dots - a_n b_1 b_2 \dots b_{n-1}}{\lambda^n}$$

simplificando,

$$f(\lambda) = a_1 \lambda^{-1} + a_2 b_1 \lambda^{-2} + a_3 b_1 b_2 \lambda^{-3} + \dots + a_n b_1 b_2 \dots b_{n-1} \lambda^{-n},$$

derivando a última expressão em relação a λ , vem:

$$\frac{df(\lambda)}{d\lambda} = -a_1 \lambda^{-2} - 2a_2 b_1 \lambda^{-3} - 3a_3 b_1 b_2 \lambda^{-4} - \dots - n a_n b_1 b_2 \dots b_{n-1} \lambda^{-n-1}.$$

Em nosso modelo de Plantas Anuais todos os a_i e b_i não podem ser negativos e por isso a derivada será sempre negativa, qualquer que seja λ positivo. Então,

$$\frac{df(\lambda)}{d\lambda} < 0, \text{ para todo } \lambda > 0 \Rightarrow f(\lambda) \text{ é monótona e decrescente.}$$

Observamos ainda que,

$$\lim_{\lambda \rightarrow 0} f(\lambda) = \lim_{\lambda \rightarrow 0} \left(\frac{a_1}{\lambda} + \frac{a_2 b_1}{\lambda^2} + \frac{a_3 b_1 b_2}{\lambda^3} + \dots + \frac{a_n b_1 b_2 \dots b_{n-1}}{\lambda^n} \right) = +\infty$$

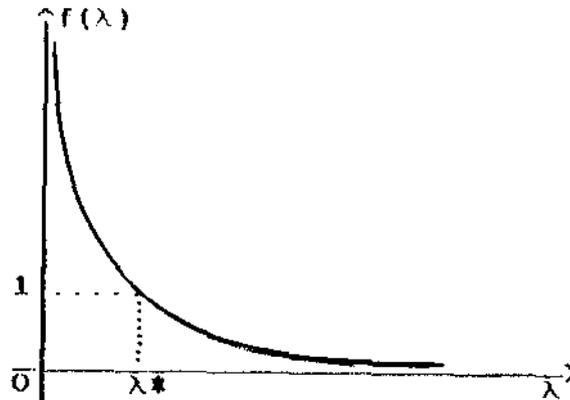
e

$$\lim_{\lambda \rightarrow \infty} f(\lambda) = \lim_{\lambda \rightarrow \infty} \left(\frac{a_1 \lambda^{n-1}}{\lambda^n} \right) = \lim_{\lambda \rightarrow \infty} \frac{a_1}{\lambda} = 0$$

Uma representação de $f(\lambda)$ em função de λ é feita abaixo. Por este gráfico podemos observar que existe apenas um λ^* tal

que $f(\lambda^*) = 1$ pois $f(\lambda)$ é monótona e decrescente.

Figura 10: Representação gráfica de f em função de λ .



Tomando $f(\lambda^*) = 1$ e combinando este resultado com a equação (41c), temos:

$$1 - \frac{p(\lambda^*)}{\lambda^{*n}} = 1 \quad \Rightarrow \quad P(\lambda^*) = 0$$

Como $p(\lambda)$ é a equação característica da matriz de Leslie, concluímos que ela possui apenas um único autovalor positivo λ^* . Na seção 1.6 veremos pelo Teste de Jury (1971), quando este autovalor é maior ou menor do que um.

1.5 População com Estrutura de Idade

Muitos modelos de dinâmica populacional descrevem as

variações apenas do número total de indivíduos N_t , e não considera a relação da idade com as taxas de natalidade e mortalidade. Todavia em inúmeros problemas a estrutura de idade é muito importante.

Os organismos vivos, em seus ciclos de vida, apresentam diversas fases em seu desenvolvimento. Desta forma podem ser agrupados por idade. Assim, toda a população N_t , será dividida em um número n de grupos por idade. A maneira como é feita esta divisão, geralmente é determinada por peculiaridades biológicas dos organismos e características específicas do problema considerado. A mais simples suposição sobre as relações entre grupos de idade é descrito pelo chamado Modelo de Leslie.

Seja $x_i(t)$ o número do i -ésimo grupo ($i = 1, 2, \dots, n$) quando a distinção do sexo não foi considerada, isto é, o número de fêmeas. O tempo t é contado em momentos discretos para a passagem de um grupo por idade para o seguinte. Supondo que as funções de natalidade, $b_i(x_1, x_2, \dots, x_n)$ que indicam o número de nascimentos (ou número de fêmeas novas) no i -ésimo grupo, são representadas por funções lineares do número de elementos de um dado grupo por idade,

$$b_i(x_1, x_2, \dots, x_n) = b_i x_i \quad (42a)$$

Em (42a), b_i é o coeficiente de natalidade e é não negativo. Assim, o número do primeiro grupo por idade, formado por todos os recém-nascidos de todos os grupos será dado por:

$$x_1(t+1) = \sum_{i=1}^n b_i x_i(t) \quad (42b)$$

Supondo que as funções $s_i(x_1, x_2, \dots, x_n)$ descrevem a passagem do grupo i para o grupo $(i+1)$ e que também são funções lineares apenas dos números do i -ésimo grupo, podemos escrever:

$$s_i(x_1, x_2, \dots, x_n) = s_i x_i, \text{ com } i = 1, 2, \dots, n-1 \quad (42c)$$

Em (42c), s_i ($0 < s_i \leq 1$) é o coeficiente de sobrevivência que mostra a fração de organismos do i -ésimo grupo que vive até a i -ésima idade. Então para todos os grupos, começando pelo segundo, temos a relação:

$$x_{i+1}(t+1) = s_i x_i(t), \text{ com } i = 1, 2, \dots, n-1 \quad (42d)$$

Indicando por $x(t)$ o vetor coluna formado pelo número de todos os grupos por idade, segue-se das equações (42a) e (42b) que,

$$x(t+1) = L x(t) \quad (42e)$$

A matriz L , de ordem n , é da forma

$$L = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & s_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \quad (42f)$$

L é uma matriz de Leslie, e $b_i \geq 0$ com $i = 1, 2, \dots, n$ e

$$0 < s_j < 1, j = 1, 2, \dots, n-1$$

A equação (42e) representa um sistema linear de n equações de diferenças lineares com coeficientes constantes. A matriz L define um operador linear num espaço Euclídiano n-dimensional; L também é chamado operador de Leslie. Do fato de $x_i(t)$ ser um número populacional, ele é não-negativo; da mesma forma os coeficientes b_i e s_j são não-negativos e assim a própria matriz L é não-negativa.

Expandindo o determinante característico da matriz L pelos elementos da primeira linha ou de outra forma, usando a Definição de Laplace, obtemos a equação característica:

$$p(\lambda) = \det(\lambda I - L)$$

I é a matriz identidade de ordem n e assim temos:

$$p(\lambda) = \lambda^n - b_1 \lambda^{n-1} - b_2 s_1 \lambda^{n-2} - \dots - b_n s_1 \dots s_{n-1} = 0 \quad (42g)$$

Quando $b_n \neq 0$, o termo independente de (42g) é não nulo e conseqüentemente a equação não tem raízes nulas o que garante que L é uma matriz não-singular.

O Teorema de Perron-Frobenius assegura características importantes para matrizes não-negativas como a matriz de Leslie:

1) L possui um único autovalor positivo r (o maior dos autovalores), que é uma solução primordial da equação característica. Se λ_j é um outro autovalor de L, então $|\lambda_j| \leq r$ com $j = 1, 2, \dots$

2) Existe um autovetor positivo correspondente a r.

3) Se L tem h autovalores de valor absoluto igual a r, então todos são distintos e sugerem as soluções da equação $\lambda^h - r^h = 0$; h é chamado índice de primitividade da matriz L.

Se $h = 1$, L é primitiva.

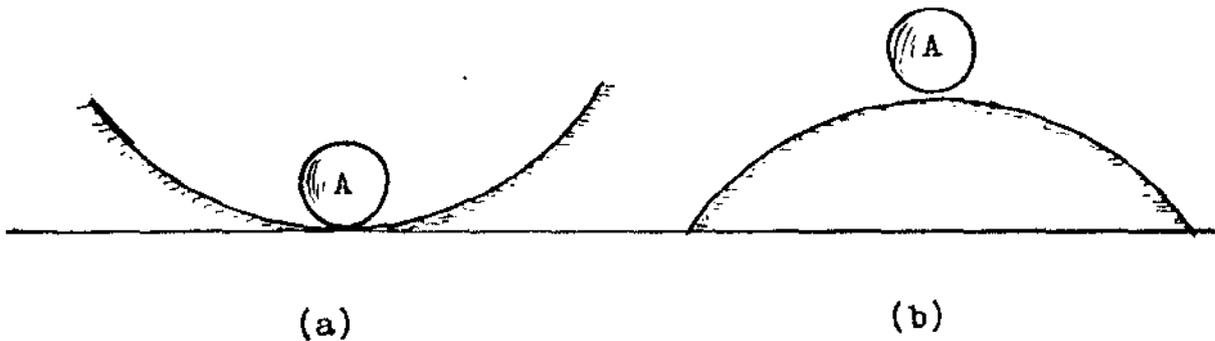
Aplicações deste teorema foram feitas na secção 1.4.

1.6 Estabilidade de Equações de Diferenças Lineares

É de se esperar que o equilíbrio de uma população aconteça quando o número de indivíduos em etapas sucessivas não muda mais. Isto é uma consequência de diversos fatores bióticos ou abióticos mas que de uma forma geral pode ser indicado por

$$y_{n+1} = y_n.$$

O estado de equilíbrio de uma solução depende de sua estabilidade. Uma analogia com o equilíbrio de um corpo numa superfície é interessante; assim dizemos que a esfera A está em



equilíbrio instável na figura (b) pois quando "um pouco" afastada de sua posição a ela não retornará apenas pela ação da

força gravitacional. Em (a), quando a esfera é afastada "um pouco" de sua posição de equilíbrio a ela retornará apenas pela força gravitacional: neste caso a esfera está em equilíbrio estável. Esta idéia é válida no estudo da estabilidade da solução de uma equação de diferenças.

A seguir apresentamos um estudo relativo a estabilidade das equações de diferenças lineares.

a) Equações de Diferenças Lineares de Primeira Ordem

Uma solução de equilíbrio para a equação geral de primeira ordem

$$y_{n+1} = f(y_n) \quad (43a)$$

onde f é uma função recursiva linear é tal que

$$y_{n+1} = y_n = y^*$$

onde $y^* = f(y^*)$ é um ponto fixo de f .

Vimos anteriormente que o equilíbrio da esfera, na superfície côncava, é estável pois quando afastada "um pouco" de sua posição a ela retorna novamente pela ação da força gravitacional; no caso da equação (43a), a solução y^* será estável se dada alguma solução y_n "próxima de" y^* então y_n tende a y^* . No caso da esfera na superfície (b), praticava-se um pequeno afastamento, e aqui fazemos uma perturbação em y^* ; seja então \bar{y}_n uma perturbação suficientemente pequena tal que

$$y_n = y^* + \bar{y}_n$$

Do que foi dito no parágrafo anterior podemos concluir que y^* será estável se $\bar{y}_n \rightarrow 0$ quando $n \rightarrow \infty$ o que equivale a dizer que $y_n \rightarrow y^*$.

Conforme foi visto na secção 1.2, $y_n \rightarrow 0$ quando $|\lambda| < 1$ e então podemos concluir que y^* é um ponto de equilíbrio estável de $y_{n+1} = f(y_n)$, se e somente se:

- i) $y^* = f(y^*)$
 - ii) $|\lambda| < 1$
- (43b)

Caso a equação de diferenças de primeira ordem linear seja da forma:

$$y_{n+1} = A y_n + B,$$

para $A \neq 0$ o ponto de equilíbrio é:

$$y^* = \frac{B}{1 - A},$$

e já vimos na secção 1.2 que a seqüência solução converge para y^* se $|\lambda| = |A| < 1$ e diverge em caso contrário, a menos que $y_n = y_0$, constante.

b) Equações de Diferenças Lineares de Segunda Ordem

A equação característica associada a uma equação de segunda ordem, conforme a secção 1.3 é:

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \alpha = 0.$$

Os autovalores correspondentes são:

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

A estabilidade linear é garantida pela seguinte condição:

$$i) |\lambda_1| < 1 \quad \text{e} \quad |\lambda_2| < 1 \quad (44a)$$

A partir de (i), temos que

$$ii) |\lambda_1| \cdot |\lambda_2| < 1$$

A seguir estabelecemos uma desigualdade que relaciona os parâmetros α e β de modo que a condição (i) seja satisfeita.

$$i) |\lambda_{1,2}| < 1 \Leftrightarrow \left| \frac{\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\alpha}}{2} \right| < 1 \Leftrightarrow |\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\alpha}| < 2$$

Da última inequação obtemos,

$$\beta > -(1+\alpha) \text{ e } \beta < 1+\alpha \Leftrightarrow -(1+\alpha) < \beta < 1+\alpha \Leftrightarrow |\beta| < 1+\alpha \quad (a)$$

$$ii) |\lambda_1| \cdot |\lambda_2| < 1 \Leftrightarrow |\beta + \sqrt{\beta^2 - 4\alpha}| \cdot |\beta - \sqrt{\beta^2 - 4\alpha}| < 4 \Leftrightarrow |4\alpha| < 4$$

Da última inequação obtemos,

$$-1 < \alpha < 1 \Leftrightarrow 0 < \alpha + 1 < 2 \quad (b)$$

Finalmente, de (a) e (b) obtemos a relação procurada:

$$\boxed{|\beta| < 1 + \alpha < 2} \quad (44b)$$

c) Equações de Diferenças Lineares
de Ordem Maior que Dois

O polinômio característico de um sistema de m equações linearmente independentes é de grau m e corresponde a equação característica associada a uma equação de diferenças de ordem

m. Muitas vezes é difícil, quando não impossível, determinar analiticamente suas raízes: os autovalores. Neste caso, o Teste de Jury é um critério que nos fornece informações sobre a magnitude dos mesmos, o que nos permite fazer análises e conclusões referentes ao crescimento e decrescimento do fenômeno descrito pelo sistema ou pela equação de diferenças.

O Teste de Jury é apresentado e discutido em diversas bibliografias e consiste basicamente na combinação adequada dos parâmetros e das condições de Jury.

Para o polinômio

$$P(\lambda) = \lambda^m + a_1 \lambda^{m-1} + a_2 \lambda^{m-2} + \dots + a_{m-1} \lambda + a_m \quad (45a)$$

definimos as seguintes combinações de parâmetros

$$b_m = 1 - a_m^2; \quad b_{m-1} = a_1 - a_m a_{m-1}; \quad \dots;$$

$$b_{m-j} = a_j - a_m a_{m-j}; \quad \dots; \quad b_1 = a_{m-1} - a_m a_1.$$

$$c_m = b_m^2 - b_1^2; \quad c_{m-1} = b_m b_{m-1} - b_1 b_2; \quad \dots;$$

$$c_{m-j} = b_m b_{m-j} - b_1 b_{1-j}; \quad \dots; \quad c_2 = b_m b_2 - b_1 b_{m-1}.$$

$$d_m = c_m^2 - c_2^2; \quad \dots;$$

$$d_{m-j} = c_m c_{m-j} - c_2 c_{j+2}; \quad \dots; \quad d_3 = c_m c_3 - c_2 c_{m-1};$$

e assim por diante até que tenhamos somente três elementos do tipo,

$$s_m = r_m^2 - r_{m-3}^2$$

$$s_{m-1} = r_m r_{m-1} - r_{m-3} r_{m-2}$$

$$s_{m-2} = r_m r_{m-2} - r_{m-3} r_{m-1}$$

As condições de Jury, necessárias e suficientes, para assegurar que as raízes do polinômio $P(\lambda)$ sejam todas em módulo menor que um são:

- 1) $P(-1) > 0$;
 - 2) $(-1)^m P(-1) > 0$;
 - 3) a) $|a_m| < 1$,
 - b) $|b_m| > |b_1|$,
 - c) $|c_m| > |c_2|$,
 - d) $|d_m| > |d_3|$,
 - ⋮
 - s) $|s_m| > |s_{m-2}|$.
- (45b)

Quando uma das condições acima não é verificada então existe ao menos um λ_i tal que $|\lambda_i| \geq 1$ o que permite concluir que o sistema não é estável.

A título de exemplo apliquemos o Teste de Jury em duas simulações do problema generalizado das plantas anuais abordado na secção 1.4 para $m = 5$ anos.

Em igualdade de outras condições consideramos aqui:

α_i = fração das sementes que germina em determinada etapa;

σ = taxa de sementes que sobrevive a um determinado inverno;

γ = número médio de sementes produzidas por cada planta

em qualquer etapa.

Primeira Simulação:

Para os valores de

$$\begin{aligned}\alpha_1 &= \alpha_2 = \alpha_3 = \alpha_4 = \alpha_5 = 0.1 \\ \sigma &= 0.5 \\ \gamma &= 2.0\end{aligned}$$

o sistema (40) da secção 1.4 fica:

$$\left\{ \begin{aligned} S_{n+1}^0 &= 0.2 S_n^0 + 0.2 S_n^1 + 0.2 S_n^2 + 0.2 S_n^3 + 0.2 S_n^4 \\ S_{n+1}^1 &= 0.45 S_n^0 \\ S_{n+1}^2 &= 0.2 S_n^1 \\ S_{n+1}^3 &= 0.0875 S_n^2 \\ S_{n+1}^4 &= 0.0375 S_n^3 \end{aligned} \right. \quad (45c)$$

$$\begin{aligned}\text{Fazendo } A_1 &= A_2 = A_3 = A_4 = A_5 = 0.2, \\ B_1 &= 0.45, \\ B_2 &= 0.2, \\ B_3 &= 0.0875, \\ B_4 &= 0.0375,\end{aligned}$$

o polinômio característico conforme (41b) fica:

$$P(\lambda) = \lambda^5 - 0.2\lambda^4 - 0.09\lambda^3 - 0.018\lambda^2 - 0.001575\lambda - 0.000059. \quad (45d)$$

Agora o Teste de Jury pode informar-nos se algum $|\lambda_i| \geq 1$, ou que todos os $|\lambda_i| < 1$. Isto é importante, pois a partir daí podemos saber se a população das plantas está crescendo ou então indo para a extinção.

Comparando (45d) com (45a) temos que

$$\begin{aligned} a_1 &= -0.2 \\ a_2 &= -0.09 \\ a_3 &= -0.018 \\ a_4 &= -0.001575 \\ a_5 &= -0.000059 \end{aligned}$$

Escrevendo as demais relações entre os coeficientes, com algumas aproximações, temos:

$$\begin{array}{lll} b_5 = 0.999999 & c_5 = 0.9998 & d_5 = 0.9996 \\ b_4 = -0.2 & c_4 = -0.2 & d_4 = -0.1999 \\ b_3 = -0.09 & c_3 = -0.09 & d_3 = -0.0902 \\ b_2 = -0.018 & c_2 = -0.000318 & \\ b_1 = -0.001586 & & \end{array}$$

Considerando as condições de Jury, temos

- 1) $P(1) = 0.6900 > 0$
- 2) $(-1)^m P(-1) = 1.1260 > 0$
- 3) a) $|a_m| = 0.00059 < 1$
- b) $|b_m| = 0.9998 > 0.0016 = |b_1|$
- c) $|c_m| = 0.9998 > 0.0003 = |c_2|$
- d) $|d_m| = 0.9996 > 0.0902 = |d_3|$

Embora não tenhamos calculado nenhum dos autovalores do problema, a verificação das condições de Jury nos permite afirmar que, nas condições desta simulação, a população das plantas vai para a extinção. A tabela seguinte ilustra esta situação.

Tabela 5: Variação na população das plantas até 10 gerações considerando o sistema (45c).

n	No.PLAN.	SEM.NOVA	SEM. 1A	SEM. 2A	SEM. 3A	SEM. 4A
0	1000.000	10000.000	0.000	0.000	0.000	0.000
1	650.000	2000.000	4500.000	0.000	0.000	0.000
2	310.000	1300.000	900.000	900.000	0.000	0.000
3	146.375	620.000	585.000	180.000	78.750	0.000
4	70.745	292.750	279.000	117.000	15.750	2.953
5	33.986	141.491	131.738	55.800	10.238	0.591
6	16.326	67.971	63.671	26.348	4.882	0.384
7	7.846	32.651	30.587	12.734	2.305	0.183
8	3.770	15.692	14.693	6.117	1.114	0.086
9	1.812	7.541	7.061	2.939	0.535	0.042
10	0.871	3.624	3.393	1.412	0.257	0.020

Segunda Simulação:

Para os valores,

$$\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha_3 = \alpha_4 = \alpha_5 = 0.1$$

$$\alpha = 0.5$$

$$\gamma = 8.0$$

o sistema (40) da secção 1.4 fornece o polinómio característico

$$P(\lambda) = \lambda^5 - 0.8\lambda^4 - 0.36\lambda^3 - 0.16\lambda^2 - 0.07\lambda - 0.03.$$

Neste caso

$$P(1) = -0.42 < 0.$$

Portanto existe um autovalor λ com $|\lambda| \geq 1$; Logo o sistema é instável.

d) População Estável

- Em que condições a população de plantas se estabiliza?

Nas duas simulações numéricas anteriores, conservamos todos os parâmetros variando apenas o valor de γ de 2.0 para 8.0. Para $\gamma = 2.0$ o número de plantas diminui indo para a extinção enquanto que para $\gamma = 8.0$ a população se expande indefinidamente. Para procurar o estado de equilíbrio determinemos o valor de γ em função dos α_i e de α tal que

$$P_{n+1} = P_n$$

Conforme a equação (38a) da secção 1.4 podemos escrever o

número de plantas na etapa $n+1$ em função do número das sementes, isto é:

$$P_{n+1} = \alpha_1 S_{n+1}^0 + \alpha_2 S_{n+1}^1 + \alpha_3 S_{n+1}^2 + \alpha_4 S_{n+1}^3 + \alpha_5 S_{n+1}^4 \quad (46a)$$

Considerando as equações (38b), (39a), (39b), (39c) e (39d) podemos obter o número das sementes em função das plantas:

$$S_{n+1}^0 = \gamma p_n$$

$$S_{n+1}^1 = \sigma(1-\alpha_1)\gamma p_{n-1}$$

$$S_{n+1}^2 = \sigma^2(1-\alpha_1)(1-\alpha_1-\alpha_2)\gamma p_{n-2}$$

$$S_{n+1}^3 = \sigma^3(1-\alpha_1)(1-\alpha_1-\alpha_2)(1-\alpha_1-\alpha_2-\alpha_3)\gamma p_{n-3}$$

$$S_{n+1}^4 = \sigma^{10}(1-\alpha_1)(1-\alpha_1-\alpha_2)(1-\alpha_1-\alpha_2-\alpha_3)(1-\alpha_1-\alpha_2-\alpha_3-\alpha_4)\gamma p_{n-4}$$

(46b)

Levando as relações (46b) em (46a) e considerando que no estado de equilíbrio temos

$$P_{n+1} = P_n = P_{n-1} = P_{n-2} = P_{n-3} = P_{n-4} = P^*,$$

e depois do cancelamento de P^* resta que

$$\begin{aligned} & \alpha_1 \gamma + \alpha_2 \sigma (1 - \alpha_1) \gamma + \alpha_3 \sigma^3 (1 - \alpha_1) (1 - \alpha_1 - \alpha_2) \gamma + \\ & + \alpha_4 \sigma^6 (1 - \alpha_1) (1 - \alpha_1 - \alpha_2) (1 - \alpha_1 - \alpha_2 - \alpha_3) \gamma + \\ & + \alpha_5 \sigma^{10} (1 - \alpha_1) (1 - \alpha_1 - \alpha_2) (1 - \alpha_1 - \alpha_2 - \alpha_3) (1 - \alpha_1 - \alpha_2 - \alpha_3 - \alpha_4) \gamma = 1 \end{aligned}$$

Explicitando γ , temos a relação procurada:

$$\begin{aligned} \gamma = 1 / [& \alpha_1 + \alpha_2 \sigma (1 - \alpha_1) + \alpha_3 \sigma^3 (1 - \alpha_1) (1 - \alpha_1 - \alpha_2) + \\ & + \alpha_4 \sigma^6 (1 - \alpha_1) (1 - \alpha_1 - \alpha_2) (1 - \alpha_1 - \alpha_2 - \alpha_3) + \\ & + \alpha_5 \sigma^{10} (1 - \alpha_1) (1 - \alpha_1 - \alpha_2) (1 - \alpha_1 - \alpha_2 - \alpha_3) (1 - \alpha_1 - \alpha_2 - \alpha_3 - \alpha_4)] \quad (46c) \end{aligned}$$

Nas duas simulações numéricas das plantas anuais anteriores consideramos:

$$\begin{aligned} \alpha_1 = \alpha_2 = \alpha_3 = \alpha_4 = \alpha_5 = 0.1 \\ \sigma = 0.5. \end{aligned}$$

Pela equação (46c) obtemos o seguinte valor médio para o número de sementes por planta:

$$\gamma = 6.45923767.$$

A tabela seguinte confirma o estado de equilíbrio do número de plantas e sementes nesta circunstância.

Tabela 6: Variação na população das plantas até 10 gerações

n	No.PLAN.	SEM.NOVA	SEM. 1A	SEM. 2A	SEM.3A	SEM.4A
0	1000.000	10000.00	0.000	0.000	0.000	0.000
1	1095.924	6459.238	4500.000	0.000	0.000	0.000
2	1088.549	7078.833	2906.657	900.000	0.000	0.000
3	1087.675	7031.197	3185.475	581.331	78.750	0.000
4	1088.051	7025.553	3164.039	637.095	50.866	2.953
5	1087.994	7027.978	3161.499	632.808	55.746	1.907
6	1087.996	7027.611	3162.590	632.300	55.371	2.090
7	1087.997	7027.626	3162.425	632.518	55.326	2.076
8	1087.997	7027.633	3162.432	632.485	55.345	2.075
9	1087.997	7027.631	3162.435	632.486	55.342	2.075
10	1087.997	7027.632	3162.434	632.487	55.343	2.075

CAPÍTULO II

2. EQUAÇÕES DE DIFERENÇAS NÃO LINEARES

2.1 Introdução

O capítulo anterior foi todo dedicado às equações de diferenças lineares. Os modelos lá apresentados primam pela sua simplicidade enquanto deixam de descrever fatores que interferem nos fenômenos que eles representam. Assim, o modelo das plantas anuais, pode ser muito mais complicado visto que, a germinação das sementes e a sobrevivência das plantas podem ser controladas pela competição inter e intraespecífica na disputa de diversos recursos de sobrevivência. A grande maioria dos modelos de equações de diferenças que descrevem populações biológicas que exercem algum tipo de auto controle sobre a variação de sua população ou a interação com outras espécies são mais complexas e na verdade são não lineares.

A obra de Thomas Robert Malthus, (AN Essay on the Principle of Populations) publicada em 1798 é o marco inicial no estudo da dinâmica populacional das espécies. O modelo de Malthus não envolvia nenhum elemento de controle populacional e por isso a médio e longo prazo ele era pouco determinístico. O modelo previa um futuro catastrófico para a humanidade e a enorme repercussão política que teve foi devido a suposta

explosão populacional que previa. O modelo de Malthus foi aperfeiçoado por Pierre-Fraçois Verhulst, em 1845, ao incorporar limitações de recursos naturais que previam uma possível saturação populacional e um efeito inibidor evitando desta forma uma superpopulação.

Foi Verhulst que introduziu o termo logística. Outros pesquisadores continuaram o trabalho de Verhulst mas uma forte polêmica surgiu em 1920 quando Raymond Pearl chamou a curva logística de lei. Pelo certo ou pelo errado, Pearl conseguiu que biólogos e matemáticos como Lotka e Gause aceitassem que a curva logística era um "argumento" lógico, baseado em certo número de suposições biológicas que poderiam ou não serem verdadeiras. Lotka estudou a estrutura demográfica de uma população e Gause, o estudo ecológico da competição. Na prática nenhum considerou a curva logística com a universalidade e previsibilidade como era de se esperar de uma lei. No final dos anos 40 a equação logística transformara-se numa ferramenta de trabalho da análise populacional em geral e de estudos de competição em particular.

L. C. Birch (1948, 1953) partindo do trabalho de Lotka com alguma ajuda matemática de P. H. Leslie, investigou o significado biológico da taxa de crescimento intrínseca r .

Em 1963, F. E. Smith propôs um modelo, baseado na curva logística, no qual a taxa de crescimento da população se relacionava com densidade medida como massa. A partir do início da década de 70 foram inúmeros os pesquisadores que utilizaram a equação logística, cada qual com as devidas modificações ou acréscimos, em seus modelos matemáticos. Ainda hoje esta curva continua sendo usada, criticada e modificada na análise populacional.

Mesmo parecendo muito simples alguns modelos são surpreendentes quando estudamos o seu comportamento. Vejamos o que acontece com a equação logística:

$$x_{n+1} = r x_n (1 - x_n) \quad (1)$$

quando $x_0 = 0.1$ e r assume sucessivamente os valores 2.5, 3.3, 3.5, 3.55 e 3.9.

Tabela 1: Apresenta a variação dos valores da equação (1) das etapas $n = 20$ a $n = 40$ para cinco valores de r .

n	$r=2.5$ x_n	$r=3.3$ x_n	$r=3.5$ x_n	$r=3.55$ x_n	$r=3.9$ x_n
20	0.600	0.480	0.835	0.828	0.640
21	0.600	0.824	0.481	0.506	0.898
22	0.600	0.479	0.874	0.887	0.356
23	0.600	0.824	0.386	0.355	0.894
24	0.600	0.479	0.830	0.813	0.370
25	0.600	0.824	0.495	0.541	0.909
26	0.600	0.479	0.875	0.882	0.324
27	0.600	0.824	0.383	0.370	0.854
28	0.600	0.479	0.827	0.828	0.487
29	0.600	0.824	0.500	0.506	0.974
30	0.600	0.479	0.875	0.887	0.097
31	0.600	0.824	0.383	0.355	0.343
32	0.600	0.479	0.827	0.813	0.879
33	0.600	0.824	0.501	0.541	0.415
34	0.600	0.479	0.875	0.882	0.947
35	0.600	0.824	0.383	0.370	0.196
36	0.600	0.479	0.827	0.828	0.614
37	0.600	0.824	0.501	0.506	0.924
38	0.600	0.479	0.875	0.887	0.273
39	0.600	0.824	0.383	0.355	0.773
40	0.600	0.479	0.827	0.813	0.684

Enquanto r cresce de 3 a 4, podemos observar como varia o comportamento da solução. Mesmo uma expressão do tipo $x_n = \lambda^n$ não é solução de (1). Desta forma os métodos usados no capítulo 1 não podem ser aplicados na resolução da equação (1). De fato, esta equação não é linear e por isso na sua resolução devemos lançar mão de métodos especiais mesmo que sua aparência seja simples; requer o desenvolvimento de outros conceitos e técnicas de aplicabilidade mais gerais.

Uma equação geral de diferenças não linear é da forma:

$$y_{n+1} = f(y_n, y_{n-1}, \dots). \quad (2a)$$

f é uma função de recursão que depende de combinações não lineares de y_n onde y_n é o valor que y assume numa etapa n . Uma equação de diferenças não linear de primeira ordem é da forma:

$$y_{n+1} = f(y_n) \quad (2b)$$

2.2 Estabilidade de Equações de Diferenças não Lineares

Na secção 1.5 do capítulo anterior apresentamos um estudo da estabilidade das equações de diferenças lineares. As condições de estabilidade abordadas lá vão servir para o estudo da estabilidade das equações não lineares. Para tanto devemos previamente linearizá-las. A seguir apresentamos um

estudo da estabilidade das equações de diferenças de primeira ordem não lineares.

Uma solução de equilíbrio para a equação de primeira ordem

$$y_{n+1} = f(y_n) \quad (2c)$$

é tal que

$$y_{n+1} = y_n = y^*$$

onde $y^* = f(y^*)$ é um ponto fixo de f .

Seja então \bar{y}_n uma perturbação suficientemente pequena tal que

$$y_n = y^* + \bar{y}_n$$

Do que foi dito no parágrafo anterior podemos concluir que y^* será estável se $\bar{y}_n \rightarrow 0$ quando $n \rightarrow \infty$ o que equivale a dizer que $y_n \rightarrow y^*$.

A perturbação \bar{y}_n é tal que

$$\bar{y}_{n+1} = y_{n+1} - y^* = f(y_n) - y^* = f(\bar{y}_n + y^*) - y^* \quad (2d)$$

Geralmente a função $f(\bar{y}_n + y^*)$ não é conhecida e assim a equação (2d) não pode ser resolvida imediatamente.

Supondo que f satisfaça as condições tais que possa ser expandida numa série de Taylor em torno de $y_n = y^*$, quando \bar{y}_n é suficientemente pequeno, então podemos escrever:

$$f(y^* + \bar{y}_n) = f(y^*) + \left[\frac{df}{dy_n} \Big|_{y^*} \right] \bar{y}_n + O(\bar{y}_n^2) \quad (2e)$$

Devido a sua pequena magnitude o termo $O(\bar{y}_n^2)$ é desprezado. Agora levando (2e) em (2d), temos:

$$\bar{y}_{n+1} = f(y^*) + \left[\frac{df}{dy_n} \Big|_{y^*} \right] \bar{y}_n - y^*; \text{ mas } f(y^*) = y^* \text{ e então}$$

$$\bar{y}_{n+1} = \left[\frac{df}{dy_n} \Big|_{y^*} \right] \bar{y}_n \quad (2f)$$

Podemos observar que a expressão entre os colchetes não varia mais com n e daí fazemos

$$\frac{df}{dy_n} \Big|_{y^*} = a \quad \text{e assim (2e) pode ser escrita na forma:}$$

$$\bar{y}_{n+1} = a \bar{y}_n \quad (2g)$$

A equação (2g) é linear e de primeira ordem, que já foi abordada na secção 1.2 e cuja solução é

$$\bar{y}_n = C a^n \quad \text{onde } a = \lambda \text{ é o autovalor de (2g).}$$

Conforme foi visto na secção 1.2, $\bar{y}_n \rightarrow 0$ quando $|\lambda| < 1$ e então podemos concluir que y^* é um ponto de equilíbrio estável de $y_{n+1} = f(y_n)$, se e somente se:

$$\begin{aligned} \text{i)} \quad & y^* = f(y^*) \\ \text{ii)} \quad & |\lambda| < 1, \quad \text{onde } |\lambda| = \left| \frac{df}{dy_n} \right|_{y^*} \end{aligned} \quad (2h)$$

Para $\left| \frac{df}{dy_n} \right|_{y^*} > 1$, o ponto de equilíbrio é instável.

Para $\left| \frac{df}{dy_n} \right|_{y^*} = 1$, voltamos a equação (2e) e consideramos

termos de ordem maior.

2.3 Estabilidade: Métodos Gráficos

Os sistemas de dinâmica populacional mais simples são aqueles onde as gerações não se sobrepõem e os organismos são gerados periodicamente. Uma descrição das populações sucessivas é algo parecido com a figura seguinte.

Figura 1a: As áreas representam numericamente o tamanho da população em cada etapa t .

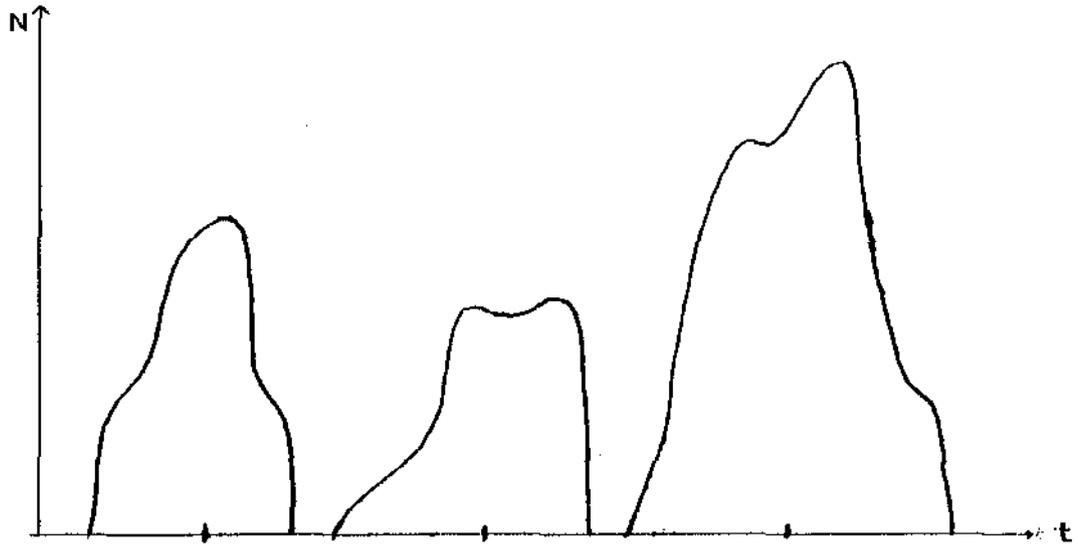
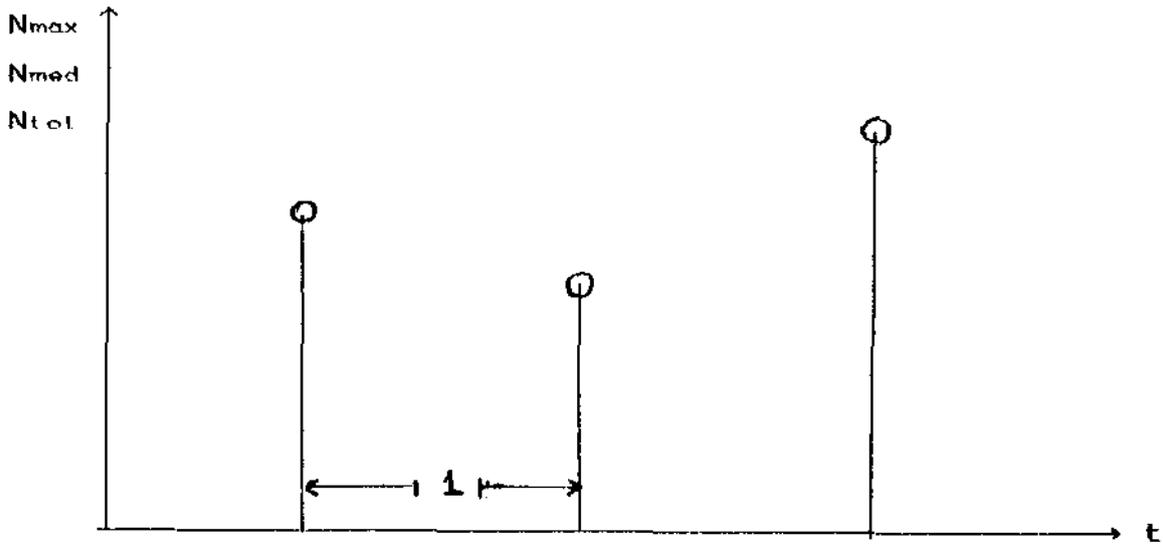


Figura 1b: As ordenadas dos pontos representam o valor máximo, médio ou total das populações.



Se nos interessarmos apenas pelo valor máximo, médio ou valor total anual da população podemos descreve-la por uma equação de diferenças da forma:

$$N_{t+1} = f(N_t), \quad (3a)$$

onde o tempo discreto varia conforme a figura (1b), isto é, substituímos a população que varia continuamente, por flashes instantâneos de intervalos anuais. É um modelo muito usado em Ecologia e principalmente em Entomologia. Nos anos de 1972 a 1976 vários autores desenvolveram equações do tipo (3a) como May, Smith, Krebs, LiYorke, Usher, Beddington, Hassel, Varley, Williamson, Nicholson, Oster, Guckenheimer e outros.

Todos estes modelos inibidos apresentam as seguintes características:

1) São homogêneos, isto é,

$$f(N_t) = N_t F(N_t) \quad (3b)$$

tal que se uma população desvanece ela permanece nula para sempre.

2) A maioria das vezes possuem um ponto crítico, isto é,

$$\frac{df}{dt} = 0$$

para algum $N_t = N_m > 0$.

Uma consideração importante sobre o crescimento da densidade dependente é: se N cresce então a taxa de natalidade decresce e/ou a taxa de mortalidade cresce e o ponto crítico N_m é um ponto de máximo para f.

3) Tem parâmetros ajustáveis que modificados, mudam o

formato da curva $f(N_t)$. Estes parâmetros representam as taxas de reprodutividade da população e que podem variar de ano para ano.

Se fixarmos os parâmetros então podemos plotar N_{t+1} em função de N_t e obter um gráfico da função $f(N_t)$ como na figura (2a). A intersecção de $f(N_t)$ com a reta bissetriz do primeiro quadrante cartesiano, $N_{t+1} = N_t$, fornece os possíveis estados estáveis ou pontos de equilíbrio, N^* . Para a equação (3a) temos:

$$N^* = f(N^*) = N^*F(N^*) \Rightarrow N^* = 0 \text{ ou } F(N^*) = 1.$$

A figura (2a) é uma típica representação gráfica da função $f(N_t)$.

Figura 2a: Curva típica de $f(N_t)$, a bissetriz $N_{t+1} = N_t$, ponto de máximo N_m e ponto de equilíbrio N^* .

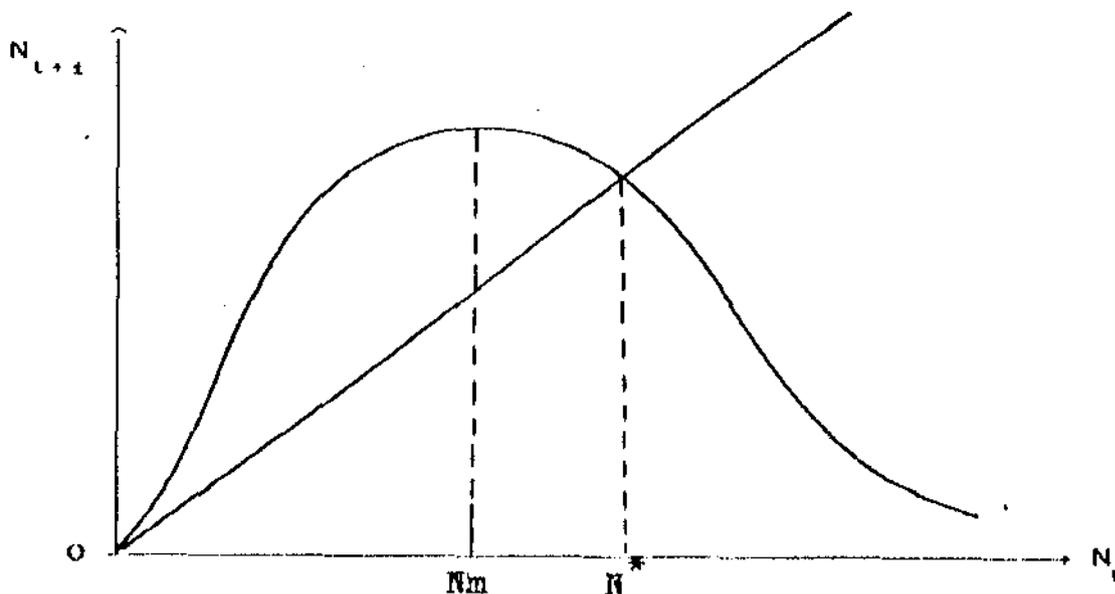
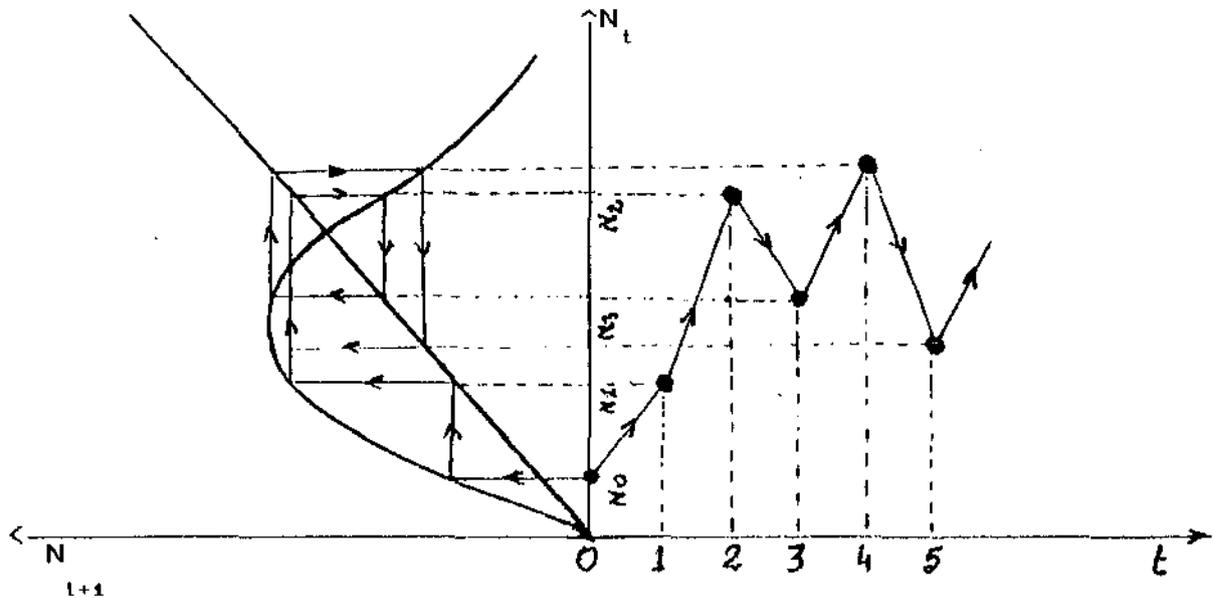


Figura 2b: Ilustra o comportamento de N_t em função do tempo quando praticada uma "pequena" perturbação em N^* .



Na figura (2b) os pontos N_0, N_1, \dots , são obtidos recursivamente. Para construir (2b) procedemos da seguinte forma:

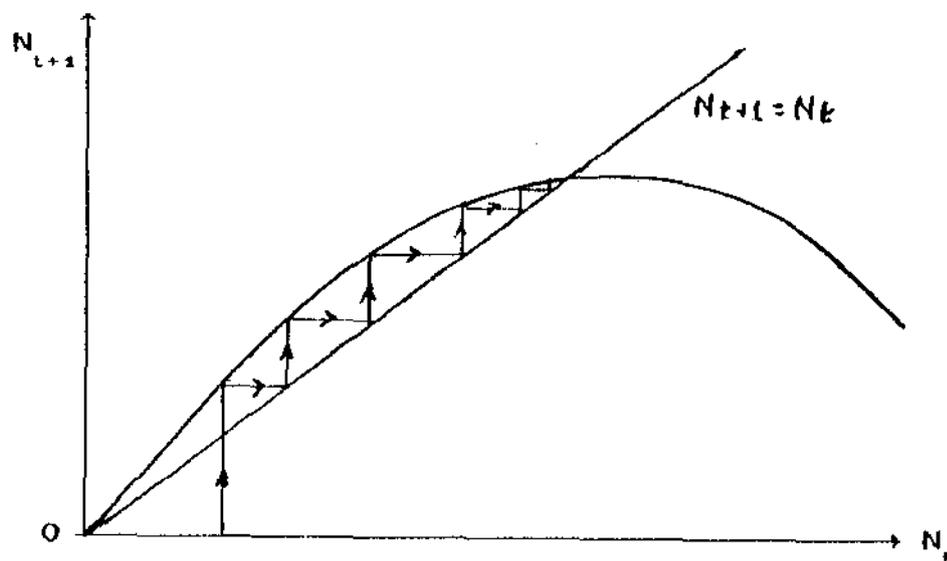
- Girar o gráfico (2a) de um ângulo reto, sentido anti-horário; prolongar o eixo N_{t+1} obtendo o eixo t .
- Iniciar em N_0 e ir horizontalmente para o gráfico de $f(N_t)$.
- Ir verticalmente para a bissetriz $N_{t+1} = N_t$ e em seguida para o eixo N_t . Então marcamos sobre este eixo o ponto N_1 . Prolongamos a linha até o tempo $t = 1$.
- Repetimos o processo iniciando em N_1 .

Graficamente os estados de equilíbrio são as intersecções da curva $N_{t+1} = f(N_t)$ com a bissetriz $N_{t+1} = N_t$. Isto é mostrado na figura (2a) onde o máximo N_m é maior que o ponto fixo N^* , ou seja, $N_m > N^*$. A evolução dinâmica da solução N_t de (3b) pode ser obtida graficamente pelo método da teia, aplicado na figura (2a). Podemos observar que quando $t \rightarrow \infty$, $N_t \rightarrow N^*$ monotonicamente o que é ilustrado na figura (2b); e então temos que:

$$0 < \left(\frac{df(N_t)}{dN_t} \right)_{N_t=N^*} = f'(N^*) < 1 \quad (3c)$$

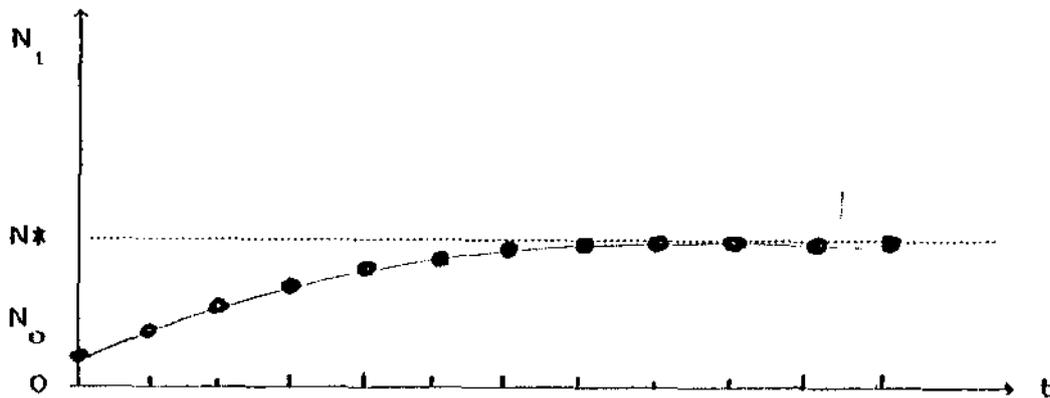
Aqui $f'(N^*) = \lambda(\alpha)$ é o autovalor do sistema no estado de equilíbrio N^* . Indicamos o autovalor por $\lambda(\alpha)$ para dizer que o valor de λ depende dos parâmetros α de f . Assim uma "pequena" perturbação em N^* simplesmente cai para zero; N^* é então um estado de equilíbrio linearmente estável.

Figura 3a: Determinação gráfica do estado estável e pelo método da teia e a demonstração de como N_t se aproxima dele.



No gráfico da figura (3b) os valores de N_t que, na verdade, são discretos foram ligados para uma visualização mais clara.

Figura 3b: Evolução no tempo do crescimento da população com base na figura (3a).



Vamos agora supor que $f(N_t)$ é tal que o equilíbrio $N^* > N_m$. O comportamento dinâmico da população depende de forma crítica do ângulo de intersecção da curva $N_{t+1} = f(N_t)$ com a reta $N_{t+1} = N_t$.

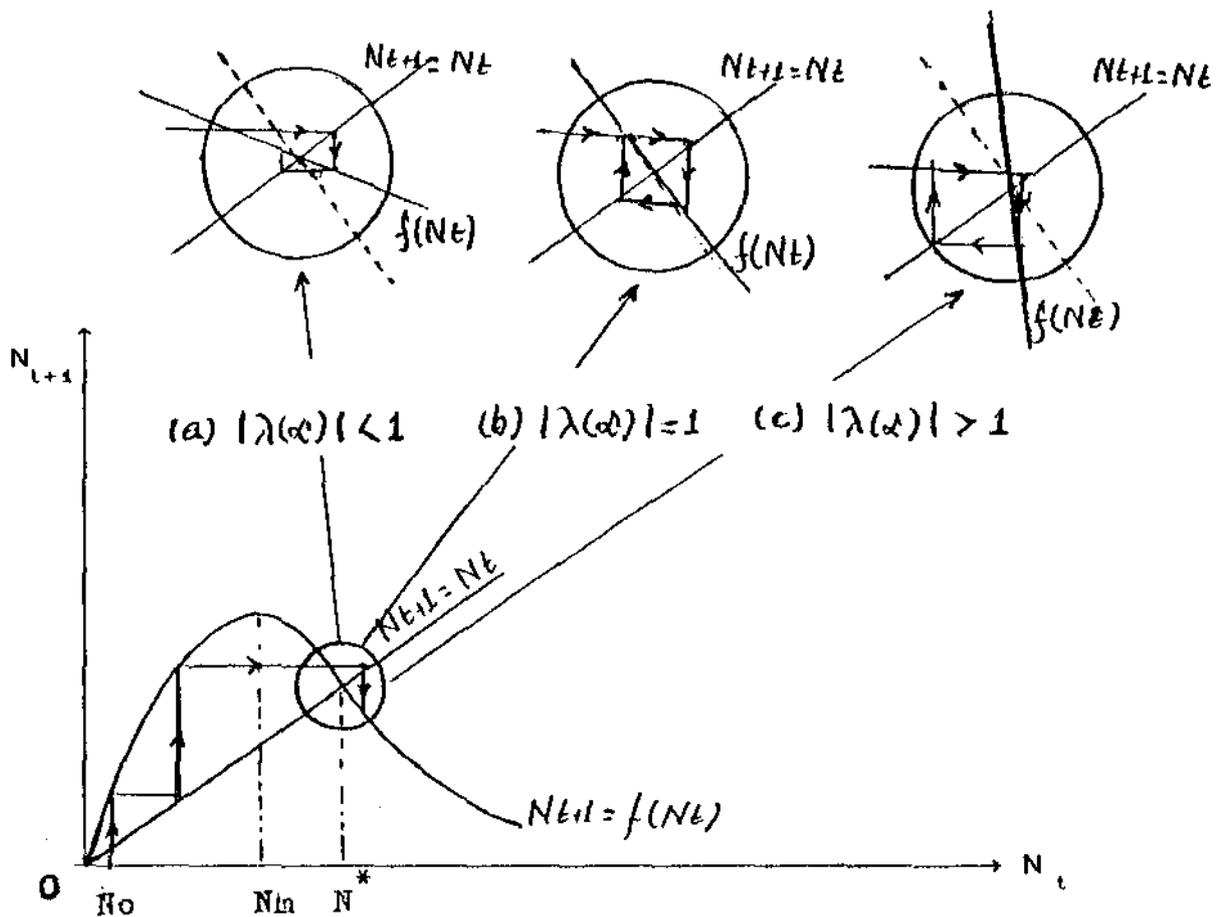
Quando as órbitas iniciam próximas do ponto de equilíbrio N^* elas podem ou não convergirem para o mesmo, dependendo dos módulos dos autovalores de f no ponto N^* . No caso unidimensional, que estamos estudando, o autovalor em N^* é justamente o valor da inclinação de f no ponto de equilíbrio N^* , isto é:

$$\lambda(\alpha) = \left(\frac{df}{dN} \right)_{N=N^*} \quad (3d)$$

Isto é mostrado na figura (4). Este caminho geométrico

utilizado para descrever a estabilidade do ponto fixo N^* pela inclinação de $f(N_t)$ na intersecção com $N_{t+1} = N_t$ foi desenvolvido independentemente por Samuelson (1942), Ricker (1954) e Moran (1950); posteriormente este método foi reapresentado por Varley et al. (1973), Clark (1976), Williamson (1972) e Baumol (1970). Um estudo mais algébrico desta discussão, aplicada à Biologia, foi desenvolvido por May et al. (1974).

Figura 4: Comportamento local de N_t nas proximidades do estado de equilíbrio.



O módulo do autovalor $\lambda(\alpha)$ é crucial na determinação do comportamento da estabilidade local:

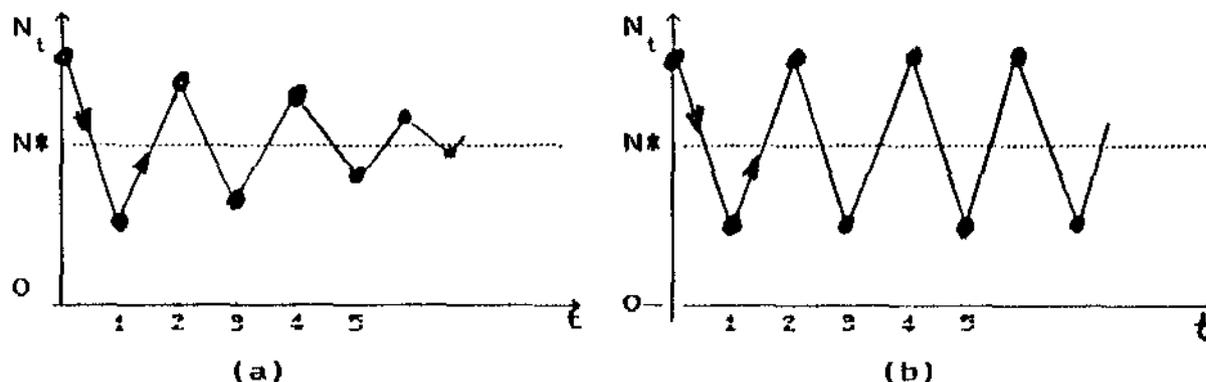
a) Se a inclinação de f em N^* fica entre 45° e -45° então, $|\lambda(\alpha)| < 1$ e o ponto fixo N^* é localmente estável (atrator); entre 0° e 45° temos que $0 < |\lambda(\alpha)| < 1$ e o amortecimento (convergência) é monótono; entre -45° e 0° temos que $-1 < \lambda(\alpha) < 0$ e o amortecimento (convergência) é periódico.

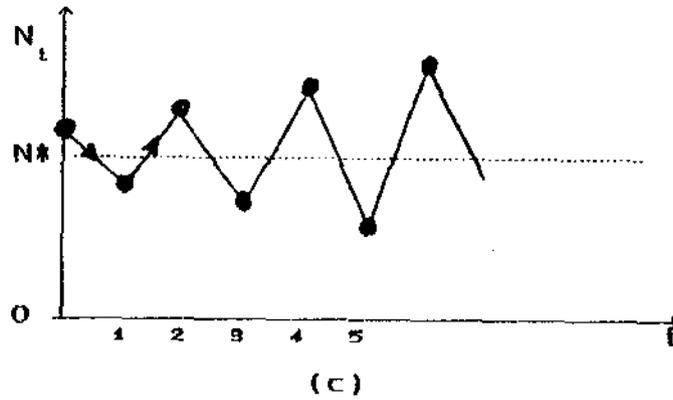
b) Se a inclinação de f é em módulo maior do que 45° então $|\lambda(\alpha)| > 1$, o ponto fixo N^* é instável (repulsor).

c) Se a inclinação de f é 45° então $|\lambda(\alpha)| = 1$ e o ponto fixo é neutramente estável e N^* é um centro do ciclo limite.

Os três gráficos abaixo representam os valores de N_t em função de t e correspondem aos três casos descritos pelas figuras (4a,b,c).

Figura 5: Os gráficos (a), (b) e (c) mostram as oscilações de N_t que sucedem uma pequena perturbação no estado de equilíbrio N^* .





2.4 Bifurcações

Consideremos a equação logística dada por

$$\frac{dN}{dt} = a N - b N^2 = f(N) \quad (4a)$$

Neste modelo a população N tem um crescimento logístico onde a é uma taxa de natalidade e b é a medida dos efeitos da competição intraespecífica que produz uma inibição na taxa de crescimento.

Pelo Método de Euler, para a discretização de modelos contínuos, a equação (4a) pode ser escrita na forma:

$$N_{t+1} - N_t = a N_t - b N_t^2$$

$$N_{t+1} = (a + 1)N_t - b N_t^2$$

$$N_{t+1} = (a + 1)N_t \left(1 - \frac{b}{a+1}N_t\right) \quad (4b)$$

Uma expressão simplificada, com apenas um parâmetro r , é obtida pela adimensionalização da equação (4b). Para tanto fazemos $(a+1) = r$ em (4b) e teremos:

$$N_{t+1} = r N_t \left(1 - \frac{b}{r} N_t\right) \quad (4c)$$

Fazendo agora $\frac{b}{r} N_t = P_t \iff N_{t+1} = \frac{r}{b} P_t$.

Levando estas expressões para equação (4c), teremos, após as devidas simplificações:

$$P_{t+1} = r P_t (1 - P_t) \quad \text{com } r > 0 \quad (5a)$$

Aqui P_t pode representar, por exemplo, a população de plantas anuais com gerações discretas, que não se superpõem, na geração t . Considerando que cada planta dá origem a r novas plantas e que ainda não tenha ocorrido uma superpopulação. Assim, a população na geração seguinte, P_{t+1} , seria $r \cdot P_t$. O fator adicional $(1 - P_t)$ condiciona a densidade populacional de modo que, acima de um nível de população $P = 1$, esta se extingue, pois valores negativos para P_t não fazem sentido.

Para r menor do que 1, a população entra em declínio e vai para a extinção pois sua taxa de reprodução está abaixo da unidade. Na tabela 1 deste capítulo quando $r = 2.5$ a população

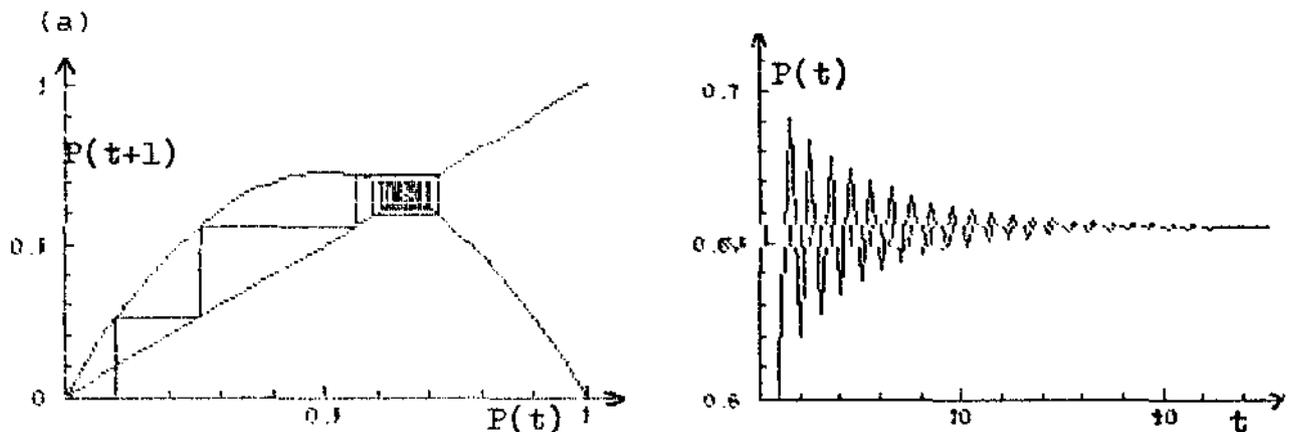
tende para um valor constante. Um aumento de r , por exemplo $r = 3.5$, conforme a Tabela 1, resulta numa crescente tendência a explodir, quando em baixa densidade e, numa tendência de implodir quando em alta densidade; assim a população oscila entre dois valores, um alto e outro baixo. A medida que r cresce além de três, esses ciclos se tornam mais complexos e o período se estende para quatro gerações, depois oito, depois dezesseis e assim por diante. Enquanto isso, a população continua alternando entre valores altos e baixos nas sucessivas gerações. Mas quando r chega a um valor próximo de 3.57, as flutuações tornam-se aparentemente aleatórias; este fenômeno é chamado caos e na Tabela 1 corresponde a última coluna.

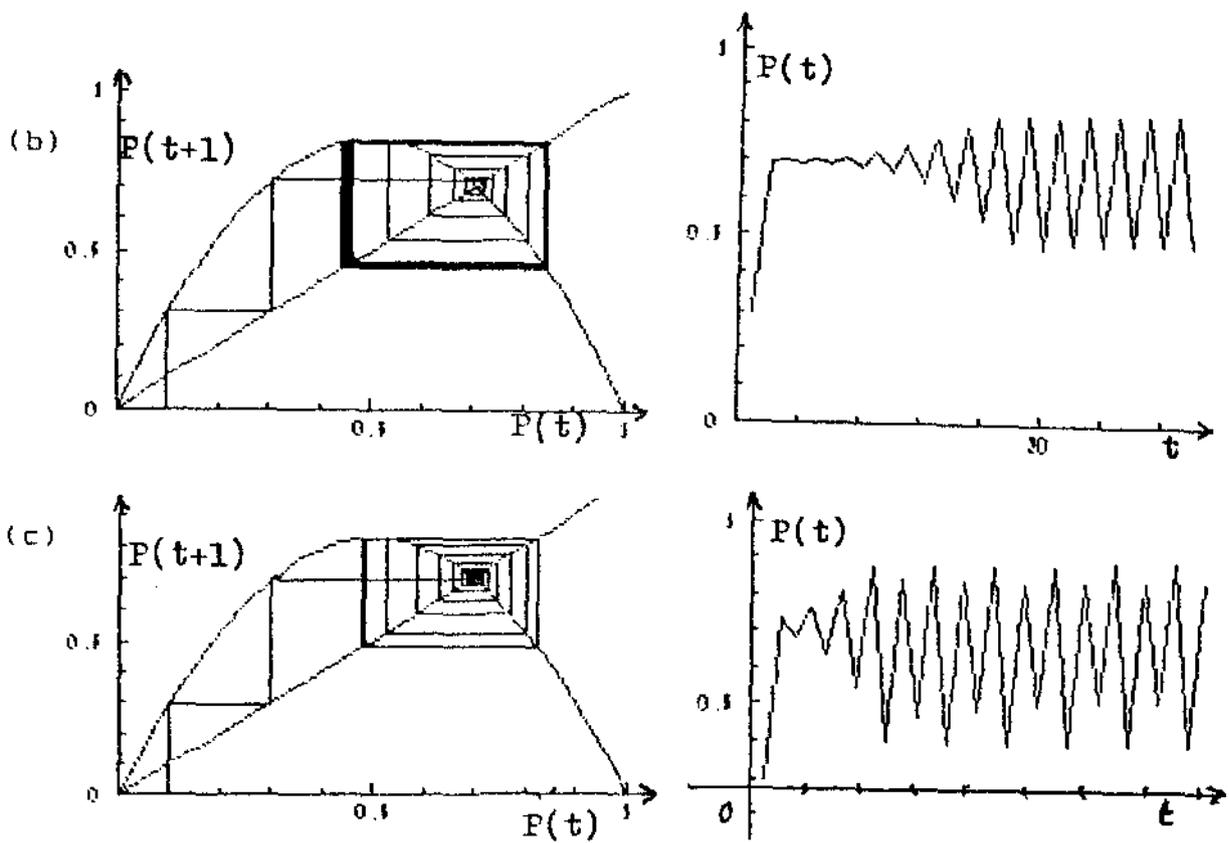
A partir de $r = 3.57$, a fórmula recursiva

$$P_{t+1} = r P_t (1 - P_t),$$

gera valores de população que se parecem com uma amostra de valores aleatórios. Os gráficos abaixo representam algumas das situações possíveis.

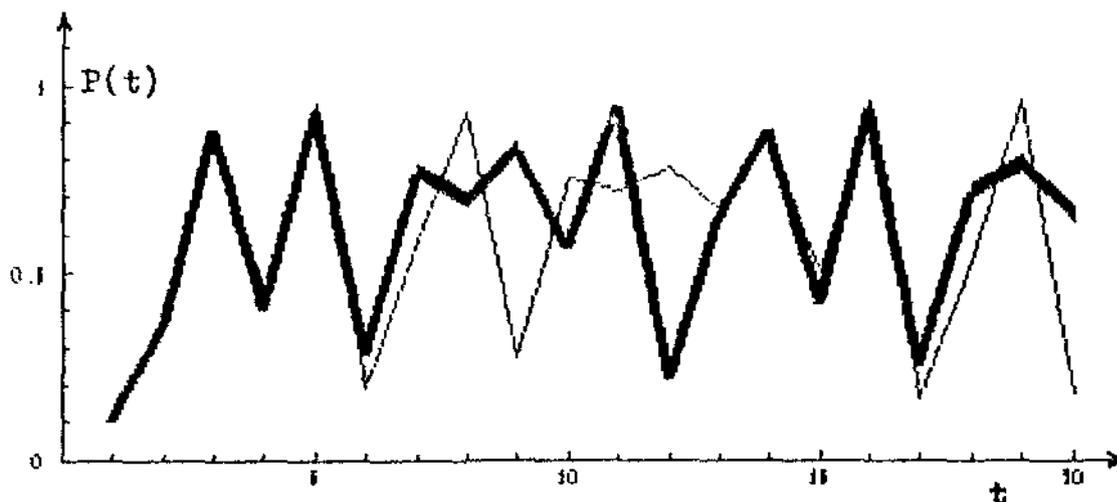
Figura 6: Espectro de resultados possíveis da equação (5a), segundo os valores de r : (a) pontos estáveis; (b) e (c) ciclos estáveis. $P_t = P(t)$.





O estado de caos, continua sendo objeto de muitos estudos, e pelo gráfico da figura 7, podemos constatar que para valores iniciais de P arbitrariamente próximos as trajetórias são completamente diferentes .

Figura 7: No regime caótico, valores iniciais de P , mesmo quando bem próximos um do outro levam a trajetórias muito diferentes.



A figura 7 previne que quando a dinâmica de uma população é o regime caótico, a sensibilidade a condições iniciais é tão grande que previsões a longo prazo se tornam praticamente impossíveis, mesmo tendo a disposição uma regra muito simples e determinística como a equação (5a).

A seguir apresentaremos um estudo pormenorizado da equação (5a) sob o prisma do que foi escrito até aqui especialmente no capítulo 2.

Pontos de Equilíbrio:

A condição para que determinado valor de P seja um ponto ou estado de equilíbrio é:

$$P_{t+1} = f(P_t) = P_t = P^* \quad (5b)$$

Combinando as equações (5a) e (5b) podemos escrever:

$$r P^*(1 - P^*) = P^* \Leftrightarrow r P^* - r P^* P^* = P^* \Leftrightarrow$$

$$r P^{*2} + (1 - r)P^* = 0, \quad (6a)$$

cujas soluções são os pontos fixos ou pontos de equilíbrio:

a) $P^* = 0$; neste caso não existe população e de acordo com a

equação (3a) nenhum elemento da população poderá aparecer.

b) $P^* = 1 - \frac{1}{r}$; só terá sentido para $P^* > 0$ isto é, $r > 1$.

Estabilidade:

A condição de estabilidade relacionada na secção 2.2 requer que:

$$\left| \frac{df}{dP_t} \right|_{P^*} < 1,$$

e no modelo em questão temos que:

$$\frac{df}{dP_t} = r - 2r P_t. \quad (6b)$$

a) Para $P_t = P^* = 0$, temos:

$$\left| \frac{df}{dP_t} \right|_{P_t=0} = |r| < 1 \Leftrightarrow -1 < r < 1;$$

mas r deve ser estritamente positivo e daí a última relação fica restrita a $0 < r < 1$. Assim podemos concluir que $P^* = 0$ será estável sempre que $0 < r < 1$. Também podemos afirmar que qualquer que seja o valor inicial aceitável de P , dentro dos limites descritos anteriormente, as sucessivas populações tenderão para a extinção.

b) Para $P_t = P^* = 1 - \frac{1}{r}$, temos que:

$$\left| \frac{df}{dP_t} \right|_{P_t=1-1/r} = |2 - r| < 1.$$

Resolvendo esta última inequação, encontramos:

$$1 < r < 3.$$

A última condição nos permite afirmar que para qualquer população inicial admissível e com r entre 1 e 3 a dinâmica populacional conduzirá ao estado $P^* = 1 - 1/r$, que é estável.

A segunda coluna da tabela 2 mostra a convergência monótona para 0 (zero) da série de valores de P quando $r = 0.5$ e $P_0 = 0.1$. Conforme visto acima, esta convergência para 0 acontece para qualquer r positivo e menor que 1.

Na terceira coluna, a tabela 2 apresenta uma série de valores de P , que converge fracamente para 0 (zero), quando $r = 1.0$ e a população inicial é 0.1. Esta é uma anomalia que se explica pelas aproximações (arredondamentos) dos valores iniciais ou gerados durante o processo, uma vez que só haverá convergência neste modelo para $1 < r < 3$.

Na quarta coluna da tabela 2, a série apresentada é monotonamente convergente; isto acontece sempre que o valor de r fica entre 1 e 3. Vimos acima, que nestas circunstâncias, o ponto de convergência é dado por $1 - 1/r$; e assim teremos que

$$P^* = 1 - \frac{1}{r} = 1 - \frac{1}{2.5} = 1 - 0.4 = 0.6.$$

A quinta coluna, onde $r = 3$ e $P_0 = 0.1$ é formada por duas séries se alternando: a dos termos de ordem par e que é

crescente, ao menos para as 10 primeiras populações; a dos termos de ordem ímpar, que decresce nas 10 primeiras populações. Não haverá convergência.

A última coluna, com $r = 3.57$ e população inicial igual a 0.1, apresenta o regime do caos.

Tabela 2: Simulação numérica das 20 primeiras populações para $P_0=0.1$ com os valores de r indicados na tabela.

t	r=0.5 P (t)	r=1.0 P (t)	r=2.5 P (t)	r=3.0 P (t)	r=3.57 P (t)
0	0.1000	0.1000	0.1000	0.1000	0.1000
1	0.0450	0.0900	0.2250	0.2700	0.3213
2	0.0215	0.0819	0.4359	0.5913	0.7785
3	0.0105	0.0752	0.6147	0.7250	0.6156
4	0.0052	0.0695	0.5921	0.5981	0.8448
5	0.0026	0.0647	0.6038	0.7211	0.4681
6	0.0013	0.0605	0.5981	0.6033	0.8889
7	0.0006	0.0569	0.6010	0.7180	0.3526
8	0.0003	0.0536	0.5995	0.6075	0.8150
9	0.0002	0.0507	0.6002	0.7153	0.5383
10	0.0001	0.0482	0.5999	0.6109	0.8873
11	0.0000	0.0459	0.6001	0.7131	0.3571
12	0.0000	0.0437	0.6000	0.6137	0.8196
13	0.0000	0.0418	0.6000	0.7112	0.5279
14	0.0000	0.0401	0.6000	0.6162	0.8897
15	0.0000	0.0385	0.6000	0.7095	0.3503
16	0.0000	0.0370	0.6000	0.6183	0.8124
17	0.0000	0.0356	0.6000	0.7080	0.5440
18	0.0000	0.0344	0.6000	0.6202	0.8856
19	0.0000	0.0332	0.6000	0.7066	0.3617
20	0.0000	0.0321	0.6000	0.6219	0.8242

Observemos ainda que não tem sentido biológico um valor negativo para a densidade populacional e por isso impõe-se a condição:

$$P_t > 0 \Rightarrow P_{t+1} > 0 \Leftrightarrow r P_t (1 - P_t) > 0.$$

Para $r > 0$ e $P_t > 0$, a última inequação fornece

$$P_t < 1.$$

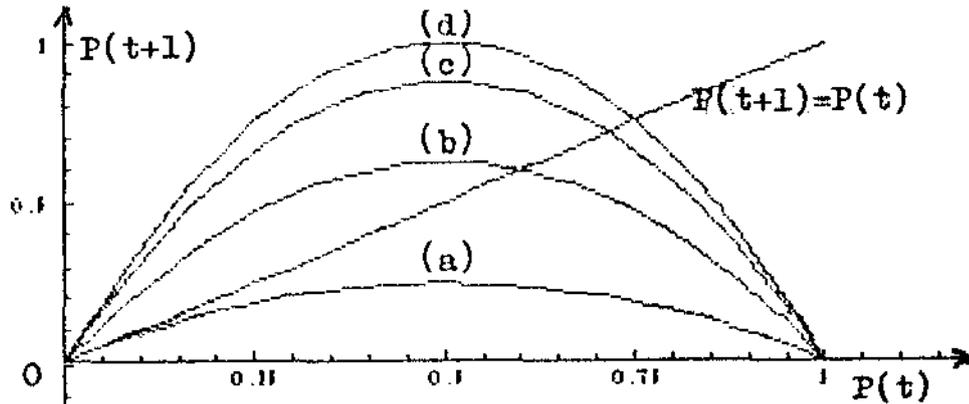
Quando $P_t = 1$, a população em qualquer etapa posterior é nula; $P_t = 1$ é chamado valor de saturação da população.

Para $P_t > 1$ a fórmula recursiva (5a) ou o modelo logístico fornece um valor negativo para P_{t+1} o que não faz sentido no modelo enquanto descreve problemas populacionais.

Ainda que estejamos usando um exemplo particular, para uma análise detalhada, enfatizamos, que o caráter geral do desenvolvimento dinâmico que estamos descrevendo, não é específico deste modelo, mas antes é genérico para qualquer curva com apenas uma corcova cuja inclinação pode ser parametricamente obtida. Isto é, nossa análise vai depender, em sua essência, apenas da forma geral da função $f(N_t)$.

O ponto fixo, diferente de zero, da equação logística é $P^* = r-1/r$ e a inclinação de f em P^* é $\lambda(r) = 2-r$. Já vimos anteriormente que este P^* é estável para $1 < r < 3$. Todavia, quando r é aumentado além de 3, o ponto fixo troca de atrator para repulsor.

Figura 8: Gráficos da função $P_{t+1} = r P_t (1 - P_t)$ para (a) $r = 1$; (b) $r = 2.5$; (c) $r = 3.5$; (d) $r = 4.0$.



Para ver o que está acontecendo, examinemos a relação entre P_t e P_{t+2} . Considerando que $P_{t+1} = f(P_t)$, podemos escrever:

$$P_{t+2} = f(P_{t+1}) = f(f(P_t)) = f^2(P_t) \quad (7a)$$

Agora examinemos os pontos fixos de período 2, $P_t^{(2)}$; isto é, os pontos que são invariantes até duas iterações no gráfico de f . Estes pontos podem ser localizados pela solução algébrica da equação,

$$P_t^{(2)} = f^2(P_t^{(2)}) \quad (7b)$$

A função $f(P_t) = P_{t+1}$, terá no máximo dois pontos de equilíbrio para $1 < r < 3$ e a função $f^2(P_t)$ terá, dependendo de r , mais dois outros pontos de equilíbrio; os pontos de equilíbrio de $f^2(P_t)$ também são pontos de equilíbrio de $f(P_t)$, pois, por definição, temos que:

$$P_t^* = P_t = P_{t+1} = P_{t+2}$$

e assim,

$$P^* = f(P^*) = f(f(P^*))$$

Para facilitar a notação, façamos:

$$g(P_t) = f(P_{t+1}) = f^2(P_t).$$

Desta forma, o modelo logístico, fica:

$$g(P_t) = r(rP_t - rP_t^2) - r(rP_t - rP_t^2)$$

ou

$$g(P_t) = P_t [r^2 - (r^2 + r^3)P_t + r^3P_t^2 - r^3P_t^3] \quad (7c)$$

Os pontos de equilíbrio de (7c), satisfazem a condição:

$$g(P_t^{(2)}) = P_t^{(2)}$$

Combinando esta condição com (7a), após algumas simplificações algébricas, obtemos:

$$r^2 - (r^2 + r^3)P_t^{(2)} + r^3(P_t^{(2)})^2 - r^3(P_t^{(2)})^3 = 1 \quad (7d)$$

ou

$$r^2 - (r^2 + r^3)y + r^3y^2 - r^3y^3 = 1 \quad (7e)$$

$$\text{com } y = P_t^{(2)}$$

Sabendo que 0 e $1 - 1/r$ são raízes de (7e), podemos escrever:

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

Portanto, as raízes da equação (7d) são:

$$P_1^{*(2)} = 0$$

$$P_2^{*(2)} = 1 - 1/r$$

$$P_{3,4}^{*(2)} = \frac{r+1 \pm \sqrt{(r+1)(r-3)}}{2r}$$

As duas últimas raízes serão reais somente se $r > 3$ ou $r < -1$. Como r deve ser estritamente positivo segue-se que $r > 3$ e assim os dois últimos pontos de equilíbrio são distintos de $1 - 1/r$. Se $r = 3$ então $P_2^{*(2)} = P_{3,4}^{*(2)} = 2/3$. Para r um pouco maior do 3 haverá bifurcação. Assim se $r = 3.05$, teremos:

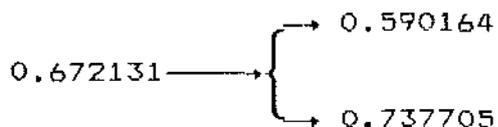
a) Pontos de equilíbrio de $f(P_t)$:

{ 0; 0.672131 }

b) Pontos de equilíbrio de $g(P_t)$:

{ 0; 0.590164; 0.672131; 0.737705 }.

Podemos observar claramente que o ponto de equilíbrio 0.672131 bifurcou. Mesmo aumentando mais o valor de r o número de pontos de equilíbrio de $g(P_t)$ continua sendo 4.



De um modo geral, como podemos ver na figura 9, um ciclo

de período 2 é possível se existem duas raízes positivas e distintas em $N_{t+2} = N_t$, N_1^2 e N_2^2 para o sistema de equações:

$$N_2 = F(N_1) \quad \text{e} \quad N_1 = F(N_2) \quad (7f)$$

Linearizando a equação $N_{t+2} = f^2(N_t)$ em torno do ponto N_2^2 , e considerando a condição

$$\left| \left(\frac{df}{dN} \right)_{N_1^2} \right| < 1, \text{ vista anteriormente, temos que}$$

$$\left| \left(\frac{df^2}{dN} \right)_{N_2^2} \right| < 1.$$

Pela regra de derivação de uma função composta e considerando que $f(N_2^2) = N_1^2$ temos:

$$\left(\frac{df^2}{dN} \right)_{N_2^2} = \left(\frac{df}{dN} \right)_{F(N_2^2)} \left(\frac{df}{dN} \right)_{N_2^2} = \left(\frac{df}{dN} \right)_{N_1^2} \cdot \left(\frac{df}{dN} \right)_{N_2^2}$$

Facilmente podemos ver que a derivada df^2/dN no outro ponto do ciclo, N_1^2 , e considerando que $f(N_1^2) = N_2^2$ é igual a

derivada no ponto N_2^2 :

$$\left(\frac{df^2}{dN} \right)_{N_1^2} = \left(\frac{df^2}{dN} \right)_{N_2^2} = \prod_{j=1}^2 \left(\frac{df}{dN} \right)_{N_j^2} \quad (7g)$$

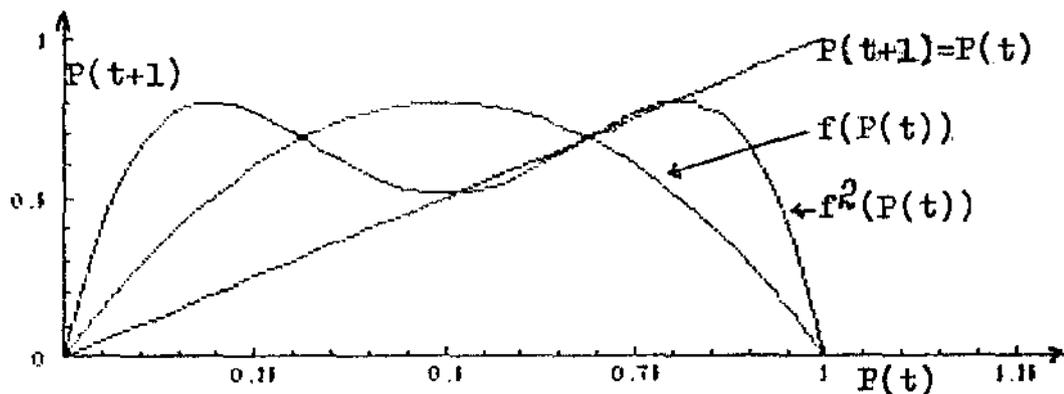
De forma semelhante, quando estudamos a estabilidade de um T-ciclo com valores $(N_1^T, N_2^T, \dots, N_T^T)$ a equação (7g) pode ser

generalizada,

$$\lambda^T = \prod_{j=1}^T \left[\frac{df}{dN} \right]_{N_j^T} \quad (7h)$$

Um ciclo $(N_1^T, N_2^T, \dots, N_T^T)$ é dito atrator, repulsor ou nêutro, respectivamente, quando $\lambda^T < 1$, $\lambda^T > 1$ ou $\lambda^T = 1$.

Figura 9: Diagrama de Lamerey para o ciclo de dois pontos.



Para ver o que continua acontecendo examinemos a relação entre $f(P_t)$ e $f^4(P_t)$.

Primeiramente notemos que:

$$f^4(P_t) = f^2(f^2(P_t)). \quad (7i)$$

Fazendo as devidas substituições em (7i), temos que:

$$f^4(P_t) = r^2[r^2P_t - (r^2 + r^3)P_t^2 + 2r^3P_t^3 - r^3P_t^4] +$$

$$\begin{aligned}
& - (r^2 + r^3)[r^2 P_t - (r^2 + r^3)P_t^2 + 2r^3 P_t^3 - r^3 P_t^4]^2 + \\
& + 2r^3[r^2 P_t - (r^2 + r^3)P_t^2 + 2r^3 P_t^3 - r^3 P_t^4]^3 + \\
& - r^3[r^2 P_t - (r^2 + r^3)P_t^2 + 2r^3 P_t^3 - r^3 P_t^4]^4 \quad \text{ou}
\end{aligned}$$

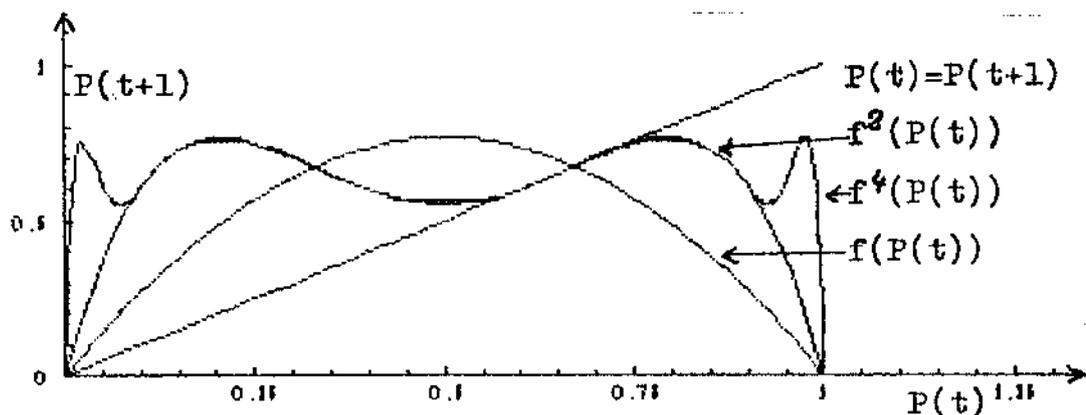
$$f^4(P_t) = r^2 g(P_t) - (r^2 + r^3)g^2(P_t) + 2r^3 g^3(P_t) - r^3 g^4(P_t) \quad (7j)$$

Para $r = 3.05$, a função (7j) apresenta apenas 4 pontos de equilíbrio e que são os mesmos de $f^2(P_t)$:

$$\{ 0; 0.590164; 0.672131; 0.737705 \}.$$

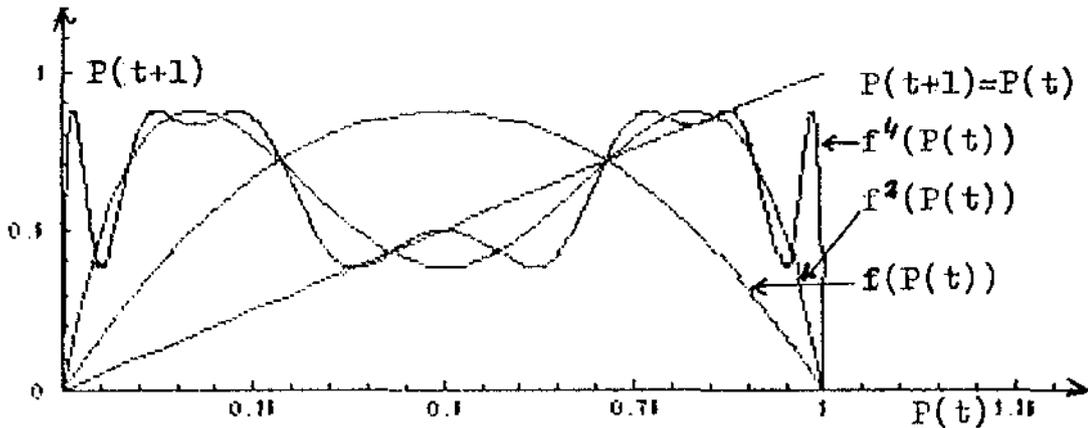
Mesmo aumentando os valores de r além de 3.05, as funções $f(P_t)$ e $f^2(P_t)$ continuarão com o mesmo número de pontos de equilíbrio; inicialmente, enquanto r começa a aumentar além de 3.05, estes pontos se tornam instáveis e depois bifurcam, dando origem a outros quatro pontos e que são pontos de equilíbrio da função $f^4(P_t)$.

Figura 10: Gráficos de $f(P_t)$, $f^2(P_t)$ e $f^4(P_t)$ e as intersecções com a bissetriz $P_{t+1} = P_t$ para $r = 3.05$.



Quando r chega próximo de 3.5 os pontos de equilíbrio de $f^2(P_t)$ já bifurcaram e assim $f^4(P_t)$ tem 8 pontos de equilíbrio como é mostrado na figura 11.

Figura 11: Gráficos e pontos de equilíbrio de $f(P_t)$, $f^2(P_t)$, $f^4(P_t)$ para $r = 3.5$.



Para $r = 3.5$ podemos formar o esquema abaixo para as bifurcações dos pontos de equilíbrio:

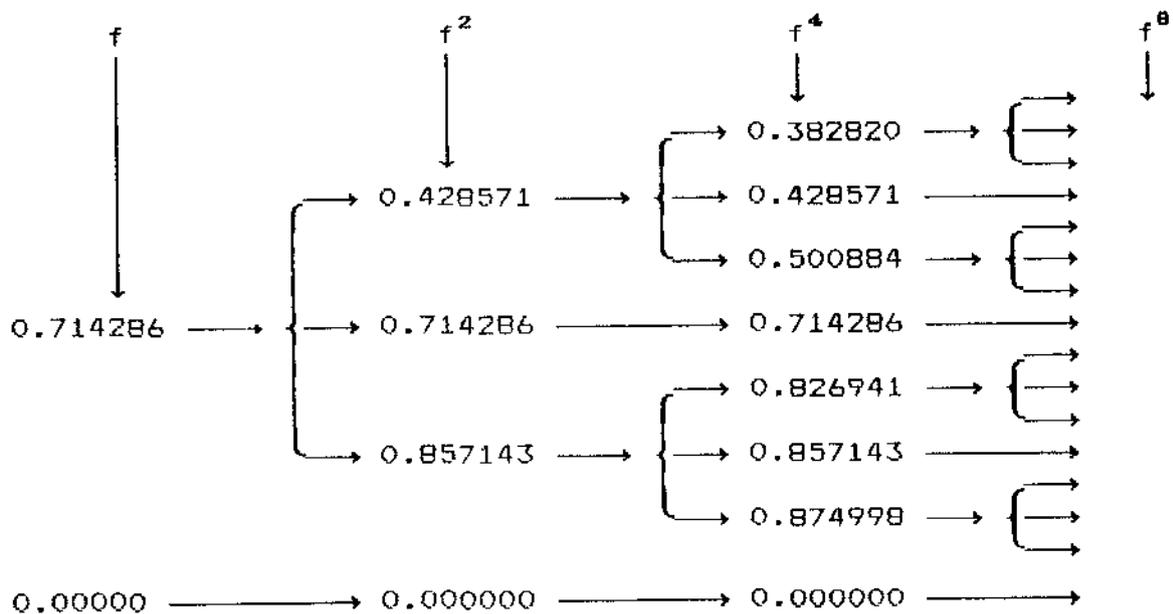
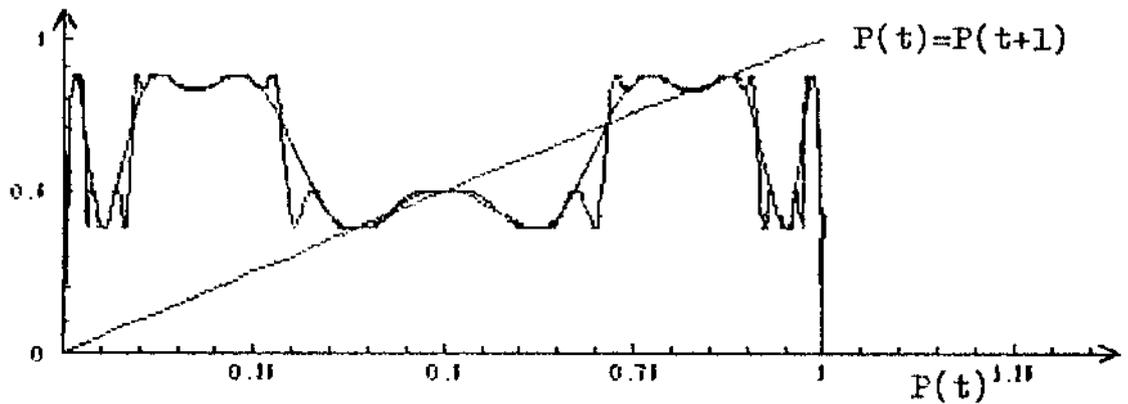
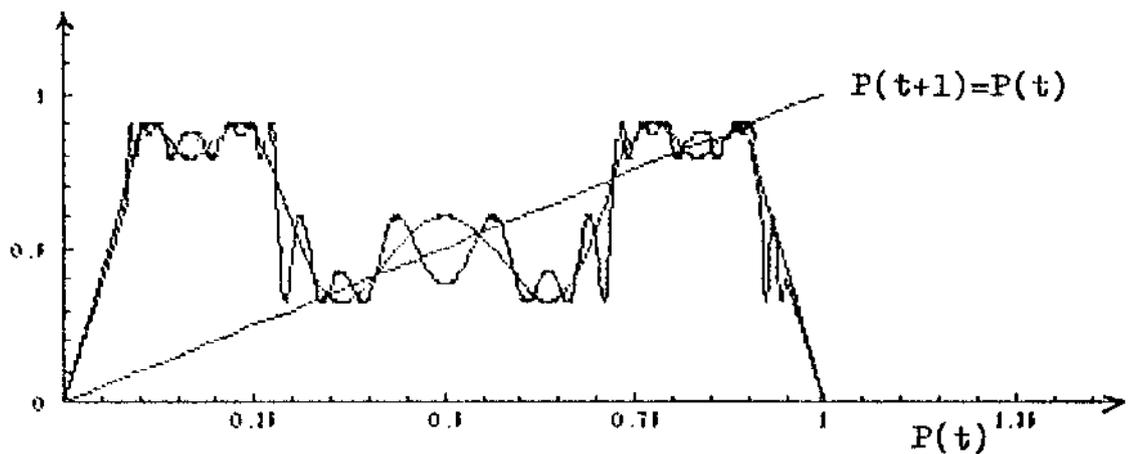


Figura 12: Representação gráfica de f^4 e f^8 antes de os pontos de equilíbrio bifurcarem quando $r = 3.5$.



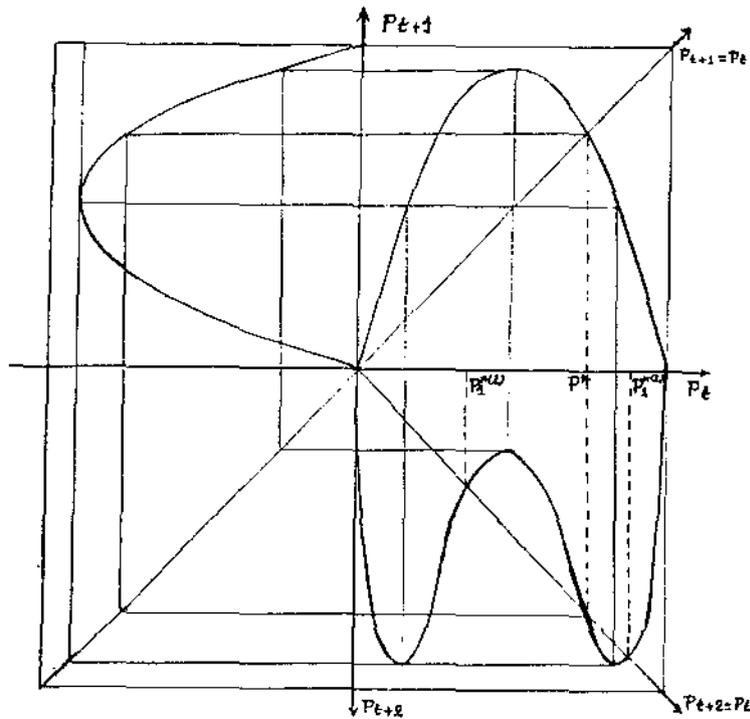
Quando r continua a aumentar haverá nova bifurcação e f^8 terá 16 pontos de equilíbrio, conforme a figura 13.

Figura 13: Representação gráfica das funções f^4 e f^8 dos pontos de equilíbrio para $r = 3.6$.



Podemos construir uma solução gráfica, mesmo sem o auxílio do computador, para localizar os pontos fixos de $f^2(P_t)$; para isso iteramos f como mostra a figura 14.

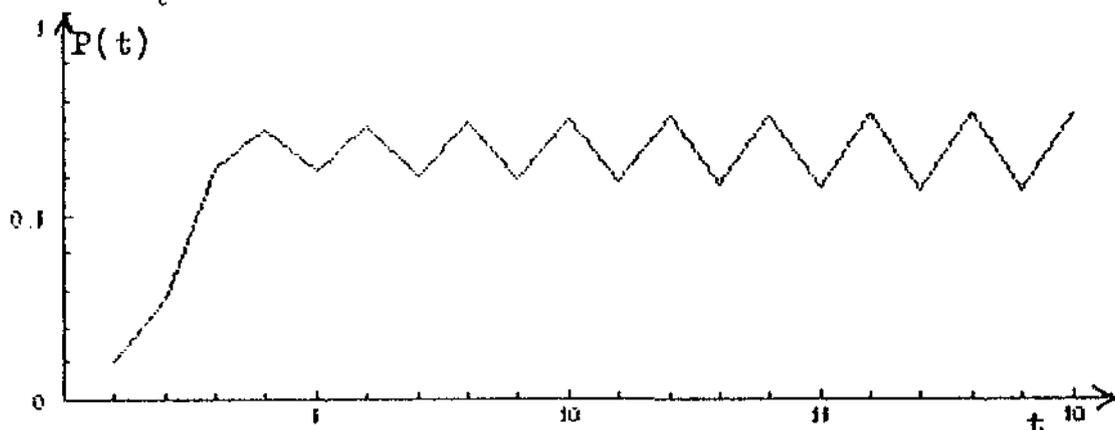
Figura 14: Construção geométrica da função composta f^2 e localização de seus pontos de equilíbrio.



Podemos ver que se f possui uma concava (um ponto crítico), então f^2 terá duas concavas (dois pontos críticos). Contudo, se $r < 3$, isto é, o ponto fixo de f é estável, então f^2 intercepta somente uma vez a reta bissetriz do primeiro quadrante; isto pode ser visto na figura 13a. Para $r = 3$, f^2 é tangente a bissetriz e o ponto fixo é neutramente estável: pequenas oscilações vão se ampliando. Quando $r > 3$, f^2 segue desenvolvendo um loop, interceptando a bissetriz em 3 pontos. Enquanto r cresce além de 3, o ponto fixo original torna-se instável e bifurca em dois novos pontos fixos. Estes são

inicialmente estáveis, isto é, enquanto seus autovalores tiverem magnitude menor que a unidade. A figura 15 ilustra este estado de oscilações de período 2.

Figura 15: Enquanto r não atinge o próximo valor de bifurcação o P_t oscila entre dois pontos estáveis.



Conforme foi visto anteriormente se continuarmos a aumentar o valor de r , todo o processo se repete. O gráfico de f^k quando composto consigo mesmo dá origem ao gráfico de f^{2k} . Quando os pontos de período k tornam-se instáveis, as corcovas em f^{2k} crescem até que o "loop" atinge a bissetriz, o que corresponde a bifurcação dos pontos de período k em pares de pontos fixos de período $2k$.

A equação

$$P_{t+1} = r P_t (1 - P_t), \text{ com } r > 0,$$

apresenta então uma sequência de bifurcações de pontos estáveis de períodos:

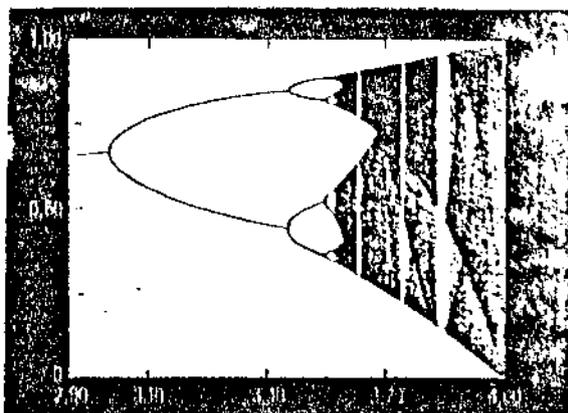
$$1, 2, 4, 8, 16, \dots, 2^n.$$

Note que este processo produz uma sequência de ciclos de período 2^n com $n \rightarrow \infty$. Embora este processo pareça infinito,

na verdade é limitado por um certo valor de r , que indicaremos por r_c (valor de r no início do caos). No modelo de Verhulst este valor de r corresponde, aproximadamente, a $r = 3.57$. Na tabela 2 aparece uma simulação numérica de P_t para $r = r_c = 3.57 \approx 3.5699\dots$

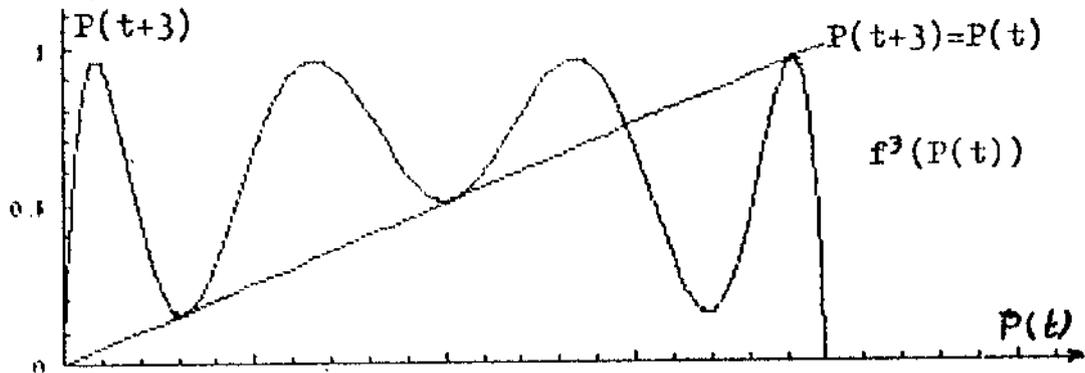
O modelo logístico apresenta a propriedade, comum a muitos sistemas determinísticos, de grande sensibilidade a pequenas variações nas condições iniciais.

Figura 16: Mapeamento logístico. Em $r = 3.5699\dots$ ocorre uma transição para o caos.



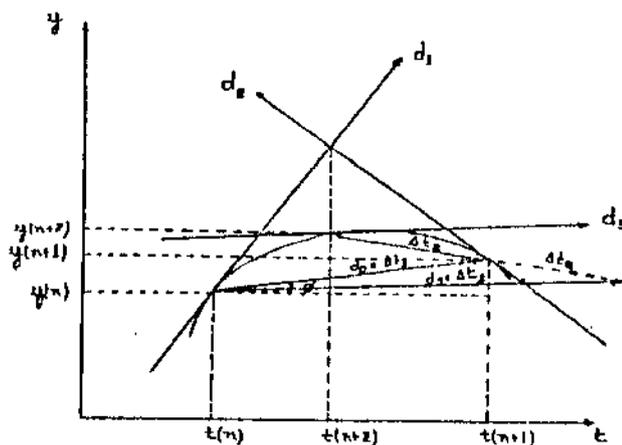
Quando $r \approx 3.57$, aparece um ciclo de valor infinito. Para alguns valores de r superiores ao valor acima, a seqüência de valores de P_t torna-se aperiódica; isto ocorre para um número incontável de condições iniciais (pontos), cujas trajetórias são totalmente aperiódicas, demonstrando um comportamento caótico. Dizemos então que em $r \approx 3,57$ ocorre uma transição para o caos. O teorema de Sarkovski (1964) assegura que se existe uma solução de período ímpar (≥ 3) para um valor de $r = r_c$, então existe uma solução caótica para $r_c > r$. Em $r = r_c$ a bifurcação é dita tangente. Para o modelo de Verhulst o valor de r_c é, aproximadamente 3.828. Notemos que a existência de r_c não exclui a existência de r_c .

Figura 17: Representação gráfica de $f^3(P_t)$ para $r = 3.828$ que é o parâmetro para o qual os três pontos fixos apresentam o autovalor $\lambda(r) = 1$.



O método utilizado para discretizar a equação diferencial de tempo contínuo $dN/dt = aN(1 - N)$ foi o Método de Euler. A equação de diferenças obtida a partir deste método, apresenta no comportamento de sua solução, diferenças notórias, quando comparado com a solução do modelo contínuo. No intuito de aproximar os comportamentos das soluções do modelo contínuo e do modelo discreto correspondente, (Raimundo S.M.; 1986), apresentou um método alternativo de discretização Mét.2, que é ilustrado pela figura seguinte.

Figura 18: Ilustração do Mét.2.



Consideremos y_t a solução inicial no ponto t e seja y_{t+1} um termo conhecido. Se $f(y_t)$ é a inclinação da tangente (do modelo contínuo), podemos traçar uma reta d_1 passando por (t, y_t) e uma reta d_2 passando por $(t+1, y_{t+1})$ com coeficientes angulares, respectivamente, $f(y_t)$ e $f(y_{t+1})$. É de se esperar que a média dessas inclinações esteja mais próxima da direção $(t, y_t) \rightarrow (t+1, y_{t+1})$. O Mét.2 usa a média das inclinações das derivadas nos pontos (t, y_t) e $(t+1, y_{t+1})$ para aproximar a diferença

$$\frac{y_{t+1} - y_t}{(t+1) - t} = y_{t+1} - y_t, \text{ isto é:}$$

$$y_{t+1} - y_t = \text{tg } \theta \cong \frac{d_{t+1} + d_t}{2} = \frac{1}{2}[f(y_{t+1}) + f(y_t)]$$

Aplicando este método à equação logística

$$\frac{dN}{dt} = aN(1 - N), \text{ temos:}$$

$$N_{t+1} - N_t = \frac{1}{2}[aN_{t+1}(1 - N_{t+1}) + aN_t(1 - N_t)] \Leftrightarrow$$

$$(1 + \frac{a}{2})N_{t+1} - (1 + \frac{a}{2})N_t = -\frac{1}{2}aN_{t+1} - \frac{1}{2}aN_t \Leftrightarrow$$

$$N_{t+1}^2 + \frac{2-a}{a}N_{t+1} + N_t^2 - \frac{2+a}{a}N_t = 0 \Leftrightarrow$$

$$N_{t+1} = \frac{1}{2} \left[\left(\frac{a-2}{a} \right) \pm \sqrt{\left(\frac{a-2}{a} \right)^2 - 4 \left(N_t^2 - \frac{2+a}{a}N_t \right)} \right] = \frac{1}{2} \left[\frac{a-2}{a} \pm \sqrt{\Delta} \right]$$

Sejam $N_{t+1}^{(1)}$ e $N_{t+1}^{(2)}$ as raízes da parábola anterior \Rightarrow

$$a) N_{t+1}^{(1)} + N_{t+1}^{(2)} = \frac{a-2}{a}$$

$$b) N_{t+1}^{(1)} \cdot N_{t+1}^{(2)} = N_t^2 - \frac{a+2}{a}N_t$$

Como devemos ter $N_t \geq 0$ então, se $N_{t+1}^{(1)}$ e $N_{t+1}^{(2)}$ forem positivos, devem ser iguais (senão esta espécie teria duas soluções na mesma geração) ou então o produto delas deve ser negativo e daí teremos como solução única para as iterações, a raiz positiva.

$$\text{Assim, se } N_{t+1}^{(1)} = N_{t+1}^{(2)} \Rightarrow \left(\frac{a-2}{a}\right) = 4N_t^2 - \frac{4(a+2)}{a}N_t$$

$$N_t^2 - \frac{a+2}{a}N_t - \frac{1}{4}\left(\frac{a-2}{a}\right)^2 = 0. \text{ Neste caso } N_t \text{ seria constante para to-}$$

do t e como N_{t+1} deve ser igual a $\frac{1}{2}\left(\frac{a-2}{a}\right)$, N_t também seria igual a este valor. No entanto, se $N_t = (a-2)/2a$, a última equação só tem sentido se $a = 2$ e portanto $N_t = N_{t+1} = 0$.

$$\text{Devemos ter pois } N_{t+1}^{(1)} \cdot N_{t+1}^{(2)} < 0 \Rightarrow$$

$$N_t^2 - \frac{a+2}{a}N_t < 0 \Rightarrow \Delta > 0.$$

Consideremos somente a raiz real positiva:

$$(*) \quad N_{t+1} = \frac{1}{2} \left[\left(\frac{a-2}{a} \right) + \sqrt{\left(\frac{a-2}{a} \right)^2 - 4 \left(N_t^2 - \frac{2+a}{a} N_t \right)} \right] > 0$$

que impõe uma restrição para que $N_{t+1} > 0$, ou seja,

$$N_t \left(N_t - \frac{2+a}{a} \right) < 0 \iff 0 < N_t < \frac{2+a}{a}$$

Pontos de Equilíbrio de (*)

$$N_{t+1} = N_t = N^* \iff N^* = 0 \text{ ou } N^* = 1$$

Estabilidade:

Derivando a equação inicial obtemos:

$$\frac{dN_{t+1}}{dN_t} = \left(\frac{2+a}{a} - 2N_t \right) / \left(\frac{2-a}{a} + 2N_{t+1} \right)$$

(i) $N^* = 0$

$$\lambda = \left. \frac{dN_{t+1}}{dN_t} \right|_{N^*=0} = \frac{2+a}{2-a}$$

$|\lambda| < 1 \iff a < 0$ (absurdo). Portanto, este ponto é instável.

(ii) $N^* = 1$

$$\lambda = \left. \frac{dN_{t+1}}{dN_t} \right|_{N^*=1} = \frac{2-a}{2+a}$$

$|\lambda| < 1 \iff 0 < a < 2$. Isto é, $N^* = 1$ é estável se $0 < a < 2$.

Obs.: λ é sempre distinto de 1 e -1, e portanto não existe nenhuma bifurcação.

De fato, se $\lambda = 1 \Rightarrow 2 - a = a + 2 \Rightarrow a = 0$ (absurdo);

se $\lambda = -1 \Rightarrow 4 = 0$ (absurdo).

É importante notar que não existe nenhuma bifurcação para o modelo de Verhulst contínuo bem como não existe bifurcação para o modelo discretizado pelo Mét.2. Por outro lado, o modelo assim discretizado apresenta uma semelhança maior ao seu análogo contínuo, do que quando esta discretização é feita pelo Método de Euler. Surgem agora algumas perguntas:- Um bom método de discretização de equações diferenciais estabelece equações de diferenças com soluções parecidas às daquelas? - São mais reais os modelos discretos ou os contínuos? -Há circunstâncias que sugerem o uso de modelos contínuos ou discretos?

2.5 Modelo de Tipo Gompertz

No próximo capítulo apresentaremos, entre outros, o modelo Presas-Predador com inibição, de Beddington et al (1975) em cujo sistema aparece o modelo de população inibida, do tipo Gompertz. Isto mostra a importância do mesmo.

$$P_{t+1} = P_t \exp \left[r \left(1 - \frac{P_t}{k} \right) \right] = f(P_t), \quad \text{com } r > 0 \text{ e } k > 0 \quad (9a)$$

A equação (9a) apresenta dois parâmetros: k que é a capacidade de suporte do meio e r , uma taxa de sobrevivência. Podemos desenvolver um modelo similar com apenas um parâmetro, fazendo:

$$\frac{P_t}{k} = X_t \quad \text{e assim} \quad P_t = k X_t$$

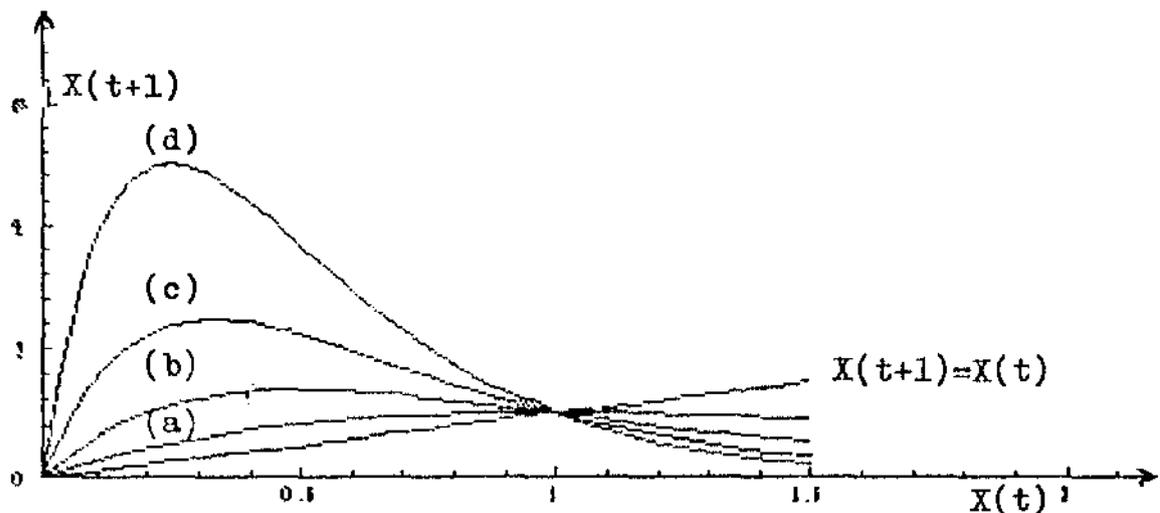
$$P_{t+1} = k X_{t+1}$$

Desta forma a equação (9a) fica:

$$k X_{t+1} = k X_t \exp[r(1 - X_t)] \quad \text{e para } k \neq 0, \text{ temos}$$

$$X_{t+1} = X_t \exp[r(1 - X_t)] = f(X_t) \quad (9b)$$

Figura 19: Representação gráfica de f para (a) $r = 1$, (b) $r = 2$, (c) $r = 3$ e (d) $r = 4$.



Pontos de Equilíbrio:

Fazendo $X_{t+1} = X_t = X^*$ em (9b), temos:

$$X^* = X^* \exp[r(1 - X^*)]$$

ou

$$X^* \{ \exp[r(1 - X^*)] - 1 \} = 0$$

As soluções da última equação são os pontos de equilíbrio procurados, isto é:

$$X^* = 0$$

$$X^* = 1$$

Estabilidade:

Já sabemos que

$$\lambda(r) = \left[\frac{df}{dX_t} \right]_{X_t=X^*} \quad \text{onde}$$

$$\frac{df}{dX_t} = \exp[r(1 - X_t)] - r X_t^2 \exp[r(1 - X_t)]$$

$$|\lambda(r)| = \left| \left[\frac{df}{dX_t} \right] \right|_{X_t=0} = |\exp(r)| > 1, \text{ sempre; e assim } X^* = 0 \text{ é um ponto } \textit{instável}.$$

$$|\lambda(r)| = \left| \left[\frac{df}{dX_t} \right] \right|_{X_t=1} = |1 - r| < 1, \text{ somente para } 0 < r < 2.$$

Desta forma $X^* = 1$ é estável quando $r < 2$. Quando r cresce além de 2, o ponto $X^* = 1$ passa de atrator para repulsor, ou seja, de estável para instável.

Vejamos agora o que acontece com X_{t+2} enquanto r vai aumentando lentamente.

Sabemos que

$$X_{t+2} = f^2(X_t)$$

Fazendo as devidas substituições e simplificações algébricas, temos que:

$$X_{t+2} = X_t \exp r \{ 2 - X_t [1 + \exp r(1 - X_t)] \} \quad (9c)$$

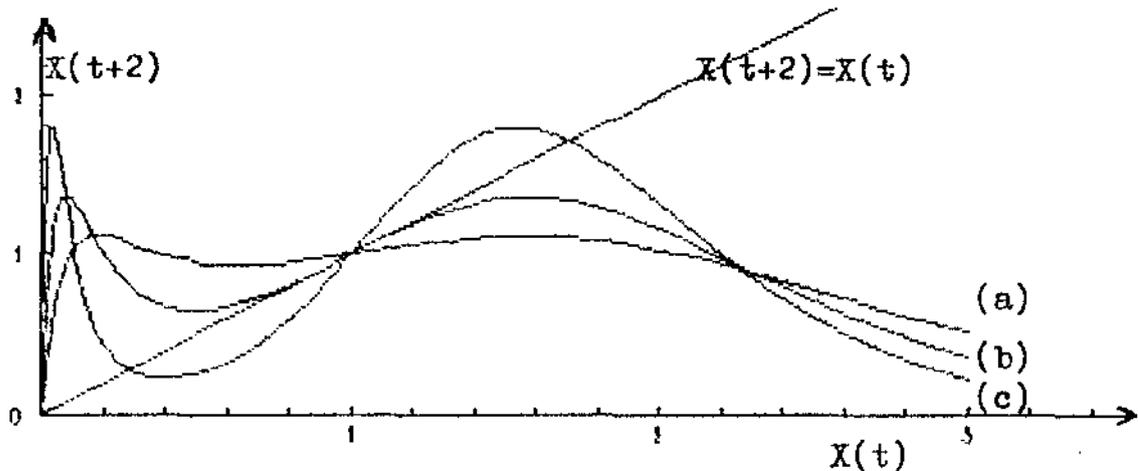
A medida que r vai crescendo podemos estimar a magnitude de $|\lambda(r)|$ e com o auxílio de gráficos observar o que acontece com f^2 em função do tempo:

(a) Se $r < 2 \Rightarrow |\lambda(r)| = |1 - r| < 1$ e f^2 intercepta a reta $X_{t+2} = X_t$ somente em um ponto (figura 20a).

(b) Se $r = 2 \Rightarrow |\lambda(r)| = |1 - 2| = 1$ e f^2 tangencia a reta $X_{t+2} = X_t$ (figura 20b).

(c) Se $r > 2 \Rightarrow |\lambda(r)| = |1 - r| > 1$ e f^2 começa a desenvolver um loop e corta a reta $X_{t+2} = X_t$ em 3 pontos distintos (figura 20c).

Figura 20: Diagramas de $f^2(X_t)$ e $X_{t+1} = X_t$ para (a) $r < 2$, (b) $r = 2$ e (c) $r > 2$.



Podemos observar que enquanto $r < 2$ o ponto $X^* = 1$ é estável; para $r = 2$, o ponto $X^* = 1$ começa a bifurcar-se e a medida que r vai crescendo aparecem dois pontos fixos X_1^{**} e X_2^{**} ; o ponto original X^* torna-se repulsor. X_1^{**} e X_2^{**} são duas das soluções da equação

$$f^2(X^{**}) = X^{**}. \quad (9d)$$

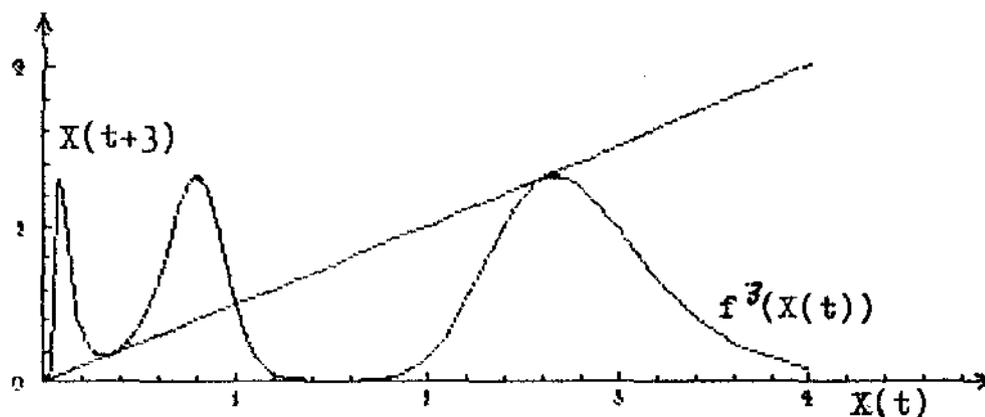
Pelo critério de convergência $\left| \left(\frac{df}{dX_t} \right) \right|_{X_t = X^{**}} < 1$ os

pontos X_1^{**} e X_2^{**} serão inicialmente estáveis, formando um ciclo de estabilidade oscilatória de período 2, mas quando r continua crescendo, tornam-se instáveis, bifurcando e dando origem a 4 novos pontos. Estes pontos, inicialmente estáveis, verificam a equação,

$f^4(X^{4*}) = X^{4*}$, ou seja, são pontos fixos de f^4 .

Aqui também, a medida que r aumenta, vão aparecendo pontos fixos de período 2^n . O valor de r para o qual ocorrem as bifurcações tangentes de f^3 é $r_i \cong 2.6924$, como mostra a figura 21.

Figura 21: Diagrama de $f^3(X_t)$ e $X_{t+1} = X_t$ quando $r = 2.6924$.



O modelo que estamos estudando é bastante eficaz na descrição das populações de espécies nas quais cada membro existente no instante t contribui com a população no instante $(t+1)$. Estamos nos referindo às populações (tipo insetos) cujo tempo de maturação é relativamente curto e nas quais não é necessário considerar grupos etários entre os nascimentos e a fase adulta (de reprodução). Porém, existem muitas espécies de animais cujo tempo de maturação é longo, e nesta situação contribuem com a dinâmica da população no instante $t+1$, os membros nos instantes t e $t-T$ se o tempo de maturação for de T unidades. Um modelo que descreva estas populações deve incluir o efeito de retardamento, isto é, deve ser do tipo:

$$P_{t+1} = f(P_t, P_{t-T}) \quad (10a)$$

O modelo do tipo de Gompertz com retardamento, é:

$$P_{t+1} = P_t \exp[r(1 - P_{t-1})]; \quad r > 0 \text{ e } T = 1 \quad (10b)$$

Pontos de Equilíbrio:

$$P_{t+1} = P_t = P^* \Leftrightarrow P^* = P^* \exp[r(1 - P_{t-1})] \Leftrightarrow$$

$P^* \{ \exp[r(1 - P_{t-1})] - 1 \} = 0$, cujas soluções são,

$$P^* = 0 \text{ e } P_{t-1} = 1.$$

O pontos de equilíbrio de (10b) são: (i) $P^* = 0$

(ii) $P^* = 1$

Estabilidade:

(i) $P^* = 0$.

Vamos linearizar a equação (10b) em torno do ponto $P_{t-1} = 0$. Para tanto, vamos expandir pela série de Taylor o termo $\exp[r(1 - P_{t-1})]$:

$$P_{t+1} = P_t \exp[r(1 - P_{t-1})]$$

$$\cong P_t \{ \exp(r) - r P_{t-1} \exp [r(1 - P_{t-1})] \} \Big|_{P_{t-1} = 0}$$

$\therefore P_{t-1} \cong P_t e^r$; como $r > 0 \iff e^r > 1$ e assim P_t cresce de forma ilimitada e $P^* = 0$ é um ponto instável.

(ii) $P^* = 1$.

Vamos linearizar (10b) em torno de $P^* = 1$, utilizando o processo descrito na secção 2.2 deste capítulo. Consideremos a variável $v_t \ll 1$ de forma que $P_t = v_t + 1$. Substituindo em (10b), temos:

$$1 + v_{t+1} = (1 + v_t) \exp [-rv_{t-1}] .$$

Aplicando a expansão de Taylor, obtemos:

$$1 + v_{t+1} = (1 + v_t)(1 - rv_{t-1}) \iff$$

$$1 + v_{t+1} = 1 + v_t + rv_{t-1} - rv_t v_{t-1}$$

Simplificando e tomando apenas a parte linear, temos:

$$v_{t+1} - v_t + rv_{t-1} = 0 \tag{10c}$$

A equação característica correspondente é:

$\lambda^2 - \lambda + r = 0$ e os autovalores de (10c) são:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} [1 \pm \sqrt{1 - 4r}] \quad \text{se } 0 < r < 1/4 \text{ (reais)} \quad (1)$$

ou

$$\lambda_{1,2} = \rho \exp(\pm i\theta) \quad \text{se } r > 1/4 \text{ (complexos)} \quad (2)$$

onde $\rho = r^{1/2}$ (módulo) e

$$\theta = \arctg(4r - 1)^{1/2} \text{ (argumento).}$$

A solução geral da equação (10c) será da forma:

$$v = A \lambda_1^t + B \lambda_2^t \quad (10d)$$

Em (10d) A e B são constantes arbitrárias e o comportamento da solução geral v depende dos autovalores λ_1 e λ_2 .

(1) Quando $0 < r < 1/4$, λ_1 e λ_2 são reais, $0 < \lambda_1, \lambda_2 < 1$ e desta forma $v_1 \rightarrow 0$ quando $t \rightarrow \infty$ e então $P^* = 1$ é estável. Do fato de λ_1 e λ_2 serem positivos e menores que 1, o retorno ao equilíbrio após uma pequena perturbação é monótono.

(2) Quando $1/4 < r < 1$, λ_1 e λ_2 são complexos e conjugados. Assim $\lambda_1 \lambda_2 = |\lambda_1|^2 = \rho^2 = r$. Desta forma para $1/4 < r < 1$ teremos que $|\lambda_1| |\lambda_2| < 1$, $P^* = 1$ é estável e a solução v_1 fica:

$$v_t = A \lambda^t + B \bar{\lambda}^t \quad \text{onde } \lambda_2 = \bar{\lambda}_1 \text{ (conjugados)}$$

Esta solução será real quando A e B forem conjugados. Para $A = a - bi$ e considerando λ_1 e λ_2 como em (2) a solução real será:

$$v_t = 2a(r)^{1/2} \cos \theta t + 2b(r)^{1/2} \sin \theta t$$

Quando $r \rightarrow 1$, $\theta = \arctg(1 - 4r)^{1/2} \rightarrow \pi/3$. Quando $r = 1$ temos que $|\lambda_1| > 1$ e então v_t cresce de forma ilimitada quando $t \rightarrow \infty$ e $P^* = 1$ é instável. Assim $r = 1$ é um ponto crítico.

2.6 Extinção de Espécies

Tem se sugerido que um modo para se acabar ou controlar uma praga é introduzir e manter um número de elementos estéreis na população. O modelo para a dinâmica populacional nestas condições pode ser:

$$N_{t+1} = \frac{RN_t^2}{(R-1)N_t^2 + N_t + S} \quad (10e)$$

Em (10e) $R > 1$ e $M > 0$ são parâmetros constantes e S é a população constante de insetos estéreis.

Determinando os pontos de equilíbrio e discutindo a estabilidade linear podemos observar se existe a possibilidade de pontos de bifurcação e determinar o valor de S_c de população estéril em função de R e M de modo que se $S > S_c$ então a população de insetos é erradicada.

Pontos de Equilíbrio:

Em (10e) façamos $N_{t+1} = N_t = N^*$:

$$N^* = \frac{RN^{*2}}{\frac{(R-1)N^{*2} + N^* + S}{M}} \quad (10f)$$

ou

$$N^* \left[\frac{(R-1)N^{*2} + N^* + S}{M} \right] = 0$$

Resolvendo a última equação em relação a N^* encontramos três soluções básicas:

$$N_1^* = 0$$

$$N_2^* = \frac{M}{2} + \sqrt{\frac{M^2}{4} - \frac{SM}{R-1}}$$

$$N_3^* = \frac{M}{2} - \sqrt{\frac{M^2}{4} - \frac{SM}{R-1}}$$

Interessam-nos apenas os N^* reais e não negativos. Do fato de que $M > 0$, $S > 0$ e $R > 1$, temos que,

$$\frac{SM}{R-1} > 0 \text{ e para } \frac{M^2}{4} - \frac{SM}{R-1} \geq 0 \iff M \geq \frac{4S}{R-1} \Rightarrow N^* \text{ real positivo}$$

Na verdade podemos distinguir três situações:

(a) Para $M(R-1) < 4S$ o único ponto de equilíbrio real é $N^* = 0$.

(b) Para $M(R-1) = 4S$, ocorrem dois pontos de equilíbrio:

$$N_1^* = 0 \text{ e } N_2^* = \frac{M}{2}$$

(c) Para $M(R-1) > 4S$, ocorrem três pontos de equilíbrio:

$$N_1^* = 0 \quad N_{2,3}^* = \frac{M}{2} \pm \sqrt{\frac{M^2}{4} - \frac{SM}{R-1}}$$

Estabilidade:

A equação (10d) pode ser escrita na forma:

$$f(N_t) = \frac{RMN_t^2}{(R-1)N_t^2 + MN_t + MS}$$

Derivando a última expressão em relação a N_t , obtemos:

$$f'(N_t) = \frac{df}{dN_t} = \frac{RM^2 N_t (N_t + 2S)}{[(R-1)N_t^2 + MN_t + MS]^2} \quad (10g)$$

(a) Se $M(R - 1) < 4S$, então $N^* = 0$ é estável, pois

$$|f'(N^*)| = |f'(0)| = 0 < 1.$$

(b) Se $M(R - 1) = 4S$, então

$$|f'(N^*)| = |f'(0)| = 0 < 1 \Leftrightarrow N^*_1 = 0 \text{ é estável sempre.}$$

Se $P^* \neq 0$ podemos obter uma expressão mais adequada para $f'(N^*)$ tendo em vista a análise da estabilidade destes pontos. Para isso, fazemos na expressão (10g) $N_t = N^*$:

$$f'(N^*) = \frac{RN^{*2}M}{[(R-1)N^{*2} + MN^* + MS]^2} \frac{M}{N^*} \frac{N^* + 2S}{(R-1)N^{*2} + MN^* + MS}$$

A primeira fração do segundo membro é igual N^* e

$$\frac{M}{(R-1)N^{*2} + N^*M + SM} = \frac{1}{RN^*}, \text{ Com isso podemos simplificar } f'(N^*)$$

e obter:

$$f'(N^*) = \frac{N^* + 2S}{RN^*} \quad (10h)$$

Desta forma para $N^*_2 = \frac{M}{2}$, temos que,

$$f'(N_2^*) = \frac{\frac{M}{2} + 2S}{R \frac{M}{2}} = \frac{M + 4S}{RM} = 1$$

e isto significa que N_2^* é instável sempre que $M(R-1) = 4S$.

(c) Para $M(R-1) > 4S$, temos que

$$f'(N_1^*) = f'(0) = 0 < 1 \Rightarrow N_1^* \text{ é estável.}$$

Para analisar N_2^* e N_3^* , consideremos inicialmente que

$$f'(N^*) < 1 \Rightarrow N^* + 2S < RN^* \Leftrightarrow N^* > \frac{2S}{R-1} > 0 \text{ pois } R > 1.$$

$$\text{Para } N_2^* = \frac{M}{2} + \sqrt{\frac{M^2}{4} - \frac{SM}{R-1}} \text{ temos que}$$

$$\frac{M}{2} + \sqrt{\frac{M^2}{4} - \frac{SM}{R-1}} > \frac{2S}{R-1} \Leftrightarrow \sqrt{\frac{M^2}{4} - \frac{SM}{R-1}} > \frac{2S}{R-1} \Leftrightarrow$$

$$M > \frac{4S}{R-1} \Leftrightarrow M(R-1) > 4S.$$

Assim $f'(N_2^*) < 1$ sempre que $M(R-1) > 4S$ e N_2^* é estável.

De forma semelhante para

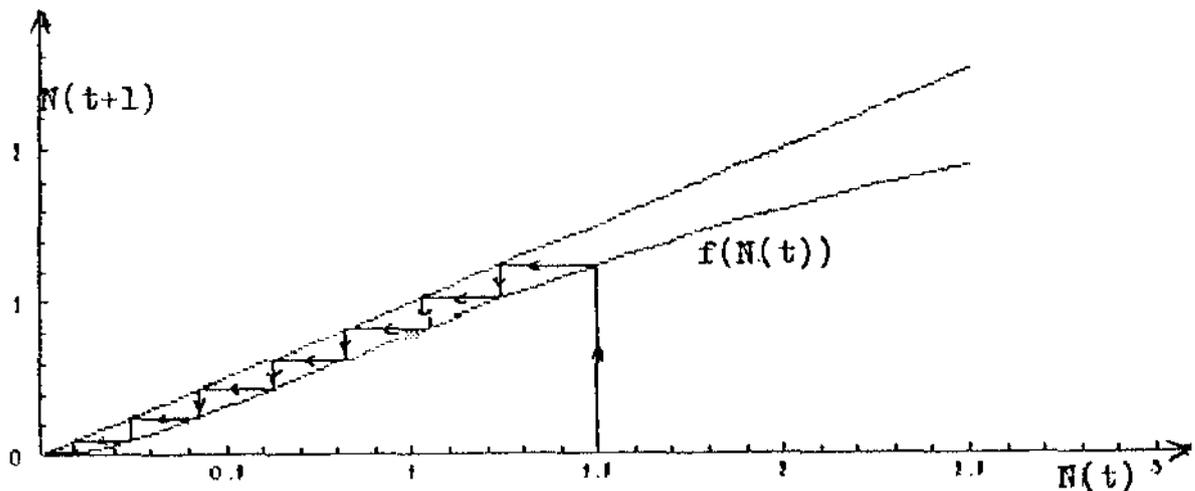
$$N_3^* > \frac{2S}{R-1} \Leftrightarrow 4S > M(R-1).$$

Mas para que N_3^* seja real devemos ter $M(R - 1) \geq 4S$; logo $|f'(N_3^*)| > 1$ sempre que $M(R - 1) \geq 4S$. Assim, N_3^* é instável.

Uma espécie cuja dinâmica populacional é descrita pelo modelo que estamos discutindo pode ir para a extinção de três maneiras:

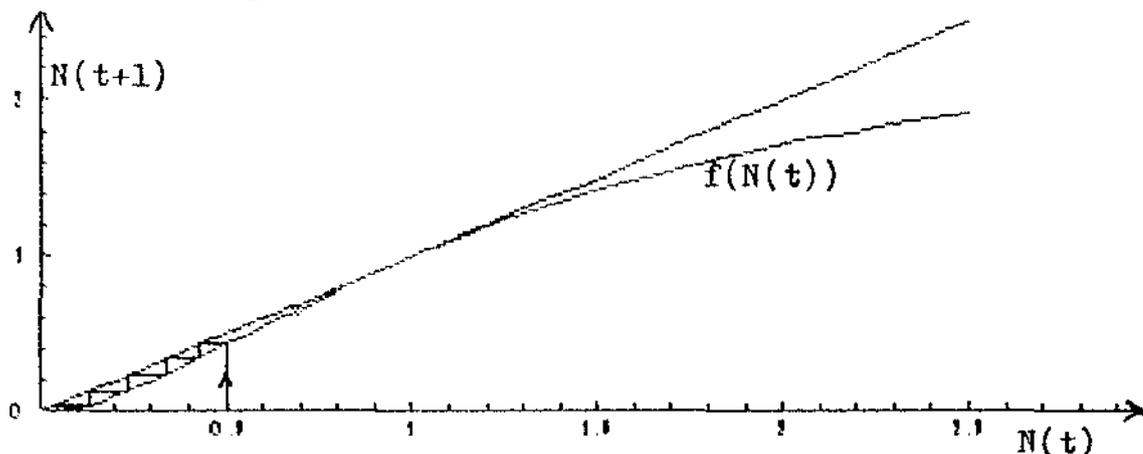
(1a.) Quando $M(R - 1) < 4S$, o único ponto de equilíbrio real que existe é $N^* = 0$ e que é atrator para qualquer N_0 . Desta forma a população se extingue para $S_c > M(R - 1)/4$. Isto é ilustrado pela figura 22.

Figura 22: Estabilidade do ponto $N^* = 0$, quando $M(R-1) < 4S$, para $R = 2.0$, $S = 1.0$, $M = 2.0$ e $N_0 = 1.5$.



(2a.) Quando $M(R-1) = 4S$ podemos estabelecer $S_c = \frac{M(R-1)}{4}$ de modo que para qualquer $S > S_c$ a população irá para a extinção. Esta situação é ilustrada na figura 23. Na verdade aqui S_c é um valor limite e quando $S > S_c$ voltamos ao caso (1a.).

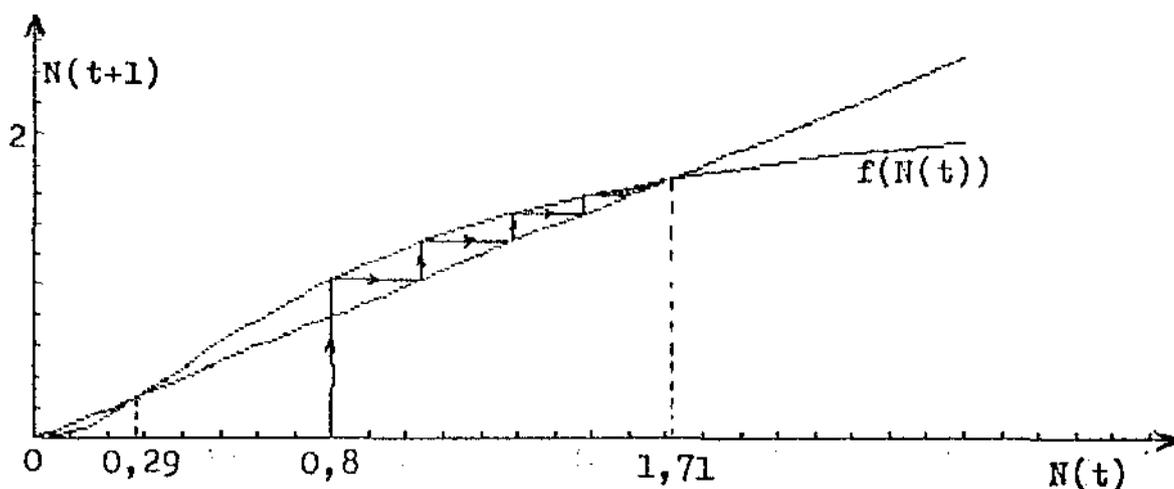
Figura 23: O ponto $N_2^* = 0$ é sempre estável e N_2^* , instável. Para $N_0 < N_2^*$, ocorre a extinção.



De um modo genérico, a população declinará até a extinção sempre que $S_0 > S = M(R - 1)/4S$, conforme vimos em (1a.) e (2a.).

(3a.) No entanto, podemos exercer um controle sobre a dinâmica populacional e mesmo levando a população à extinção para algum $S_0 < S = M(R - 1)/4$. Neste caso o tempo para ocorrer o desaparecimento total pode ser maior que nos casos anteriores. A figura 24 ilustra esta situação.

Figura 24: Para $R = 5.0$, $M = 2.0$, $S = 1.0$ e $N_0 < N_3^*$ haverá extinção embora $S = 1$ seja menor do que $M(R - 1)$.



As três últimas figuras mostram que este modelo não possui corcova, ou seja, não apresenta máximo, ao menos no primeiro quadrante.

$$f'(N_t) = \frac{df}{dN_t} = \frac{RM^2 N_t (N_t + 2S)}{[(R-1)N_t^2 + MN_t + MS]^2} = 0$$

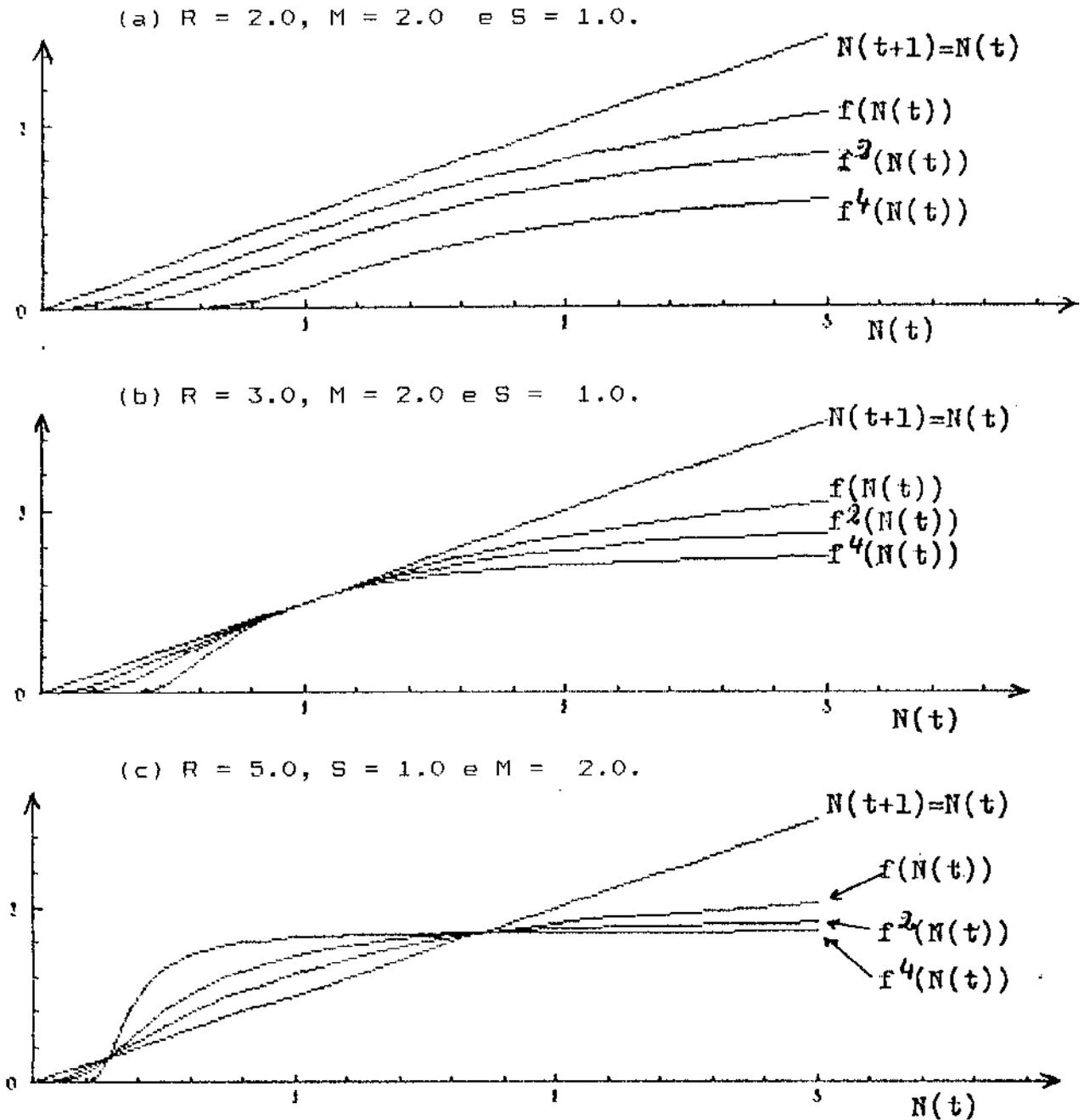
Assim encontramos os valores críticos $N_c = 0$ ou $N_c = -2S$ e estes não são biologicamente significativos. Deste modo podemos concluir que não ocorre máximo no primeiro quadrante. Também podemos observar que $f' > 0$, o que significa que f é monotonamente crescente. Vejamos o que acontece com f^2 .

Para fazer a derivada de $f^2(N_t)$ utilizemos a regra da cadeia para funções compostas.

$$f^{2'}(N_t) = f'(f(N_t)) \cdot f'(N_t).$$

Já sabemos que $f(N_t) > 0$ e que $f'(N_t) > 0$. Se $f(N_t) > 0$ então $f'(f(N_t)) > 0$ e assim $f^{2'}(N_t) > 0$ o que implica que $f^2(N_t)$ é monotonamente crescente e desta forma também não possui máximos relativos. Com isso podemos assegurar que $f^2(N_t)$ possui o mesmo conjunto de pontos de equilíbrio que $f(N_t)$ ou seja: não ocorre o fenômeno da bifurcação. Os gráficos apresentados na figura 25 ilustram três situações possíveis.

Figura 25: Representação de f , f^2 e f^4 ; (a) $R = 2.0$, $M = 2.0$ e $S = 1.0$. (b) $R = 3.0$, $M = 2.0$ e $S = 1.0$. (c) $R = 5.0$, $S = 1.0$ e $M = 2.0$.



Muitos modelos de dinâmica populacional prevêem o

declínio das espécies em determinadas circunstâncias. Quando $f(N)$ tem apenas uma concóva a população pode variar entre um valor máximo e outro mínimo. O ponto crítico de $f(N)$, N_m , é o valor de N quando,

$$f'(N) = \frac{df}{dN} = 0$$

Assim a população fica limitada superiormente pelo máximo,

$$N_{\max} = f(N_m) \tag{10i}$$

O valor mínimo atingível pela população ocorre na geração imediatamente subsequente a de valor máximo. Então a população é limitada inferiormente por:

$$N_{\min} = f(N_{\max}) = f(f(N_m)) = f^2(N_m) \tag{10j}$$

Esta análise é válida quando estamos interessados em problemas matemáticos onde N_t é uma variável contínua, que pode ser arbitrariamente pequena quanto se queira. Mas animais são agrupados em unidades inteiras, e se N assume valores menores do que a unidade então a população já não existe. Porém, para uma análise mais qualitativa da população uma aproximação de N por uma variável contínua pode ser muito útil.

Uma expectativa para que ocorra a extinção da população $f(N_t)$ é que,

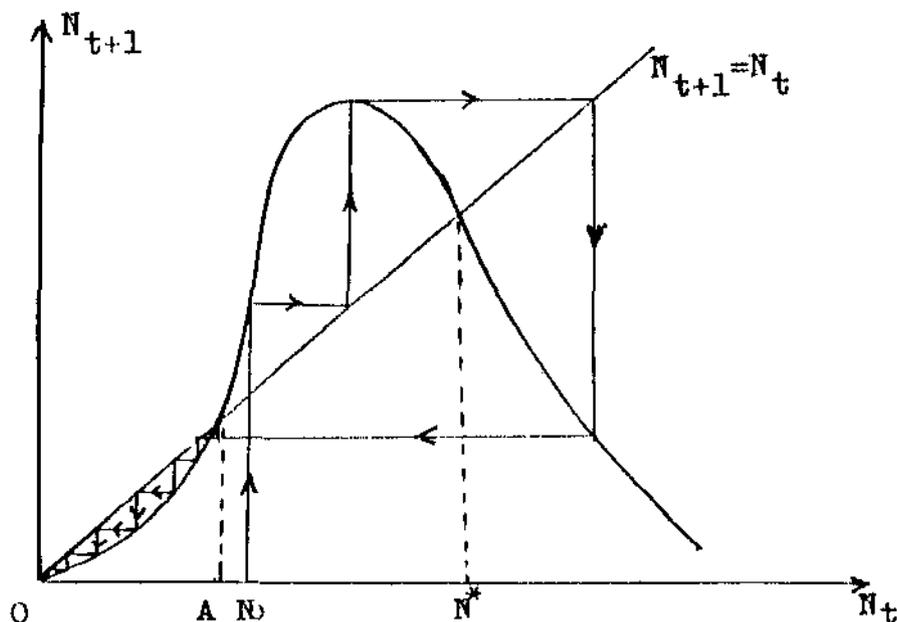
$$f^2(N_m) \leq 1$$

(10k)

As populações podem ser medidas por suas densidades e não em valores absolutos como no caso anterior.

Algumas populações biológicas apresentam o fenômeno conhecido por Efeito Allee: quando a população cai abaixo de um valor limite, chamado limiar da extinção, ela vai para a extinção com toda certeza. Esta propriedade, que pode aparecer para determinada variedade de mecanismos de desenvolvimento biológico, é ilustrado na figura 26.

Figura 26: Ilustração de uma equação de densidade dependente incorporando o Efeito Allee.



Populações que caem abaixo do valor limiar A são atraídas para zero. Quando a inclinação da curva é suficientemente

íngreme nas proximidade do ponto crítico, a geração seguinte cai abaixo de A e a partir daí, a população declina até a extinção. Na figura 26, claramente a extinção ocorre se,

$$N_{\min} = f^2(N_0) \leq A \quad (101)$$

Inicialmente considerávamos três regimes gerais para o comportamento dinâmico: pontos estáveis, ciclos estáveis de período 2^n e o complicado regime caótico. Considerações de ordem prática levam ao reconhecimento de um quarto regime, chamado extinção, que ocorre quando $f(N)$ assume valores abaixo de algum valor limiar Allee.

CAPÍTULO III

3. INTERAÇÕES ENTRE ESPÉCIES

3.1 Introdução

Na natureza é muito difícil, senão impossível, encontrar alguma espécie totalmente isolada, isto é, que não sofra nenhuma interferência de outra população. Este fato torna mais complicado o estudo da dinâmica das populações. Para efeito de simplificação muitos destes estudos são realizados em condições artificiais criadas em laboratórios. Na falta de condições laboratoriais muitas vezes são feitas tantas suposições iniciais quantas necessárias até que o problema possa ser discutido matematicamente; mas isto pode levar as discussões e conclusões a se distanciarem da realidade e daí deve-se modificar novamente o modelo para torná-lo mais realista. Quando duas ou mais espécies interagem, a dinâmica populacional de cada uma é afetada e faz com que sua estrutura comunitária se torne mais complexa. Neste capítulo vamos concentrar nossa atenção à interação de apenas duas espécies quando não ocorrem sobreposições de gerações. Basicamente existem três tipos principais de interação: (a) Predação; (b) Competição; (c) Mutualismo, Cooperação ou Simbiose. Nosso propósito, neste capítulo, é estudar alguns modelos discretos destes três tipos de interação entre populações.

Uma população é um conjunto de seres vivos com as mesmas

características e por isso devem ser da mesma espécie. Mas em alguns modelos, quando nos referimos, por exemplo, à população de predadores, podemos entender que estes nem sempre pertencem a mesma espécie.

Para modelar a dinâmica populacional com interação entre espécies (populações) geralmente são feitas suposições (hipóteses) iniciais para simplificar o processo. Para um modelo mais geral estas podem ser:

H₁: As populações são homogêneas, particularmente em relação à natalidade e mortalidade (a idade não é considerada).

H₂: O ambiente onde convivem não se altera com o tempo (não há fatores abióticos).

H₃: Não ocorre o fenômeno migratório.

H₄: As populações se modificam de maneira integrada, de modo que cada uma responda com uma variação própria à variação da outra.

H₅: Não há efeitos aleatórios, no sentido de que os parâmetros são constantes.

Se considerarmos hipóteses diferentes os modelos determinísticos ajustados serão distintos.

Para sistemas de duas espécies vamos considerar:

$N = N(t)$ e $P = P(t)$ as medidas das grandezas em relação ao tempo t das populações N e P .

$F(N,P)$ e $G(N,P)$ são as taxas de crescimento das populações N e P .

Considerando que a variação populacional entre duas gerações é proporcional à geração anterior, podemos escrever:

$$\begin{cases} N_{t+1} - N_t = N_t F(N_t, P_t) \\ P_{t+1} - P_t = P_t G(N_t, P_t) \end{cases} \quad (1a)$$

De (1a) podemos obter

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t [1 + F(N_t, P_t)] \\ P_{t+1} = P_t [1 + G(N_t, P_t)] \end{cases} \quad (1b)$$

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t f(N_t, P_t) \\ P_{t+1} = P_t g(N_t, P_t) \end{cases} \quad (1c)$$

Devido à considerações biológicas devemos ter:

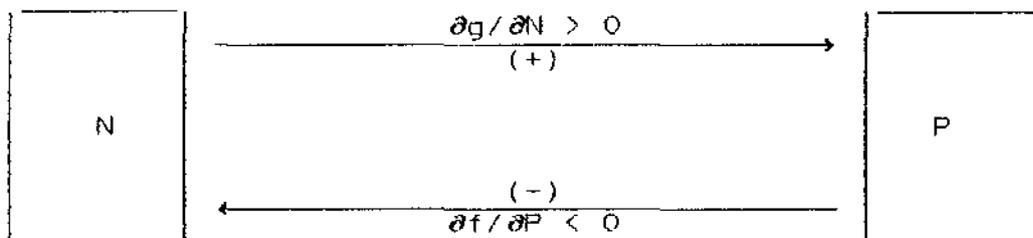
$$N_t > 0, P_t > 0, f(N_t, P_t) > 0 \text{ e } g(N_t, P_t) > 0.$$

É fácil observar, no sistema (1c), que as populações N_t e P_t crescem quando $f(N_t, P_t) > 1$ e $g(N_t, P_t) > 1$. Se ainda estas funções forem crescentes então, este crescimento prossegue aceleradamente. Se ao contrário, f e g forem decrescentes, então inicialmente, o crescimento será mais lento e após um número suficiente de gerações as populações podem entrar em declínio pois f e g podem cair abaixo da unidade. De um modo semelhante, quando f e g forem menores do que a unidade mas são crescentes, após um número suficiente de gerações, seus valores podem passar da unidade e assim não irão para a extinção. Sendo nosso objetivo agora estabelecer as interdependências entre duas espécies, analisaremos o crescimento de f em função de P e de g em função de N . Também vamos supor que o número de gerações não seja limitado; assim após um número suficiente de gerações podemos obter que N_t cresce quando $\partial f / \partial P > 0$ e que P_t cresce quando $\partial g / \partial N > 0$.

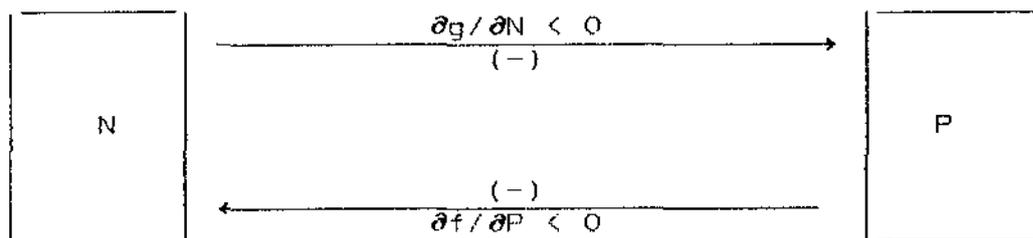
Desta forma, de acordo com os sinais das derivadas parciais $\partial f / \partial P$ e $\partial g / \partial N$ o modelo (1c) descreve as diversas formas de interdependência.

Predação: A população N (presa) sofre um efeito inibitório em seu crescimento, enquanto que P (predador) se

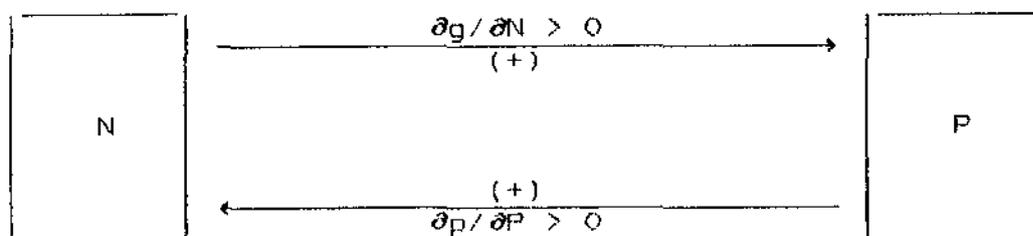
beneficia do crescimento de N. Neste caso, devemos ter:
 $\partial f / \partial P < 0$ e $\partial g / \partial N > 0$.



Competição: Cada população inibe o crescimento da outra. Ocorre quando ambas competem pelos mesmos recursos. Neste caso, temos $\partial f / \partial P < 0$ e $\partial g / \partial N < 0$.



Mutualismo: Cada população se beneficia com a interação entre elas. O crescimento de uma acelera o crescimento da outra, ou seja, $\partial f / \partial P > 0$ e $\partial g / \partial N > 0$.



É importante observar que,

- (a) Se $\partial f/\partial P = \partial g/\partial N = 0$, as populações não interagem.
- (b) Se $\partial f/\partial P = 0$ e $\partial g/\partial N \neq 0$ então N varia independentemente de P enquanto que o crescimento de P depende da população N.
- (c) Se $\partial f/\partial P \neq 0$ e $\partial g/\partial N = 0$ então P varia independentemente de N enquanto que o crescimento de N depende da população P.

3.2 Modelos do Tipo Presa-Predador

Modelo 1: Lotka-Volterra

Este modelo é bastante divulgado e consta em muitas bibliografias, principalmente na versão com tempo contínuo.

Em 1926, quando estudava a interação entre duas espécies de peixes capturados por redes, no Mar Adriático, Volterra elaborou um modelo simples de predação, baseado nas equações que Lotka propôs em 1920. Se $N(t)$ é a população de presas e $P(t)$ de predadores em um instante t então o modelo contínuo de Volterra é

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = N(a - bP) & (a) \\ \frac{dP}{dt} = P(cN - d) & (b) \end{cases} \quad (1d)$$

Em (1d), a , b , c e d são constantes positivas.

Neste modelo assume-se que,

- (i) As presas, na ausência dos predadores tem crescimento

Malthusiano; isto é relacionado pelo termo aN em (a).

(ii) O efeito da predação é reduzir as presas por uma razão proporcional às populações das presas e predadores; isto é feito pelo termo $-bNP$ em (a).

(iii) Na ausência das presas, a população dos predadores decai exponencialmente; isto é devido a presença do termo $-dP$ em (b).

(iv) A contribuição das presas na taxa de crescimento dos predadores é cNP .

O mesmo modelo foi obtido por Lotka analisando a interação entre espécies de moscas.

Uma forma geral do modelo de Lotka-Volterra, para tempo contínuo, é

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = N.F(N, P) \\ \frac{dP}{dt} = P.G(N, P) \end{cases}$$

onde

$$\begin{cases} F(N, P) = a_1 + b_1 N + c_1 P \\ G(N, P) = a_2 + c_2 N + b_2 P \end{cases} \quad (1e)$$

F e G são funções lineares. O significado biológico dos parâmetros é:

$a_1 > 0$ - taxa de crescimento das presas;

$b_1 < 0$ - taxa de competição intra-específica;

$c_1 < 0$ - taxa de competição intra-específica;

No modelo clássico de presa-predador de Lotka-Volterra tem-se que, $b_1 = b_2 = 0$; $a_1 > 0$; $a_2 < 0$; $c_1 < 0$ e $c_2 > 0$; assim o sistema (1e) se transforma em (1d).

Aparentemente, o comportamento real de muitos sistemas ecológicos, ocorre com tempo discreto e não contínuo. Por isso é do nosso interesse mostrar como se apresenta o sistema (1d) na forma discreta. Pelo Método de Euler, para a discretização de modelos contínuos, podemos escrever:

$$\begin{cases} \frac{N_{t+1} - N_t}{\Delta t} = N_t \cdot F(N_t, P_t) \\ \frac{P_{t+1} - P_t}{\Delta t} = P_t \cdot G(N_t, P_t) \end{cases}$$

Normalizando o passo da discretização no tempo $\Delta t = 1$, temos:

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t [1 - F(N_t, P_t)] = f(N_t, P_t) \\ P_{t+1} = P_t [1 - G(N_t, P_t)] = g(N_t, P_t) \end{cases}$$

O modelo clássico de Volterra com tempo discreto, conforme o Método de Euler fica:

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t [1 + a - bP_t] \\ P_{t+1} = P_t [1 + cN_t - d] \end{cases}$$

O significado biológico dos parâmetros a , b , c , e d é análogo ao modelo contínuo. N_t e P_t para $t = 0, 1, 2, \dots, t, \dots$,

denotam o tamanho das populações de presas e predadores no tempo t , respectivamente. Este modelo é clássico e bastante conhecido; por isso deixamos de fazer aqui um estudo pormenorizado de seus efeitos assintóticos, o que fazemos com outros modelos mais realísticos.

Vamos considerar um sistema Presa-Predador perfeitamente isolado, isto é, a presa sofre apenas influência do predador e este depende unicamente da presa.

Genericamente vamos entender que a presa tem alimentação abundante e que o predador alimenta-se das presas. Um aspecto importante de evolução por seleção natural é o favorecimento de predadores eficientes e os disfarces inteligentes das presas.

Neste modelo consideramos a interação entre as presas (N) e os predadores (P) governada pelo sistema de tempo discreto (t) dado pelo par de equações,

$$\begin{cases} N_{t+1} = r_1 N_t f(N_t, P_t) \\ P_{t+1} = r_2 P_t g(N_t, P_t) \end{cases} \quad (2a)$$

Aqui f relaciona a eficiência reprodutiva das presas influenciada pelos predadores; g relaciona a eficiência de busca dos predadores. r_1 e r_2 são taxas resultantes de crescimento das presas e dos predadores, respectivamente.

No modelo geral (2a) podemos assumir que

N_t = densidade das presas na geração t;

P_t = densidade dos predadores na geração t;

Em alguns modelos particulares temos que:

$$g(N_t, P_t) = 1 - f(N_t, P_t)$$

Modelo 1

Consideremos um modelo onde os predadores procuram as presas em uma área constante e possuem uma capacidade ilimitada de consumi-las (é um modelo típico de predação entre insetos).

$$\begin{cases} N_{t+1} = r_1 N_t f(N_t, P_t) \\ P_{t+1} = r_2 N_t [1 - f(N_t, P_t)] \end{cases} \quad (2b)$$

Neste modelo ainda fazemos as seguintes suposições:

(1) $0 < f(N_t, P_t) < 1$, f é crescente com N_t e P_t .

(2) As presas somente são predadas antes de procriarem, e são responsáveis pelo crescimento do predador.

(3) A presa não predada se transforma em adulto na etapa seguinte e daí procria.

(4) A taxa de presas predadas depende do número de encontros entre as duas espécies.

Do fato de considerarmos este sistema isolado é válido supor que a única causa mortis das presas é ação predatória.

(5) Os encontros entre presas e predadores ocorrem aleatoriamente. O número total de encontros N_e é proporcional ao produto das densidades de acordo com o princípio da contágem simples, isto é,

$$N_e = a N_t P_t \quad (2c)$$

a = constante de proporcionalidade;

N_e = eficiência do predador de encontrar a presa.

(6) Do fato de supormos que o predador tem capacidade ilimitada de consumir presas, basta somente um encontro entre eles para a aniquilação desta.

O modelo (2b) pode ser mais especificado se usarmos a Distribuição de Poisson para descrever o evento discreto, como o encontro de predador e presa. A probabilidade de que um certo número de eventos (encontros) venha a ocorrer em uma unidade de tempo é dada pelos sucessivos termos desta distribuição. Assim a probabilidade de r eventos ocorrerem é,

$$p(r) = \frac{e^{-u} e^r}{r!}$$

onde u é o número médio de eventos em um intervalo unitário de tempo. Considerando a equação (2c), temos que,

$$u = \frac{N_e}{N_t} = a P_t \quad (2d)$$

Se $p(r)$ é a probabilidade de que ocorram r eventos aleatórios discretos por unidade de tempo então $p(0)$ é a probabilidade de não ocorrer o evento.

Em nosso modelo $f(N_t, P_t)$ é a quantidade de presas não predadas; este valor é dado quando não ocorre encontro entre um predador e uma presa, isto é, $f(N_t, P_t) = p(0)$ é a probabilidade de não haver nenhum encontro entre N_t e P_t .

A probabilidade de uma presa ser encontrada s vezes, por unidade de tempo, é, segundo a Distribuição de Poisson:

$$p(s) = \frac{e^{-u} u^s}{s!} \quad (2e)$$

onde u é o número médio de encontros entre presa e predador por unidade de tempo.

Desta forma temos que:

$$p(0) = \frac{e^{-u} u^0}{0!} = e^{-u}.$$

mas $p(0) = f(N_t, P_t)$ e $u = a P_t$ (o número médio de encontros é proporcional à densidade dos predadores), e então podemos escrever:

$$f(N_t, P_t) = e^{-aP_t} = \exp(-aP_t) \quad (2f)$$

Levando este resultado em (2b),vem:

$$\begin{cases} N_{t+1} = r_1 N_t \exp(-a P_t) \\ P_{t+1} = r_2 N_t [1 - \exp(-a P_t)] \end{cases} \quad (2g)$$

A análise deste modelo permite verificar a sua validade. Se necessário devemos modificá-lo para torná-lo mais realístico. Esta análise pode ser feita usando-se o método que passamos a descrever agora e que vale para equações de diferenças de segunda ordem não lineares.

Uma forma geral de representar um sistema de duas equações não lineares é:

$$\begin{cases} x_{t+1} = f(x_t, y_t) \\ y_{t+1} = g(x_t, y_t) \end{cases} \quad (3a)$$

onde f e g são duas funções não lineares. Assim os pontos de equilíbrio x^* e y^* de (3a) são tais que

$$x_{t+1} = x_t = x^* \quad \text{e} \quad y_{t+1} = y_t = y^*$$

e assim podemos escrever o sistema (3a) na forma

$$\begin{cases} x^* = f(x^*, y^*) \\ y^* = g(x^*, y^*) \end{cases} \quad (3b)$$

Caso as funções f e g não forem lineares então no processo de sua linearização consideramos pequenas perturbações \bar{x} e \bar{y} tais que

$$x_t = x^* + \bar{x}_t \quad \text{e} \quad y_t = y^* + \bar{y}_t.$$

Supondo que f e g satisfaçam as condições tais que possam ser expandidas em séries de Taylor em torno do ponto de equilíbrio (x^*, y^*) , teremos:

$$f(x^* + \bar{x}, y^* + \bar{y}) - f(x^*, y^*) = \frac{\partial f}{\partial x} \Big|_{(x^*, y^*)} \bar{x} + \frac{\partial f}{\partial y} \Big|_{(x^*, y^*)} \bar{y} + \dots$$

e

$$g(x^* + \bar{x}, y^* + \bar{y}) - g(x^*, y^*) = \frac{\partial g}{\partial x} \Big|_{(x^*, y^*)} \bar{x} + \frac{\partial g}{\partial y} \Big|_{(x^*, y^*)} \bar{y} + \dots$$

Nos dois desenvolvimentos anteriores os termos não lineares, que seriam os seguintes, não estão representados uma vez que consideraremos apenas as partes lineares destas expansões.

Como $f(x^* + \bar{x}, y^* + \bar{y}) = f(x_{t+1}, y_{t+1}) = x_{t+1}$ e $f(x^*, y^*) = x^*$ podemos escrever:

$$x_{t+1} - x^* = \bar{x}_{t+1} \cong \frac{\partial f}{\partial x} \Big|_{(x^*, y^*)} \bar{x} + \frac{\partial f}{\partial y} \Big|_{(x^*, y^*)} \bar{y}.$$

De forma semelhante podemos obter

$$y_{t+1} - y^* = \bar{y}_{t+1} \cong \frac{\partial g}{\partial x} \Big|_{(x^*, y^*)} \bar{x} + \frac{\partial g}{\partial y} \Big|_{(x^*, y^*)} \bar{y}.$$

Como os valores das derivadas parciais no ponto de equilíbrio são constantes podemos formar o seguinte sistema linearizado:

$$\begin{cases} \bar{x}_{t+1} = a_{11} \bar{x} + a_{12} \bar{y} \\ \bar{y}_{t+1} = a_{21} \bar{x} + a_{22} \bar{y} \end{cases} \quad (3c)$$

A matriz dos coeficientes A associada ao sistema anterior

$$\text{com } A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \partial f / \partial x & \partial f / \partial y \\ \partial g / \partial x & \partial g / \partial y \end{bmatrix}_{(x^*, y^*)}$$

é denominada matriz jacobiana do sistema linearizado (3c).

Por um processo semelhante ao usado no primeiro capítulo, aplicado às equações do sistema (3c), nos permite escrever:

$$\bar{x}_{t+2} - (a_{11} + a_{22}) \bar{x}_{t+1} + (a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) \bar{x}_t = 0 \quad (3d)$$

que é uma equação linear e de segunda ordem.

A análise da estabilidade do ponto de equilíbrio (0,0) de (3c) nos fornece informações sobre a estabilidade do sistema (3a), uma vez que se $\bar{x} \rightarrow 0$ e $\bar{y} \rightarrow 0$ então $(x_t, y_t) \rightarrow (x^*, y^*)$ enquanto t cresce.

A equação característica associada a (3d) é igual ao polinômio característico associado ao sistema linearizado (3c). Fazendo $a_{11} + a_{22} = \beta$ e $(a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) = \alpha$ em (3d), a equação característica fica:

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \alpha = 0, \text{ de autovalores } \lambda_1 \text{ e } \lambda_2.$$

Uma relação que garante a estabilidade linear é

$$|\beta| < 1 + \alpha < 2$$

conforme visto na secção 1.5 do primeiro capítulo.

Substituindo α e β em função dos a_{ij} , que são os coeficientes do sistema linearizado (3c) em torno do ponto de equilíbrio (x^*, y^*) , temos:

$$|a_{11} + a_{22}| < 1 + (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) < 2.$$

Voltando ao sistema (2g), temos:

Valores de Equilíbrio:

$$\text{Para } N_{t+1} = N_t = N^*$$

$$P_{t+1} = P_t = P^*$$

o sistema (2g) fica:

$$\begin{cases} N^* = r_1 N^* \exp(-a P^*) & (a) \\ P^* = r_2 N^* [1 - \exp(-a P^*)] & (b) \end{cases}$$

De (a) temos que,

$$N^*[1 - r_1 \exp(-a P^*)] = 0 \Leftrightarrow N^* = 0 \text{ ou}$$

$$1 = r_1 \exp(-a P^*) \Leftrightarrow \ln \frac{1}{r_1} = -a P^* \Leftrightarrow P^* = \frac{1}{a} \ln r_1.$$

Para $N^* = 0$ a equação (b) fornece $P^* = 0$.

Para $P^* = \frac{1}{a} \ln r_1$ equação (b) fica:

$$\frac{1}{a} \ln r_1 = r_2 N^* [1 - \exp(-a \frac{1}{a} \ln r_1)]$$

Simplificando a última expressão e explicitando N^* , temos:

$$N^* = \frac{r_1 \ln r_1}{r_2 a (r_1 - 1)} \quad \text{com } r_1 \neq 1.$$

Então, os dois pontos de equilíbrio são:

$$E_1 = (0, 0) \quad \text{e} \quad E_2 = \left(\frac{r_1 \ln r_1}{r_2 a (r_1 - 1)}, \frac{\ln r_1}{a} \right)$$

Notemos que r_1 deve ser maior do que 1 para que os pontos de equilíbrio tenham coordenadas positivas; caso contrário não satisfariam os motivos biológicos.

Estabilidade:

O polinômio característico pode ser obtido a partir da matriz Jacobiana. Conforme o capítulo anterior, temos que,

$$J = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \partial f / \partial N & \partial f / \partial P \\ \partial g / \partial N & \partial g / \partial P \end{bmatrix} (N^*, P^*)$$

Efetuada as derivadas, teremos:

$$J = \begin{pmatrix} r_1 \exp(-a P_t) & -a r_1 N_t \exp(-a P_t) \\ r_2 [1 - \exp(-a P_t)] & r_2 a N_t \exp(-a P_t) \end{pmatrix} (N^*, P^*)$$

(i) Para $(N^*, P^*) = E_1 = (0, 0)$

$$J = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\det(J - \lambda I) = \begin{vmatrix} r_1 - \lambda & 0 \\ 0 & -\lambda \end{vmatrix} = 0 \iff \lambda^2 - r_1 \lambda = 0$$

Os autovalores de J são: $\lambda_1 = 0$
 $\lambda_2 = r_1$

Se $r_1 < 1$, então $|\lambda_1| < 1$ e $|\lambda_2| < 1 \Rightarrow E_1$ é estável.

Se $r_1 > 1$, então $|\lambda_2| > 1 \Rightarrow E_1$ é um ponto instável.

(ii) Para $(N^*, P^*) = E_2$ com $r_1 > 1$

$$J = \begin{pmatrix} 1 & \frac{r_1 \ln r_1}{r_2 (r_1 - 1)} \\ \frac{r_2 (r_1 - 1)}{r_1} & \frac{\ln r_1}{r_1 - 1} \end{pmatrix}$$

$$\det(J - \lambda I) = \begin{vmatrix} 1-\lambda & -\frac{r_1 \ln r_1}{r_2(r_1-1)} \\ \frac{r_2(r_1-1)}{r_1} & \frac{\ln r_1}{r_1-1} - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

E a equação característica fica:

$$\lambda^2 - \left(\frac{\ln r_1}{r_1-1} + 1\right)\lambda + \frac{r_1 \ln r_1}{r_1-1} = 0 \quad (3f)$$

Podemos observar que a equação característica é independente de r_2 e para simplificar a notação consideraremos $r_1 = r$. Os autovalores são:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\frac{\ln r}{r-1} + 1 \pm \sqrt{\left(\frac{\ln r}{r-1} + 1\right)^2 - \frac{4r \cdot \ln r}{r-1}}}{2} \quad (3g)$$

Comparando (3f) com a forma $\lambda^2 - \beta\lambda + \gamma = 0$, temos que

$$\beta = \frac{\ln r}{r-1} + 1 \text{ e } \gamma = \frac{r \cdot \ln r}{r-1}.$$

Agora, temos que $|\lambda| < 1$ se, e somente se,

$$|\beta| < \gamma + 1 < 2 \text{ (vide capítulo anterior)} \quad (3h)$$

A seguir vamos mostrar que a condição de estabilidade (3h) não se verifica.

$$\gamma + 1 < 2 \Leftrightarrow \frac{r \cdot \ln r}{r-1} + 1 < 2 \Leftrightarrow \frac{r \cdot \ln r}{r-1} < 1 \Leftrightarrow$$

$$\ln r < 1 - \frac{1}{r} \Leftrightarrow r < \exp(1 - 1/r) \Leftrightarrow r < 1. \quad (3i)$$

$$\text{Por outro lado } |\beta| = \frac{\ln r}{r-1} + 1 \quad (r \neq 1).$$

$$\text{Logo, } |\beta| < r + 1 \Leftrightarrow \frac{\ln r}{r-1} + 1 < r + 1 \Leftrightarrow \frac{r \ln r}{r-1} + 1 < r + 1 \Leftrightarrow r > 1 \quad (3j)$$

(3i) e (3j) não são satisfeitas ao mesmo tempo; portanto E_2 é instável.

Esta conclusão poderia ser obtida diretamente uma vez que o radicando Δ em (3g) é sempre negativo para $r > 1$ e desta forma os autovalores serão complexos e conjugados. De fato:

$$\Delta = \frac{\ln^2 r}{(r-1)^2} + \frac{2 \ln r}{r-1} + 1 - \frac{4r \cdot \ln r}{r-1} < 0$$

$$\frac{\ln r}{r-1} \left[\frac{\ln r}{r-1} - 2r \right] < 0 \Leftrightarrow \frac{\ln r}{r-1} < 2r \Leftrightarrow$$

$$\ln r < 2r(r-1), \quad \forall r > 1.$$

$$\text{Agora } |\lambda_1|^2 = |\lambda_2|^2 = \lambda_1 \lambda_2 = \left(\frac{\ln r}{r-1} + 1 \right)^2 - \left(\frac{\ln r}{r-1} + 1 \right)^2 +$$

$$\frac{4 \ln r}{r-1} = \frac{4 \ln r}{r-1}.$$

Para $|\lambda| < 1 \Leftrightarrow 4r \ln r < r - 1 \Leftrightarrow \ln r < \frac{r-1}{4r}$ temos que

$\ln r$ é crescente e $\frac{r-1}{4r}$ também é crescente. Ainda,

$$\ln r = \frac{r-1}{4r} \Leftrightarrow r = 1 \text{ e}$$

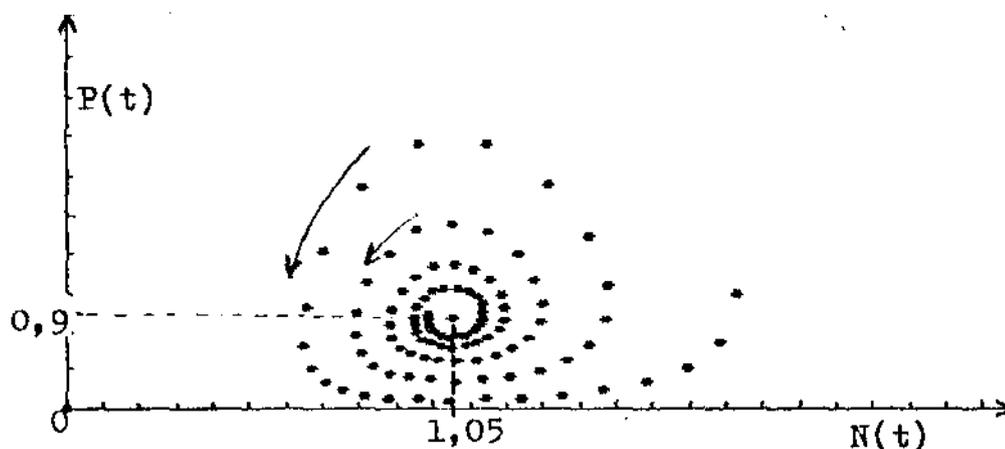
$$\frac{d \ln r}{dr} = 1/r, \quad \frac{d}{dr}\left(\frac{r-1}{4r}\right) = 1/4r^2.$$

Portanto, para $r > 1$ temos que $\ln r > \frac{r-1}{4r}$; ou seja,

$|\lambda| > 1 \forall r > 1$, e então E_2 é instável.

Obs.: se $r = 1$ temos da 1a. equação de (3g) que N_t decresce, mesmo que P_t seja muito pequeno, e tende à extinção. Como P_t depende diretamente de N_t também irá para a extinção.

Figura 1: Planos de fase. $N_0 = 0.986$, $P_0 = 0.985$, $r_1 = 1.1$, $r_2 = 10$, $a = 0.1$ e $t = 0, 1, 2, \dots, 100$.



O modelo que acabamos de apresentar implica que o número de encontros entre presa e predador aumenta muito com a

densidade populacional das presas. Para torná-lo mais real é desejável controlar o apetite do predador.

Se eliminarmos o predador totalmente na equação, ($P_t = 0$) então temos que $N_{t+1} = r N_t$ e assim o número de presas (N_t) cresce de forma ilimitada quando $r > 1$ e vai para a extinção se $0 < r < 1$.

Modelo 3.

Uma boa melhora, no sentido de tornar o modelo (2g) mais real, consiste em incorporar alguma saturação na população das presas ou em limitar os encontros entre presa e predador ou incluir os dois parâmetros de controle. Se k é a capacidade de suporte do meio para presas então o modelo (2g) pode ser escrito na forma:

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t \exp[r(1 - N_t/k) - a P_t] \\ P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-a P_t)] \end{cases} \quad (4a)$$

Este modelo foi estudado detalhadamente por Beddington et al. (1975). Para facilitar a discussão ele introduziu a quantidade q tal que

$$q = \frac{N^*}{k}, \quad (4b)$$

onde q é a razão do estado de equilíbrio da densidade das presas com ou sem predadores. As expressões dos pontos de

equilíbrio N^* e P^* em termos de q , são obtidas tomando

$$N_{t+1} = N_t = N^* \quad \text{e} \quad P_{t+1} = P_t = P^*.$$

Um ponto de equilíbrio é o trivial $E_1 = (0, 0)$.

Quando N^* e P^* forem diferentes de zero então (4a) fica:

$$\begin{cases} 1 = \exp[r(1 - N^*/k) - a P^*] & (1) \\ P^* = N^*[1 - \exp(-a P^*)] & (2) \end{cases}$$

De (1) temos:

$$r(1 - \frac{N^*}{k}) - a P^* = 0 \quad \Leftrightarrow \quad \boxed{P^* = \frac{r}{a} (1 - \frac{N^*}{k})}$$

Para $q = 1$ obtemos o ponto de equilíbrio $E_2 = (k, 0)$.

Mas para

$$\frac{N^*}{k} = q \neq 1 \quad (\text{razão de estado de equilíbrio}) \quad (4c)$$

obtemos facilmente que

$$P^* = \frac{r}{a}(1 - q).$$

Da equação (2), temos:

$$N^* = \frac{P^*}{1 - \exp(-aP^*)} \quad \text{ou, de (4c) vem, } N^* = k q$$

Estabilidade:

Para o estudo da estabilidade faremos inicialmente uma linearização do sistema (4a) obtendo equações a partir de pequenas perturbações nos pontos de equilíbrio.

Consideremos n_t e p_t tais que:

$$\left| \frac{n_t}{N^*} \right| \ll 1 \quad e \quad \left| \frac{p_t}{P^*} \right| \ll 1. \quad \text{Então}$$

$$\begin{cases} N_t = N^* + n_t \\ P_t = P^* + p_t \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} N_{t+1} = N^* + n_{t+1} \\ P_{t+1} = P^* + p_{t+1} \end{cases}$$

Levando estas relações em (4a), temos:

$$\begin{cases} N^* + n_{t+1} = (N^* + n_t) \exp\left[r\left(1 - \frac{N^* + n_t}{k}\right) - a(P^* + p_t)\right] & (1) \\ P^* + p_{t+1} = (N^* + n_t) \{1 - \exp[-a(P^* + p_t)]\} & (2) \end{cases} \quad (4d)$$

A equação (1) pode ser escrita na forma:

$$N^* + n_{t+1} = (N^* + n_t) [e^r \cdot e^{-rN^*/k} \cdot e^{-rn_t/k} \cdot e^{-aP^*} \cdot e^{-ap_t}]$$

$$N^* + n_{t+1} = (N^* + n_t) \left[e^r \cdot \left(\frac{N^* - P^*}{N^*}\right) e^{-r} \cdot \frac{N^*}{N^* - P^*} \left(1 - \frac{r}{k} n_t\right) (1 - ap_t) \right]$$

Simplificando a última expressão e tomando apenas os termos lineares vem:

$$n_{t+1} = \left(1 - \frac{r}{k} N^*\right) n_t - N^* a p_t \quad (a)$$

Nas simplificações anteriores foram usadas as relações (i) e (ii) tiradas das relações dos pontos de equilíbrio onde:

$$(i) e^{-\alpha P^*} = \frac{N^* - P^*}{N^*} \quad (N^* \neq 0)$$

$$(ii) e^{-rN^*/k} = e^{\alpha P^*} \cdot e^{-r} = e^{-r} \cdot \frac{N^*}{N^* - P^*} \quad (P^* \neq 0)$$

Da equação (2), obtemos:

$$p_{t+1} = \frac{P^*}{N^*} n_t + (N^* - P^*) a p_t \quad (b)$$

Com as equações (a) e (b) formamos o seguinte sistema linearizado, associado a (4a):

$$\begin{cases} n_{t+1} = \left(1 - \frac{r}{k} N^*\right) n_t - N^* a p_t \\ p_{t+1} = \frac{P^*}{N^*} n_t + (N^* - P^*) a p_t \end{cases} \quad (4e)$$

$$a) E_1 = (0, 0)$$

Vamos levar E_1 para o sistema (4e) substituindo N^* e P^* , simplificando o possível. Desta forma obtemos:

$$\begin{cases} n_{t+1} = e^r n_t \\ p_{t+1} = 0 \end{cases}$$

Aqui é fácil notar que

$e^r > 1$, para todo $r > 0$; isto é, n_t cresce indefinidamente. Logo E_1 é um ponto instável.

(b) $E_2 = (k, 0)$

Substituindo no sistema (4e) e simplificando, obtemos:

$$\begin{cases} n_{t+1} = (1 - r)n_t \\ p_{t+1} = akp_t \end{cases}$$

A equação característica associada ao último sistema é:

$$(1 - r - \lambda)(ka - \lambda) = 0.$$

Os autovalores correspondentes são:

$$\lambda_1 = 1 - r$$

$$\lambda_2 = ka$$

Desta forma E_2 será estável se $0 < r < 2$ e $a < 1/k$.

$$(c) E_3 = (kq, \frac{r}{a}(1-q))$$

Substituindo no sistema (4d) e simplificando, obtemos:

$$\begin{cases} n_{t+1} = (1-rq)n_t - akqp_t \\ p_{t+1} = \frac{r(1-q)}{akq}n_t + (akq - r + rq)p_t \end{cases}$$

O polinômio característico associado ao sistema é:

$$P(\lambda) = \begin{vmatrix} 1 - rq - \lambda & -akq \\ \frac{r(1-q)}{akq} & akq - r + rq - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

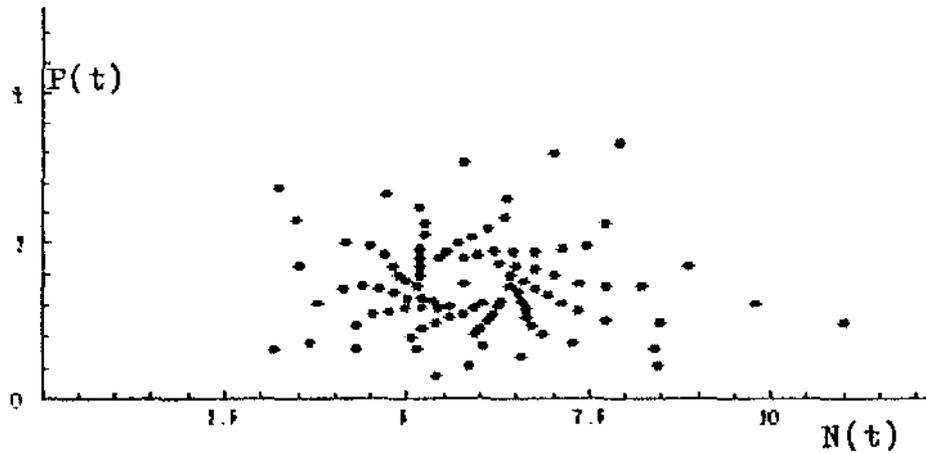
$$P(\lambda) = \lambda^2 - (1 - r + akq)\lambda + (akq - akrq^2 + r^2q - r^2q^2) = 0$$

Aqui a discussão algébrica da estabilidade em torno dos autovalores é praticamente impossível devido a complexidade da equação característica. Uma condição que assegura a estabilidade de E_3 é:

$$|1 - r + akq| < akq - akrq^2 + r^2q - r^2q^2 + 1 < 2$$

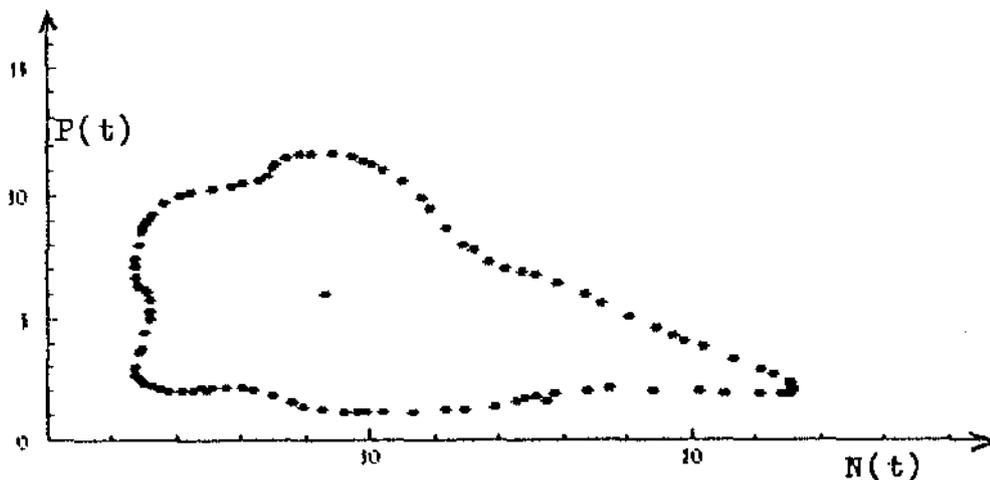
A seguir faremos algumas simulações numéricas que revelam características deste modelo em torno do ponto de equilíbrio E_3 .

Figura 2: Diagrama de fase $P(t) \times N(t)$ para $N(0) = 11$, $P(0) = 1$, $r = 0.5$, $q = 0.4$, $k = 14.7$, $a = 0.2$ e $t = 0, \dots, 200$.



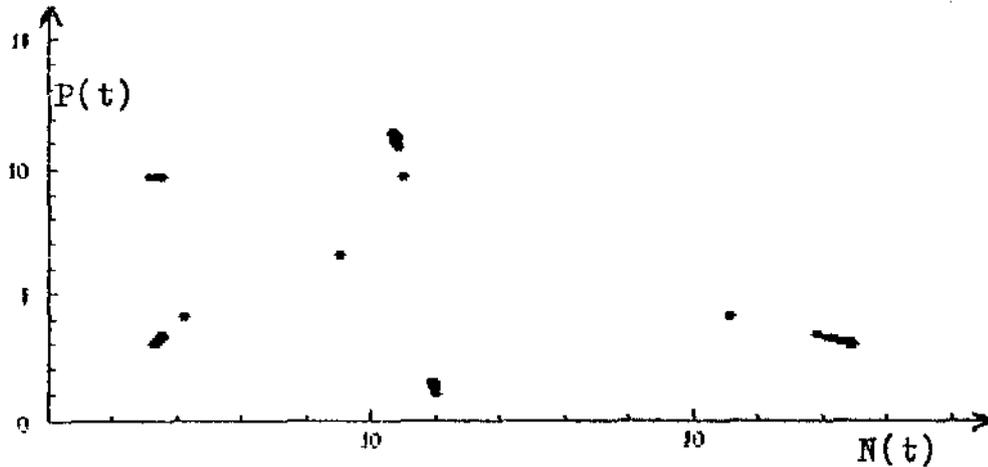
Com os parâmetros acima obtemos os pontos de equilíbrio $E_1 = (0, 0)$ e $E_g = (5.79, 1.5)$ e que aparecem na figura. O ponto inicial dado foi $(11, 1)$ e com o passar do tempo, ocorre uma aproximação do ponto de equilíbrio. O sentido do fluxo é anti-horário e ao redor de E_g . Assim, para pequenos valores de r , o ponto E_g é estável. Quando r aumenta muito, pode tornar-se instável.

Figura 3: Diagrama de fase para $N(0) = 5$, $P(0) = 2$, $r = 2$, $q = 0.4$, $k = 21.47$, $a = 0.2$ e $t = 0, \dots, 100$.



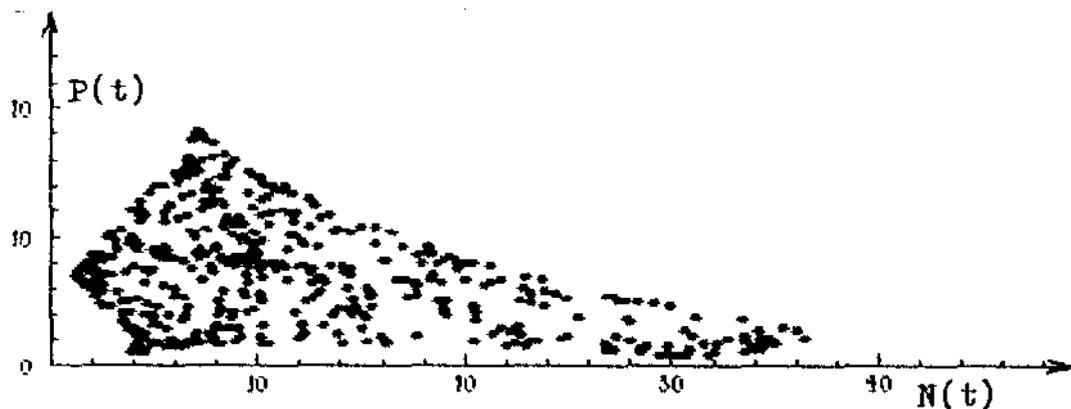
Os pontos de equilíbrio agora são: $E_1 = (0, 0)$ e $E_9 = (8.58, 6)$. O ponto inicial foi $(5, 2)$ e assim com os parâmetros acima obteve-se um ciclo limite de borda irregular.

Figura 4: Diagrama de fase para $N(0) = 12$, $P(0) = 1$, $r = 2.2$, $q = 0.4$, $k = 22.51$, $a = 0.2$ e $t = 0, \dots, 200$.



Com os parâmetros acima obteve-se $E_9 = (9.01, 6.6)$. O ponto inicial foi $(12, 1)$ e a figura representa um ciclo onde o período é 5. Aumentando r lentamente podemos obter ciclos de períodos $10, 20, 40, \dots, 2^n \cdot 5$, com $n = 0, 1, 2, 3, \dots$.

Figura 5: Diagrama de fase para $N(0) = 12$, $P(0) = 2$, $r = 2.65$, $q = 0.4$, $k = 24.97$, $a = 0.2$ e $t = 0, \dots, 1000$.



Os pontos de equilíbrio são $E_1(0,0)$ e $E_2 = (9.99, 7.95)$. Para r suficientemente grande aparece um comportamento caótico. A figura obtida com os dados acima, mostra áreas sem nenhum ponto. Para valores de r ligeiramente inferiores a 2.65 estas áreas são melhor definidas e para valores de r maiores as áreas tendem a se preencher.

3.3 Modelos Tipo Competição

Muitas vezes a competição entre duas espécies ocorre em relação aos alimentos cujas fontes são limitadas. Esta competição pode ocorrer de forma indireta, isto é, as espécies disputam pelo mesmo território que por sua vez está diretamente relacionado com a abundância dos alimentos.

Para este estudo vamos considerar, o modelo de Volterra, no qual cada população apresenta um crescimento logístico na ausência da outra.

$$\begin{cases} N_{t+1} = r_1 N_t \left(1 - \frac{N_t}{k_1} - b_1 \frac{P_t}{k_1} \right) \\ P_{t+1} = r_2 P_t \left(1 - \frac{P_t}{k_2} - b_2 \frac{N_t}{k_2} \right) \end{cases} \quad (5a)$$

com r_1, r_2, k_1, k_2, b_1 e b_2 constantes positivas e onde r_1 e r_2 são taxas de crescimento intrínsecas; k_1 e k_2 são as capacidades de suporte do meio para cada espécie; b_1 e b_2 medem o efeito competitivo de P em N e N em P , respectivamente.

É natural supor (para que as espécies não caminhem imediatamente para a extinção) que $r_1 \gg b_1$; $r_1 \gg 1/k_1$; $r_2 \gg b_2$ e $r_2 \gg 1/k_2$.

O modelo genérico (5a) admite duas situações particulares interessantes:

(a) Sem auto-inibição de ambas as espécies,

$$\begin{cases} N_{t+1} = r_1 N_t \left(1 - b_1 \frac{P_t}{k_1}\right) \\ P_{t+1} = r_2 P_t \left(1 - b_2 \frac{N_t}{k_2}\right) \end{cases} \quad (5b)$$

(b) Uma população tem auto-inibição e a outra não:

$$\begin{cases} N_{t+1} = r_1 N_t \left(1 - b_1 \frac{P_t}{k_1}\right) \\ P_{t+1} = r_2 P_t \left(1 - \frac{P_t}{k_2} - b_2 \frac{N_t}{k_2}\right) \end{cases} \quad (5c)$$

A seguir faremos a análise do caso particular (5b) e depois apresentaremos um estudo do caso mais geral (5a).

Para normalizar o sistema (5b) consideremos:

$$u_t = \frac{b_2 N_t}{k_2} \iff N_t = \frac{k_2}{b_2} u_t \iff N_{t+1} = \frac{k_2}{b_2} u_{t+1}$$

$$v_t = \frac{b_1 P_t}{k_1} \Leftrightarrow P_t = \frac{k_1}{b_1} v_t \Leftrightarrow P_{t+1} = \frac{k_1}{b_1} v_{t+1}$$

Levando estas relações para o sistema (5b), temos,

$$\begin{cases} \frac{k_2}{b_2} u_{t+1} = r_1 \frac{k_2}{b_2} u_t (1 - v_t) \\ \frac{k_1}{b_1} v_{t+1} = r_2 \frac{k_1}{b_1} v_t (1 - u_t) \end{cases}$$

Simplificando o último sistema, resulta o sistema normalizado:

$$\begin{cases} u_{t+1} = r_1 u_t (1 - v_t) \\ v_{t+1} = r_2 v_t (1 - u_t) \end{cases} \quad (5d)$$

Pontos de Equilíbrio:

Fazendo $u_{t+1} = u_t = u^*$ e $v_{t+1} = v_t = v^*$ em (5d) e reagrupando temos:

$$\begin{cases} u^*[r_1(1 - v^*) - 1] = 0 \\ v^*[r_2(1 - u^*) - 1] = 0 \end{cases}$$

cujas soluções são os pontos de equilíbrio:

$$E_1 = (0, 0) \text{ e } E_2 = \left(1 - \frac{1}{r_2}, 1 - \frac{1}{r_1}\right)$$

Para que E_2 pertença ao primeiro quadrante é necessário que $r_1 > 1$ e $r_2 > 1$:

Estabilidade:

A matriz jacobiana associada ao sistema é,

$$J = \begin{pmatrix} r_1(1-v_t) & -r_1 u_t \\ -r_2 v_t & r_2(1-u_2) \end{pmatrix} (u^*, v^*)$$

(a) $E_1 = (0, 0)$

$$|J - \lambda I| = \begin{vmatrix} r_1 - \lambda & 0 \\ 0 & r_2 - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

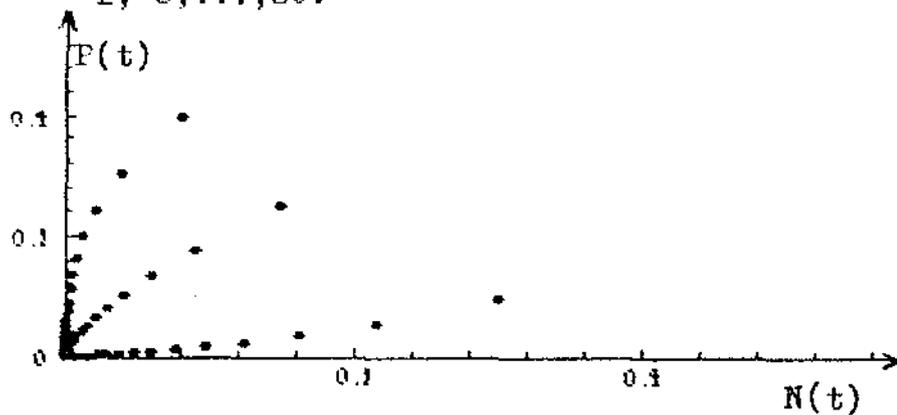
Neste caso, o polinômio característico $(r_1 - \lambda)(r_2 - \lambda) = 0$ admite as raízes r_1 e r_2 . O ponto $(0, 0)$ será estável se, e somente se:

$$|\lambda_1| = |r_1| = r_1 < 1$$

e

$$|\lambda_2| = |r_2| = r_2 < 1$$

Figura 6: Diagrama de fase para $r_1 = 0.8$, $r_2 = 0.83$ e $t = 0, 1, 2, 3, \dots, 60$.



Com os dados da figura obteve-se $E_1 = (0, 0)$ estável e $E_2 = (-0.20, -0.25)$ fora do primeiro quadrante. O diagrama foi construído para três condições iniciais diferentes.

$$(b) E_2 = \left(1 - \frac{1}{r_2}, 1 - \frac{1}{r_1}\right)$$

$$|J - \lambda I| = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & \frac{r_1}{r_2} - r_1 \\ \frac{r_2}{r_1} - r_2 & 1 - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

O polinômio característico será:

$$\lambda^2 - 2\lambda + r_1 - r_1 r_2 + r_2 = 0 \text{ e os autovalores serão:}$$

$$\lambda_{1,2} = \frac{2 \pm \sqrt{4 - 4(r_1 - r_1 r_2 + r_2)}}{2} = 1 \pm \sqrt{(1 - r_1)(1 - r_2)}$$

Do fato de $r_1 > 1$ e $r_2 > 1$ resulta que

$$|\lambda_1| = |1 + \sqrt{(1 - r_1)(1 - r_2)}| > 1 \Rightarrow E_2 \text{ é instável sempre.}$$

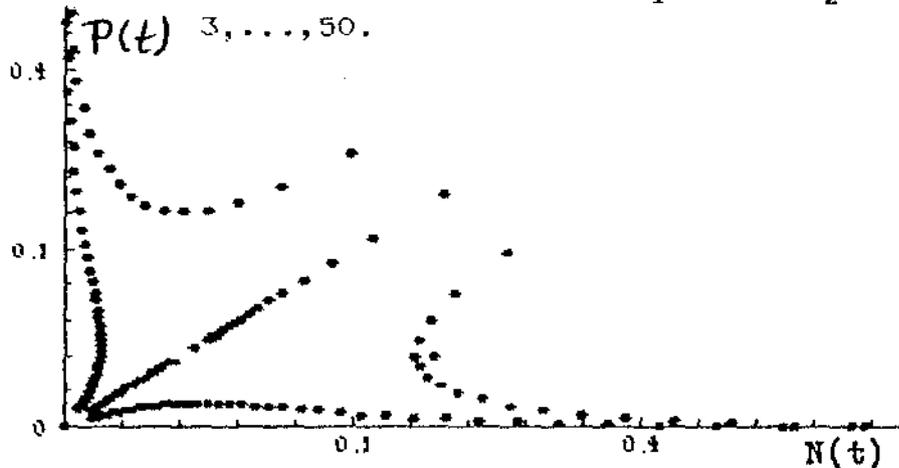
$$|\lambda_2| < 1 \Leftrightarrow |1 - \sqrt{(1 - r_1)(1 - r_2)}| < 1 \Leftrightarrow$$

$$-1 < 1 + \sqrt{(1 - r_1)(1 - r_2)} < 1 \Leftrightarrow 0 < (1 - r_1)(1 - r_2) < 4$$

Desta forma observamos que

$0 < (1 - r_1)(1 - r_2) < 4 \Leftrightarrow -1 < \lambda_2 < 1$ e então E_2 é um ponto de sela

Figura 7: Diagrama de fase para $r_1 = 1.1$, $r_2 = 1.1$ e $t = 0, 1, 2, 3, \dots, 50$.



O pontos de equilíbrio são $E_1 = (0, 0)$ e $E_2 = (0.66, 0.50)$. O diagrama foi construído a partir de 6 condições iniciais.

O sistema (5a) envolve uma auto-inibição para cada população além da competição.

$$\begin{cases} N_{t+1} = r_1 N_t \left(1 - \frac{N_t}{k_1} - b_1 \frac{P_t}{k_1}\right) \\ P_{t+1} = r_2 P_t \left(1 - \frac{P_t}{k_2} - b_2 \frac{N_t}{k_2}\right) \end{cases} \quad (5a)$$

Para simplificar o estudo de equilíbrio e da estabilidade do sistema (5a) façamos previamente uma normalização.

$$u_t = \frac{N_t}{k_1} \iff N_t = k_1 u_t \quad \text{e} \quad N_{t+1} = k_1 u_{t+1} \quad (a)$$

$$v_t = \frac{P_t}{k_2} \iff P_t = k_2 v_t \quad \text{e} \quad P_{t+1} = k_2 v_{t+1} \quad (b)$$

$$a_1 = b_1 \frac{k_2}{k_1} \quad \text{e} \quad a_2 = b_2 \frac{k_1}{k_2} \quad (c)$$

Levando (a), (b) e (c) em (5a), temos

$$\begin{cases} k_1 u_{t+1} = r_1 k_1 u_t (1 - u_t - a_1 v_t) \\ k_2 v_{t+1} = r_2 k_2 v_t (1 - v_t - a_2 u_t) \end{cases} \quad (6a)$$

Para $k_1 \neq 0$ e $k_2 \neq 0$, podemos escrever

$$\begin{cases} u_{t+1} = r_1 u_t (1 - u_t - a_1 v_t) = f_1(u_t, v_t) \\ v_{t+1} = r_2 v_t (1 - v_t - a_2 u_t) = f_2(u_t, v_t) \end{cases} \quad (6b)$$

A mudança do sistema (6a) para (6b) trouxe a vantagem de podermos trabalhar com apenas 4 parâmetros em (6b) contra os 6 em (6a).

Os estados de equilíbrio u^* e v^* são soluções de $f_1(u_t, v_t) = u_t$ e $f_2(u_t, v_t) = v_t$, isto é:

$$\begin{cases} u^* = r_1 u^* (1 - u^* - a_1 v^*) \\ v^* = r_2 v^* (1 - v^* - a_2 u^*) \end{cases}$$

$$\begin{cases} u^* [r_1 (1 - u^* - a_1 v^*) - 1] = 0 \\ v^* [r_2 (1 - v^* - a_2 u^*) - 1] = 0 \end{cases}$$

As soluções do último sistema são os pontos de equilíbrio procurados:

$$E_1 = (0, 0); E_2 = (0, 1 - \frac{1}{r_2}); E_3 = (1 - \frac{1}{r_1}, 0) \text{ e}$$

$$E_4 = \left(\frac{r_1 r_2 (1 - a_1) + r_1 a_1 - r_2}{r_1 r_2 (1 - a_1 a_2)}, \frac{r_1 r_2 (1 - a_2) + r_2 a_2 - r_1}{r_1 r_2 (1 - a_1 a_2)} \right)$$

Para que os pontos E_2 e E_3 pertençam ao primeiro quadrante é necessário que $r_1 > 0$ e $r_2 > 0$. E_4 apresenta significado somente quando $a_1 a_2 \neq 1$ e E_4 pertence ao primeiro quadrante.

A estabilidade dos pontos de equilíbrio pode ser discutida com o auxílio da matriz Jacobiana em (u^*, v^*) :

$$J = \begin{pmatrix} r_1 (1 - 2u^* - a_1 v^*) & -r_1 a_1 u^* \\ -r_2 a_2 v^* & r_2 (1 - 2v^* - a_2 u^*) \end{pmatrix} \quad (6c)$$

A equação característica associada fica:

$$\lambda^2 - [r_1(1 - 2u^* - a_1 v^*) + r_2(1 - 2v^* - a_2 u^*)]\lambda - r_1 r_2 a_1 a_2 u^* v^* + r_1 r_2 (1 - 2u^* - a_1 v^*)(1 - 2v^* - a_2 u^*) = 0. \quad (6d)$$

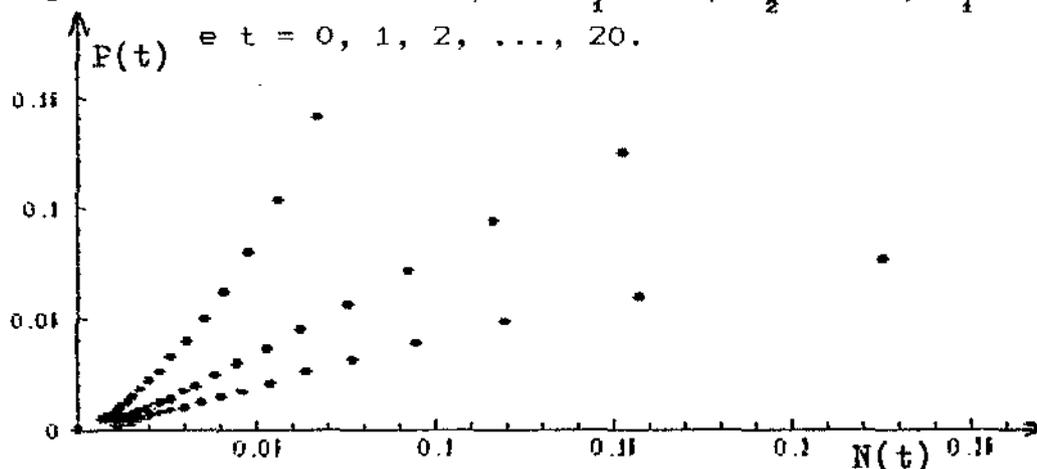
(i) Para $E_1 = (0, 0)$, a equação característica fica:

$$\lambda^2 - (r_1 + r_2)\lambda + r_1 r_2 = 0 \quad \text{e os autovalores são:}$$

$$\lambda_1 = r_1 \quad \text{e} \quad \lambda_2 = r_2.$$

Haverá estabilidade se $r_1 < 1$ e $r_2 < 1$.

Figura 8: Plano de fase para $r_1 = 0.9$, $r_2 = 0.85$, $a_1 = a_2 = 0.0001$ e $t = 0, 1, 2, \dots, 20$.



Com os dados acima, apenas o ponto de equilíbrio $(0, 0)$ tem coordenadas não negativas. Os demais pontos estão fora do primeiro quadrante e por isso não apresentam interesse.

(ii) Para $E_2 = (0, 1 - 1/r_2)$ a equação característica fica:

$$[r_1[1 - a_2(1 - 1/r_2)] - \lambda][(2 - r_2) - \lambda] = 0.$$

Os autovalores são:

$$\lambda_1 = 2 - r_2 \text{ e}$$

$$\lambda_2 = r_1 [1 - a_2 (1 - 1/r_2)].$$

Haverá estabilidade se $|\lambda_1| < 1$ e $|\lambda_2| < 1$, ou seja:

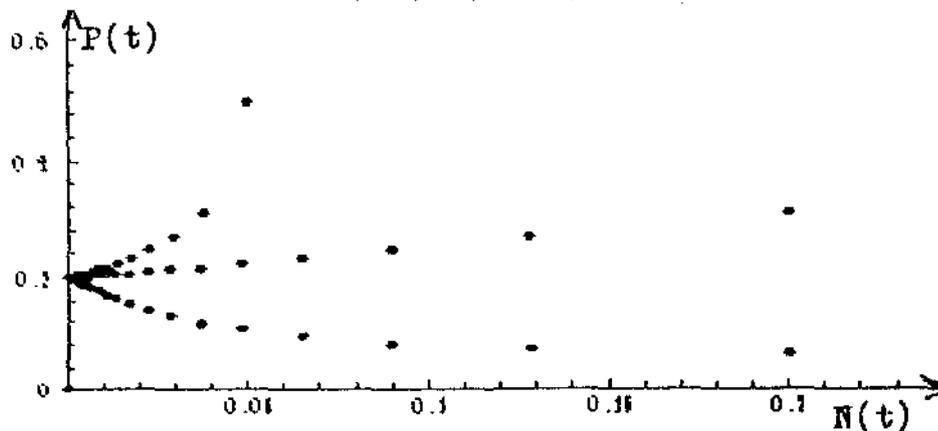
$$(a) |2 - r_2| < 1 \Leftrightarrow 1 < r_2 < 3.$$

$$(b) |r_1 [1 - a_2 (1 - 1/r_2)]| < 1 \Leftrightarrow r_1 |1 - a_2 (1 - 1/r_2)| < 1 \Leftrightarrow$$

$$-1/r_1 < -a_2 (1 - 1/r_2) < 1/r_1 \Leftrightarrow -1/r_1 - 1 < -a_2 (r_2 - 1)/r_2 < 1/r_1 - 1 \Leftrightarrow$$

$$\frac{r_2 (r_1 - 1)}{r_1 (r_2 - 1)} < a_2 < \frac{r_2 (r_1 + 1)}{r_1 (r_2 - 1)}$$

Figura 9: Plano de fase para $r_1 = 0.8$, $r_2 = 1.25$, $a_1 = a_2 = 0.001$ e $t = 0, 1, 2, \dots, 20$.



Com os dados acima obtemos os pontos de equilíbrio $E_1 = (0, 0)$ e $E_2 = (0, 0.2)$ de coordenadas não negativas.

(iii) Para $E_3 = (1 - 1/r_1, 0)$ a equação característica fica:

$$\{r_2 [1 - a_1 (1 - 1/r_1)] - \lambda\} [(2 - r_1) - \lambda] = 0.$$

Os autovalores são:

$$\lambda_1 = 2 - r_1$$

e

$$\lambda_2 = r_2 [1 - a_1 (1 - 1/r_1)].$$

Haverá estabilidade se $|\lambda_1| < 1$ e $|\lambda_2| < 1$, isto é:

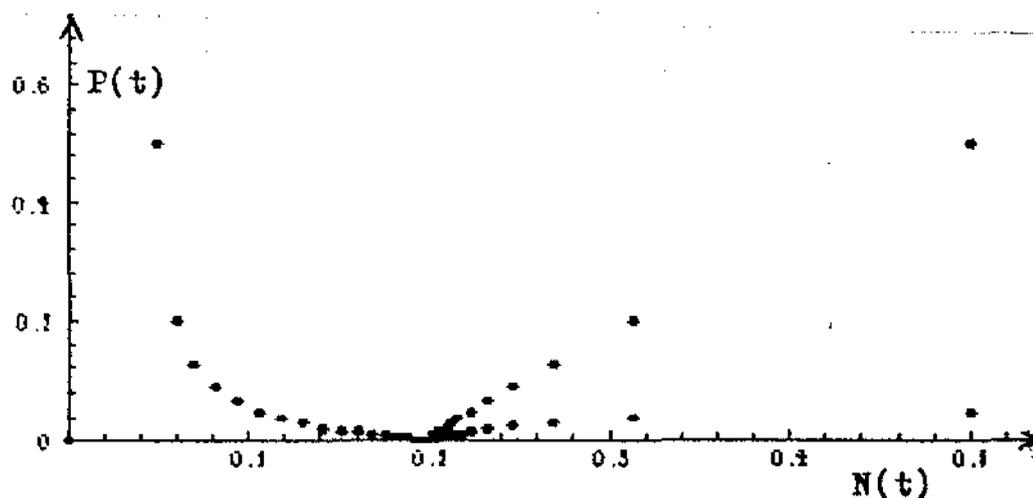
$$(a) |2 - r_1| < 1 \Leftrightarrow 1 < r_1 < 3$$

$$(b) |r_2 [1 - a_1 (1 - 1/r_1)]| < 1 \Leftrightarrow r_2 |1 - a_1 (1 - 1/r_1)| < 1 \Leftrightarrow$$

$$-1/r_2 < -a_1 (1 - 1/r_1) < 1/r_2 \Leftrightarrow -1/r_2 - 1 < -a_1 (r_1 - 1)/r_1 < 1/r_2 - 1 \Leftrightarrow$$

$$\frac{r_1 (r_2 - 1)}{r_2 (r_1 - 1)} < a_1 < \frac{r_1 (r_2 + 1)}{r_2 (r_1 - 1)}$$

Figura 10: Plano de fase para $r_1 = 1.25$, $r_2 = 0.8$, $a_1 = a_2 = 0.001$ e $t = 0, 1, 2, \dots, 20$.



Os pontos de equilíbrio de coordenadas não negativas são

$$E_1 = (0, 0) \text{ e } E_2 = (0.2, 0).$$

$$(iv) E_4 = \left(\frac{r_1 r_2 (1 - a_1) + r_1 a_1 - r_2}{r_1 r_2 (1 - a_1 a_2)}, \frac{r_1 r_2 (1 - a_2) + r_2 a_2 - r_1}{r_1 r_2 (1 - a_1 a_2)} \right)$$

Fazendo

$$A = r_1 r_2 (1 - a_1) + r_1 a_1 - r_2$$

$$B = r_1 r_2 (1 - a_2) + r_2 a_2 - r_1$$

$$C = r_1 r_2 (1 - a_1 a_2)$$

$$E_4 \text{ pode ser escrito na forma: } E_4 = \left(\frac{A}{C}, \frac{B}{C} \right)$$

A primeira coordenada será positiva se

$$A > 0 \text{ e } C > 0 \text{ ou } A < 0 \text{ e } C < 0.$$

A segunda coordenada será positiva se

$$B > 0 \text{ e } C > 0 \text{ ou } B < 0 \text{ e } C < 0.$$

Desta forma podemos prever quatro maneiras distintas para que E_4 pertença ao primeiro quadrante:

$$(1) (C > 0 \text{ e } A > 0) \text{ e } (C > 0 \text{ e } B > 0)$$

$$C = r_1 r_2 (1 - a_1 a_2) > 0 \Leftrightarrow a_1 < \frac{1}{a_2} \quad (i)$$

$$A = r_1 r_2 (1 - a_1) + r_1 a_1 - r_2 > 0 \Leftrightarrow$$

$$r_1 r_2 - r_1 r_2 a_1 + r_1 a_1 - r_2 > 0 \Leftrightarrow r_2 (r_1 - 1) > r_1 a_1 (r_2 - 1) \Leftrightarrow$$

$$a_1 < \frac{r_2 (r_1 - 1)}{r_1 (r_2 - 1)} \quad (ii)$$

De (i) e (ii), temos:

$$a_1 < \min \left\{ \frac{1}{a_2}, \frac{r_2 (r_1 - 1)}{r_1 (r_2 - 1)} \right\} \quad (a)$$

$$B = r_1 r_2 (1 - a_2) + r_2 a_2 - r_1 > 0 \Leftrightarrow$$

$$r_1 r_2 - r_1 r_2 a_2 + r_2 a_2 - r_1 > 0 \Leftrightarrow r_1 (r_2 - 1) > r_2 a_2 (r_1 - 1) \Leftrightarrow$$

$$a_2 < \frac{r_1 (r_2 - 1)}{r_2 (r_1 - 1)} \quad (iii)$$

$$\text{De } C > 0 \text{ tiramos que } a_2 < 1/a_1 \quad (iv)$$

De (iii) e (iv), temos que:

$$a_2 < \min \left\{ \frac{1}{a_1}, \frac{r_1 (r_2 - 1)}{r_2 (r_1 - 1)} \right\} \quad (b)$$

(2) (A > 0 e C > 0) e (B < 0 e C < 0)

A > 0 e C > 0 (visto acima) ⇒

$$a_1 < \min \left\{ \frac{1}{a_2}, \frac{r_2(r_1 - 1)}{r_1(r_2 - 1)} \right\} \quad (c)$$

$$B < 0 \Leftrightarrow a_2 > \frac{r_1(r_2 - 1)}{r_2(r_1 - 1)} \quad (v)$$

$$C < 0 \Leftrightarrow a_2 > \frac{1}{a_1} \quad (vi)$$

De (v) e (vi) temos que:

$$a_2 > \max \left\{ \frac{1}{a_1}, \frac{r_1(r_2 - 1)}{r_2(r_1 - 1)} \right\} \quad (d)$$

(3) (A < 0 e C < 0) e (B > 0 e C > 0)

Aproveitando os desenvolvimentos anteriores podemos escrever que

$$A < 0 \Leftrightarrow a_1 > \frac{r_2(r_1 - 1)}{r_1(r_2 - 1)} \quad (vii)$$

e

$$C < 0 \Leftrightarrow a_1 > \frac{1}{a_2} \quad (viii)$$

De (vii) e (viii) temos que

$$a_1 > \max \left\{ \frac{1}{a_2}, \frac{r_2(r_1 - 1)}{r_1(r_2 - 1)} \right\} \quad (e)$$

$B > 0$ e $C > 0$, temos que:

$$a_2 < \min \left\{ \frac{1}{a_1}, \frac{r_1(r_2 - 1)}{r_2(r_1 - 1)} \right\} \quad (f)$$

(4) ($A < 0$ e $C < 0$) e ($B < 0$ e $C < 0$)

$A < 0$ e $C < 0 \iff$

$$a_1 > \max \left\{ \frac{1}{a_2}, \frac{r_2(r_1 - 1)}{r_1(r_2 - 1)} \right\} \quad (g)$$

$B < 0$ e $C < 0 \iff$

$$a_2 > \max \left\{ \frac{1}{a_1}, \frac{r_1(r_2 - 1)}{r_2(r_1 - 1)} \right\} \quad (h)$$

Uma discussão algébrica sobre a estabilidade de E_4 se torna muito complexa e para simplificar usaremos as variáveis auxiliares A , B e C . Retomando a equação característica (6d)

$$\lambda^2 - [r_1(1 - 2u^* - a_1 v^*) + r_2(1 - 2v^* - a_2 u^*)]\lambda - r_1 r_2 a_1 a_2 u^* v^* + r_1 r_2 (1 - 2u^* - a_1 v^*)(1 - 2v^* - a_2 u^*)] = 0. \quad (6d)$$

e fazendo,

$$A = r_1(1 - 2u^* - a_1 v^*), \quad B = r_2(1 - 2v^* - a_2 u^*) \quad e$$

$$C = r_1 r_2 a_1 a_2 u^* v^*,$$

a condição de estabilidade vista no capítulo anterior pode ser escrita na forma:

$$|A + B| < A B + C + 1 < 2.$$

Agora vamos tratar de dois casos especiais:

a) As taxas de crescimento intrínsecas são iguais e os coeficientes de competitividade são os mesmos, isto é, $r_1 = r_2 = r > 0$ e $a_1 = a_2 = a > 0$.

(b) A competitividade entre N e P é mínima, isto é, $a_1 = a_2 = 0$.

$$(a) r_1 = r_2 = r > 0 \text{ e } a_1 = a_2 = a > 0$$

Os pontos de equilíbrio ficam:

$$E_1 = (0, 0), E_2 = (0, 1-1/r), E_3 = (1-1/r, 0) \text{ e}$$

$$E_4 = \left(\frac{r-1}{r(1+a)}, \frac{r-1}{r(1+a)} \right).$$

Para $r > 1$ e $a > 0$ os quatro pontos de equilíbrio acima pertencem ao primeiro quadrante.

Estabilidade

$$(i) E_1 = (0, 0)$$

A equação característica é $\lambda^2 - 2r\lambda + r^2 = 0$ e os autovalores são:

$$\lambda_1 = \lambda_2 = r > 1.$$

Logo E_1 é instável.

$$(ii) E_2 = (0, 1-1/r) \text{ e } E_3 = (1-1/r, 0)$$

A equação característica é $(2-r-\lambda)(r-ara-\lambda) = 0$ e os autovalores são:

$$\lambda_1 = 2-r \text{ e } \lambda_2 = r-ara.$$

Haverá estabilidade se

$$|2-r| < 1 \iff 1 < r < 3$$

$$|r(1-a) + a| < 1 \iff 1 < a < \frac{r+1}{r-1}$$

$$(iii) E_4 = \left(\frac{r-1}{r(1+a)}, \frac{r-1}{r(1+a)} \right)$$

Como $n^* = u^*$ os valores de A + B e C são:

$$A + B = r(1 - 2u^* - au^*) + r(1 - 2u^* - au^*)$$

$$A + B = 2r[1 - u^*(2 + a)] = \frac{2(a - r + 2)}{1 + a}$$

$$C = -r^2 a^2 u^{*2} + r^2(1 - 2u^* - au^*)(1 - 2u^* - au^*)$$

$$C = r^2 - 2r^2(2 + a)u^* + 4r^2(1 + a)u^{*2}$$

$$C = \frac{(1-a)r^2 - 2(2-a)r + 4}{1+a}$$

Da condição de estabilidade temos:

$$\left| \frac{2(a-r+2)}{1+a} \right| < \frac{(1-a)r^2 - 2(2-a)r + 4}{1+a} + 1 < 2 \quad (6e)$$

Inicialmente vamos resolver a segunda parte da inequação:

$$\frac{(1-a)r^2 - 2(2-a)r + 4}{1+a} + 1 < 2$$

$$(1-a)r^2 - 2(2-a)r + 3 - a < 0 \quad (6f)$$

(i) Para $1-a > 0 \Leftrightarrow 0 < a < 1$, (6f) fica:

$$r^2 - \frac{2(2-a)r}{1-a} + \frac{3-a}{1-a} < 0 \quad (6g)$$

A solução de (6g) para r é o intervalo aberto:

$$S_1 =]1, (3-a)/(1-a)[.$$

Do fato de $0 < a < 1$ resulta que $(3-a)/(1-a) > 1$ e desta forma E_4 é estável para $r \in S_1$.

(ii) Para $1-a < 0 \Leftrightarrow a > 1 \Leftrightarrow (3-a)/(1-a) < 1$.

A solução de (6g) para r é dada pelo intervalo

aberto:

$$S_2 =](3-a)/(1-a), 1[.$$

Aqui todo r que pertence a S_2 é menor que 1 e então E_4 não pertence ao primeiro quadrante. De modo que a condição que garante a estabilidade até aqui é $r \in S_1$, isto é:

$$S_{12} = S_1 =]1, (3-a)/(1-a)[.$$

Retomando a condição de estabilidade (6e), vamos resolver a primeira das suas desigualdades:

$$\left| \frac{2(a-r+2)}{1+a} \right| < \frac{(1-a)r^2 - 2(2-a)r + 4}{1+a} + 1$$

$$(a) \quad \frac{2(a-r+2)}{1+a} > - \frac{(1-a)r^2 - 2(2-a)r + 4}{1+a} + 1$$

Trabalhando a última desigualdade podemos escrever:

$$(1-a)r^2 - 2(3-a)r + 3(3+a) > 0 \quad (6h)$$

(i) Para $1-a > 0$ e considerando que r deve ser maior do 1 para que E_4 fique no primeiro quadrante a solução da última inequação que nos interessa é a união de dois intervalos abertos:

$$S_3 =]1, 3[\cup](3+a)/(1-a), +\infty[.$$

Observemos que para $1-a > 0 \Leftrightarrow 0 < a < 1 \Leftrightarrow \frac{3+a}{1-a} > 3$.

(ii) Para $1-a < 0 \Leftrightarrow a > 1 \Leftrightarrow \frac{3+a}{1-a} < 0 < 1$.

Do fato de $r > 1$ a solução de (6g) agora fica:

$$S_4 =]1, 3[.$$

Combinando as Soluções S_3 e S_4 , obtemos a solução da primeira desigualdade da condição de estabilidade, isto é,

$$S_{34} = S_3 \cap S_4 =]1, 3[.$$

$$(b) \frac{2(a-r+2)}{1+a} < \frac{(1-a)r^2 - 2(2-a)r + 4}{1+a} + 1$$

A última desigualdade pode ser escrita na forma:

$$(1-a)r^2 - 2(1-a)r + (1-a) > 0 \quad (6i)$$

(i) Para $1-a > 0 \Leftrightarrow 0 < a < 1$ a inequação (6i) fica:

$$r^2 - 2r + 1 > 0.$$

Considerando que r deve ser maior do 1 então a solução da última desigualdade é:

$$S_5 =]1, +\infty[.$$

(ii) Para $1-a < 0 \Leftrightarrow a < 1$ a inequação (6i) fica:

$$-r^2 + 2r - 1 < 0.$$

Para $r > 1$ a solução da última expressão é:

$$S_6 =]1, +\infty[.$$

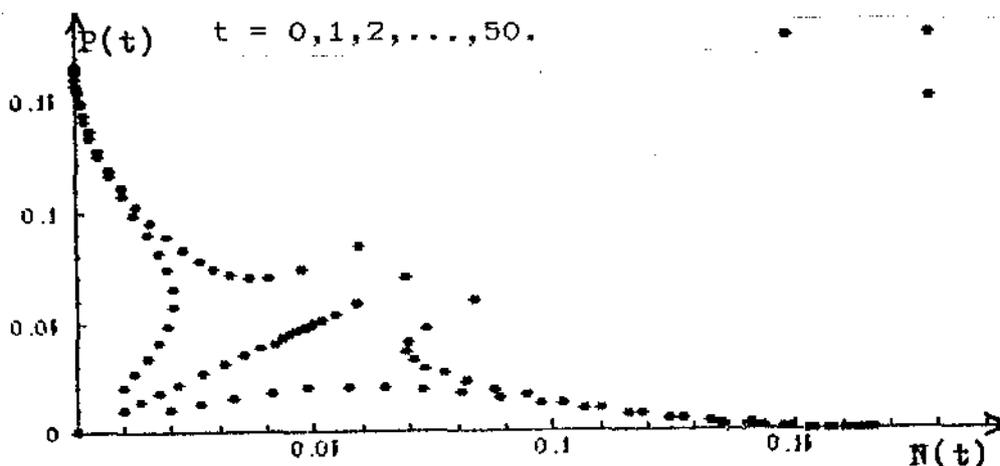
Combinando S_5 e S_6 , obtemos a solução geral para (6i),

$$S_{56} = S_5 \cap S_6 =]1, +\infty[.$$

Da discussão anterior podemos concluir que uma condição necessária para que E_4 seja estável é que $0 < a < 1$. A condição imposta sobre r é que este pertença ao conjunto

$$S_{12} \cap S_{34} \cap S_{56} =]1, 3[.$$

Figura 11: Diagrama de fase $P(t) \times N(t)$ para $r = 1.2$ e $a = 2.5$ e $t = 0, 1, 2, \dots, 50$.



Com os dados da figura os pontos de equilíbrio ficam: $E_1 = (0; 0)$, $E_2 = (0; 0.1667)$, $E_3 = (0.1667; 0)$, $E_4 = (0.0476; 0.0476)$. E_1 é instável. E_2 e E_3 são estáveis e E_4 é assintoticamente instável. Se (N_0, P_0) forem as condições iniciais então para, (1) $N_0 = P_0$, a sequência dos pontos (N_t, P_t) não se afasta da

reta bissetriz e converge para E_4 .

(2) $N_0 > P_0$, com o passar do tempo a população P caminha para a extinção enquanto N vai para o ponto de equilíbrio E_3 .

(3) $P_0 > N_0$, N vai para a extinção e P caminha para o ponto de equilíbrio E_2 .

(b) Competição Nula: $a_1 = a_2 = 0$

Quando a competição é insignificante, isto é, $a_1 \rightarrow 0$ e $a_2 \rightarrow 0$ o ponto E_4 fica:

$$E_4 = \left(1 - \frac{1}{r_1}, 1 - \frac{1}{r_2}\right)$$

O polinômio característico é:

$$\lambda^2 - \left\{r_1 \left[1 - 2\left(1 - \frac{1}{r_1}\right)\right] + r_2 \left[1 - 2\left(1 - \frac{1}{r_2}\right)\right]\right\} \lambda + r_1 r_2 \left[1 - 2\left(1 - \frac{1}{r_1}\right)\right] \left[1 - 2\left(1 - \frac{1}{r_2}\right)\right] = 0$$

$$\lambda^2 - [(2 - r_1) + (2 - r_2)] \lambda + r_1 r_2 (2 - r_1)(2 - r_2) = 0$$

Os autovalores são: $\lambda_1 = 2 - r_1$ e $\lambda_2 = 2 - r_2$.

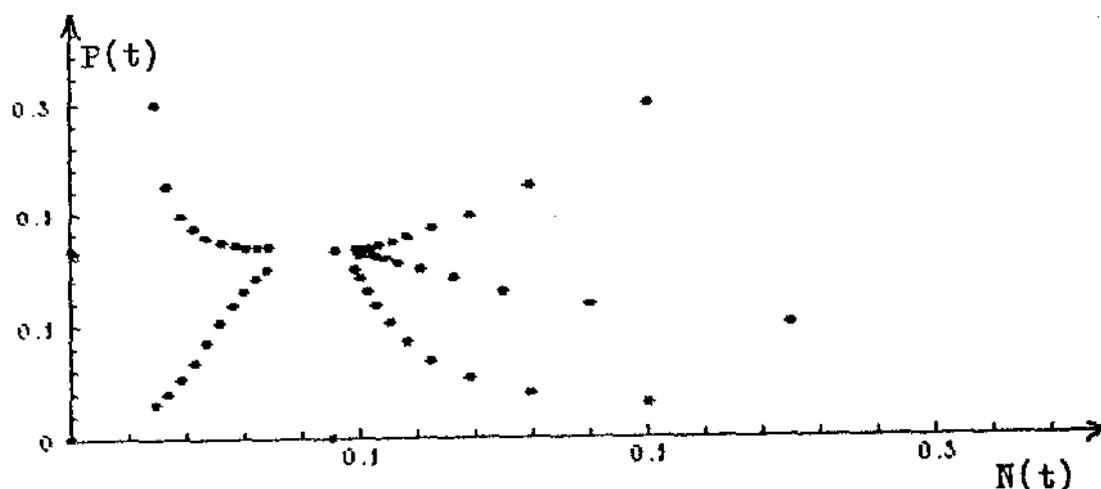
Haverá estabilidade quando $|\lambda_1| < 1$ e $|\lambda_2| < 1$ ou seja

$$|2 - r_1| < 1 \Leftrightarrow 1 < r_1 < 3$$

$$|2 - r_2| < 1 \Leftrightarrow 1 < r_2 < 3$$

No caso aqui considerado (competição nula) as equações do modelo são independentes. Para $r_1 > 3$ e $r_2 > 3$ vão ocorrer bifurcações do ponto E_4 . Aqui cada equação se comporta isoladamente como a equação logística discutida no capítulo anterior.

Figura 12: Diagrama de fase $N(t) \times P(t)$ com competição mínima quando $r_1 = 1.1$ e $r_2 = 1.2$.



Com os dados da figura acima os pontos de equilíbrio são $E_1 = (0, 0)$, $E_2 = (0; 0,167)$, $E_3 = (0,090; 0)$ e $E_4 = (0,09, 0,167)$. Quaisquer que sejam as condições iniciais, neste caso apenas o ponto E_4 é estável. Na figura foram dadas 5 condições iniciais.

3.4 Modelos Tipo Cooperação

Dizemos que duas espécies estão em cooperação quando a interação é vantajosa para ambas. Mesmo que não seja necessária

para garantir a sobrevivência ela é importante na preservação das espécies.

Podemos modificar de forma conveniente o modelo (5a) da competição de acordo com os conceitos da secção 3.1 para uma modelagem teórica da cooperação.

$$\left\{ \begin{array}{l} N_{t+1} = r_1 N_t \left(1 - \frac{N_t}{k_1} + b_1 \frac{P_t}{k_1} \right) \\ P_{t+1} = r_2 P_t \left(1 - \frac{P_t}{k_2} + b_2 \frac{N_t}{k_2} \right) \end{array} \right. \quad (7a)$$

Como em (5a) aqui as constantes r_1 , r_2 , k_1 , k_2 , b_1 e b_2 são positivas; $N(t)$ e $P(t)$ definem as densidades das populações. O modelo incorpora os seguintes fatos:

(a) Ocorre inibição do crescimento populacional.

(b) Cada população tem crescimento logístico na ausência da outra; k_1 e k_2 são as capacidades de suporte do meio.

(c) Devida à interação, as respectivas taxas de crescimento são incrementadas de uma maneira linear pelas duas populações; r_1 e r_2 são as taxas de natalidade e b_1 , b_2 a medida dos efeitos da interação de N_t sobre P_t e de P_t sobre N_t respectivamente.

A discussão do modelo acima é idêntica a apresentada na secção anterior, diferenciando-se apenas pela troca de alguns sinais. Faremos agora a seguinte mudança no modelos (7a): no lugar das populações na etapa $(t+1)$ vamos considerar a variação

das populações da etapa t à etapa $(t+1)$, isto é,

$$\begin{cases} N_{t+1} - N_t = r_1 N_t \left(1 - \frac{N_t}{k_1} + b_1 \frac{P_t}{k_1}\right) \\ P_{t+1} - P_t = r_2 P_t \left(1 - \frac{P_t}{k_2} + b_2 \frac{N_t}{k_2}\right) \end{cases} \quad (7b)$$

Transpondo o termo da etapa t para o segundo membro nas duas equações e fazendo as seguintes mudanças de variáveis,

$$u_t = N_t / k_1 \Leftrightarrow N_t = k_1 u_t \Leftrightarrow N_{t+1} = k_1 u_{t+1},$$

$$v_t = P_t / k_2 \Leftrightarrow P_t = k_2 v_t \Leftrightarrow P_{t+1} = k_2 v_{t+1} \text{ e}$$

$a_1 = b_1 k_2 / k_1$ e $a_2 = b_2 k_1 / k_2$ o sistema (7b) fica:

$$\begin{cases} u_{t+1} = u_t + r_1 u_t (1 - u_t + a_1 v_t) \\ v_{t+1} = v_t + r_2 v_t (1 - v_t + a_2 u_t) \end{cases} \quad (7c)$$

Tomando $u_{t+1} = u_t = u^*$ e $v_{t+1} = v_t = v^*$ em (7c) e resolvendo o sistema em relação a u^* e v^* obtemos os pontos de equilíbrio:

$$E_1 = (0, 0), E_2 = (0, 1), E_3 = (1, 0) \text{ e } E_4 = \left(\frac{1+a_1}{1-a_1 a_2}, \frac{1+a_2}{1-a_1 a_2} \right)$$

Para discutir a estabilidade consideramos a matriz Jacobiana

$$J = \begin{pmatrix} 1 + r_1(1 - 2u_t + a_1 v_t) & r_1 a_1 u_t \\ r_2 a_2 v_t & 1 + r_2(1 - 2v_t + a_2 u_t) \end{pmatrix}$$

A partir da matriz J faremos uma análise da estabilidade de cada ponto em separado.

(i) $E_1 = (0, 0)$

A matriz jacobiana fica

$$J = \begin{pmatrix} 1 + r_1 & 0 \\ 0 & 1 + r_2 \end{pmatrix}$$

Os autovalores são $\lambda_1 = 1 + r_1$ e $\lambda_2 = 1 + r_2$.
Haverá estabilidade quando:

$$|1 + r_1| < 1 \iff -2 < r_1 < 0$$

$$|1 + r_2| < 1 \iff -2 < r_2 < 0$$

Como r_1 e r_2 devem ser estritamente positivos o ponto $E_1 = (0, 0)$ sempre será instável.

(ii) $E_2 = (0, 1)$

A matriz jacobiana fica:

$$J = \begin{pmatrix} 1 + r_1(1 + a_1) & 0 \\ r_2 a_2 & 1 - r_2 \end{pmatrix}$$

Os autovalores são:

$$\lambda_1 = 1 - r_2 \quad \text{e} \quad \lambda_2 = 1 + r_1(1 + a_1)$$

Haverá estabilidade quando,

$$|1 - r_2| < 1 \iff 0 < r_2 < 2$$

$$|1 + r_1(1 + a_1)| < 1 \rightarrow \text{Impossível !}$$

Logo E_2 é instável.

$$(iii) E_3 = (1, 0)$$

A matriz jacobiana fica:

$$J = \begin{pmatrix} 1 - r_1 & r_1 a_1 \\ 0 & 1 + r_2(1 + a_2) \end{pmatrix}$$

Os autovalores são:

$$\lambda_1 = 1 - r_1 \quad \text{e} \quad \lambda_2 = 1 + r_2(1 + a_2)$$

Haverá estabilidade quando,

$$|1 - r_1| < 1 \iff 0 < r_1 < 2$$

$$|1 + r_2(1 + a_2)| < 1 \rightarrow \text{Impossível !}$$

Logo E_3 também é instável.

$$(iv) E_4 = \left(\frac{1+a_1}{1-a_1 a_2}, \frac{1+a_2}{1-a_1 a_2} \right)$$

Para que E_4 pertença ao primeiro quadrante devemos ter que $1 - a_1 a_2 > 0 \Leftrightarrow a_1 a_2 < 1$.

Para E_4 a matriz jacobiana fica:

$$J = \begin{pmatrix} 1 - \frac{r_1(1+a_1)}{1-a_1 a_2} & r_1 a_1 \frac{(1+a_1)}{1-a_1 a_2} \\ r_2 a_2 \frac{(1+a_2)}{1-a_1 a_2} & 1 - \frac{r_2(1+a_2)}{1-a_1 a_2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1-r_1 u^* & r_1 a_1 u^* \\ r_2 a_2 v^* & 1-r_2 v^* \end{pmatrix}$$

A equação característica fica:

$$\lambda^2 - (2-r_1 u^* - r_2 v^*)\lambda + [1-r_1 u^* - r_2 v^* + r_1 r_2 (1-a_1 a_2) u^* v^*] = 0$$

ou (7d)

$$\lambda^2 - (\text{tr}J)\lambda + \det J = 0$$

onde $\text{tr}J$ = traço da matriz J ;

$\det J$ = determinante da matriz J .

Os autovalores de J são:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\text{tr}J \pm \sqrt{(\text{tr}J)^2 - 4\det J}}{2}$$

A fim de facilitar a discussão da estabilidade de E_4 verificaremos inicialmente algumas propriedades da matriz J .

(P1) Os autovalores de J são reais.

Para isso devemos verificar que $\Delta = (\text{tr}J)^2 - 4\det J \geq 0$.

$$\Delta = (2 - r_1 u^* - r_2 v^*)^2 - 4[(1 - r_1 u^*)(1 - r_2 v^*) - r_1 r_2 a_1 a_2 u^* v^*]$$

Desenvolvendo e simplificando, vem:

$$\Delta = r_1^2 u^{*2} + r_2^2 v^{*2} - r_1 r_2 u^* v^* + 4r_1 r_2 a_1 a_2 u^* v^*$$

ou

$$\Delta = (r_1 u^* - r_2 v^*)^2 + 4r_1 r_2 a_1 a_2 u^* v^*$$

A última expressão resulta sempre maior do que zero. Portanto, os autovalores são reais.

(P2) O determinante de J é maior que zero para $r_1 > 1$ e $r_2 > 1$.

Com os dados anteriores, temos

$$\det J = 1 - \frac{r_1(1+a_1)}{1-a_1 a_2} - \frac{r_2(1+a_2)}{1-a_1 a_2} + r_1 r_2 (1-a_1 a_2) \frac{(1+a_1)}{1-a_1 a_2} \cdot \frac{(1+a_2)}{1-a_1 a_2}$$

$$\det J = \frac{1-a_1 a_2 - r_1(1+a_1) - r_2(1+a_2) + r_1 r_2 (1+a_1)(1+a_2)}{1-a_1 a_2}$$

Desenvolvendo a última expressão e reagrupando os termos, temos:

$$\det J = \frac{1+a_1 a_2 (r_1 r_2 - 1) + (r_1 - 1)(r_2 - 1) + r_1 a_1 (r_2 - 1) + r_2 a_2 (r_1 - 1)}{1-a_1 a_2}$$

Para $r_1 > 1$ e $r_2 > 1$ temos que $r_1 - 1 > 0$, $r_2 - 1 > 0$ e $r_1 r_2 > 1$ e então resulta que $\det J > 0$.

(P₃) O traço de J é menor do que zero: $\text{tr}J < 0$.

$$\text{tr}J = 1 - r_1 u^* + 1 - r_2 v^* = 2 - \frac{r_1(1+a_1)}{1-a_1 a_2} - \frac{r_2(1+a_2)}{1-a_1 a_2}$$

Desenvolvendo a última expressão e reagrupando os termos, temos:

$$\text{tr}J = \frac{(2-r_1-r_2) - a_1(a_2+r_1) - a_2(a_1+r_2)}{1-a_1 a_2}$$

Para $r_1 > 1$ e $r_2 > 1$ temos que $2 - r_1 - r_2 < 0$ e assim todo numerador da expressão acima é negativo. Do fato de $1 - a_1 a_2 > 0$ resulta que $\text{tr}J < 0$.

Com base em (P₁), (P₂) e (P₃) e considerando que r_1 e r_2 podem assumir valores menores e valores maiores do que 1, a análise da estabilidade se subdivide em dois casos:

Caso 1: $r_1 < 1$ e $r_2 < 1$

Aqui podem ocorrer duas situações: $\text{tr}J > 0$ e $\text{tr}J < 0$.

a) $\text{tr}J > 0$.

Tomando $\lambda_m = \max\{|\lambda_1|, |\lambda_2|\}$, e a análise anterior, implica que o discriminante Δ é sempre maior que zero e portanto, podemos concluir que a condição de estabilidade é dada por:

$$\lambda_m = \left| \frac{\text{tr}J + \sqrt{(\text{tr}J)^2 - 4\det J}}{2} \right| < 1 \Leftrightarrow$$

$$\text{tr}J + \sqrt{(\text{tr}J)^2 - 4\det J} < 2 \Leftrightarrow$$

$$(\text{tr}J)^2 - 4\det J < 4 - 4\text{tr}J + (\text{tr}J)^2 \Leftrightarrow -\det J \geq 1 - \text{tr}J \Leftrightarrow$$

$$-1 + r_1 u^* + r_2 v^* - r_1 r_2 u^* v^* + r_1 r_2 a_1 a_2 u^* v^* < 1 - 2 + r_1 u^* + r_2 v^*$$

Após as devidas simplificações temos,

$$a_1 a_2 < 1.$$

Então, para $r_1 < 1$, $r_2 < 1$ e $\text{tr}J > 0$, E_4 é um ponto estável.

b) $\text{tr}J < 0$

Agora o autovalor de maior magnitude é:

$$\lambda_m = \left| \frac{\text{tr}J - \sqrt{(\text{tr}J)^2 - 4\det J}}{2} \right|$$

Do fato de λ ser negativo a condição de estabilidade se

reduz a

$$-1 < \frac{\text{tr}J - \sqrt{(\text{tr}J)^2 - 4\text{det}J}}{2} < 0 \Leftrightarrow$$

$$-2 < \text{tr}J - \sqrt{(\text{tr}J)^2 - 4\text{det}J} \Leftrightarrow$$

$$4 + 4\text{tr}J + (\text{tr}J)^2 > (\text{tr}J)^2 - 4\text{det}J \Leftrightarrow$$

$$1 + 2 - r_1 u^* - r_2 v^* > -1 + r_1 u^* + r_2 v^* - r_1 r_2 u^* v^* +$$

$$r_1 r_2 a_1 a_2 u^* v^*.$$

Simplificando a última expressão e reagrupando os termos restantes, temos:

$$a_1 a_2 < \frac{4 - 2r_1 u^* - 2r_2 v^* + r_1 r_2 u^* v^*}{r_1 r_2 u^* v^*}$$

Com a condição de E_4 estar no primeiro quadrante, vem

$$a_1 a_2 < \frac{4 - 2r_1 u^* - 2r_2 v^* + r_1 r_2 u^* v^*}{r_1 r_2 u^* v^*} < 1$$

Caso 2: $r_1 > 1$ e $r_2 > 1$.

Nestas condições $\text{tr}J < 0$ e $\Delta > 0$ e então

$$\lambda_m = \left| \frac{\text{tr}J - \sqrt{(\text{tr}J)^2 - 4\det J}}{2} \right|$$

Do fato de λ ser negativo a condição de estabilidade se reduz a

$$-1 < \frac{\text{tr}J - \sqrt{(\text{tr}J)^2 - 4\det J}}{2} < 0 \Leftrightarrow$$

$$-2 < \text{tr}J - \sqrt{(\text{tr}J)^2 - 4\det J} \Leftrightarrow$$

$$4 + 4\text{tr}J + (\text{tr}J)^2 > (\text{tr}J)^2 - 4\det J \Leftrightarrow$$

$$\text{tr}J > -1 - \det J.$$

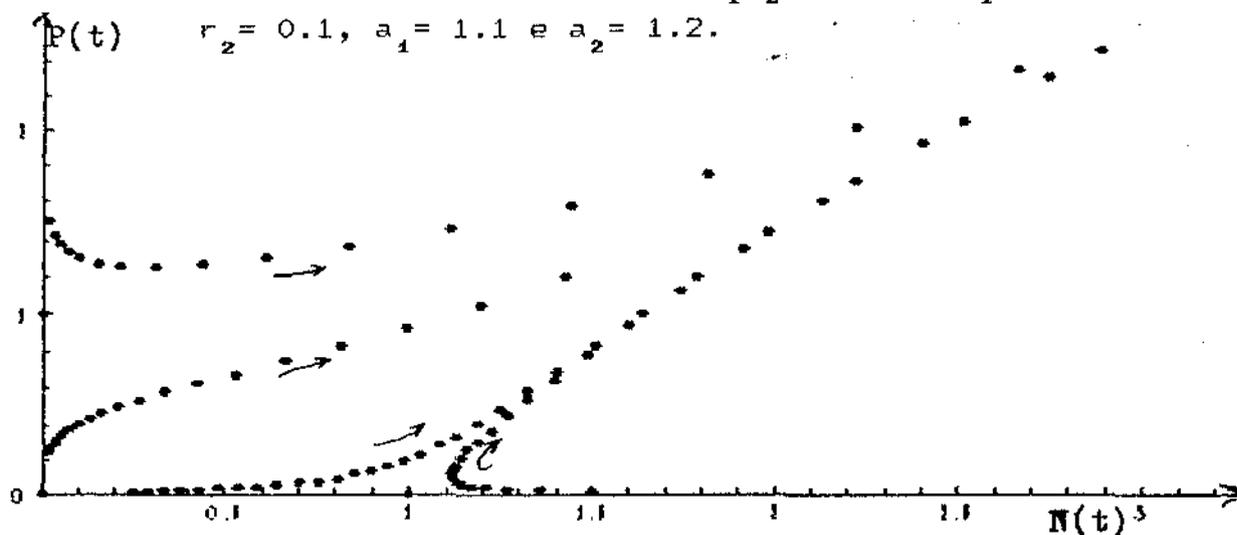
A última desigualdade escrita em função das variáveis iniciais fica:

$$a_1 a_2 < \frac{4 - 2r_1 u^* - 2r_2 v^* + r_1 r_2 u^* v^*}{r_1 r_2 u^* v^*} < 1$$

Se a intersecção das retas $1 - u^* + a_1 v^* = 0$ e $1 - v^* + a_2 u^* = 0$ estiver no primeiro quadrante ($1 - a_1 a_2 > 0$) existem

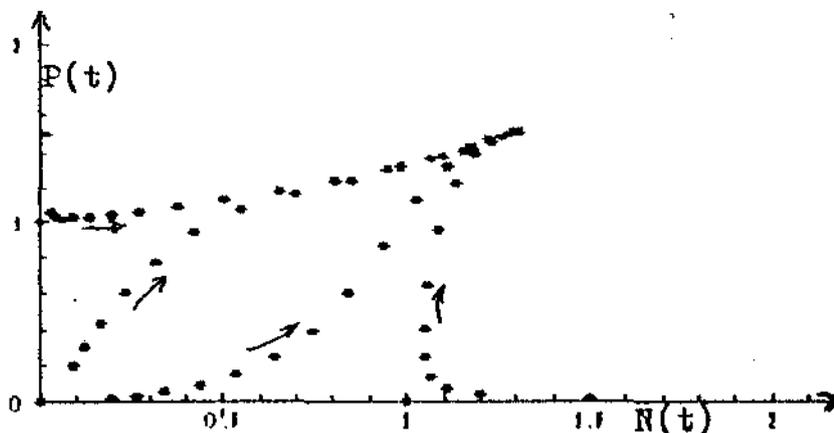
quatro pontos de equilíbrio, caso contrário, existem somente três. A figura 13 ilustra a situação em que ocorrem apenas três pontos de equilíbrio.

Figura 13: Diagrama de fase quando $1 - a_1 a_2 < 0$ para $r_1 = 0.2$, $r_2 = 0.1$, $a_1 = 1.1$ e $a_2 = 1.2$.



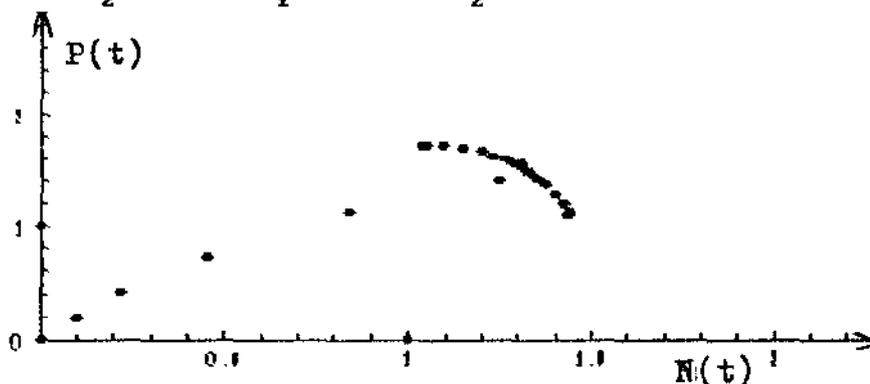
Neste caso $(0, 0)$ é um nó instável e $(1, 0)$ e $(0, 1)$ são pontos de sela. Para qualquer condição inicial $u > 0$ e $v > 0$ as trajetórias de fase tendem ao infinito. Neste caso o crescimento populacional é ilimitado.

Figura 14: Diagrama de fase quando $1 - a_1 a_2 > 0$, para $r_1 = 0.4$, $r_2 = 0.6$, $a_1 = 0.2$ e $a_2 = 0.4$.



Com os dados da figura temos $\text{tr}J = 0.56521$, $E_1 = (0, 0)$, $E_2 = (1, 0)$, $E_3 = (0, 1)$ e $E_4 = (1.30435, 1.52174)$. Neste caso E_1 é um nó instável e E_2 e E_3 são pontos instáveis, nó ou sela, dependendo dos valores de r_1 e r_2 , respectivamente. Aumentando o valor de r_1 e r_2 gradativamente, ao passar de 1, o ponto E_4 se torna instável, bifurcando em dois novos pontos de equilíbrio, inicialmente estáveis. Isto é mostrado na figura seguinte.

Figura 15: Diagrama de fase quando $1 - a_1 a_2 > 0$ para $r_1 = 1.25$, $r_2 = 1.2$, $a_1 = 0.2$ e $a_2 = 0.4$.



Neste caso $(0, 0)$ é um nó instável, $(1, 0)$ e $(0, 1)$ são pontos instáveis e $E_4 = (1.30435, 1.52174)$ se tornou instável e surgiram dois novos pontos estáveis $E_{41} = (1.04422, 1.72398)$ e $E_{42} = (1.43655, 1.09034)$. Se conservarmos os valores de a_1 e a_2 e continuarmos aumentando os valores de r_1 e r_2 então E_{41} e E_{42} vão tornar-se instáveis, bifurcar e aparecer 4 outros pontos de equilíbrio, inicialmente estáveis.

Neste modelo a possibilidade de crescimento ilimitado da população ou a existência de um estado de equilíbrio finito, depende unicamente da desigualdade $a_1 a_2 < 1$ ou $b_1 b_2 > 1$ em termos de parâmetros originais. Portanto se o mutualismo é muito grande, esta última condição é violada e como consequência as populações crescem sem limite. O parâmetro a_1 depende das constantes b_1 , k_1 e k_2 enquanto a_2 depende de b_2 , k_1 e k_2 .

3.5 Um modelo para a Sincronia de Aparições Periódicas

O modelo que agora vamos apresentar foi desenvolvido por Hoppensteadt-Keller (1975) e mostra que as aparições sincronizadas de insetos são uma possível consequência da predação na presença de uma capacidade de suporte ambiental limitada e não apenas uma decorrência de esquemas usuais de nascimento e morte. O modelo foi elaborado para populações de cigarras que envolvem as características acima e mostram como a combinação da predação e da capacidade de suporte do meio causam esta sincronização. A aparição sincronizada é uma consequência de dois requerimentos conflitantes impostos pela predação e pela capacidade de suporte ambiental limitada: de um lado, o número de descendentes produzidos em qualquer ano deve exceder a quantidade depredada ou elas serão extintas; de outro lado, o número delas não pode exceder a capacidade de suporte do meio menos os descendentes vivos produzidos em anos anteriores.

Aparições sincronizadas como aquelas observadas em cigarras que aparecem de 13 em 13 anos ou de 17 em 17 anos, são previstas para insetos com períodos de vida suficientemente longos. Para os valores usados neste modelo, aparições sincronizadas ocorrem para insetos com períodos de vida de 10 anos ou mais e aparições balanceadas ocorrem para insetos com ciclos vitais menores do que 10 anos.

Consideremos uma espécie (cigarras) tendo um ciclo vital de L anos, com reprodução ocorrendo no ano L seguida pela morte dos pais. Seja X_{n-L} o número de ninfas que se encontram estabelecidas no subsolo no ano n-L. Considerando α a taxa anual de sobrevivência das ninfas estabelecidas, então $X_{n-L} \cdot \alpha^L$ representa o número delas que sobreviverão L anos e aparecerão como adultas no ano n. Neste modelo supomos que quando as

cigarras aparecem também surgem predadores que irão eliminar P_n delas. Caso $P_n \geq X_{n-L} \cdot \alpha^L$ todas são aniquiladas e não haverá procriação; de outra forma sobrarão $X_{n-L} \cdot \alpha^L - P_n$ adultas. Se β é o número de ninfas que consegue se instalar no subsolo por adulto progenitor então o número total de ninfas produzidas no ano n , supondo que nem todas tenham sido depredadas, é:

$$H_n = \beta(X_{n-L} \cdot \alpha^L - P_n) \quad (8a)$$

Se a capacidade de suporte residual do meio no instante n (k_n) for maior ou igual a H_n então todas as ninfas geradas se instalarão no subsolo. Caso contrário, se instalarão apenas as ninfas necessárias para preencher o espaço disponível no ano n . Desta forma podemos estabelecer que o número de ninfas que se instala num determinado ano n é igual ao mínimo entre H_n e k_n , isto é:

$$X_n = \min(H_n, k_n).$$

Se k é a capacidade de suporte máxima do meio, então o k residual (k_n) é igual a k menos a soma de todas as ninfas geradas em anos anteriores e que ainda se encontram instaladas no subsolo. Isto pode ser escrito na forma:

$$k_n = k - \sum_{\alpha=1}^{L-1} X_{n-\alpha} \cdot \alpha^\alpha \quad (8b)$$

onde

$\sum_{a=1}^{L-1} X_{n-a} \cdot \alpha^a$ é o número de ninfas instaladas até o ano a.

Podemos então escrever a equação (8a) na forma explícita:

$$X_n = \min[\beta(X_{n-L} \cdot \alpha^L - P_n) +, (k - \sum_{a=1}^{L-1} X_{n-a} \cdot \alpha^a) +] \quad (8c)$$

Os sinais (+) que aparecem em (8c) condicionam a funcionalidade da equação, isto é, devem ser geradas ninfas novas no ano n e deve haver espaço, alimento, ... no subsolo onde vão se instalar.

P_n representa toda a predação na população emergente e o modelo supõe que decresça de seu nível prévio por um fator relaxante R e que aumente de incremento $A \cdot X_{n-L-1} \cdot \alpha^L$ como uma função do tamanho da aparição do ano prévio. Desta forma podemos escrever:

$$P_n = R \cdot P_{n-1} + A \cdot X_{n-L-1} \cdot \alpha^L \quad (8d)$$

As equações (8c) e (8d) formam o modelo procurado:

$$\begin{cases} X_n = \min[\beta(X_{n-L} \cdot \alpha^L - P_n) +, (k - \sum_{a=1}^{L-1} X_{n-a} \cdot \alpha^a) +] \\ P_n = R \cdot P_{n-1} + A \cdot X_{n-L-1} \cdot \alpha^L \end{cases} \quad (8e)$$

O modelo (8e) permite calcular X_n e P_n sucessivamente para $n > L$ em termos de X_1, X_2, \dots, X_L e P_L .

(a) Entre 0 e A, temos

$$X_n = 0 \Leftrightarrow \beta(X_{n-L} \alpha^L - P_n) = 0 \Leftrightarrow$$

$$X_{n-L} = \alpha^{-L} \cdot P_n.$$

(b) Entre A e D, temos

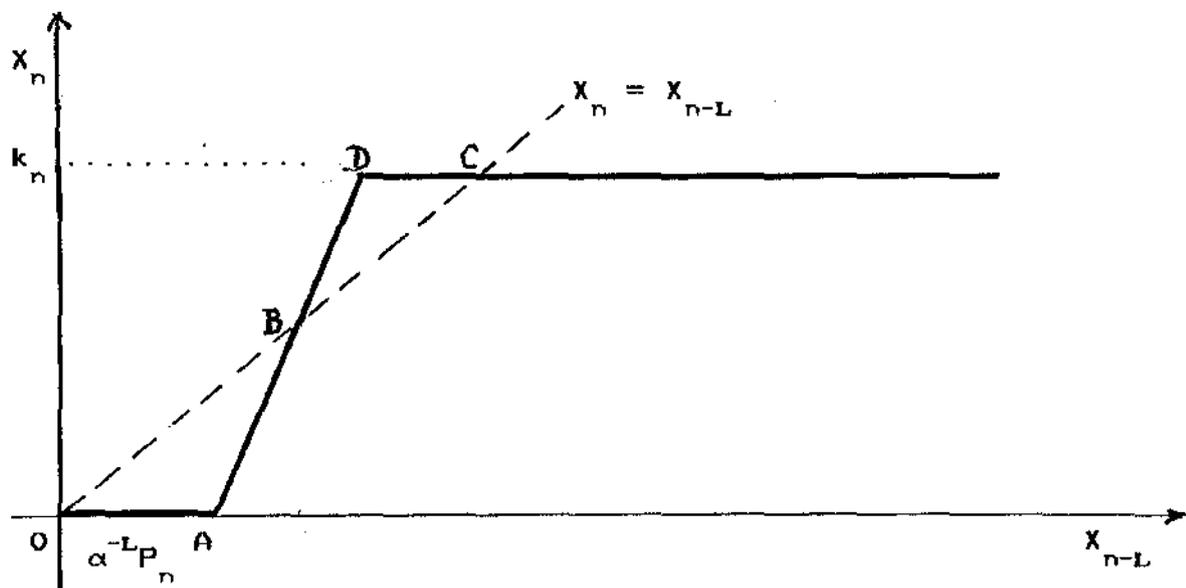
$$X_n = \beta(X_{n-L} \alpha^L - P_n).$$

Entre D e C, temos, $X_n = k_n \Leftrightarrow \beta(X_{n-L} \alpha^L - P_n) = k_n \Leftrightarrow$

$$X_{n-L} = (\beta^{-1} k_n + P_n) \alpha^{-L}$$

$$X_n^* = \beta(X_n^* \alpha^n - P_n^*) \Leftrightarrow X_n^* = \frac{\beta P_n^*}{\beta \alpha^L - 1} \dots \dots \dots (Bf)$$

Figura 16: Curva de reprodução $X_n \times X_{n-L}$ onde $X_n = \beta(X_{n-L} \alpha^L - P_n)$.



Pontos de Equilíbrio:

O \rightarrow Estável

$$C: X^* = \frac{(1 - \alpha)k}{1 - \alpha^L} \rightarrow \text{Estável}$$

$$B: X^* = \frac{\beta P_n^*}{\beta \alpha^L - 1} \rightarrow \text{Instável}$$

O modelo apresenta o Efeito Allee e o ponto B é o limiar da extinção, isto é, se X_{n-L} cai abaixo de X_n^* , em B, com certeza a população vai para a extinção. Também haverá extinção quando tivermos $R > 1$ ou $\beta \cdot \alpha^L < 1$.

Dependendo dos parâmetros as soluções do sistema (8e) podem ser balanceadas ou sincronizadas.

A) Soluções Balanceadas

Todos os anos ocorrem aparições idênticas. Todos os X_n e P_n são iguais ($X_n = X_{n-1} = X_{n-L}$; $P_n = P_{n-1}$) e dados pelo segundo termo do lado direito da equação (8c).

Todos os anos devemos ter:

$$\sum_{\alpha=1}^{L-1} X_{n-\alpha} \cdot \alpha^{\alpha} = k$$

ou

$$X_{n-1} \cdot \alpha + X_{n-2} \cdot \alpha^2 + X_{n-3} \cdot \alpha^3 + \dots + X_{n-L+1} \cdot \alpha^{L-1} = k \quad \Leftrightarrow$$

$$X_n (\alpha + \alpha^2 + \alpha^3 + \dots + \alpha^{L-1}) = k \quad \Leftrightarrow$$

$$X_n = \frac{k(1 - \alpha)}{1 - \alpha^L} \quad (8g)$$

Partindo da equação (8d), $P_n = R \cdot P_{n-1} + A \cdot X_{n-L-1} \cdot \alpha^L$, obtemos:

$$P_n = \frac{A\alpha^L X_n}{1 - R} \quad (8h)$$

Para que ocorra uma solução balanceada é necessário que o primeiro termo da equação (8c) seja maior que o segundo; então teremos:

$$\beta(X_{n-L} \cdot \alpha^L - P_n) > k - \sum_{a=1}^{L-1} X_{n-a} \cdot \alpha^a = X_n \quad \Leftrightarrow$$

$$X_n > \frac{\beta P_n}{\beta \alpha^L - 1} \quad (8i)$$

Levando (8h) em (8i) obtemos uma condição necessária para a existência de uma solução balanceada:

$$B = \frac{\beta A \alpha^L}{(1-R)(\beta \alpha^L - 1)} < 1 \quad (Bj)$$

B) Soluções Sincronizadas

Ocorrem quando a descendência de uma classe de determinado ano completa a capacidade de transporte ambiental e em consequência as descendências de todas as outras classes vão para a extinção. Uma solução sincronizada é da forma:

$$\begin{cases} X_{NL} = k \\ X_{NL+j} = 0, j = 1, 2, \dots, L-1; L > 0; N \text{ inteiro.} \end{cases}$$

Para $P_n = P_{n+L}$ temos que

$$P_n = RP_{n-1} + AX_{n-L-1} \cdot \alpha^L; \text{ para } n = m+L+1, \text{ temos:}$$

$$P_{m+L+1} = RP_{m+L} + AX_m \cdot \alpha^L$$

$$\text{Para } P_m = P_{m+L} \longrightarrow X_n = X_{nL} = k \text{ e } m = n,$$

$$P_{n+1} = RP_n + Ak\alpha^L$$

$$P_{n+2} = RP_{n+1} + 0 \text{ (fora de período)}$$

$$P_{n+3} = RP_{n+2} = R^2P_{n+1}$$

$$P_{n+4} = RP_{n+3} = R^3P_{n+1}$$

.....
.....

$$P_{n+L} = R^{L-1} \cdot P_{n+1} = R^{L-1}(RP_n + Ak\alpha) = R^L P_n + R^{L-1} Ak\alpha$$

$$P_n = P_{n+L} = \frac{R^{L-1} Ak\alpha^L}{1 - R^L} \quad (8k)$$

Aqui o primeiro termo da equação (8c) é menor do que o segundo, e então,

$$X_n < \beta(X_{n-L} \cdot \alpha^L - P_n) \iff X > \frac{\beta P_n}{\beta\alpha^L - 1}$$

Combinando a última expressão com (8k), obtemos a condição necessária para a existência de uma solução sincronizada:

$$S = \frac{\beta R^{L-1} A\alpha^L}{(\beta\alpha^L - 1)(1 - R^L)} < 1 \quad (8l)$$

Considerando as relações as relações (8j) e (8l),

$$B = \frac{\beta A\alpha^L}{(1-R)(\beta\alpha^L - 1)} < 1 \quad \longrightarrow \text{Solução Balanceada,}$$

$$S = \frac{\beta R^{L-1} A \alpha^L}{(\beta \alpha^L - 1)(1 - R^L)} < 1 \longrightarrow \text{Solução Sincronizada}$$

podemos observar que:

(i) $L = 1 \Rightarrow S = B \longrightarrow$ haverá apenas soluções balanceadas.

(ii) $L > 1 \Rightarrow S < B$

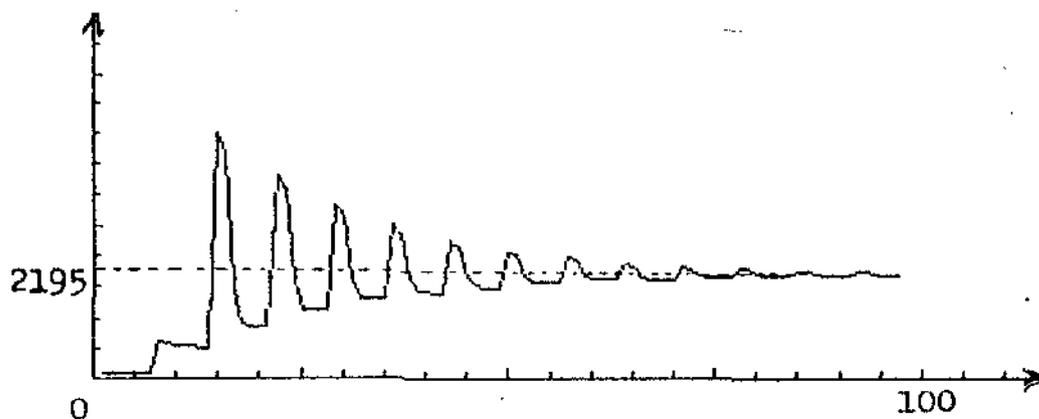
(a) Se $B < 1 \Rightarrow S < 1 \longrightarrow$ existem as duas soluções;

(b) Se $S > 1 \Rightarrow B > 1 \longrightarrow$ não existe nenhuma das duas;

(c) Se $S < 1 < B \longrightarrow$ existe apenas a solução sincronizada.

A seguir apresentamos alguns gráficos que ilustram as soluções balanceadas e sincronizadas.

Figura 17: Solução Balanceada. Para $L = 4$, $k = 10000$, $R = 0.95$, $A = 0.042$, $\beta = 10$ e $X(0) = 100$.



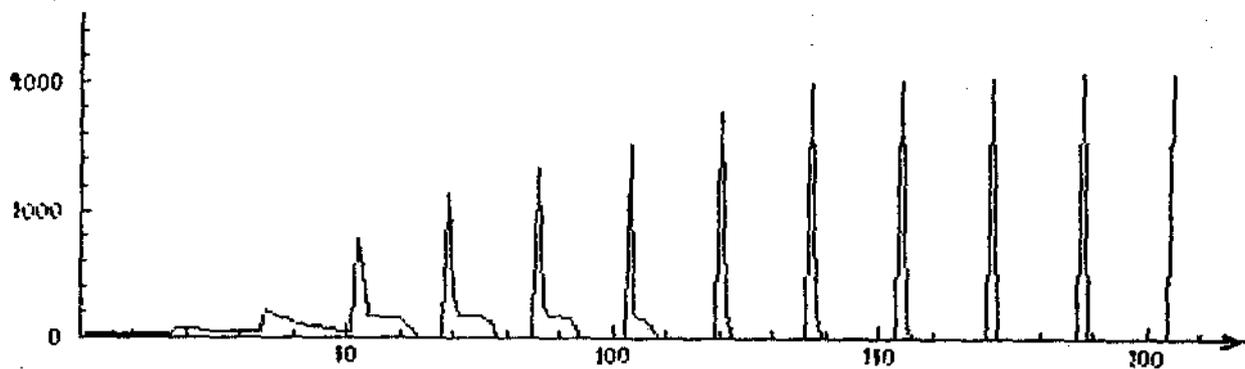
Com os dados da figura obtemos:

$$X_n = \frac{k(1 - \alpha)}{1 - \alpha^L} = 2695.50,$$

e

$$X_{n-L} \cdot \alpha^L = 2195.50.$$

Figura 18: Solução Sincronizada. Para $L = 17$, $K = 10000$, $R = \alpha = 0.95$, $A = 0.042$, $\beta = 10$, $P_0 = 10$ e $X_0 = 100$.



Até aqui as interações estudadas eram apenas duas espécies. Agora vamos apresentar um modelo que inicialmente envolve três espécies e que mostra como em certas epidemias a população (pessoas) pode ser subdividida em diversas populações.

3.6 Modelo Epidemiológico com Tempo Discreto

Nos modelos anteriores, N_t , P_t, \dots , representavam populações de diversas naturezas; com o modelo epidemiológico

queremos mostrar que algumas epidemias podem ser descritas e analisadas por modelos similares aos anteriores. O modelo que agora apresentamos possui inicialmente três equações mas que pode ser transformado num modelo de apenas duas.

Consideremos uma população fechada (isolada) na qual,

$x(t)$ são susceptíveis,

$y(t)$ são infectados e

$z(t)$ são removidos (curados), tal que

$x + y + z = N$, satisfazendo as equações diferenciais,

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -\beta xy \\ \frac{dy}{dt} = \beta xy - \gamma y \\ \frac{dz}{dt} = \gamma y \end{cases} \quad (9a)$$

para $t \geq 0$ e com as condições iniciais,

$N > x(0) = x_0 > 0$,

$N > y(0) = y_0 > 0$ e,

$z(0) = 0$ tais que

$x_0 + y_0 = N_0$.

No modelo acima,

β = taxa de infecção;

γ = taxa de remoção;

$\rho = \gamma/\beta$ = taxa de remoção relativa ou limiar de infecção.

Em 1978 Gani sugeriu que para pequenos períodos de mistura (contato) entre susceptíveis e infectados, em intervalos

regulares, pode ser mais apropriado formular um modelo de tempo discreto. Neste caso, os susceptíveis x_t , infectados y_t e removidos z_t , com $t = 0, 1, 2, \dots$, satisfazem as equações de diferenças,

$$\begin{cases} x_{t+1} = (1 - \beta y_t) x_t \\ y_{t+1} = (1 - \gamma + \beta x_t) y_t \\ z_{t+1} = z_t + \gamma y_t \end{cases} \quad (9b)$$

onde $x_t + y_t + z_t = N$,

β e γ são os parâmetros de infecção e remoção, respectivamente, e $0 < \gamma, \beta < 1$.

Os valores iniciais do processo discreto são os mesmos do modelo contínuo clássico de Kermack e McKendrick: $N > x_0 > 0$; $N > y_0 > 0$ e $z_0 = 0$.

Em algumas circunstâncias é possível que x_{t+1} assumam valores negativos, mas que na prática não sejam significativos. Para evitar isso Gani reescreveu as equações do sistema (9b) na forma:

$$\begin{cases} x_{t+1} = \max\{0, (1 - \beta y_t) x_t\} \\ y_{t+1} = (1 - \gamma) y_t + \min\{x_t, \beta x_t y_t\} \\ z_{t+1} = z_t + \gamma y_t \end{cases} \quad (9c)$$

Se considerarmos apenas a situação em que $x > 0$ (ou de

forma equivalente, $\beta y_t < 1$) o sistema (9c) é equivalente a (9b). Com uma mudança de variáveis pode-se transformar o sistema (9b), de três equações, em um sistema de apenas duas equações. Para tal, façamos

$X_t = \beta x_t$, $Y_t = \beta y_t$ e $Z_t = \beta z_t$, $t = 0, 1, 2, \dots$. Substituindo em (9b), vem:

$$\begin{cases} X_{t+1} = (1 - \beta Y_t) X_t \\ Y_{t+1} = (1 - \gamma + \beta X_t) Y_t \\ Z_{t+1} = Z_t + \gamma Y_t \end{cases} \quad (9d)$$

sujeito às condições iniciais,

$X_0 = \beta x_0 > 0$; $Y_0 = \beta y_0 > 0$ e $Z_0 = 0$. Agora temos que

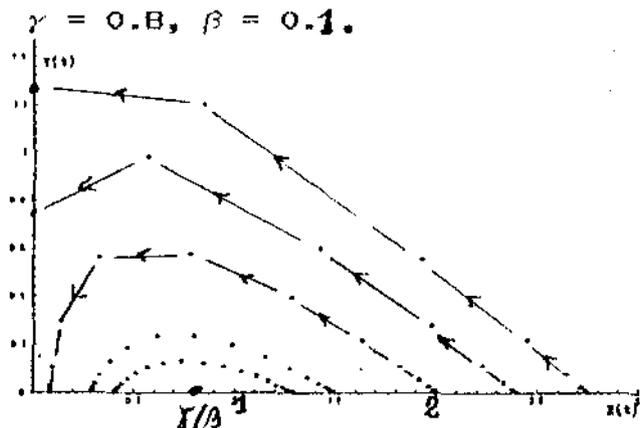
$X_t + Y_t + Z_t = \beta N$ e o sistema (9d) pode ser reduzido para,

$$\begin{cases} X_{t+1} = (1 - \beta Y_t) X_t \\ Y_{t+1} = (1 - \gamma + \beta X_t) Y_t \end{cases} \quad (9e)$$

Pontos de Equilíbrio:

Para $X_{t+1} = X_t = X^*$ e $Y_{t+1} = Y_t = Y^*$ o sistema (9e) fornece o ponto de equilíbrio $(X^*, 0)$ que na verdade representa o eixo das abscissas (uma reta).

Figura 19: Diagrama de fase para diversos valores iniciais e



Em que circunstância a população dos infectados vai para a extinção? Para responder a esta pergunta devemos considerar que nesta condição devemos ter,

$$P_{t+1} < P_t \Leftrightarrow (1 - \gamma + \beta X_t) Y_t = Y_t \Leftrightarrow$$

$$X_t < \frac{\gamma}{\beta}$$

Pela figura podemos observar que os pontos de máximo em cada trajetória situam-se sobre a reta $X_t = \gamma/\beta$. Os pontos $(X_t, 0)$ com $X_t > \gamma/\beta$ são instáveis; os pontos $(X_t, 0)$ com $X_t < \gamma/\beta$ são estáveis.

CONCLUSÃO

Este trabalho reúne muitos modelos Biomatemáticos dentre os quais alguns mais simples e outros mais complexos, seguindo uma escala de dificuldades. Desta forma, esta pesquisa pode ser usada como uma ferramenta básica de iniciação no estudo das equações de diferenças. As diversas simulações numéricas e as muitas representações gráficas induzem a formação de conceitos, auxiliam na modelagem de problemas e facilitam a sua análise, resolução e discussão.

Pelo fato deste trabalho ser apenas uma iniciação ao estudo das equações de diferenças, em alguns tópicos falta profundidade e fundamentação teórica; praticamente não se fala de modelos com mais de duas variáveis.

A análise da maioria dos modelos foi possível devido ao vasto uso do microcomputador e pelo fato de serem modelos com tempo discreto; esta é ao nosso ver uma das grandes vantagens dos modelos discretos em relação aos modelos contínuos. Nestes últimos existe sempre uma grande possibilidade de não conseguirmos estabelecer uma solução concreta, o que prejudica sua análise e discussão. Por outro lado, nos modelos de tempo discreto, sempre podemos fazer simulações numéricas e construções gráficas que revelam as tendências do comportamento de suas soluções. Com certeza, os problemas populacionais que envolvem sazonalidade podem ser modelados de forma bem melhor usando equações de diferenças.

Importa ainda salientar que não conseguimos formular uma

posição segura sobre qual dos modelos, de tempo contínuo ou discreto, que apresenta geralmente maiores vantagens. As diversas características típicas de cada problema podem definir qual dos dois modelos melhor se adapta.

BIBLIOGRAFIA

- BASSANEZI, R.C.; FERREIRA Jr., W.C.; 1988. Equações Diferenciais com Aplicações. HARBRA. São Paulo, S.P.
- BAUMOL, W.B.; 1970. Economic Dynamics. 3d. ed. Macmillan, New York.
- BEDDINGTON, J. R.; 1974. Age distribution and the stability of simple discrete time population models. J. Theoret. Biol. 47, 65-74.
- BEDDINGTON, J.R.; FREE, C.A.; LAWTON, J.H.; 1975. Dynamic Complexity in predator prey models framed in difference equations. Nature 255: 58-60.
- BIRCH, L.C.; 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. J. Anim. Ecol, 17: 15-26.
- CLARK, G.; 1976. "Mathematical Bioeconomics: The optimal Management of Renewable Resources", chap.7, wiley, Toronto.
- EDELSTEN - KESHET, L.; 1988. "Mathematical Models in Biology", Random House, New York.

- GUCKENHEIMER, J.; OSTER, G.; IPAKTCHI, A.; 1977. The Dynamics of Density Dependent Population Models. J. Am. Math. Biol. 47, 65-74.
- HALLAM, T.G. LEVIN, S. A.; 1980. Mathematical Ecology. In Biomathematics. vol.17. Springer. Verlag. USA.
- HASSELL, M.P.; COMINS, H.N.; 1976. Discrete Time Models for two Species Competition. Theoret. Pop. Biol. (in. Press).
- HASSELL, m. p. 1974. Density Dependence in Single Species Populations. J. Anim. Ecol. 44: 283-296.
- HASSELL, M. P.; LAWTON, J. H.; MAY, R. M.; 1976. Patterns of Dynamical Behavior in Single Species Populations. J. Anim. Ecol. (in Press).
- HOOG, F., GANI, J., GATES D. J.; 1979. A Threshold Theorem for the General Epidemic in Discrete Time. Mathematical Biology 8, 113-121.
- HOPPENSTEADT, C. F.; 1982. Mathematical Methods of Population Biology. Cambridge University. Press. USA.
- HOPPENSTEADT, F.C., KELLER, J.B.; 1976. Synchronization of Periodical Cicada Emergences. Science 194, 335-337.
- KINGSLAND, S.; 1982. The Refractory Model: The Logistic Curve and The History of Population Ecology. Stony Brook Fundacion.
- KREBS, C.J.; 1972. Ecology the Experimental Analysis of

- Distribution and Abundance. Harper & Row, New York.
- LI, T.Y.; YORKE, J.A.; 1975. Period Three implies Chaos. Amer. Math. Monthly. 82: 985-992.
- MALTHUS, T.R.; 1798, An Essay on the Principle of Populations.
- MAY, R.M.; OSTER, G.F.; 1976. The American Naturalist. Bifurcations and Dynamics Complex in Simple Ecological Models. vol.110, no.974. 573-599. University of Chicago.
- MAY, R.; 1976. Simple Mathematical Models With Very Complicated Dynamics. Nature. 261(5560): 459-467.
- MAY, R.; 1983. Nonlinear Problems in Ecology and Resource Management. North-Holland.
- MILTON, J.G.; BELAIR, J. 1990. Theoretical Population Biology. Chaos, Noise, and Extinction in Models of Population Growth. Vol.37, no.2. april. Academic Press.
- MORAN, P.A.P.; 1950. Some Remarks on Animal Population Dynamics. Biometrika 6: 250-258.
- MURRAY, J.D.; 1989. Mathematical Biology. Biomathematics Texts. Springer-Verlag.
- NICHOLSON, A.J.; 1954. An outline of the Dynamics of Animal Populations. Aust. J. Zool. 2. 9-63.
- OSTER, G.; 1976. Internal Variables in Population Dynamics. Providence, AMS. (Lecturas on Mathematics, in the Life Sciences vol.8).

- RAIMUNDO, S.M.;1986. Modelos Discretos em Ecologia Matematica.Campinas. SP.(Tese de Mestrado- UNICAMP- IMECC).
- RICKER, W.E. 1954. Stock and Recruitment. J. Fisheries Res Board Can. 11: 559-623.
- SAMUELSON, P.A. 1942. The Stability of equilibrium: linear and nonlinear Systems Econometrica. 10. 1-25.
- SMITH, R. H.,; MEAD, R.; 1980. The Dynamics of Discrete time Stochastic Models od Population. J. R. Stat. Soc. Lond.;88: 63-90.
- SVIREZHEV, YU. M. , LOGOFET, D.O. 1983. Stability os Biological Communities.English Translation, Mir Publishers.
- USHER, M.B. 1972. Developments in the Leslie Matrix Model. in "Mathematical Models in Ecology". (J.N.R. Jeffers. ed).Blackwell, Oxford.
- VARLEY,G.C.;GRADWELL, G.R.; HASSEL, M.P.; 1973.Insect Population Ecology. Blackwell, Hill, New York.
- VERHULST,P.;1845. Nuov. Men. Acad. Roy. Bruxelles, 18.
- WEBER, J. E. 1976. Matematica para Economia e Administração.HARBRA.
- WILLIAMSON,M. 1972. The Analysis of Biological Populations. Arnold, London.