



UNIVERSIDADE DA BEIRA INTERIOR
Ciências

Modelos Ecológicos Unidimensionais
Estudo dos modelos e elaboração de uma ação de divulgação
na área da Biomatemática
Versão final após defesa

Augusto Veríssimo Vítor dos Santos

Dissertação para obtenção do Grau de Mestre em
Matemática para Professores
(2º ciclo de estudos)

Orientador Científico: Prof. César Augusto Teixeira Marques da Silva

Covilhã, Junho de 2018

Dedicatória

Dedico este trabalho aos meus queridos pais Albino dos Santos (em memória) e Delfina Lohambe Victor que muito contribuíram para a minha educação.

Agradecimentos

Em primeiro lugar agradeço a Deus que tudo pode e tudo faz.

Ao meu Orientador, Prof. Doutor César Augusto Teixeira Marques da Silva, por me ter aceite como orientando desde o princípio até a tese, pela paciência que teve em me dar os primeiros passos em sistemas dinâmicos, pelo incentivo e apoio, pela disponibilidade e prontidão em ajudar-me sem medir esforços.

À Prof^a Dra Sandra Vaz, pela força que sempre nos deu, pela dedicação e simplicidade ao passar-nos os conteúdos sobre sistemas dinâmicos.

Ao Departamento de Matemática da Universidade da Beira Interior por nos terem recebido calorosamente, aos Professores do Departamento e à Filipa Maria Mateus Raposo pelo seu carinho.

À Direcção da Escola Superior Pedagógica do Cuando Cubando da Universidade Cuito Cuanavale por me terem dado a oportunidade de continuar com os estudos.

Aos meus colegas da turma de Matemática para Professores, especialmente ao Calunga Florentino Manuel e Calvino Capoco que estiveram sempre presentes.

Aos irmãos da Igreja Assembleia de Deus Pentecostal da Covilhã pelas orações e a energia positiva que sempre nos proporcionaram.

À minha família, especialmente à minha querida esposa, à Mamy, ao Jayro, à Majay, à querida Mamãe, ao Jujú, à Jygy, à Avó, à Candeia e às Kotas que mesmo distantes têm estado sempre presentes não me faltando carinho, ao meu querido pai que mesmo lá onde está, está sempre presente em meu coração.

Resumo

Os modelos ecológicos descrevem a dinâmica de uma determinada população que habita num ecossistema e num período de tempo determinado. Este trabalho tem por principal objectivo estudar os modelos ecológicos unidimensionais. Os modelos considerados neste trabalho são os modelos de Beverton-Holt, Ricker, Maynard Smith-Slatkin e Hassel. Para tal, começamos por introduzir algumas definições e resultados que servem de base ao estudo do comportamento assintótico dos modelos propostos. De seguida, fazemos a derivação dos modelos do ponto de vista biológico. Faz-se também a derivação dos modelos modificados de Beverton-Holt e Ricker, bem como o estudo do comportamento assintótico destes modelos. De seguida, os modelos de Maynard Smith-Slatkin e Hassel são usados para obtermos modelos unidimensionais de captura e discutir o efeito de hidra, efeito que por vezes ocorre nestes modelos. Obtemos ainda um modelo de captura generalizado, o modelo de Seno, e desenvolve-se de seguida um novo modelo que é alternativo ao modelo de Seno com função de Beverton-Holt. Finalmente, descrevem-se alguns aspectos que foram considerados aquando da elaboração de uma ação de divulgação em Biomatemática na Academia Júnior de Ciências.

Palavras-chave

Modelos unidimensionais; Comportamento assintótico; Pontos fixos; Modelo de Beverton-Holt; Modelo de Ricker; Modelo de Maynard Smith-Slatkin; modelo de Hassel; Modelo de Seno; Modelos de captura; Efeito de hidra; Acção de divulgação em Matemática.

Abstract

Ecological models describe the dynamics of a given population that inhabits in some ecosystem and over a given period of time. The main objective of this work is to study one-dimensional ecological models. The models considered in this work are the Beverton-Holt, the Ricker, the Maynard Smith-Slatkin and the Hassel models. To do this, we start by introducing some definitions and results that are the main tools we will use to study the asymptotic behavior of the proposed models. After this, we derive the models from the biological point of view. We also derive the modified Beverton-Holt and Ricker models and study of their asymptotic behavior. After, the models of Maynard Smith-Slatkin and Hassel are used to develop unidimensional capture models and to discuss the hydra effect, frequently found in capture models. Additionally, we consider a generalized capture model, the Sine model, and develop a new model that is alternative to the Sine model with Beverton-Holt function. Finally, we describe some aspects that were discussed in the elaboration of a talk in Biomathematics given at the “Academia Júnior de Ciências” (Junior Academy of Sciences).

Keywords

One-dimensional models; Asymptotic behavior; Fixed points; Beverton-holt model; Ricker’s model; Model of Maynard Smith-Slatkin; model of Hassel; Breast Model; Capture models; Hydra effect; Dissemination of mathematical knowledge.

Índice

| | |
|---|----|
| Introdução | 1 |
| 1 Equações às diferenças escalares | 3 |
| 1.1 Definições | 3 |
| 1.2 Estabilidade de Lyapunov e estabilidade assintótica | 5 |
| 2 Modelos de crescimento populacional | 13 |
| 2.1 Modelo de Beverton-Holt | 13 |
| 2.1.1 Derivação do modelo - versão I | 14 |
| 2.1.2 Derivação do modelo - versão II | 17 |
| 2.1.3 Comportamento assintótico | 17 |
| 2.2 Modelo de Beverton-Holt generalizado | 20 |
| 2.2.1 Derivação do modelo | 20 |
| 2.2.2 Comportamento assintótico | 21 |
| 2.3 Modelo de Ricker | 22 |
| 2.3.1 Derivação do modelo - versão I | 23 |
| 2.3.2 Derivação do modelo - versão II | 24 |
| 2.3.3 Comportamento assintótico | 25 |
| 2.4 Modelo de Ricker Modificado | 28 |
| 2.4.1 Derivação do modelo | 28 |
| 2.4.2 Comportamento assintótico | 30 |
| 2.5 Modelo de Maynard Smith-Slatkin | 32 |
| 2.5.1 Derivação do modelo | 32 |
| 2.5.2 Comportamento assintótico | 34 |
| 2.6 Modelo de Hassel | 37 |
| 2.6.1 Derivação do modelo | 37 |
| 2.6.2 Comportamento assintótico | 39 |
| 3 Modelos de captura e o efeito de hidra | 43 |
| 3.1 Efeito de hidra para um modelo de captura com função de Maynard-Smith | 43 |
| 3.2 Efeito de hidra para um modelo de captura com função de Hassel | 45 |
| 3.3 Modelo de captura de Seno | 46 |
| 3.4 Um novo modelo de captura | 49 |
| 4 Um projecto de divulgação matemática | 51 |
| 4.1 Academia Júnior de Ciências | 51 |
| 4.2 Ação de divulgação em biomatemática | 52 |
| Bibliografia | 55 |

Introdução

Os ecossistemas formam um sistema complexo onde factores biológicos, climatéricos e geológicos, juntamente com factores sociais, políticos e económicos, produzem uma série de processos ambientais que determinam a sua evolução ao longo do tempo, tornando assim a gestão de qualquer ecossistema um assunto complexo [14].

Para que se faça uma gestão eficiente nos ecossistemas, é necessário que se considerem três elementos essenciais: conhecer (ter detalhes do problema e compará-lo com os outros problemas, objectos ou condições), compreender (envolve reduzir aspectos complexos dos problemas, objectos ou condições a teorias simples de fácil interpretação) e prever (está relacionado com a organização do conhecimento adquirido ao longo do tempo e a exploração de possíveis situações futuras). Cada um destes elementos é importante para a resolução de problemas complexos relativos aos ecossistemas e nenhum resolve o problema de forma isolada. Quando bem combinados, os objectivos são alcançados e bases que direcionem a complexa relação entre a humanidade e os recursos que a natureza oferece são criadas [14]. A resolução dos problemas apresentados pelos ecossistemas, envolve estes três elementos.

Ao juntarmos dados, suposições e conhecimentos para um propósito específico estamos a criar modelos que descrevem a evolução e descrição destes fenómenos. Quanto mais simples forem os modelos, as teorias ou políticas de gestão que se proponham para o fenómeno a ser estudado, mais facilmente e detalhadamente podem ser testadas. Segundo [17], os modelos ecológicos podem assumir muitas formas quando são usados como uma ferramenta para compreender sistemas complexos, estando o grau da complexidade de um modelo dependente do objectivo pelo qual o modelo foi desenvolvido [17, 14].

De acordo com Blanco [14], os modelos podem ser utilizados para os seguintes objectivos específicos: representar variáveis e taxas de crescimento; descrever a estrutura de um ecossistema e padrões temporais e espaciais de processos ecossistémicos individuais; reconstruir o passado ou prever o comportamento futuro do ecossistema estudado; gerar e testar teorias e hipóteses ecológicas sobre a organização e funcionamento dos ecossistemas; exhibir, codificar, transferir, avaliar e interpretar o conhecimento ecológico; guiar o desenvolvimento e avaliação de políticas ambientais; facilitar a aprendizagem coletiva e resolver disputas (ver Morton [15] e Beven [16]); e educar e ensinar conceitos ecológicos.

Assim, em ecologia, a modelação matemática conheceu sua evolução através de diferentes níveis hierárquicos: população, comunidade e ecossistema. Estes níveis estão intimamente ligados a factores biológicos, climatéricos e geológicos, bem como a factores sociais, políticos e económicos. Estes factores levam à criação de modelos específicos que descrevem a evolução ou a dinâmica de cada espécie ou população a ser estudada.

Os modelos, para além de fazerem uma descrição simplificada ou abstrata da realidade, também permitem fazer previsões. Por serem uma simplificação ou abs-

tração da realidade, os modelos incluem parâmetros que quantificam algumas das características do fenómeno. É muito importante manter um equilíbrio entre a simplicidade que se pretende ter num modelo e o detalhe com que ele descreve a realidade. Assim, ao acrescentar parâmetros que descrevam com maior detalhe a situação, tornando o modelo mais complexo, deve haver a preocupação de não perder a essência dos modelos, mantendo-os perceptíveis.

Os primeiros modelos aplicados à dinâmica de populações foram o de Malthus (1798), usado para prever o crescimento populacional de peixes, e o de crescimento logístico de Verhulst (1828), um modelo muito estudado no século XX. Um outro modelo muito importante que surgiu no início do século XX foi o modelo de predador-presa de Lotka-Volterra (1925). Em 1934, Gause usou estes modelos como hipótese nos seus trabalhos de laboratório. Em 1969 Odum atribuiu 24 características quantificáveis aos ecossistemas que permitem comparar os estágios de maturidade das espécies [13].

Neste trabalho faremos o estudo de alguns modelos ecológicos unidimensionais clássicos como o de Beverton-Holt (1975), Ricker (1954), Maynard Smith-Slatkin (1973) e Hassel (1975). Vamos derivar estes modelos de um ponto de vista biológico e estudaremos o comportamento assintótico dos mesmos. Utilizaremos ainda alguns destes modelos para construir outros que incluam o efeito da captura na dinâmica. Para os modelos de captura obtidos, estaremos particularmente interessados em discutir um efeito matemático aparentemente paradoxal: o efeito de Hidra.

Este trabalho tem quatro capítulos. No primeiro capítulo apresentam-se algumas definições e teoremas que servem de base para o estudo da estabilidade assintótica dos modelos apresentados. No segundo capítulo são apresentados os modelos de Beverton-Holt, Ricker, Maynard Smith-Slatkin e Hassel, sua derivação e o estudo do comportamento assintótico. Serão ainda considerados modificações dos modelos de Beverton-Holt e Ricker. No capítulo seguinte, introduzem-se os modelos de captura e discute-se o efeito de Hidra. Nos modelos de captura, a dinâmica será dada por uma função que se obtém como composição de funções: uma das funções representa a dinâmica da espécie sem captura e a outra representa a captura. Consideraremos de seguida uma generalização destes modelos de captura: o modelo de Seno. Ainda neste capítulo, é derivado um novo modelo que é alternativo ao modelo de Seno com função de Beverton-Holt. Por fim, no último capítulo faz-se a descrição de alguns aspectos que foram considerados na preparação de uma apresentação relacionada com modelos discretos em Biomatemática, realizada no âmbito da Academia Júnior de Ciências.

Capítulo 1

Equações às diferenças escalares

Neste capítulo vamos apresentar as definições e resultados que utilizaremos no estudo das equações que surgem nos modelos que discutiremos.

1.1 Definições

Começamos por introduzir o conceito de equação às diferenças, bem como algumas definições relacionadas.

Definição 1.1.1. Designaremos por equação às diferenças de primeira ordem uma equação da forma

$$x_{n+1} = f(n, x_n), \quad (1.1)$$

onde f é uma dada função. Se f for da forma $f(n, x) = g(x)$ (ou seja, f não depende explicitamente de n), dizemos que a equação é autónoma. Caso contrário a equação diz-se não-autónoma.

Definição 1.1.2. Uma equação às diferenças de primeira ordem diz-se linear se é uma equação da forma $x_{n+1} = a_n x_n + b_n$ (ou seja, $f(n, x) = a_n x + b_n$), onde (a_n) e (b_n) são sucessões de números reais. Uma equação que não é linear diz-se não linear. Se existem $a, b \in \mathbb{R}$ tais que $a_n = a$ e $b_n = b$ para todo o $n \in \mathbb{N}$, obtemos uma equação da forma $x_{n+1} = ax_n + b$ que se diz equação linear autónoma. Se $b_n = 0$ obtemos a equação $x_{n+1} = a_n x_n$ que se designa por equação linear homogénea e se $b_n \neq 0$ para algum n a equação $x_{n+1} = a_n x_n + b_n$ diz-se linear não homogénea.

Neste trabalho vamos considerar apenas equações às diferenças de primeira ordem autónomas. Mais concretamente, dado $X \subseteq \mathbb{R}$ e uma função $f : X \rightarrow X$, consideraremos equações às diferenças autónomas:

$$x_{n+1} = f(x_n). \quad (1.2)$$

Estas equações podem ser interpretadas como ferramentas que nos permitem estudar a evolução dos estados de um sistema por aplicação sucessiva de uma lei, dada pela função f que permanece imutável ao longo do tempo (o qual é discreto e identificado com \mathbb{N}_0). Mais concretamente, dado um estado inicial do sistema, $x_0 \in X$, podemos

obter os estados restantes aplicando f sucessivamente:

$$\begin{aligned} x_1 &= f(x_0) \\ x_2 &= f(x_1) = f(f(x_0)) = f^2(x_0) \\ x_3 &= f(x_2) = f(f(x_1)) = f(f(f(x_0))) = f^3(x_0) \\ &\vdots \qquad \qquad \qquad \vdots \qquad \qquad \qquad \vdots \\ x_k &= f(x_{k-1}) = f(f(\cdots f(x_0)\cdots)) = f^k(x_0) \\ &\vdots \qquad \qquad \qquad \vdots \qquad \qquad \qquad \vdots \end{aligned}$$

onde se usa a notação $f^k = \underbrace{f \circ f \circ \cdots \circ f}_{k \text{ vezes}}$.

Muitas vezes, no que se segue, designaremos uma sequência $(x_n)_{n \in \mathbb{N}_0}$ simplesmente por (x_n) . Tal não causa confusão pois no nosso contexto o primeiro termo será sempre x_0 , isto é começará sempre no tempo $n = 0$.

Definição 1.1.3. Uma sucessão (x_n) , diz-se solução de uma equação às diferenças se, para todos os valores de n , x_n satisfaz a equação.

Definição 1.1.4. Designa-se por solução geral de uma equação às diferenças de ordem 1, a família de todas as soluções (x_n) da equação.

A solução geral de uma equação às diferenças linear de ordem 1 depende de uma constante arbitrária C . Para obter, a partir da solução geral, uma solução particular, basta determinar o valor da constante C , o que pode ser conseguido explicitando o valor da solução particular num determinado ponto. Quando explicitamos o valor da solução no ponto inicial dizemos que temos uma condição inicial.

Definição 1.1.5. Fixada uma equação às diferenças autónoma (1.2), o conjunto de todas as iterações positivas de f num ponto x_0 , $\{f^n(x_0) : n \geq 0\}$, diz-se a órbita positiva de x_0 e denota-se por $\mathcal{O}^+(x_0)$. Quando f é invertível, podemos ainda definir a órbita negativa de x_0 por $\mathcal{O}^-(x_0) = \{f^n(x_0) : n \leq 0\}$ e a órbita de x_0 por $\mathcal{O}(x_0) = \mathcal{O}^+(x_0) \cup \mathcal{O}^-(x_0)$.

Nas equações às diferenças (1.1), em particular nas equações autónomas (1.2), os pontos fixos da função f são fundamentais uma vez que estão associados às soluções constantes da equação.

Definição 1.1.6. Diz-se que um ponto $x_p \in X$ é um ponto fixo da função $f : X \rightarrow X$ se $f(x_p) = x_p$.

Note-se que, se x_p é um ponto fixo da função f em (1.2), então, para todo o $k \in \mathbb{N}$,

$$f^k(x_p) = f^{k-1}(f(x_p)) = f^{k-1}(x_p) = \cdots = x_p.$$

Assim, se $x_p \in X$ é um ponto fixo da função f em (1.2), a órbita positiva de x_p é $\mathcal{O}^+(x_p) = \{x_p\}$. Um ponto fixo de f , x_p , diz-se um ponto de equilíbrio da equação (1.2).

Definição 1.1.7. Dado $m \in \mathbb{N}$, a órbita positiva de x_0 diz-se periódica de período m (ou um ciclo de período m) se $f^m(x_0) = x_0$.

Deste modo, uma solução associada a uma órbita periódica de período k repete-se a cada intervalo de tempo de comprimento k :

$$x_0, x_1, x_2, \dots, x_{k-1}, x_0, x_1, x_2, \dots, x_{k-1}, x_0, x_1, x_2, \dots$$

Por outras palavras, se x_0 é um ponto periódico de período k então a sua órbita positiva é o conjunto $\mathcal{O}^+(x_0) = \{x_0, x_1, \dots, x_{k-1}\}$.

Definição 1.1.8. Dado $m \in \mathbb{N}$, a órbita positiva de x_0 diz-se eventualmente periódica de período m (ou um ciclo eventual de período m) se existe $k \in \mathbb{N}_0$ tal que $f^m(x_k) = x_k$.

Um ponto eventualmente periódico de período m , x_0 , pode não ser periódico mas existe $k \in \mathbb{N}_0$ tal que $f^k(x_0) = y_0$ é um ponto periódico de período m :

$$x_0, x_1, \dots, x_{k-1}, y_0, y_1, \dots, y_{m-1}, y_0, y_1, \dots, y_{m-1}, \dots, y_0, y_1, \dots, y_{m-1}, \dots$$

Na situação acima, a órbita positiva de x_0 é

$$\mathcal{O}^+(x_0) = \{x_0, x_1, \dots, x_{k-1}, y_0, y_1, \dots, y_{m-1}\}$$

e $f^k(x_0) = y_0$ é um ponto periódico de período m :

$$y_0, y_1, \dots, y_{m-1}, y_0, y_1, \dots, y_{m-1}, \dots, y_0, y_1, \dots, y_{m-1}, \dots$$

1.2 Estabilidade de Lyapunov e estabilidade assintótica

Nesta secção, vamos agora apresentar os conceitos de estabilidade mais usados no estudo das equações às diferenças autónomas e os resultados que nos servirão de base para o estudo da estabilidade dos modelos que consideraremos nas secções seguintes.

Definição 1.2.1. Um ponto de equilíbrio x_p da equação (1.2) diz-se:

- a) Estável se para todo o $\varepsilon > 0$ existe $\delta > 0$ tal que, para toda a condição inicial x_0 e para todo o $n \in \mathbb{N}$,

$$|x_0 - x_p| < \delta \Rightarrow |f^n(x_0) - x_p| < \varepsilon.$$

- b) Semi-estável à direita se para todo o $\varepsilon > 0$ existe $\delta > 0$ tal que, para toda a condição inicial x_0 temos, para todo o $n \in \mathbb{N}$,

$$0 < x_0 - x_p < \delta \Rightarrow |f^n(x_0) - x_p| < \varepsilon.$$

- c) Semi-estável à esquerda se para todo o $\varepsilon > 0$ existe $\delta > 0$ tal que, para toda a condição inicial x_0 temos, para todo o $n \in \mathbb{N}$,

$$-\delta < x_0 - x_p < 0 \Rightarrow |f^n(x_0) - x_p| < \varepsilon.$$

- d) Instável se existe $\varepsilon > 0$ tal que para todo o $\delta > 0$, existe uma condição inicial x_0 e $n \in \mathbb{N}$, tal que $|x_0 - x_p| < \delta$ e $|f^n(x_0) - x_p| > \varepsilon$.

e) Atrator se existe $\eta > 0$ tal que, para toda a condição inicial x_0 temos

$$|x_0 - x_p| < \eta \Rightarrow \lim_{n \rightarrow \infty} f^n(x_0) = x_p.$$

f) Globalmente atrator em A se para toda a condição inicial x_0 tal que $x_0 \in A$ temos $\lim_{n \rightarrow \infty} f^n(x_0) = x_p$.

g) Assintoticamente estável se for estável e atrator.

h) Globalmente assintoticamente estável em A se for estável e globalmente atrator em A .

Se f está definida num intervalo $[a, b]$ e a é ponto fixo semi-estável à direita então é ponto fixo estável. De igual modo, se f está definida num intervalo $[a, b]$ e b é ponto fixo semi-estável à esquerda então é ponto fixo estável.

De seguida apresentamos dois resultados fundamentais para a análise da estabilidade local de pontos fixos. No primeiro caso consideramos a situação em que $|f'(x^*)| \neq 1$, situação em que o ponto fixo se designa por ponto fixo hiperbólico.

Teorema 1.2.2. Seja $f : [a, b] \rightarrow [a, b]$ e x^* um ponto de equilíbrio da equação $x_{n+1} = f(x_n)$. Seja ainda f diferenciável em $[a, b]$ com f' contínua em x^* . Temos:

a) se $|f'(x^*)| < 1$ então x^* é assintoticamente estável;

b) se $|f'(x^*)| > 1$, tem-se que x^* é instável.

Demonstração. Suponhamos que $|f'(x^*)| < 1$ e seja $C > 0$ tal que $|f'(x^*)| < C < 1$. Como f' é contínua em x^* , para todo o $\varepsilon > 0$, existe $\delta > 0$ tal que, para todo o $x \in [a, b]$ temos

$$|x - x^*| < \delta \Rightarrow |f'(x) - f'(x^*)| < \varepsilon,$$

ou seja,

$$x \in]x^* - \delta, x^* + \delta[\Rightarrow f'(x) \in]f'(x^*) - \varepsilon, f'(x^*) + \varepsilon[.$$

Deste modo

$$-C - \varepsilon < f'(x^*) - \varepsilon < f'(x) < f'(x^*) + \varepsilon < C + \varepsilon.$$

Concluimos que se f é continuamente diferenciável em x^* existem $\delta > 0$ e $M \in]0, 1[$ (podemos tomar $M = C + \varepsilon$) tal que

$$|f'(x)| < M < 1 \quad \text{para todo o } x \in]x^* - \delta, x^* + \delta[.$$

Por outro lado, como f é diferenciável em $]x^* - \delta, x^* + \delta[$, pelo teorema de Lagrange, existe um $c \in]x^* - \delta, x^* + \delta[$ tal que

$$|f(x) - f(x^*)| = |f'(c)||x - x^*| \leq M|x - x^*| \tag{1.3}$$

Seja agora $x_0 \in]x^* - \delta, x^* + \delta[$ e (x_n) a solução correspondente à condição inicial x_0 . De acordo com (1.3), temos

$$|x_1 - x^*| = |f(x_0) - f(x^*)| \leq M|x_0 - x^*| < |x_0 - x^*|.$$

Conclui-se que $x_1 \in]x^* - \delta, x^* + \delta[$ e conseqüentemente

$$|x_2 - x^*| = |f(x_1) - f(x^*)| \leq M|x_1 - x^*| \leq M^2|x_0 - x^*| \leq |x_0 - x^*|.$$

Deste modo $x_2 \in]x^* - \delta, x^* + \delta[$. Procedendo por indução, concluímos que $x_{n-1} \in]x^* - \delta, x^* + \delta[$ e

$$|x_n - x^*| \leq M^n|x_0 - x^*|, \quad (1.4)$$

para todo o $n \in \mathbb{N}$. Seja $\varepsilon > 0$ e tomemos $\delta = \varepsilon$. Tem-se que, se $|x_0 - x^*| < \delta = \varepsilon$ então, por (1.4), obtemos

$$|x_n - x^*| \leq M^n|x_0 - x^*| \leq |x_0 - x^*| < \delta = \varepsilon.$$

Logo x^* é estável. Por outro lado, ainda por (1.4), temos

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} |x_n - x^*| \leq \lim_{n \rightarrow +\infty} M^n|x_0 - x^*| = 0.$$

Como

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} |x_n - x^*| = 0 \Leftrightarrow \lim_{n \rightarrow +\infty} (x_n - x^*) = 0 \Leftrightarrow \lim_{n \rightarrow +\infty} x_n = \lim_{n \rightarrow +\infty} x^* \Leftrightarrow \lim_{n \rightarrow +\infty} x_n = x^*$$

chegamos à conclusão de que x^* é atrator. Sendo atrator e estável, concluímos que é assintoticamente estável. Obtemos a).

Suponhamos agora que $|f'(x^*)| > 1$. Temos as possibilidades $f'(x^*) > 1$ ou $f'(x^*) < -1$. Seja $C > 1$ tal que $f'(x^*) > C > 1$ ou $f'(x^*) < -C < -1$. Como f é continuamente diferenciável em x^* , temos que f' é contínua em x^* e logo, para todo o $\varepsilon > 0$, existe $\delta > 0$ tal que, para todo o $x \in [a, b]$, temos

$$|x - x^*| < \delta \Rightarrow |f'(x) - f'(x^*)| < \varepsilon$$

e deste modo

$$f'(x) > f'(x^*) - \varepsilon > C - \varepsilon \quad \text{ou} \quad f'(x) < f'(x^*) + \varepsilon < -C + \varepsilon.$$

Concluímos que, se f é continuamente diferenciável em x^* , existem $\delta > 0$ e $M > 1$ (podemos tomar $M = C - \varepsilon$) tal que

$$|f'(x)| > M > 1 \quad \text{para todo o } x \in]x^* - \delta, x^* + \delta[. \quad (1.5)$$

Seja $x_0 \in]x^* - \delta, x^* + \delta[$. Como f é contínua, de acordo com (1.5) e com o teorema de Lagrange, existe um $c \in]x^* - \delta, x^* + \delta[$, tal que

$$|x_1 - x^*| = |f(x_0) - f(x^*)| = |f'(c)||x_0 - x^*| > M|x_0 - x^*| > |x_0 - x^*|.$$

de modo análogo se $x_1 \in]x^* - \delta, x^* + \delta[$, temos

$$|x_2 - x^*| > M|x_1 - x^*| > M^2|x_0 - x^*| > |x_0 - x^*|,$$

e, de um modo geral, se $x_{n-1}, \dots, x_1 \in]x^* - \delta, x^* + \delta[$, então

$$|x_n - x^*| > M^n|x_0 - x^*|.$$

Assim, como $\lim_{n \rightarrow +\infty} M^n = +\infty$, existe $m \in \mathbb{N}$ tal que x_m não pertence ao intervalo $]x^* - \delta, x^* + \delta[$.

Então, se tomarmos $\varepsilon = \delta$, dado $\delta > 0$ e $x_0 \in]x^* - \delta, x^* + \delta[$ temos que existe $m \in \mathbb{N}$ tal que x_m não pertence ao intervalo $]x^* - \delta, x^* + \delta[$. Logo x^* é instável. Obtemos b). \square

O Teorema seguinte permite concluir sobre a estabilidade de um ponto fixo em algumas situações em que a derivada é 1, desde que a função seja três vezes derivável com terceira derivada contínua.

Teorema 1.2.3. Seja $f : [a, b] \rightarrow [a, b]$ e x^* um ponto de equilíbrio da equação $x_{n+1} = f(x_n)$. Seja ainda f três vezes diferenciável em $[a, b]$ com f''' contínua em x^* . Se $f'(x^*) = 1$, tem-se que

- a) se $x^* \in]a, b[$ e $f''(x^*) \neq 0$ ou ainda $x^* = a$ e $f''(x^*) > 0$ ou $x^* = b$ e $f''(x^*) < 0$, o ponto x^* é instável; além disso, se $f''(x^*) > 0$, o ponto x^* é semi-estável à esquerda e se $f''(x^*) < 0$, o ponto x^* é semi-estável à direita;
- b) se $f''(x^*) = 0$ e $f'''(x^*) > 0$ então x^* é instável;
- c) se $f''(x^*) = 0$ e $f'''(x^*) < 0$ então x^* é assintoticamente estável.

Demonstração. Seja $x^* \in]a, b[$ e sejam $|f'(x^*)| = 1$ e $f''(x^*) \neq 0$. Se $f''(x^*) < 0$, o gráfico tem a concavidade voltada para baixo e se $f''(x^*) > 0$, o gráfico tem a concavidade voltada para cima. Suponhamos primeiro que $f''(x^*) < 0$. Como f'' é contínua em x^* , para todo o $\varepsilon > 0$ suficientemente pequeno, se $x \in]x^* - \varepsilon, x^*[$, então $f'(x) > 1$. Seja $M > 1$ tal que $f'(x) \geq M > 1$ para todo o $x \in]x^* - \varepsilon, x^*[$. Dado $x_0 \in]x^* - \varepsilon, x^*[$, pelo teorema de Lagrange, existe $c \in]x^* - \varepsilon, x^*[$ tal que

$$x_1 - x^* = f(x_0) - f(x^*) = f'(c)(x_0 - x^*) \leq M(x_0 - x^*) < x_0 - x^*$$

(note que $x_0 - x^* < 0$). Se $x_1 \in]x^* - \varepsilon, x^*[$, então

$$x_2 - x^* \leq M(x_1 - x^*) \leq M^2(x_0 - x^*) < x_0 - x^*.$$

De um modo geral, se $x_1, \dots, x_{n-1} \in]x^* - \varepsilon, x^*[$, então

$$x_n - x^* \leq M^n(x_0 - x^*),$$

para todo o $n \in \mathbb{N}$. Assim, como $\lim_{n \rightarrow +\infty} M^n = +\infty$, existe $m \in \mathbb{N}$ tal que $x_m < x^* - \varepsilon$ e logo não pertence no intervalo $]x^* - \varepsilon, x^* + \varepsilon[$. Assim x^* é instável.

Supomos agora que $f''(x^*) > 0$. Tal como anteriormente, uma vez que f'' é contínua em x^* , para todo o $\varepsilon > 0$ suficientemente pequeno, se $x \in]x^*, x^* + \varepsilon[$, então $f'(x) > 1$. Seja $M > 1$ tal que $f'(x) \geq M > 1$ para todo o $x \in]x^*, x^* + \varepsilon[$. Dado $x_0 \in]x^*, x^* + \varepsilon[$, pelo teorema de Lagrange, existe $c \in]x^*, x^* + \varepsilon[$ tal que

$$x_1 - x^* = f(x_0) - f(x^*) = f'(c)(x_0 - x^*) \geq M(x_0 - x^*) > x_0 - x^* > 0$$

Mais uma vez, se $x_1 \in]x^*, x^* + \varepsilon[$, então $x_2 - x^* \geq M^2(x_0 - x^*) > x_0 - x^*$. De um modo geral, se $x_1, \dots, x_{n-1} \in]x^*, x^* + \varepsilon[$, então $x_n - x^* \geq M^n(x_0 - x^*)$, para todo o $n \in \mathbb{N}$. Deste modo, como $\lim_{n \rightarrow +\infty} M^n = +\infty$, existe $m \in \mathbb{N}$ tal que $x_m > x^* + \varepsilon$ e logo não pertence no intervalo $]x^* - \varepsilon, x^* + \varepsilon[$. Mais uma vez concluímos que x^* é instável. Obtemos a afirmação em a), relativa ao caso em que $x^* \in]a, b[$. As restantes afirmações de a) recorrem a argumentos semelhantes aos da alínea a) do Teorema 1.2.2.

Suponhamos agora que $f''(x^*) = 0$ e $f'''(x^*) > 0$. Usando a série de Taylor em torno do ponto x^* , teremos

$$f(x) = f(x^*) + f'(x^*)(x - x^*) + f''(x^*)\frac{(x - x^*)^2}{2!} + f'''(x^*)\frac{(x - x^*)^3}{3!} + r(x).$$

Uma vez que $f(x^*) = x^*$, $f'(x^*) = 1$ e $f''(x^*) = 0$, obtemos pela igualdade acima

$$f(x) = x + f'''(x^*) \frac{(x - x^*)^3}{3!} + r(x). \quad (1.6)$$

De acordo com (1.6), no intervalo $]x^* - \varepsilon, x^*[$ temos $f(x) < x$ e no intervalo $]x^*, x^* + \varepsilon[$ temos $f(x) > x$. Basta agora notar que dado $x_0 \in]x^* - \varepsilon, x^*[$ temos

$$f(x_0) - x^* < x_0 - x^*$$

e logo

$$|f(x_0) - x^*| > |x_0 - x^*|.$$

Concluimos que, se $f(x_0) \in]x^* - \varepsilon, x^*[$, então está no intervalo $]x^* - \varepsilon, x_0]$. Pelo Teorema de Weierstrass, atendendo a que f é contínua, concluimos que existe $M > 1$ tal que, se $f(a) \in [x^* - \varepsilon, x_0]$, então

$$|f(a) - x^*| > M|a - x^*|.$$

Em particular, se $f(x_0) \in [x^* - \varepsilon, x_0]$, então

$$|f(x_0) - x^*| > M|x_0 - x^*|.$$

Notamos agora que, se $f(x_1) = f(f(x_0)) \in]x^* - \varepsilon, x^*[$, então

$$|f(x_1) - x^*| > M|x_1 - x^*| = M|f(x_0) - x^*| > M^2|x_0 - x^*|$$

e $f(x_1) \in]x^* - \varepsilon, x_0]$. Iterando o procedimento, concluimos que, se $f(x_k) \in]x^* - \varepsilon, x^*[$, então

$$|f(x_k) - x^*| > M^{k+1}|x_0 - x^*|$$

e $f(x_k) \in]x^* - \varepsilon, x_0]$. Como $M^k \rightarrow +\infty$ quando $k \rightarrow +\infty$, concluimos que existe $k_0 \in \mathbb{N}$ tal que $f^{k_0}(x_0) \in]-\infty, x^* - \varepsilon[$. Concluimos que x^* é instável e temos b). Note-se que, neste caso, teríamos concluído o mesmo se tivessemos considerado o intervalo $]x^*, x^* + \varepsilon[$.

Suponhamos agora que $f''(x^*) = 0$ e $f'''(x^*) < 0$. Usando a série de Taylor em torno do ponto x^* , obtemos de novo a igualdade (1.6), sendo agora $f'''(x^*) < 0$. Assim, no intervalo $]x^* - \varepsilon, x^*[$ temos $f(x) > x$ e no intervalo $]x^*, x^* + \varepsilon[$ temos $f(x) < x$. Dado $x_0 \in]x^* - \varepsilon, x^*[$ temos

$$f(x_0) - x^* > x_0 - x^* \quad \Leftrightarrow \quad x^* - f(x_0) < x^* - x_0 = |x^* - x_0|$$

e dado $x_0 \in]x^*, x^* + \varepsilon[$ temos $f(x_0) - x^* < x_0 - x^* = |x^* - x_0|$. Logo

$$|x^* - f(x_0)| < |x^* - x_0|.$$

Pelo Teorema de Weierstrass, atendendo a que f é contínua, concluimos que existe $M_0 < 1$ tal que $|x^* - f(x_0)| < M_0|x^* - x_0|$ sempre que

$$x_0 \in]x^* - \varepsilon, x^* - \varepsilon/2[\cup]x^* + \varepsilon/2, x^* + \varepsilon[$$

Argumentos semelhantes aos anteriores mostram que, ao fim de algum tempo, um determinado ponto da órbita de x_0 está no intervalo $]x^* - \varepsilon/2, x^* + \varepsilon/2[$ e a partir desse instante todos os pontos estão nesse intervalo. Procedendo iterativamente, concluimos que, para todo o $n \in \mathbb{N}$ existe um $k \in \mathbb{N}$ tal que, sendo (x_n) a solução com condição inicial x_0 , temos que $x_m \in]x^* - \varepsilon/n, x^* + \varepsilon/n[$ para todo o $n > k$. É fácil verificar que isto permite concluir que temos c). \square

Consideramos agora a estabilidade de um ponto fixo em algumas situações em que a derivada é -1 , desde que a função seja três vezes derivável com terceira derivada contínua.

Teorema 1.2.4. Seja $f : [a, b] \rightarrow [a, b]$ e x^* um ponto de equilíbrio da equação $x_{n+1} = f(x_n)$. Seja ainda f três vezes diferenciável em x^* com f''' contínua em x^* . Se $f'(x^*) = -1$, tem-se que:

- a) se $-2f'''(x^*) - 3[f''(x^*)]^2 < 0$ então x^* é assintoticamente estável;
- b) se $-2f'''(x^*) - 3[f''(x^*)]^2 > 0$ então x^* é instável.

Demonstração. Seja $f'(x^*) = -1$. Consideremos a equação $x_{n+1} = f(f(x_n))$. Claramente, x^* é um ponto de equilíbrio desta equação, uma vez que $f(f(x^*)) = f(x^*) = x^*$. Além disso, é imediato que se x^* for assintoticamente estável para a equação anterior também o é para a equação $x_{n+1} = f(x_n)$. Identicamente, se for instável para $x_{n+1} = f(f(x_n))$ então também é instável para $x_{n+1} = f(x_n)$.

Vamos então recorrer ao Teorema 1.2.3 para estudar a estabilidade do ponto fixo x^* da equação $x_{n+1} = f(f(x_n))$. Temos

$$(f \circ f)'(x) = f'(f(x))f'(x) \quad \Rightarrow \quad (f \circ f)'(x^*) = f'(x^*)f'(x^*) = (-1)^2 = 1.$$

Por outro lado

$$(f \circ f)''(x) = (f'(f(x))f'(x))' = f''(f(x))(f'(x))^2 + f'(f(x))f''(x)$$

e logo

$$(f \circ f)''(x^*) = f''(x^*)(f'(x^*))^2 + f'(x^*)f''(x^*) = f''(x^*)(-1)^2 - f''(x^*) = 0.$$

Temos ainda

$$\begin{aligned} (f \circ f)'''(x) &= (f''(f(x))(f'(x))^2 + f'(f(x))f''(x))' \\ &= f'''(f(x))(f'(x))^3 + 2f''(f(x))f'(x)f''(x) + f''(f(x))f'(x)f''(x) + f'(f(x))f'''(x) \\ &= f'''(f(x))(f'(x))^3 + 3f''(f(x))f'(x)f''(x) + f'(f(x))f'''(x) \end{aligned}$$

e portanto

$$\begin{aligned} (f \circ f)'''(x^*) &= f'''(x^*)(f'(x^*))^3 + 3[f''(x^*)]^2 f'(x^*) + f'(x^*)f'''(x^*) \\ &= f'''(x^*)(-1)^3 + 3[f''(x^*)]^2(-1) + (-1)f'''(x^*) \\ &= -2f'''(x^*) - 3[f''(x^*)]^2. \end{aligned}$$

Deste modo, se $-2f'''(x^*) - 3[f''(x^*)]^2 > 0$, concluímos de b) no Teorema 1.2.3 que o ponto de equilíbrio x^* é instável e, se $-2f'''(x^*) - 3[f''(x^*)]^2 < 0$, concluímos de c) no Teorema 1.2.3 que o ponto de equilíbrio x^* é assintoticamente estável. \square

Para se fazer o estudo da estabilidade local dos modelos que posteriormente serão apresentados, necessitaremos do seguinte teorema que se encontra em [12].

Teorema 1.2.5 (Teorema 9.7 de [12]). Dada uma função $f :]0, +\infty[\rightarrow]0, +\infty[$, consideremos a equação $x_{n+1} = f(x_n)$ e suponhamos que:

- a) f é contínua;

Modelos Ecológicos Unidimensionais

- b) f e f^2 têm no máximo um ponto fixo;
- c) $x \mapsto f(x)/x$ é estritamente decrescente.

Então, verificam-se as seguintes afirmações:

- 1) se $\lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{f(x)}{x} \geq 1$ todas as soluções da equação convergem para ∞ ;
- 2) se $\lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{f(x)}{x} \leq 1$ todas as soluções da equação convergem para zero;
- 3) se $\lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{f(x)}{x} < 1 < \lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{f(x)}{x}$, existe um único ponto fixo de f que é globalmente atrator.

Capítulo 2

Modelos de crescimento populacional

Neste capítulo, serão derivados, a partir de pressupostos biológicos, e estudados alguns modelos discretos da dinâmica das populações. Estes modelos descrevem a evolução no tempo do número de indivíduos de uma população sob o efeito da mortalidade e natalidade.

Muitas vezes um determinado modelo matemático pode descrever diferentes situações biológicas. Ainda que o fenómeno biológico descrito seja o mesmo, muitas vezes é possível chegar às equações de várias formas distintas. Por isso, para alguns dos modelos, são apresentadas derivações distintas que podem ou não corresponder a situações biológicas distintas. O estudo matemático dos modelos obtidos centra-se na discussão do comportamento assintótico das soluções, recorrendo aos resultados estudados no Capítulo 1.

2.1 Modelo de Beverton-Holt

Começamos a análise dos vários modelos populacionais com o modelo de Beverton-Holt. Este modelo foi proposto em 1957 por Raymond Beverton e Sydney Holt, dois biólogos pioneiros em estudos relacionados com gestão das pescas, no livro [2], escrito entre os anos 1947 e 1953, e é adequado para descrever a evolução do número de indivíduos em populações de peixes que se reproduzem uma única vez ao longo do seu ciclo de vida. Como exemplo de uma tal espécie de peixe podemos citar o salmão do pacífico (salmo salar) [10], espécie amplamente estudada por Beverton e Holt. Algumas das características do salmão do pacífico, em particular o facto das sucessivas gerações de salmões não se sobreporem, sendo o tamanho de cada nova geração uma função do tamanho da geração anterior, fazem com que o modelo de Beverton-Holt se adapte especialmente bem à dinâmica associada a esta espécie [10].

O modelo de Beverton-Holt constitui um exemplo de um modelo de stock e recrutamento. O stock corresponde à fracção da população no seio da qual a reprodução ocorre (S) e o conjunto dos recrutados (os que passaram pelo processo de recrutamento) à fracção da população que atingiu uma certa idade ou tamanho (R). Os modelos de stock e recrutamento podem ser classificados em modelos independentes da densidade, quando R/S é constante e dependentes da densidade caso contrário. No caso em que R/S depende da densidade, costumam particularizar-se os casos dos modelos compensatórios em que R/S diminui apenas para valores elevados de S , dos modelos sobrecompensatórios em que R/S diminui com o aumento de S e dos modelos depensatórios em que R/S diminui quando S cai abaixo de

certo nível (fenómeno conhecido na literatura como efeito de Allee). Os vários tipos de modelos referidos anteriormente são adequados para descrever situações diversas. Por exemplo, os modelos sobrecompensatórios são adequados para descrever situações em que epidemias surgem na população em consequência de uma elevada densidade populacional.

No caso do salmão do pacífico, o recrutamento depende da densidade da população que se tem de confrontar com recursos escassos. Um modelo para descrever a evolução desta população deve ainda ter em conta que a competição juvenil leva a uma taxa de mortalidade que depende em cada momento do número de peixes e em que os predadores estão sempre presentes. O modelo de Beverton-Holt é apropriado neste caso se houver um limite à disponibilidade de alimento (ou espaço) ou se os predadores puderem reagir a mudanças na disponibilidade de presas [10].

Existe uma vasta literatura onde o modelo de Beverton-Holt tem sido utilizado para modelar a evolução de populações. A título de exemplo, referimos um estudo de 2007, publicado na Revista Brasileira de Zoologia [8] onde o modelo de Beverton-Holt foi usado para descrever a evolução de quatro espécies de grandes bagres da bacia do rio Cutabá, Pantanal: o Barbado, o Cachara, o Jaú e o Pintado. Com base no modelo de Beverton-Holt foi possível estimar o rendimento potencial do stock em função da mortalidade por pesca e da primeira captura. Verificou-se no estudo referido que havia sobrepesca destas espécies no rio Cutabá.

Nesta secção consideraremos duas derivações distintas do modelo de Beverton-Holt, as quais correspondem a hipóteses distintas sobre a população. Tal como noutros modelos que se estudam nas secções seguintes, em ambas as derivações se assume que a reprodução acontece instantaneamente no fim de cada período. Na primeira derivação vemos a população entre períodos reprodutivos como um grupo homogéneo sujeito a uma determinada mortalidade e assumimos que, da população que chega ao período reprodutivo dando origem a descendentes, uma determinada fração sobrevive a esse período. Na outra derivação dividimos a população nos adultos e nos juvenis e assumimos que os adultos atacam outros adultos, sendo a mortalidade entre períodos reprodutivos uma consequência disso. Assumimos ainda que todos os adultos morrem após o período reprodutivo. A primeira derivação considerada baseia-se em [12] e a segunda em [4].

2.1.1 Derivação do modelo - versão I

Para deduzirmos o modelo de Beverton-Holt, vamos considerar a evolução de uma dada população ao longo de um ano, mais concretamente, consideraremos a evolução entre o n -ésimo ano e o $(n + 1)$ -ésimo ano, para um determinado $n \in \mathbb{N}$. Consideramos que no período $]n, n + 1[$, a população está sujeita apenas à mortalidade (que está diretamente relacionada com a densidade da população) e que, instantaneamente quando $t = n + 1$, acontece a reprodução. Assume-se que a evolução da população sujeita apenas à mortalidade é dada por uma equação diferencial da forma

$$N' = -\mu(N)N, \quad (2.1)$$

onde N designa o número de indivíduos da população.

Para que a equação (2.1) possa descrever a evolução de uma população sujeita apenas à mortalidade, é necessário que se verifiquem as seguintes condições:

C1) se $N(t_0) \geq 0$ então $N(t) \geq 0$ para todo o $t \geq t_0$;

C2) $t \mapsto N(t)$ é decrescente em t ;

C3) $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = 0$.

Assumindo que $\mu(N) = \mu_0 + mN$, para alguns $\mu_0, m > 0$, a equação (2.1) fica

$$N' = -(\mu_0 + mN)N.$$

Designando por x_n o tamanho da população no início do período $[n, n + 1]$, imediatamente após a reprodução, podemos determinar o número de indivíduos da população no final deste período e imediatamente antes da reprodução. Basta para isso resolver a equação diferencial

$$\begin{cases} N' = -(\mu_0 + mN)N \\ N(n) = x_n \end{cases} \quad (2.2)$$

e determinar $N(n + 1)$.

No instante em que acontece a reprodução, a população $N(n + 1)$ varia instantaneamente, havendo assim novos nascimentos com probabilidade de sobreviver, bem como adultos que sobrevivem à época reprodutiva. Designando por p a probabilidade de sobreviver à época reprodutiva per capita e por b o número médio de descendentes viáveis per capita, concluímos que a população no final do período $[n, n + 1]$, imediatamente a seguir à reprodução, é

$$x_{n+1} = (p + b)N(n + 1). \quad (2.3)$$

Para determinar x_{n+1} , começamos por resolver a equação (2.2). Para tal, integrando ambos os membros da equação diferencial, obtemos

$$-\int_n^{n+1} \frac{N'(t)}{(\mu_0 + mN(t))N(t)} dt = \int_n^{n+1} 1 dt$$

e, fazendo a mudança de variável $y = N(t)$ no membro esquerdo, obtemos

$$-\int_{N(n)}^{N(n+1)} \frac{1}{(\mu_0 + my)y} dy = 1, \quad (2.4)$$

uma vez que $dy = N'(t) dt$.

Usando o método da primitização de funções racionais, sabemos que existem constantes $A, B \in \mathbb{R}$ tais que

$$-\int \frac{1}{(\mu_0 + my)y} dy = -\left[\int \frac{A}{\mu_0 + my} dy + \int \frac{B}{y} dy \right]. \quad (2.5)$$

Uma vez que

$$\begin{aligned} Ay + B(\mu_0 + my) = 1 &\Leftrightarrow Ay + Bmy + B\mu_0 = 1 \\ &\Leftrightarrow B\mu_0 + y(A + mB) = 1 \\ &\Leftrightarrow \begin{cases} B = \frac{1}{\mu_0} \\ A = -\frac{m}{\mu_0} \end{cases} \end{aligned}$$

obtemos, substituindo os valores de A e de B na equação (2.5),

$$\begin{aligned} - \left[\int \frac{A}{\mu_0 + my} dy + \int \frac{B}{y} dy \right] &= - \int \frac{\frac{-m}{\mu_0}}{\mu_0 + my} dy - \int \frac{\frac{1}{\mu_0}}{y} dy \\ &= \frac{1}{\mu_0} \int \frac{m}{\mu_0 + my} dy - \frac{1}{\mu_0} \int \frac{1}{y} dy. \end{aligned}$$

Segue de (2.4) que

$$\begin{aligned} \frac{1}{\mu_0} [\ln |u_0 + my| - \ln |y|]_{N(n)}^{N(n+1)} &= 1 \\ \Leftrightarrow \frac{1}{\mu_0} [\ln |\mu_0 + mN(n+1)| - \ln |\mu_0 + mN(n)| - [\ln |N(n+1)| - \ln |N(n)|]] &= 1 \\ \Leftrightarrow \frac{1}{\mu_0} \left[\ln \left| \frac{\mu_0 + mN(n+1)}{\mu_0 + mN(n)} \right| - \ln \left| \frac{N(n+1)}{N(n)} \right| \right] &= 1 \\ \Leftrightarrow \frac{1}{\mu_0} \ln \left| \frac{(\mu_0 + mN(n+1))N(n)}{(\mu_0 + mN(n))N(n+1)} \right| &= 1 \\ \Leftrightarrow \ln \left| \frac{(\mu_0 + mN(n+1))N(n)}{(\mu_0 + mN(n))N(n+1)} \right| &= \mu_0 \\ \Leftrightarrow \frac{(\mu_0 + mN(n+1))N(n)}{(\mu_0 + mN(n))N(n+1)} &= e^{\mu_0}. \end{aligned}$$

De acordo a equação acima, a população no instante correspondente a $N(n+1)$ é

$$N(n+1) = \frac{N(n)}{e^{\mu_0} + \frac{m}{\mu_0}(e^{\mu_0} - 1)N(n)}.$$

Note-se que, se tivéssemos integrado a equação (2.2) no intervalo $[0, s]$ em vez de $[0, 1]$, obteríamos

$$N(s) = \frac{N(n)}{e^{\mu_0 s} + \frac{m}{\mu_0}(e^{\mu_0 s} - 1)N(n)}$$

e poderíamos concluir que as propriedades C1) a C3) se verificam. Da equação (2.3), tem-se, lembrando que $N(n) = x_n$ e multiplicando ambos os membros da fração no lado direito por $e^{-\mu_0}$,

$$x_{n+1} = \frac{(p+b)N(n)}{e^{\mu_0} + \frac{m}{\mu_0}(e^{\mu_0} - 1)N(n)} = \frac{e^{-\mu_0}(p+b)N(n)}{1 + \frac{m}{\mu_0}(1 - e^{-\mu_0})N(n)} = \frac{e^{-\mu_0}(p+b)x_n}{1 + \frac{m}{\mu_0}(1 - e^{-\mu_0})x_n}.$$

Fazendo $k = (p+b)e^{-\mu_0}$ e $c = \frac{m}{\mu_0}(1 - e^{-\mu_0})$, obtemos

$$\boxed{x_{n+1} = \frac{kx_n}{1 + cx_n}}. \quad (2.6)$$

O modelo dado pela equação (2.6) com $k, c > 0$ é conhecido por modelo de Beverton-Holt.

2.1.2 Derivação do modelo - versão II

Vamos agora considerar uma derivação alternativa do modelo de Beverton-Holt. Designamos por $u(t)$ a população adulta no instante t e por $v(t)$ a população jovem no instante t . Assumimos que os juvenis nascem no final de cada um dos períodos $[n, n + 1]$ e designamos por α o número médio de juvenis produzido por cada adulto. Assumimos que os adultos atacam outros adultos com taxa constante e que, como resultado de cada ataque, um dos adultos morre. Supomos que os adultos interagem entre si com uma taxa proporcional a $[u(t)]^2$, dada por $\gamma[u(t)]^2$, e que a taxa de mortalidade instantânea em consequência dos ataques é dada por $\frac{1}{2}\gamma[u(t)]^2$. Fazemos ainda a suposição de que a variação da população em $]n, n + 1[$ é consequência exclusiva da mortalidade resultante dos ataques. Deste modo, a população de adultos no final no ano n , imediatamente antes da reprodução, é dada por $u(n + 1)$, onde u é solução da equação diferencial:

$$u' = -\frac{1}{2}\gamma u^2, \quad u(n) = x_n. \quad (2.7)$$

Atendendo a que a equação (2.7) é uma equação de variáveis separáveis, temos:

$$\begin{aligned} \int_n^{n+1} \frac{u'(s)}{[u(s)]^2} ds &= - \int_n^{n+1} \frac{1}{2}\gamma ds &\Leftrightarrow & - \left[\frac{1}{u(s)} \right]_n^{n+1} = - \left[\frac{1}{2}\gamma s \right]_n^{n+1} \\ &&\Leftrightarrow & u(n+1) = \frac{1}{\gamma/2 + 1/u(n)} \\ &&\Leftrightarrow & u(n+1) = \frac{1}{\gamma/2 + 1/x_n} = \frac{x_n}{\gamma x_n/2 + 1}. \end{aligned}$$

Atendendo à equação anterior, os juvenis que nascem no final do período $[n, n + 1]$ são dados por

$$v(n+1) = \alpha u(n+1) = \frac{\alpha x_n}{\gamma x_n/2 + 1}.$$

Supomos que no final do ano a população de adultos morre, restando apenas uma fracção da população de juvenis. Essa população é dada por $\sigma v(n + 1)$, onde σ denota a probabilidade de um juvenil sobreviver ao inverno. Assim, a população no instante $n + 1$ é dada por

$$x_{n+1} = \sigma v(n + 1) = \frac{\sigma \alpha x_n}{\gamma x_n/2 + 1}.$$

Escrevendo $k = \sigma \alpha$ e $c = \gamma/2$, obtemos de novo o modelo (2.6).

2.1.3 Comportamento assintótico

Nesta secção, vamos aplicar o Teorema 1.2.5 à equação de Beverton-Holt para estudar o comportamento das soluções desta. Temos o resultado:

Teorema 2.1.1 (Modelo de Beverton-Holt). Temos uma das seguintes hipóteses:

1. se $k \leq 1$, todas as soluções $x(t)$ da equação (2.6) com $x(0) = x_0 > 0$ convergem para zero; isto é, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é globalmente atrator.

2. se $k > 1$, existe um ponto de equilíbrio, $x^{**} = (k - 1)/c$, para o qual convergem todas as soluções $x(t)$ da equação (2.6) com $x(0) = x_0 > 0$, isto é, o ponto de equilíbrio $x^{**} = (k - 1)/c$ é globalmente atrator em $]0, +\infty[$.

Demonstração. Como vimos, a equação de Beverton-Holt pode ser escrita na forma

$$x_{n+1} = f_{BH}(x_n) \quad \text{com} \quad f_{BH}(x) = \frac{kx}{1 + cx}. \quad (2.8)$$

Vamos analisar as soluções da equação com estado inicial $x_0 > 0$. Para tal, assumimos que $f_{BH} :]0, +\infty[\rightarrow]0, +\infty[$ (note-se que quando $x > 0$ temos $f_{BH}(x) > 0$). Note-se ainda que, se $x_0 = 0$, a solução é $x_n = 0$ para todo o $n \in \mathbb{N}$ (se a população inicial não tem indivíduos então não há nascimentos e a população mantém-se nula para sempre). Deste modo, o caso $x_0 = 0$ é trivial.

A função f_{BH} é uma função contínua em $]0, +\infty[$, uma vez que é um quociente de funções polinomiais. Assim, verifica-se a condição a) do Teorema 1.2.5.

Uma vez que

$$f_{BH}(x^*) = x^* \Leftrightarrow \frac{kx^*}{1 + cx^*} = x^* \Leftrightarrow \frac{k}{1 + cx^*} = 1 \Leftrightarrow x^* = \frac{k - 1}{c}$$

e que f_{BH} está definida em $]0, +\infty[$, concluímos que f_{BH} tem um ponto fixo se $k > 1$ e não tem pontos fixos se $k \leq 1$. De forma semelhante, atendendo a que

$$f_{BH}^2(x^*) = f_{BH}(f_{BH}(x^*)) = f_{BH}\left(\frac{kx^*}{1 + cx^*}\right) = \frac{k\left(\frac{kx^*}{1 + cx^*}\right)}{1 + c\left(\frac{kx^*}{1 + cx^*}\right)} = \frac{k^2x^*}{1 + cx^* + ckx^*},$$

concluímos que

$$f_{BH}^2(x^*) = x^* \Leftrightarrow \frac{k^2x^*}{1 + cx^* + ckx^*} = x^* \Leftrightarrow k^2 = 1 + cx^* + ckx^* \Leftrightarrow x^* = \frac{k^2 - 1}{c(1 + k)} = \frac{k - 1}{c}.$$

Tem-se mais uma vez que f_{BH}^2 tem um ponto fixo se $k > 1$ e não tem pontos fixos se $k \leq 1$. Deste modo temos a condição b) do Teorema 1.2.5.

Uma vez que

$$\frac{f_{BH}(x)}{x} = \frac{kx}{x(1 + cx)} = \frac{k}{1 + cx},$$

que f_{BH} é uma função diferenciável em $]0, +\infty[$ (por ser quociente de funções polinomiais que são funções diferenciáveis) e que

$$\left(\frac{f_{BH}(x)}{x}\right)' = \left(\frac{k}{1 + cx}\right)' = -\frac{ck}{(1 + cx)^2} < 0,$$

para todo o $x \in]0, +\infty[$, concluímos que a função $x \mapsto f_{BH}(x)/x$ é estritamente decrescente. Temos a condição c) do Teorema 1.2.5.

Uma vez que

$$\lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{f_{BH}(x)}{x} = \lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{k}{1 + cx} = k > 0 \quad \text{e que} \quad \lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{f_{BH}(x)}{x} = \lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{k}{1 + cx} = 0,$$

conclui-se que

$$\lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{f_{BH}(x)}{x} > \lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{f_{BH}(x)}{x}.$$

De acordo com o Teorema 1.2.5, se $0 < k \leq 1$ estamos na situação 2) e se $k > 1$ estamos na situação 3). Obtemos assim o resultado. \square

Temos o seguinte resultado relativo à estabilidade local.

Teorema 2.1.2 (Modelo de Beverton-Holt). Temos o seguinte para o modelo (2.6):

1. se $0 < k \leq 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é assintoticamente estável e, se $k > 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é instável;
2. se $k > 1$ o ponto de equilíbrio $x^{**} = (k - 1)/c$ é assintoticamente estável.

Demonstração. Utilizaremos nesta demonstração a extensão por continuidade de f_{BH} a $[0, +\infty[$, continuando a designar esta nova função por f_{BH} . Uma vez que $f'_{BH}(x) = k/(1 + cx)^2$, concluímos que $f'_{BH}(0) = k$ e logo o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é assintoticamente estável se $0 < k < 1$ e instável se $k > 1$, de acordo com o Teorema 1.2.2. Além disso, como $f'_{BH}((k - 1)/c) = 1/k < 1$ se $k > 1$, pelo mesmo teorema concluímos que o ponto de equilíbrio $x^{**} = (k - 1)/c$ é assintoticamente estável se $k > 1$. Se $k = 1$ temos $f'(0) = 1$ e, uma vez que $f''_{BH}(0) = -2ck < 0$, concluímos que $x^* = 0$ é semiestável à direita, o que neste caso mostra que é estável, de acordo com o Teorema 1.2.3. \square

Juntando os resultados anteriores obtemos o Corolário.

Corolário 2.1.3 (Modelo de Beverton-Holt). Temos o seguinte para o modelo (2.6):

1. se $0 < k \leq 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é globalmente assintoticamente estável e se $k > 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é instável;
2. se $k > 1$ o ponto de equilíbrio $x^{**} = (k - 1)/c$ é globalmente assintoticamente estável em $]0, +\infty[$.

Demonstração. Basta verificar que nas situações em que o Teorema 2.1.2 nos garante estabilidade assintótica, pelo Teorema 2.1.1 temos atratividade global. \square

A figura seguinte ilustra o resultado do Corolário 2.1.3. Na figura da esquerda temos $k = 0,5 < 1$ e o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é globalmente assintoticamente estável e na figura da direita temos $k = 2 > 1$ e o ponto de equilíbrio $x^{**} = 1$ é globalmente assintoticamente estável em $]0, +\infty[$.

Nestes gráficos tal como nos gráficos relativos aos modelos que apresentamos noutras secções deste capítulo, serão representados não só os pontos associados às soluções mas também segmentos que unem esses pontos, com o objectivo de tornar a figura mais clara.

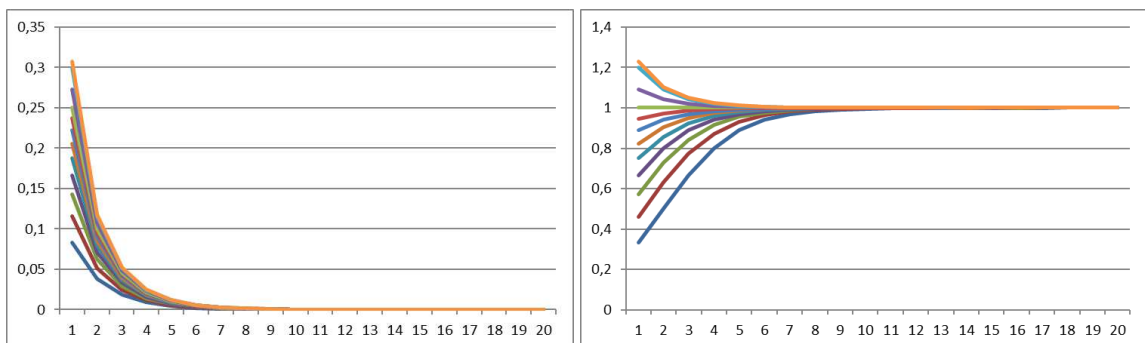


Figura 2.1: Beverton-Holt: $c = 1, k = 0,5$ (esquerda) $c = 1, k = 2$ (direita)

2.2 Modelo de Beverton-Holt generalizado

Existem muitos modelos que generalizam o modelo de Beverton-Holt, entre os quais a família de modelos conhecidos como modelos de Beverton-Holt generalizados. Nesta secção obteremos a referida generalização com recurso à derivação feita em [4].

2.2.1 Derivação do modelo

Como já se considerou na derivação do modelo de Beverton-Holt, na secção 2.1, continuamos a designar por $u(t)$ a população adulta no instante t e por $v(t)$ a população jovem no instante t . Ao contrário do modelo de Beverton-Holt, aqui assumimos que a natalidade ocorre de forma homogénea ao longo do ano. Designamos por α a taxa de natalidade. Assumimos que os adultos atacam outros adultos com uma taxa constante γ e que, como resultado de cada ataque, um dos adultos morre, mais concretamente supomos que os adultos interagem entre si com uma taxa proporcional a $[u(t)]^2$, dada por $\frac{1}{2}\gamma[u(t)]^2$: a taxa de mortalidade instantânea em consequência dos ataques é dada por $\frac{1}{2}\gamma[u(t)]^2$. Supomos que a variação dos jovens é dada pelos ataques entre adultos e jovens com uma taxa constante $\beta[u(t)v(t)]$ e que no final do período uma parcela dos juvenis morre (assume-se por exemplo que o final do período coincide com o inverno), sendo σ a probabilidade de um juvenil sobreviver ao inverno. Assumimos ainda que a variação da população em $]n, n + 1[$ é consequência exclusiva da mortalidade resultante dos ataques e que os adultos não sobrevivem ao inverno. Assim, a população no final do período é dada pelos jovens que sobrevivem aos ataques.

A dinâmica da população no ano n é assim dada pelo seguinte sistema de equações diferenciais:

$$\begin{cases} u' = -\frac{1}{2}\gamma u^2, & u(n) = x_n \\ v' = -\beta uv + \alpha u, & v(n) = 0 \end{cases} \quad (2.9)$$

Para se saber a variação da população adulta, temos de resolver a seguinte equação diferencial:

$$\frac{du}{dt} = -\frac{1}{2}\gamma u^2 \quad \Leftrightarrow \quad \frac{du}{u^2} = -\frac{1}{2}\gamma dt.$$

Integrando entre n e t , obtemos

$$\int_{u(n)}^{u(t)} \frac{ds}{s^2} = -\frac{1}{2}\gamma \int_n^t 1 ds \quad \Leftrightarrow \quad \left[\frac{1}{s} \right]_{u(n)}^{u(t)} = \frac{1}{2}\gamma [s]_n^t \quad \Leftrightarrow \quad \frac{1}{u(t)} - \frac{1}{x_n} = \frac{\gamma}{2}(t - n).$$

Resolvendo em ordem a $u(t)$ obtemos

$$u(t) = \frac{x_n}{\frac{1}{2}\gamma x_n(t - n) + 1} \quad \Rightarrow \quad u(n + 1) = \frac{x_n}{\frac{1}{2}\gamma x_n + 1}.$$

De seguida, obteremos a variação da população jovem. Para tal, teremos de considerar a seguinte equação

$$\frac{dv}{dt} = -\beta uv + \alpha u \quad \Leftrightarrow \quad \frac{dv}{dt} = u(-\beta v + \alpha). \quad (2.10)$$

Substituindo em (2.10) a população adulta e separando as variáveis teremos

$$\frac{dv}{dt} = \frac{x_n}{\frac{\gamma x_n}{2}(t-n) + 1}(-\beta v + \alpha) \Leftrightarrow \frac{dv}{-\beta v + \alpha} = \frac{x_n}{\frac{\gamma x_n}{2}(t-n) + 1} dt.$$

Integrando de n a $n+1$, obtemos

$$\begin{aligned} \int_n^{n+1} \frac{dv}{-\beta v + \alpha} &= \int_n^{n+1} \frac{x_n}{\frac{\gamma x_n}{2}(t-n) + 1} dt \\ \Leftrightarrow - \left[\frac{1}{\beta} \ln(-\beta v + \alpha) \right]_n^{n+1} &= \frac{2}{\gamma} \left[\ln \left(\frac{\gamma x_n}{2}(t-n) + 1 \right) \right]_n^{n+1}. \end{aligned}$$

Notando que $v(n) = 0$ obtemos

$$\begin{aligned} - \left[\frac{1}{\beta} \ln(-\beta v(s) + \alpha) \right]_n^{n+1} &= \frac{2}{\gamma} \left[\ln \left(\frac{\gamma x_n}{2}(t-n) + 1 \right) \right]_n^{n+1} \\ \Leftrightarrow - \frac{1}{\beta} [\ln(-\beta v(n+1) + \alpha) - \ln(-\beta v(n) + \alpha)] &= \frac{2}{\gamma} \ln \left(\frac{\gamma x_n}{2} + 1 \right) \\ \Leftrightarrow - \frac{1}{\beta} \ln \left(1 - \frac{\beta v(n+1)}{\alpha} \right) &= \frac{2}{\gamma} \ln \left(\frac{\gamma x_n}{2} + 1 \right) \\ \Leftrightarrow \ln \left(1 - \frac{\beta v(n+1)}{\alpha} \right) &= - \frac{2\beta}{\gamma} \ln \left(\frac{\gamma x_n}{2} + 1 \right) \\ \Leftrightarrow 1 - \frac{\beta v(n+1)}{\alpha} &= \left(\frac{\gamma x_n}{2} + 1 \right)^{-\frac{2\beta}{\gamma}} \\ \Leftrightarrow v(n+1) &= \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - \left(\frac{\gamma x_n}{2} + 1 \right)^{-\frac{2\beta}{\gamma}} \right). \end{aligned}$$

Uma vez que $x_{n+1} = \sigma v(n+1)$, fazendo $a = \frac{\sigma\alpha}{\beta}$, $b = \frac{1}{2}\gamma$ e $d = \frac{2\beta}{\gamma}$ obtemos a relação entre a população no ano n e no ano $n+1$:

$$\boxed{x_{n+1} = a \left(1 - \frac{1}{(bx_n + 1)^d} \right)}. \quad (2.11)$$

O modelo acima, com $a, b, d > 0$, designa-se por modelo de Beverton-Holt generalizado. Fazendo $d = 1$ obtem-se o modelo de Beverton-Holt considerado na secção 2.1, com $k = ab$ e $c = b$.

2.2.2 Comportamento assintótico

Temos o seguinte resultado parcial relativo à estabilidade local do modelo de Beverton-Holt generalizado.

Teorema 2.2.1 (Modelo de Beverton-Holt generalizado). Temos o seguinte relativamente ao modelo (2.11): se $0 < abd \leq 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é assintoticamente estável e se $abd > 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é instável.

Demonstração. Seja $f_{BHG} : [0, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}$ a função dada por

$$f_{BHG}(x) = a \left(1 - 1/(bx + 1)^d \right).$$

Temos $f'_{BHG}(x) = abd(bx + 1)^{-(d+1)}$ e logo concluímos que $f'_{BH}(0) = abd$ e logo o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é assintoticamente estável se $0 < abd < 1$ e instável se $abd > 1$, de acordo com o Teorema 1.2.2. Uma vez, quando $abd = 1$, temos $f''_{BH}(0) = -abd(d + 1)b < 0$, concluímos que neste caso temos semiestabilidade à direita do ponto de equilíbrio $x^* = 0$, de acordo com o Teorema 1.2.3 e atendendo a que f_{BHG} está definida no intervalo $[0, +\infty[$, isto é equivalente à estabilidade. \square

A figura seguinte ilustra o resultado do Teorema 2.2.1. Na figura da esquerda temos $abd = 0,14 < 1$ e o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é assintoticamente estável e na figura da direita temos $abd = 2,55 > 1$ e o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ fica instável. Aparentemente no gráfico da direita, temos um ponto de equilíbrio x^{**} que é assintoticamente estável.

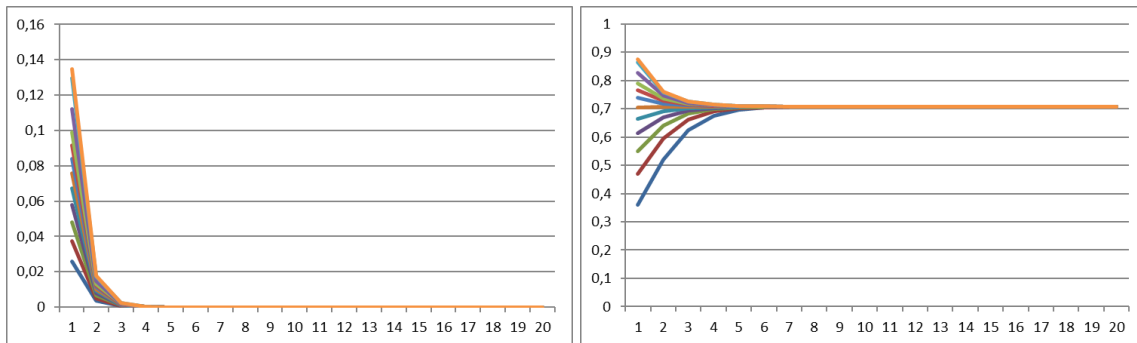


Figura 2.2: Beverton-Holt Generalizado: $a = 0,4, b = 0,5, d = 0,7$ (esquerda) $a = 1, b = 1,5, d = 1,7$ (direita)

2.3 Modelo de Ricker

Voltamos agora a nossa atenção para um dos modelos fundamentais da dinâmica das populações: o modelo de Ricker. O modelo de Ricker foi proposto em 1954 por William Edwin (Bill) Ricker, um dos biólogos que primeiro se dedicaram ao estudo dos modelos populacionais relacionados com a gestão das pescas. Este modelo foi introduzido por Ricker num famoso artigo sobre stock e recrutamento [11].

Nesse artigo Ricker introduziu a famosa curva de Ricker, a qual permite estimar o número de juvenis (recrutas) à custa do número de adultos em condições de desovar (stock). A gestão das populações de salmão do pacífico tem raízes neste artigo. Muito do que tem sido feito no contexto da gestão das pescas tem origem em resultados e métodos introduzidos nesse artigo que continua a ter grande influência ainda hoje, apesar de ser agora reconhecido que as curvas de Ricker apresentam algumas dificuldades [1].

A título de exemplo, o modelo de Ricker foi usado para estimar o stock de walleye (*sander vitreus*), um peixe da ordem dos perciformes, nativo da maior parte do Canadá e do norte dos Estados Unidos [5]. Mais concretamente, o modelo de Ricker foi usado para estimar a relação entre a densidade de adultos e a densidade daqueles peixes com idade entre os zeros e um anos de idade. Foi também usado para determinar se a mortalidade dependente da densidade compensatória era provável, mostrando assim que as taxas de lotação demasiado altas e demasiado baixas levariam a um número baixo de juvenis. No artigo referido, concluiu-se que

a mortalidade depende da densidade associada à taxa de lotação do peixe walleye nos lagos do Wisconsin.

Nas secções que se seguem, seguiremos duas abordagens distintas para derivar o modelo de Ricker: uma abordagem parcialmente baseada em [4] e uma abordagem baseada em [12].

2.3.1 Derivação do modelo - versão I

Para estabelecer o modelo de Ricker, denotamos por Q_n o número de indivíduos da população no tempo n , imediatamente antes da época reprodutiva, e consideramos novamente uma divisão da população em juvenis e adultos. Denotamos novamente por $v(t)$ o número de juvenis na população no instante t e por $u(t)$ o número de adultos na população no instante t . Assumimos que o período juvenil é inferior a um ano.

Admitimos que existe uma determinada taxa de canibalismo de juvenis por parte dos adultos (número médio de juvenis que são vítimas de canibalismo por parte dos adultos per capita), designada por $k(t)$, e uma taxa de mortalidade dos juvenis $\eta(t)$. Todas as taxas referidas se assumem periódicas de período 1, o que biologicamente corresponde a assumir que as taxas consideradas (reprodução, mortalidade, canibalismo) variam ao longo do ano, mas numa perspectiva anual, a situação mantém-se. Assumindo que o número de crias viáveis per capita é b , a evolução da população de juvenis no período $]n, n + 1[$ (até ao instante imediatamente anterior à reprodução) é dada por

$$\begin{cases} v' = -\eta(t)v - k(t)uv \\ v(n) = bQ_n \end{cases} \quad (2.12)$$

Torna-se ainda necessário obter uma equação para a parte adulta da população. Assumindo que a taxa de mortalidade entre adultos é μ e a probabilidade de sobreviver à época reprodutiva é p (necessariamente, impomos $0 \leq p < 1$), temos

$$\begin{cases} u' = -\mu u \\ u(n) = pQ_n \end{cases} \quad (2.13)$$

Naturalmente a população no instante $n + 1$, Q_{n+1} , imediatamente a seguir à época reprodutiva, é dada por

$$Q_{n+1} = u(n + 1) + v(n + 1). \quad (2.14)$$

Vamos então começar por resolver a equação (2.13). Temos

$$u' = -\mu u \quad \Leftrightarrow \quad u'/u = -\mu,$$

e portanto

$$\int \frac{u'(t)}{u(t)} dt = - \int \mu dt \quad \Leftrightarrow \quad \ln |u(t)| = -\mu t + C \quad \Leftrightarrow \quad |u(t)| = e^{-\mu t} e^C.$$

Fazendo $e^C = D$ obtemos $|u(t)| = D e^{-\mu t}$. Como $u(n) = pQ_n$ e também $u(n) = D e^{-\mu n}$, concluímos que $D = pQ_n e^{\mu n}$ e logo

$$u(t) = pQ_n e^{-\mu(t-n)} \quad (2.15)$$

e portanto

$$u(n+1) = pQ_n e^{-\mu}. \quad (2.16)$$

De seguida, podemos substituir u por $pQ_n e^{-\mu t}$ em (2.12) e resolver esta equação. Concretamente obtemos:

$$v'/v = -\eta(t) - k(t)u \quad \Leftrightarrow \quad v'/v = -\eta(t) - k(t)pQ_n e^{-\mu(t-n)}.$$

Assim,

$$\begin{aligned} \int_n^t v'(s)/v(s) ds &= \int_n^t -\eta(s) - k(s)pQ_n e^{-\mu(s-n)} ds \\ \Leftrightarrow [\ln |v(s)|]_n^t &= - \int_n^t \eta(s) ds - pQ_n \int_n^t k(s) e^{-\mu(s-n)} ds \\ \Leftrightarrow \ln v(t) - \ln v(n) &= - \int_n^t \eta(s) ds - pQ_n \int_n^t k(s) e^{-\mu(s-n)} ds \\ \Leftrightarrow v(t) &= v(n) e^{-\int_n^t \eta(s) ds - pQ_n \int_n^t k(s) e^{-\mu(s-n)} ds} \end{aligned}$$

e portanto, substituindo t por $n+1$ obtemos

$$v(n+1) = v(n) e^{-\int_n^{n+1} \eta(s) ds - pQ_n \int_n^{n+1} k(s) e^{-\mu(s-n)} ds}. \quad (2.17)$$

Escrevendo $a = \int_n^{n+1} \eta(s) ds$ e $c = p \int_n^{n+1} k(s) e^{-\mu(s-n)} ds$ na equação (2.17) e notando que $v(n) = bQ_n$ obtemos

$$v(n+1) = bQ_n e^{-a-cQ_n}. \quad (2.18)$$

Substituindo (2.18) e (2.16) em (2.14), obtemos

$$Q_{n+1} = bQ_n e^{-a-cQ_n} + pQ_n e^{-\mu} = Q_n (b e^{-a-cQ_n} + p e^{-\mu}). \quad (2.19)$$

Por fim, fazendo $q = p e^{-\mu}$, $\gamma = b e^{-a}$ e a mudança de variável $Q_n = x_n/c$, obtemos

$$\boxed{x_{n+1} = x_n (q + \gamma e^{-x_n})}, \quad (2.20)$$

com $q, \gamma > 0$, equação associada a um modelo que se designa por modelo de Ricker.

Note-se que $q = p e^{-\mu}$ é a probabilidade de um adulto sobreviver um ano, incluindo a época reprodutiva, e que $\gamma = b e^{-a}$ é o número de filhos per capita que ainda estão vivos depois de um ano se não existir canibalismo.

2.3.2 Derivação do modelo - versão II

Derivamos agora o modelo de Ricker de outra forma. Ainda que a nossa abordagem seja parcialmente baseada em [4], fazemos suposições um pouco distintas, o que conduz a uma versão do modelo de Ricker semelhante à anterior. Denotamos por Q_n o número de indivíduos da população no tempo n , imediatamente antes da época reprodutiva, e consideremos uma divisão da população em juvenis e adultos: denotamos por $v(t)$ o número de juvenis da população no instante t e por $u(t)$ o número de adultos da população no instante t . Assumimos que a reprodução ocorre no início do período $[n, n+1]$ e designamos por α o número médio de juvenis produzidos por

cada adulto. Assumimos ainda que uma fracção q dos adultos sobrevive ao período reprodutivo.

Fazemos a suposição de que a variação da população entre períodos reprodutivos é determinada pelo canibalismo praticado pelos adultos sobre os jovens com uma taxa constante β e que em resultado de cada ataque um dos jovens morre. Assim, a população de juvenis no final do período $[n, n + 1]$ é constituída pelos juvenis que sobreviveram aos ataques e é dada pela seguinte equação diferencial:

$$\begin{cases} u' = 0, & u(n) = Q_n \\ v' = -\beta uv, & v(n) = \alpha Q_n \end{cases} \quad (2.21)$$

Da equação $u' = 0$ com $u(n) = Q_n$ concluímos que $u(t) = Q_n$, para $t \in [n, n + 1]$. Por outro lado, o tamanho da população de juvenis é dado por

$$\frac{dv}{dt} = -\beta uv \Leftrightarrow -\frac{dv}{v} = \beta u dt \Leftrightarrow [\ln v(t)]_n^s = -\beta \int_n^s u(t) dt, \quad s \in [n, n + 1].$$

Fazendo $s = n + 1$ e notando que $v(n) = \alpha Q_n$ e que $u(t) = Q_n$ para $t \in [n, n + 1]$, obtemos

$$\begin{aligned} \ln v(n + 1) - \ln v(n) &= -\beta \int_n^{n+1} Q_n dt \Leftrightarrow \ln \left[\frac{v(n + 1)}{\alpha Q_n} \right] = -\beta Q_n \\ &\Leftrightarrow v(n + 1) = \alpha Q_n e^{-\beta Q_n} \end{aligned}$$

Notando que uma fracção q dos adultos sobrevive ao período reprodutivo, a população no instante $n + 1$ é dada por

$$Q_{n+1} = qu(n + 1) + v(n + 1) = Q_n(q + \alpha e^{-\beta Q_n}).$$

Fazendo a mudança de variável $Q_n = x_n/\beta$ obtemos o modelo em (2.20) com $\gamma = \alpha$.

2.3.3 Comportamento assintótico

Vamos agora obter um resultado que caracteriza o modelo de Ricker para alguns parâmetros.

Teorema 2.3.1 (Modelo de Ricker). As seguintes afirmações verificam-se:

1. se $\gamma e^{-2} \leq q \leq 1 - \gamma$, todas as soluções $x(t)$ da equação (2.20) com $x(0) = x_0 > 0$ convergem para o ponto de equilíbrio $x^* = 0$;
2. se $q \geq \gamma e^{-2}$ e $q > 1 - \gamma$, existe um ponto de equilíbrio, dado por $x^{**} = -\ln((1-q))/\gamma$, para o qual convergem todas as soluções $x(t)$ da equação (2.20) com $x(0) = x_0 > 0$.

Demonstração. Como vimos, a equação de Ricker pode ser escrita na forma

$$x_{n+1} = f_R(x_n) \quad \text{com} \quad f_R(x) = x(q + \gamma e^{-x}),$$

onde $\gamma > 0$ e $0 \leq q < 1$.

Note-se que a função $f_R :]0, +\infty[\rightarrow]0, +\infty[$ verifica $f_R(x) > 0$ para todo o $x \in]0, +\infty[$, propriedade fundamental para que a equação faça sentido do ponto de vista biológico.

A função f_R é uma função contínua em $]0, +\infty[$, uma vez que é produto da função identidade que é contínua por uma função dada pela soma de uma função constante com o produto de uma constante com uma função exponencial de expoente $-x$, sendo todas estas funções contínuas. Assim, verifica-se a condição a) do Teorema 1.2.5.

Vamos agora analisar os pontos fixos de f_R e de f_R^2 . Uma vez que

$$\begin{aligned} x^* = f_R(x^*) &\Leftrightarrow x^* = x^*(q + \gamma e^{-x^*}) \\ &\Leftrightarrow q + \gamma e^{-x^*} = 1 \\ &\Leftrightarrow x^* = -\ln \frac{1-q}{\gamma} \end{aligned}$$

e que $0 \leq q < 1 \Leftrightarrow 0 < 1 - q \leq 1$, concluímos que a função f_R tem um ponto fixo em $]0, +\infty[$ se $-\ln \frac{1-q}{\gamma} > 0$ e nenhum ponto fixo caso contrário.

Atendendo de novo a que $0 \leq q < 1$, temos

$$-\ln \frac{1-q}{\gamma} > 0 \Leftrightarrow 0 < \frac{1-q}{\gamma} < 1 \Leftrightarrow 0 < 1 - q < \gamma \Leftrightarrow q + \gamma > 1$$

e portanto, se $q + \gamma > 1$, a função f_R tem um ponto fixo em $]0, +\infty[$,

$$x^* = -\ln[(1-q)/\gamma],$$

e, se $q + \gamma \leq 1$, a função f_R não tem nenhum ponto fixo em $]0, +\infty[$.

Vamos seguidamente analisar os pontos fixos de f_R^2 . Se $x^* > 0$, verifica-se

$$\begin{aligned} x^* = f_R^2(x^*) &\Leftrightarrow x^* = f_R(x^*) (q + \gamma e^{-f_R(x^*)}) \\ &\Leftrightarrow x^* = x^*(q + \gamma e^{-x^*}) (q + \gamma e^{-x^*(q + \gamma e^{-x^*})}) \\ &\Leftrightarrow (q + \gamma e^{-x^*}) (q + \gamma e^{-x^*(q + \gamma e^{-x^*})}) - 1 = 0. \end{aligned}$$

Consideremos a função auxiliar $g :]0, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}$ dada por

$$g(t) = (q + \gamma e^{-t}) (q + \gamma e^{-t(q + \gamma e^{-t})}) - 1.$$

A derivada de g num ponto $t \in]0, +\infty[$ é dada por

$$\begin{aligned} g'(t) &= \left[(q + \gamma e^{-t}) (q + \gamma e^{-t(q + \gamma e^{-t})}) - 1 \right]' \\ &= -\gamma e^{-t} (q + \gamma e^{-t(q + \gamma e^{-t})}) + \gamma (q + \gamma e^{-t}) (-q - \gamma e^{-t} + \gamma t e^{-t}) e^{-t(q + \gamma e^{-t})}. \end{aligned} \tag{2.22}$$

Para obter condições sob as quais, g' seja negativa em $]0, +\infty[$, consideramos a função auxiliar $h :]0, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}$ dada por

$$h(t) = -q - \gamma e^{-t} + \gamma t e^{-t}.$$

Uma vez que

$$h'(t) = 0 \Leftrightarrow 2\gamma e^{-t} - \gamma t e^{-t} = 0 \Leftrightarrow (2-t)\gamma e^{-t} = 0 \Leftrightarrow t = 2,$$

da tabela

| | | | | | |
|------|---|------------|-----------------------------|------------|--|
| | 0 | | 2 | | $+\infty$ |
| h' | | + | 0 | - | |
| h | $\lim_{t \rightarrow 0^+} h(t) = -q - \gamma$ | \nearrow | $h(2) = -q + \gamma e^{-2}$ | \searrow | $\lim_{t \rightarrow +\infty} h(t) = -q$ |

concluimos que $\max_{t \in]0, +\infty[} h(t) = h(2) = -q + \gamma e^{-2}$. Deste modo, por (2.22), temos

$$g'(t) \leq -\gamma e^{-t} \left(q + \gamma e^{-t(q+\gamma e^{-t})} \right) + \gamma(q + \gamma e^{-t}) (-q + \gamma e^{-2}) e^{-t(q+\gamma e^{-t})} < 0,$$

se $-q + \gamma e^{-2} \leq 0 \Leftrightarrow q \geq \gamma e^{-2}$. Concluimos que se verifica a condição b) do Teorema 1.2.5 desde que $q \geq \gamma e^{-2}$.

Uma vez que, para $x > 0$,

$$\frac{f_R(x)}{x} = q + \gamma e^{-x}$$

e que

$$(f_R(x)/x)' = (q + \gamma e^{-x})' = -\gamma e^{-x} < 0$$

concluimos que a função $x \mapsto f_R(x)/x$ é estritamente decrescente. Logo verifica-se a condição c) do Teorema 1.2.5. Uma vez que

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{f_R(x)}{x} = \lim_{x \rightarrow +\infty} q + \gamma e^{-x} = q$$

e

$$\lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{f_R(x)}{x} = \lim_{x \rightarrow 0^+} q + \gamma e^{-x} = q + \gamma,$$

de acordo com o Teorema 1.2.5, obtemos o resultado. \square

Temos ainda o seguinte resultado relativo à estabilidade local.

Teorema 2.3.2 (Modelo de Ricker). Temos o seguinte relativamente à equação (2.20).

1. se $0 < q + \gamma < 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é assintoticamente estável.
2. se $q + \gamma > 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é instável e o ponto de equilíbrio $x^{**} = -\ln((1 - q)/\gamma)$ é assintoticamente estável.

Demonstração. Uma vez que $f'_R(x) = q + \gamma e^{-x} - \gamma x e^{-x}$, concluimos que $f'_R(0) = q + \gamma$ e logo o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é assintoticamente estável se e só se $0 < q + \gamma < 1$ e instável se $q + \gamma > 1$, de acordo com o Teorema 1.2.2. Além disso, como

$$f'_R(-\ln((1 - q)/\gamma)) = 1 + (1 - q)(\ln(1 - q) - \ln \gamma) < 1$$

se $q + \gamma > 1 \Leftrightarrow 1 - q < \gamma$, de acordo com o mesmo teorema concluimos que o ponto de equilíbrio $x^{**} = -\ln((1 - q)/\gamma)$ é assintoticamente estável. \square

Juntando os resultados anteriores obtemos o corolário.

Corolário 2.3.3 (Modelo de Ricker). Temos o seguinte relativamente à equação (2.20).

1. se $\gamma e^{-2} \leq q < 1 - \gamma$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é globalmente assintoticamente estável.

2. $q \geq \gamma e^{-2}$ e $q > 1 - \gamma$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é instável e o ponto de equilíbrio $x^{**} = -\ln((1 - q)/\gamma)$ é globalmente assintoticamente estável em $]0, +\infty[$.

Demonstração. Basta verificar que, nas situações em que pelo Teorema 2.1.1 temos atratividade global, o Teorema 2.3.2 nos garante estabilidade assintótica. \square

A figura seguinte ilustra o resultado do Corolário 2.3.3. Na figura da esquerda temos $0,5e^{-2} \leq 0,068 < 0,5$ e o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é globalmente assintoticamente estável e na figura da direita temos $q = 0,7 \geq \gamma e^{-2} = 0,5e^{-2}$ e $q = 0,7 > 0,5 = 1 - \gamma$ e o ponto de equilíbrio $x^{**} = \ln(5/3)$ é globalmente assintoticamente estável em $]0, +\infty[$.

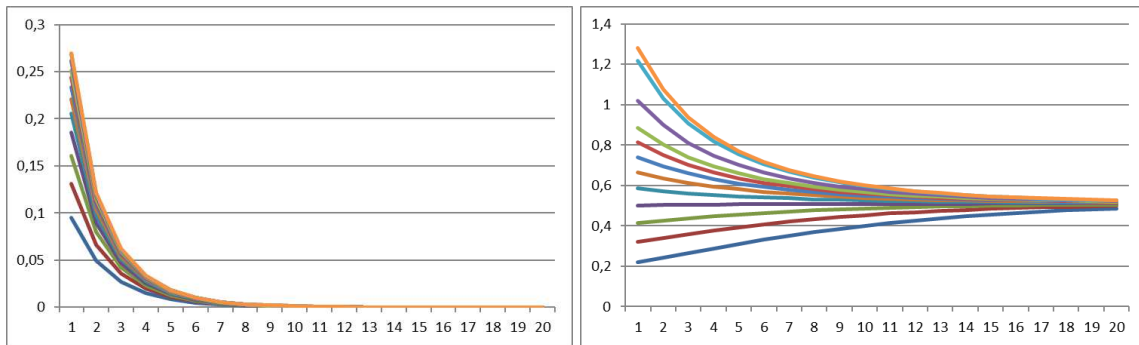


Figura 2.3: Ricker: $q = 0,068, \gamma = 0,5$ (esquerda) $q = 0,7, \gamma = 0,5$ (direita)

2.4 Modelo de Ricker Modificado

Vamos agora considerar uma variante do modelo de Ricker. A nossa derivação do modelo segue a derivação proposta em [4].

2.4.1 Derivação do modelo

Para obter o modelo de Ricker modificado, continuamos a designar por $u(t)$ a população adulta no instante t e por $v(t)$ a população jovem no instante t . Designamos ainda por x_n a população total no instante n . Assumimos que os juvenis nascem no início de cada um dos períodos $[n, n + 1]$ e designamos por α o número médio de juvenis produzidos por cada adulto. Assumimos ainda que a variação da população adulta é nula entre períodos reprodutivos. Assumimos que os juvenis são canibalizados pelos adultos com uma taxa proporcional a $[u(t)v(t)]$, dada por $\beta[u(t)v(t)]$, e pelos outros juvenis com uma taxa proporcional a $[v(t)]^2$, dada por $\frac{1}{2}\delta[v(t)]^2$. Assumimos ainda que todos os adultos morrem no final do período reprodutivo.

Assim, a dinâmica da população no período $]n, n+1[$ é dada pelo seguinte sistema de equações diferenciais:

$$\begin{cases} u' = 0, & u(n) = x_n \\ v' = -\beta uv - \delta v^2/2, & v(n) = \alpha x_n \end{cases} \quad (2.23)$$

Começamos por notar que $u(t)$ é constante no intervalo $[n, n + 1[$ de acordo com a primeira equação. Logo $u(t) = u(n) = x_n$ para todo o $t \in [n, n + 1[$. Assim, substituindo u e separando as variáveis na segunda das equações acima. Temos

$$\frac{dv}{dt} = -v(\beta x_n + \delta v/2) \Leftrightarrow \frac{dv}{v(\beta x_n + \delta v/2)} = -dt.$$

Recorrendo ao método de integração de funções racionais, temos

$$\frac{A}{v} + \frac{B}{\beta x_n + \frac{1}{2}\delta v} = 1 \Rightarrow A(\beta x_n + \delta v/2) + Bv = 1,$$

para alguns $A, B \in \mathbb{R}$. Fazendo $v = 0$ concluímos que $A = 1/(\beta x_n)$ e fazendo $v = -2\beta x_n/\delta$ obtemos $B = -\delta/(2\beta x_n)$. Substituindo os valores de A e B e integrando teremos

$$\int_{v(n)}^{v(n+1)} \frac{1}{y} dy + \int_{v(n)}^{v(n+1)} \frac{-\frac{\delta}{2\beta x_n}}{\beta x_n + \frac{1}{2}\delta y} dy = -1$$

e portanto

$$\frac{1}{\beta x_n} [\ln(y)]_{v(n)}^{v(n+1)} - \frac{1}{\beta x_n} \left[\ln \left(\beta x_n + \frac{1}{2}\delta y \right) \right]_{v(n)}^{v(n+1)} = -1.$$

Obtemos agora

$$\ln \left(\frac{v(n+1)}{\alpha x_n} \right) - \ln \left(\frac{\beta x_n + \frac{1}{2}\delta v(n+1)}{\beta x_n + \frac{1}{2}\delta \alpha x_n} \right) = -\beta x_n.$$

Ficamos assim com

$$\left(\frac{v(n+1)}{\alpha x_n} \right) \left(\frac{x_n(\beta + \frac{1}{2}\delta \alpha)}{\beta x_n + \frac{1}{2}\delta v(n+1)} \right) = e^{-\beta x_n}$$

e portanto

$$v(n+1) \left(\beta + \frac{1}{2}\delta \alpha \right) = \alpha e^{-\beta x_n} \beta x_n + \alpha e^{-\beta x_n} \frac{\delta v(n+1)}{2},$$

pelo que

$$v(n+1) = \frac{\alpha \beta x_n e^{-\beta x_n}}{\beta(1 + \frac{\delta \alpha}{2\beta}(1 - e^{-\beta x_n}))} \Leftrightarrow v(n+1) = \frac{\alpha x_n e^{-\beta x_n}}{1 + \frac{\delta \alpha}{2\beta}(1 - e^{-\beta x_n})}.$$

Finalmente, fazendo $a = \alpha$, $b = \frac{\alpha \delta}{2\beta}$ e $c = \beta$ obtemos

$$\boxed{x_{n+1} = \frac{ax_n e^{-cx_n}}{1 + b(1 - e^{-cx_n})}}. \quad (2.24)$$

O modelo associado à equação (2.24) com $a, b, c > 0$ designa-se por modelo de Ricker modificado.

2.4.2 Comportamento assintótico

Vamos agora recorrer aos resultados sobre estabilidade local obtidos no Capítulo 1 para estudar o modelo de Ricker modificado.

Teorema 2.4.1 (Ricker Modificado). Temos o seguinte:

- a) Se $0 < a \leq 1$, zero é o único ponto de equilíbrio de (2.24);
 b) Se $a > 1$, além do zero existe um outro ponto de equilíbrio de (2.24) dado por

$$\ln [(a + b)/(1 + b)]^{1/c};$$

- c) Se $0 < a < 1$ zero é um ponto de equilíbrio assintoticamente estável e se $a > 1$ zero é um ponto de equilíbrio instável.

- d) Se $a > 1$ e

$$(b + a) \ln [(a + b)/(1 + b)] / a < 2,$$

então o ponto de equilíbrio $\ln [(a + b)/(1 + b)]^{1/c}$ é assintoticamente estável;

- e) Se $a > 1$ e

$$(b + a) \ln [(a + b)/(1 + b)] / a > 2,$$

então o ponto de equilíbrio $\ln [(a + b)/(1 + b)]^{1/c}$ é instável.

Demonstração. O modelo de Ricker modificado é um modelo da forma $x_{n+1} = f_{RM}(x_n)$ onde a função $f_{RM} :]0, +\infty[\rightarrow]0, +\infty[$ é dada por

$$f_{RM}(x_n) = \frac{ax_n e^{-cx_n}}{1 + b(1 - e^{-cx_n})}.$$

Começamos por analisar os pontos fixos de f_{RM} . Uma vez que

$$x^* = f_{RM}(x^*) \Leftrightarrow x^* = \frac{ax^* e^{-cx^*}}{1 + b(1 - e^{-cx^*})} \Leftrightarrow x^* \left(1 - \frac{ae^{-cx^*}}{1 + b(1 - e^{-cx^*})} \right) = 0,$$

concluimos que $x^* = 0$ ou

$$\begin{aligned} 1 - \frac{ae^{-cx^*}}{1 + b(1 - e^{-cx^*})} = 0 &\Leftrightarrow ae^{-cx^*} = 1 + b(1 - e^{-cx^*}) \\ &\Leftrightarrow e^{-cx^*} = \frac{1 + b}{a + b} \\ &\Leftrightarrow x^* = \ln \left(\frac{a + b}{1 + b} \right)^{1/c}. \end{aligned}$$

Tem-se que $x^* \in]0, +\infty[$ caso em que este ponto de equilíbrio faz sentido do ponto de vista biológico) se e só se

$$\frac{a + b}{1 + b} \geq 1 \Leftrightarrow a \geq 1,$$

portanto se $a > 1$ temos dois pontos fixos, $x^* = 0$ e $x^* = \ln ((a + b)/(1 + b))^{1/c}$, e se $a \leq 1$ temos um único ponto fixo, $x^* = 0$. Logo verificam-se as condições a) e b).

De seguida, supomos que $|f'_{RM}(x^*)| < 1$. Temos

$$\begin{aligned}
 f'_{RM}(x^*) &= \left[\frac{ax^*e^{-cx^*}}{1+b(1-e^{-cx^*})} \right]' \\
 \Leftrightarrow f'_{RM}(x^*) &= \frac{ae^{-cx^*}(1-cx^*)(1+b(1-e^{-cx^*})) - abcx^*e^{-cx^*}e^{-cx^*}}{(1+b(1-e^{-cx^*}))^2} \\
 \Leftrightarrow f'_{RM}(x^*) &= \frac{ae^{-cx^*}[(1-cx^*)(1+b(1-e^{-cx^*})) - bcx^*e^{-cx^*}]}{(1+b(1-e^{-cx^*}))^2} \\
 \Leftrightarrow f'_{RM}(x^*) &= \frac{ae^{-cx^*}[(1-cx^*)(1+b-be^{-cx^*}) - bcx^*e^{-cx^*}]}{(1+b(1-e^{-cx^*}))^2}.
 \end{aligned} \tag{2.25}$$

No ponto fixo $x^* = 0$ temos $f'_{RM}(0) = a$. Assim, se $a < 1$ zero é um ponto fixo localmente assintoticamente estável e se $a > 1$ zero é um ponto fixo instável. Logo verifica-se c).

Consideremos agora o ponto fixo $x^* = \ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right)^{1/c}$. Uma vez que

$$x^* = \ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right)^{1/c} \Leftrightarrow -cx^* = -\ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right) \Leftrightarrow e^{-cx^*} = \frac{1+b}{a+b},$$

substituindo $e^{-cx^*} = \frac{1+b}{a+b}$ na expressão $1+b-be^{-cx^*}$ que surge no numerador e denominador de (2.25), temos

$$1+b-be^{-cx^*} = 1+b-b\frac{1+b}{a+b} = \frac{a(1+b)}{a+b}.$$

Voltando à expressão (2.25) obtemos

$$\begin{aligned}
 |f'_{RM}(x^*)| &= \left| \frac{a\frac{1+b}{a+b} \left[(1-\ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right)) \frac{a(1+b)}{a+b} - b\ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right) \frac{1+b}{a+b} \right]}{\left(\frac{a(1+b)}{a+b}\right)^2} \right| \\
 \Leftrightarrow |f'_{RM}(x^*)| &= \left| \frac{(1-\ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right)) \frac{a(1+b)}{a+b} - b\ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right) \frac{1+b}{a+b}}{\frac{a(1+b)}{a+b}} \right| \\
 \Leftrightarrow |f'_{RM}(x^*)| &= \left| 1 - \ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right) - \frac{b}{a} \ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right) \right| \\
 \Leftrightarrow |f'_{RM}(x^*)| &= \left| 1 - \frac{b+a}{a} \ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right) \right|.
 \end{aligned}$$

Temos

$$\begin{aligned}
 |f'_{RM}(x^*)| < 1 &\Leftrightarrow -1 < 1 - \frac{b+a}{a} \ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right) < 1 \\
 &\Leftrightarrow -2 < -\frac{b+a}{a} \ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right) < 0
 \end{aligned} \tag{2.26}$$

e de forma semelhante

$$|f'_{RM}(x^*)| > 1 \Leftrightarrow \frac{b+a}{a} \ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right) < 0 \vee \frac{b+a}{a} \ln\left(\frac{a+b}{1+b}\right) > 2. \tag{2.27}$$

Para termos o ponto fixo $\ln [(a + b)/(1 + b)]^{1/c}$, é necessário que $a > 1$. Assumindo então que $a > 1$, temos (2.26) quando $(b + a) \ln ((a + b)/(1 + b)) / a < 2$. Por outro lado, assumindo ainda que $a > 1$, quando $(b + a) \ln ((a + b)/(1 + b)) / a > 2$ temos (2.27). Logo verificam-se as condições d) e e) do Teorema 2.4.1. Portanto, temos assim demonstrado o Teorema 2.4.1. \square

A Figura 2.4 ilustra o resultado do Teorema 2.4.1. Na figura da esquerda temos $a = 0,9 < 1$ e o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é assintoticamente estável e na figura da direita temos que o ponto de equilíbrio x^{**} é assintoticamente estável em $]0, +\infty[$.

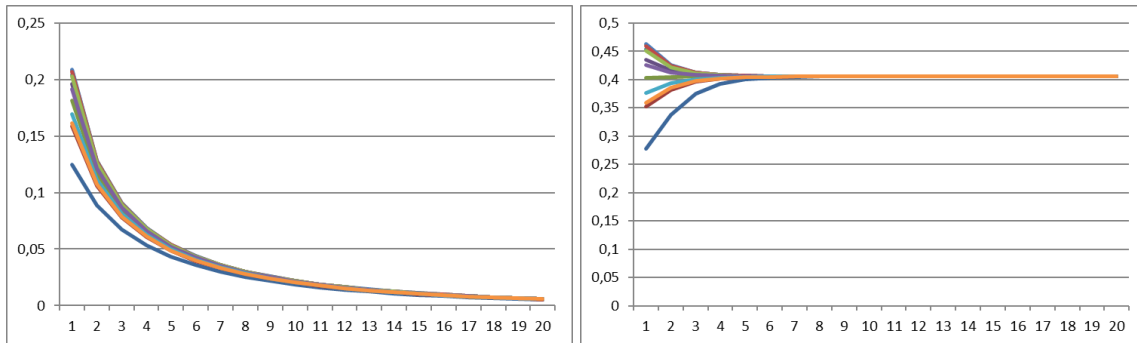


Figura 2.4: Ricker Modificado: $a = 0,9, b = 1, c = 1$ (esquerda) $a = 2, b = 1, c = 1$ (direita)

2.5 Modelo de Maynard Smith-Slatkin

O modelo de Maynard Smith-Slatkin foi proposto por Maynard Smith e Slatkin em 1973 [9] para modelar o comportamento das presas, na ausência de predadores, num modelo usado para descrever a evolução populacional num sistema biológico contendo predadores e presas.

Neste modelo o importante parâmetro p (ver a equação (2.31)) está associado ao tipo de competição entre os indivíduos da população que se assume [3]. Esta família de modelos tem como caso particular o modelo de Beverton-Holt estudado na secção 2.1, correspondente ao caso $p = 1$.

2.5.1 Derivação do modelo

Neste modelo, continuamos a designar por x_n a população no instante n , imediatamente após o período reprodutivo. Contrariamente aos casos anteriores, em vez de uma população homogénea, consideramos que existem dois tipos de populações da mesma espécie com estratégias diferentes. Os primeiros são aqueles cuja estratégia consiste em saquear os ninhos dos outros, designá-lo-emos por saqueadores, tendo deste modo maior probabilidade de passar seus genes para a geração seguinte. Outros são aqueles cuja estratégia consiste em passar a maior parte do tempo no ninho, designá-lo-emos por guardiões, sendo que, por vezes, são atacados pelos saqueadores e o seu número diminui em consequência desses ataques. Assumimos que no início dos períodos, não existem guardiões. Neste modelo uma determinada constante $\rho \geq 0$ estará associada à estratégia dos saqueadores: no início do período $[n, n + 1]$ não existe interação entre saqueadores e guardiões, mas, quando se aproxima a época

de desova, os machos vão organizando os locais de desova e de acordo a estratégia escolhida por cada indivíduo vão surgindo restrições de acesso a estes locais provocando interação intra-específica. Esta interação é traduzida no facto de termos o expoente ρ na condição inicial para os adultos.

Continuamos a designar, como até aqui, por $u(t)$ a população adulta no instante t , entre períodos reprodutivos, e por $v(t)$ a população juvenil no instante t , entre períodos reprodutivos. Assumimos que os juvenis nascem no final de cada um dos períodos $[n, n + 1]$ e designamos por α o número médio de juvenis produzido por cada adulto. Assumimos ainda que os adultos não sobrevivem ao final do ano e portanto a população no início do ano seguinte é constituída apenas pela fração σ dos juvenis que sobrevivem ao inverno e que se tornam adultos, e pelos novos juvenis, que correspondem a uma fracção α da população no final do periodo. Assumimos que os juvenis atacam outros juvenis com taxa constante e que, como resultado de cada ataque, um dos juvenis morre. Assumindo ainda que os ataques entre juvenis ocorrem com uma taxa proporcional a $[v(t)]^2$, dada por $\delta[v(t)]^2$, a taxa de mortalidade instantânea em consequência dos ataques é dada por $\frac{1}{2}\delta[v(t)]^2$. Obtemos o seguinte sistema de equações:

$$\begin{cases} u' = -\beta u, & u(n) = x_n^\rho \\ v' = -\frac{1}{2}\delta v^2, & v(n) = \alpha x_n \end{cases} \quad (2.28)$$

Primeiro vamos determinar a variação da população adulta. Notando que $u(n) = x_n^\rho$, obtemos

$$\begin{aligned} \frac{du}{u} = -dt\beta & \Leftrightarrow [\ln u(t)]_n^s = -\beta[t]_n^s & \Leftrightarrow \ln \frac{u(s)}{x_n^\rho} = -\beta(s - n) \\ & \Leftrightarrow u(s) = x_n^\rho e^{-\beta(s-n)}, \end{aligned}$$

$s \in [n, n + 1]$. Fazendo $s = n + 1$ obtemos $u(n + 1) = x_n^\rho e^{-\beta}$.

A seguir vamos determinar a expressão que caracteriza a variação da população juvenil:

$$\frac{dv}{v^2} = -\frac{\delta}{2}u(t) dt \Leftrightarrow \frac{dv}{v^2} = -\frac{\delta}{2}x_n^\rho e^{-\beta(t-n)} dt.$$

Integrando no intervalo $[n, n + 1]$, obtemos, recordando que $v(n) = \alpha x_n$,

$$\int_{\alpha x_n}^{v(n+1)} \frac{dv}{v^2} = -\frac{\delta}{2}x_n^\rho e^{\beta n} \int_n^{n+1} e^{-\beta s} ds \Leftrightarrow \frac{1}{v(n+1)} - \frac{1}{\alpha x_n} = -\frac{\delta x_n^\rho [e^{-\beta} - 1]}{2\beta}$$

e logo

$$\frac{1}{v(n+1)} = \frac{1}{\alpha x_n} + \frac{\delta x_n^\rho (1 - e^{-\beta})}{2\beta} \Leftrightarrow \frac{1}{v(n+1)} = \frac{2\beta + \alpha \delta x_n^{\rho+1} (1 - e^{-\beta})}{2\beta \alpha x_n}$$

Temos a seguir a expressão que determina a população jovem no instante $n + 1$:

$$v(n+1) = \frac{\alpha x_n}{1 + \frac{\alpha \delta}{2\beta} (1 - e^{-\beta}) x_n^{\rho+1}} \quad (2.29)$$

e logo

$$x_{n+1} = \sigma v(n+1) + \alpha v(n+1) = \frac{(\sigma + \alpha) \alpha x_n}{1 + \frac{\alpha \delta}{2\beta} (1 - e^{-\beta}) x_n^{\rho+1}} \quad (2.30)$$

Fazendo $k = (\sigma + \alpha)\alpha$, $c = \alpha\delta(1 - e^{-\beta})/(2\beta)$ e $p = \rho + 1$, obtemos o modelo

$$\boxed{x_{n+1} = \frac{kx_n}{1 + cx_n^p}}, \quad (2.31)$$

que é conhecido por modelo de Maynard-Smith. Note-se que, como já referimos, quando $p = 1$ obtemos, como caso particular, o modelo de Beverton-Holt.

2.5.2 Comportamento assintótico

Verifica-se imediatamente que, para este modelo, os conjuntos \mathbb{R}_0^+ e \mathbb{R}^+ são positivamente invariantes. De facto, se $x_n > 0$ obtemos $kx_n > 0$ e $1 + cx_n^p > 1$ pelo que $x_{n+1} = f(x_n) > 0$. Analogamente, se $x_n \geq 0$ obtemos $kx_n \geq 0$ e $1 + cx_n^p \geq 1$ pelo que $x_{n+1} = f(x_n) \geq 0$. Para o estudo do comportamento assintótico da equação de Maynard Smith-Slatkin, vamos considerar o caso $p \geq 1$. Temos o seguinte resultado:

Teorema 2.5.1. Suponhamos que se verifica

$$1 \leq p \leq 2 \text{ e } p - k^2p + k^2 + k^p > 0 \quad \text{ou} \quad p > 2 \text{ e } p - k^2p + k^2 > 0. \quad (2.32)$$

Então, para o modelo (2.31), verifica-se o seguinte:

1. Se $k \leq 1$ todas as soluções convergem para o ponto de equilíbrio $x^* = 0$.
2. Se $k > 1$ existe um único ponto de equilíbrio da equação (2.31), $x^{**} = ((k - 1)/c)^{1/p}$, que atrai todas as soluções tais que $x_0 > 0$.

Demonstração. O modelo de Maynard-Smith é dado pela equação às diferenças $x_{n+1} = f_{MS}(x_n)$ onde $f_{MS} :]0, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}$ é a função dada por $f_{MS} = kx/(1 + cx^p)$. No conjunto invariante $]0, +\infty[$ a função f_{MS} é contínua e verifica alínea a) do Teorema 1.2.5.

Para verificar alínea b) do Teorema 1.2.5, isto é que cada uma das funções f e f^2 tem no máximo um ponto fixo, fazemos:

$$f_{MS}(x^*) = x^* \Leftrightarrow x^* = \frac{kx^*}{1 + c(x^*)^p} \Leftrightarrow x^* \left(1 - \frac{k}{1 + c(x^*)^p}\right) = 0.$$

Assim, $x^* = 0 \vee 1 - \frac{k}{1 + c(x^*)^p} = 0$. Temos

$$1 - \frac{k}{1 + c(x^*)^p} = 0 \Leftrightarrow \frac{k}{1 + c(x^*)^p} = 1 \Leftrightarrow k = 1 + c(x^*)^p \Leftrightarrow x^* = \left(\frac{k - 1}{c}\right)^{1/p}.$$

Se $k \leq 1$ então f_{MS} não tem pontos fixos, uma vez que neste caso $k - 1 \leq 0$. Por outro lado, se $k > 1$ então f_{MS} tem um ponto fixo: $x^{**} = ((k - 1)/c)^{1/p}$.

Continuando a verificação da alínea b) do Teorema 1.2.5, vamos determinar o número de pontos fixos de f_{MS}^2 . Temos

$$\begin{aligned} f_{MS}^2(x^*) &= f_{MS}(f_{MS}(x^*)) \\ &= f_{MS}(kx^*/(1 + c(x^*)^p)) \\ &= \frac{k(kx^*/(1 + c(x^*)^p))}{1 + c(kx^*/(1 + c(x^*)^p))^p} \\ &= \frac{k^2x^*(1 + c(x^*)^p)^p}{(1 + c(x^*)^p)[(1 + c(x^*)^p)^p + ck^p(x^*)^p]}. \end{aligned}$$

Assim,

$$\begin{aligned}
 f_{HS}^2(x^*) = x^* &\Leftrightarrow \frac{k^2 x^* (1 + c(x^*)^p)^p}{(1 + c(x^*)^p)[(1 + c(x^*)^p)^p + ck^p(x^*)^p]} = x^* \\
 &\Leftrightarrow x^* \left(1 - \frac{k^2(1 + k(x^*)^p)^p}{(1 + c(x^*)^p)[(1 + c(x^*)^p)^p + ck^p(x^*)^p]} \right) = 0 \\
 &\Leftrightarrow x^* = 0 \vee \frac{k^2(1 + c(x^*)^p)^p}{(1 + c(x^*)^p)[(1 + c(x^*)^p)^p + ck^p(x^*)^p]} = 1 \\
 &\Leftrightarrow k^2(1 + c(x^*)^p)^p = (1 + c(x^*)^p)[(1 + c(x^*)^p)^p + ck^p(x^*)^p] \\
 &\Leftrightarrow (1 + c(x^*)^p)[k^2(1 + c(x^*)^p)^{p-1} - ((1 + c(x^*)^p)^p + ck^p(x^*)^p)] = 0 \\
 &\Leftrightarrow k^2(1 + c(x^*)^p)^{p-1} - (1 + c(x^*)^p)^p - ck^p(x^*)^p = 0 \\
 &\Leftrightarrow k^2(1 + c(x^*)^p)^{p-1} = (1 + c(x^*)^p)^p + ck^p(x^*)^p
 \end{aligned} \tag{2.33}$$

Fazendo $1 + c(x^*)^p = y$ teremos:

$$k^2 y^{p-1} = y^p + k^p(y - 1) \quad \Leftrightarrow \quad y^p - k^2 y^{p-1} + k^p y - k^p = 0.$$

Consideremos a função auxiliar $g :]1, +\infty[\rightarrow]1, +\infty[$ dada por $g(y) = y^p - k^2 y^{p-1} + k^p y - k^p$. Note-se que f_{HS}^2 tem um único ponto fixo em $]0, +\infty[$ se e só se g tem um único zero em $]1, +\infty[$.

Suponhamos primeiramente que $1 \leq p \leq 2$. Neste caso, atendendo à primeira condição em (2.32) e a que $y > 1$, temos

$$\begin{aligned}
 g'(y) &= py^{p-1} - k^2(p-1)y^{p-2} + k^p \\
 &\geq py^{p-2} - k^2(p-1)y^{p-2} + k^p \\
 &= (p - k^2(p-1))y^{p-2} + k^p \\
 &\geq -k^p y^{p-2} + k^p > 0
 \end{aligned}$$

Por outro lado, se $p > 2$, atendendo à segunda condição em (2.32), temos

$$\begin{aligned}
 g'(y) &= py^{p-1} - k^2(p-1)y^{p-2} + k^p \\
 &\geq py^{p-2} - k^2(p-1)y^{p-2} + k^p \\
 &= (p - k^2(p-1))y^{p-2} + k^p \geq k^p > 0
 \end{aligned}$$

Conclui-se em qualquer dos casos que $g'(y) > 0$ para todo o $y > 1$ e portanto a função g tem no máximo um zero em $]1, +\infty[$. Logo f_{MS}^2 tem no máximo um ponto fixo em $]0, +\infty[$. Obtemos b) do Teorema 1.2.5.

Um vez que $p \geq 1$, a função definida em $]0, +\infty[$ por

$$f_{MS}(x)/x = k/(1 + cx^p)$$

é estritamente decrescente. Obtemos c) do Teorema 1.2.5.

Assim, podemos concluir que estamos nas hipóteses do Teorema 1.2.5. Se $0 < k \leq 1$, então

$$\lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{f_{MS}(x)}{x} = \lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{k}{1 + cx^p} = k \leq 1$$

e portanto por 2) do Teorema 1.2.5 todas as soluções convergem para zero. Por outro lado, se $k > 1$, então

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{f_{MS}(x)}{x} = 0 < 1 < k = \lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{f_{MS}(x)}{x} = \lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{k}{1 + cx^p},$$

e portanto o ponto fixo $x^* = ((k-1)/c)^{1/p}$ atrai todas as soluções. Fica demonstrado o Teorema. \square

Temos o seguinte resultado relativo à estabilidade local.

Teorema 2.5.2 (Modelo de Maynard Smith-Slatkin). Temos o seguinte relativamente ao modelo (2.31).

1. se $0 < k < 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é assintoticamente estável, e se $k > 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é instável;
2. se $k > 1$ e $p - pk + 2k > 0$, o ponto de equilíbrio $x^{**} = [(k-1)/c]^{1/p}$ é assintoticamente estável e se $k > 1$ e $p - pk + 2k < 0$, o ponto de equilíbrio $x^{**} = [(k-1)/c]^{1/p}$ é instável.

Demonstração. Uma vez que $f'_{MS}(x) = \frac{k[1+cx^p(1-p)]}{(1+cx^p)^2}$, concluímos que $f'_{MS}(0) = k$ e logo o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é assintoticamente estável se $0 < k < 1$ e instável se $k > 1$, de acordo com o Teorema 1.2.2. Uma vez que

$$|f'_{MS}([(k-1)/c]^{1/p})| = \left| \frac{k - kp + p}{k} \right|,$$

se $k > 1$ e $p - pk + 2k > 0$, pelo mesmo teorema concluímos que o ponto de equilíbrio $x^{**} = [(k-1)/c]^{1/p}$ é assintoticamente estável e se $k > 1$ e $p - pk + 2k < 0$, concluímos que o ponto de equilíbrio $x^{**} = [(k-1)/c]^{1/p}$ é instável. \square

Juntando os resultados anteriores obtemos o Corolário.

Corolário 2.5.3 (Modelo de Maynard Smith-Slatkin). Suponhamos que se verifica

$$1 \leq p \leq 2 \text{ e } p - k^2p + k^2 + k^p > 0 \quad \text{ou} \quad p > 2 \text{ e } p - k^2p + k^2 > 0.$$

Temos o seguinte relativamente ao modelo (2.31).

1. se $0 < k < 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é globalmente assintoticamente estável e se $k > 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é instável;
2. se $k > 1$, o ponto de equilíbrio $x^{**} = [(k-1)/c]^{1/p}$ é globalmente assintoticamente estável em $]0, +\infty[$.

Demonstração. Basta verificar que nas situações em que pelo Teorema 2.5.1 temos atratividade global, o Teorema 2.5.2 nos garante estabilidade assintótica. Note-se que, se (2.32) se verifica, então $p - kp + 2k > 0$. \square

A figura seguinte ilustra o resultado do Corolário 2.5.3. Na figura da esquerda temos que o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é globalmente assintoticamente estável e na figura da direita temos que o ponto de equilíbrio x^{**} é globalmente assintoticamente estável em $]0, +\infty[$.

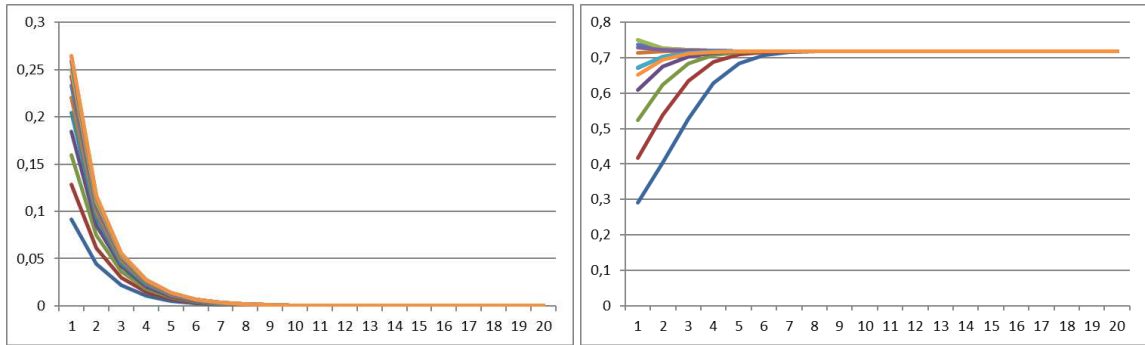


Figura 2.5: Maynard Smith-Slatkin: $k = 0, 5, c = 1, p = 1, 5$ (esquerda) $k = 1, 5, c = 1, p = 2, 1$ (direita)

2.6 Modelo de Hassel

O modelo de Hassel foi proposto pelo biólogo Michael Hassel em 1975. Tal como no modelo de Maynard Smith-Slatkin, neste modelo o parâmetro p (ver a equação (2.38)) está associado ao tipo de competição que se assume ocorrer entre os indivíduos da população [3]. Tal como no modelo de Maynard Smith-Slatkin, também esta família de modelos admite como caso particular (o caso $p = 1$) o modelo de Beverton-Holt estudado na secção 2.1. O modelo de Hassel é adequado à descrição da evolução de populações de algumas espécies de insectos, em particular para explicar o facto do aumento da densidade de indivíduos na população frequentemente reduzir as taxas de crescimento populacional [10].

Os modelos matemáticos, para além de descreverem a dinâmica de populações de animais, também podem ser adequados para descrever a evolução de populações vegetais, fazendo uma relação da densidade das plantas recém nascidas com a densidade das sementes que resultam na área de cultivo. Como exemplo, o modelo de Hassel foi usado para descrever a dinâmica ou a sobrevivência e produtividade das sementes de plantas daninhas em sistemas agrícolas.

A derivação que faremos abaixo será para uma população de animais.

2.6.1 Derivação do modelo

Para derivar o modelo de Hassel, para cada $t \in [0, 1]$, representamos por $u(t)$ a densidade populacional dos adultos e por $v(t)$ a densidade populacional dos juvenis. Assumimos que os adultos atacam outros adultos, provocando a morte destes, com taxa proporcional a $[u(t)]^2$ dada por $\gamma[u(t)]^2$, e que atacam juvenis, provocando a morte destes, com taxa proporcional a $u(t)v(t)$ dada por $\beta u(t)v(t)$. Assumimos que todas as mortes dos juvenis são provocadas por ataques de adultos ou ocorrem no final de cada período de um ano, concretamente assumimos que apenas uma fracção σ da população de juvenis consegue sobreviver ao inverno. Assumimos que os adultos não sobrevivem ao final do ano e portanto a população no início do ano seguinte é constituída apenas pela fracção σ dos juvenis que sobrevivem ao inverno, e que se tornam adultos, e pelos novos juvenis, que correspondem a uma fracção α da população no final do período. Então, sendo x_n a população no final do ano n , a dinâmica no decorrer do período $]n, n + 1[$ é dada pelo sistema de equações

diferenciais:

$$\begin{cases} u' = -\frac{1}{2}\gamma u^2, & u(n) = x_n \\ v' = -\beta uv, & v(n) = \alpha x_n \end{cases} \quad (2.34)$$

Para se saber o total da população passado um ano, temos de resolver o sistema. Temos

$$\frac{du}{dt} = -\frac{1}{2}\gamma u^2 \Leftrightarrow \int_n^t \frac{1}{u^2} du = -\frac{1}{2}\gamma \int_n^t ds.$$

Fazendo $u(s) = x$ e substituindo $u(n) = x_n$ no integral temos

$$\int_{x_n}^{u(t)} \frac{1}{x^2} dx = -\frac{1}{2}\gamma \int_n^t ds \Leftrightarrow -\left[\frac{1}{x}\right]_{x_n}^{u(t)} = -\frac{1}{2}\gamma [s]_n^t \Leftrightarrow \frac{1}{u(t)} = \frac{1}{2}\gamma(t-n) + \frac{1}{x_n}.$$

Assim,

$$u(t) = \frac{2x_n}{\gamma x_n(t-n) + 2}. \quad (2.35)$$

De (2.34), podemos determinar a variação da população jovem que é dada por

$$\frac{dv}{dt} = -\beta uv.$$

Como estamos diante de uma equação com variáveis separáveis, então temos que:

$$\frac{1}{v(t)} dv(t) = -\beta u(t) dt.$$

Substituindo na equação anterior o valor de (2.35), temos:

$$\frac{1}{v(t)} dv(t) = -\beta \frac{2x_n}{\gamma x_n(t-n) + 2} dt.$$

Fazendo $v(t) = y$, notando que $v(n) = \alpha x_n$ e substituindo os limites de integração temos:

$$\int_{\alpha x_n}^{v(n+1)} \frac{dy}{y} = -2\beta x_n \int_n^{n+1} \frac{dt}{\gamma x_n(t-n) + 2}$$

e, primitivando e substituindo os limites de integração, temos:

$$\ln v(n+1) - \ln(\alpha x_n) = -\frac{2\beta}{\gamma} [\ln(\gamma x_n(t-n) + 2)]_n^{n+1}$$

e logo

$$\ln \frac{v(n+1)}{\alpha x_n} = \ln(\gamma x_n/2 + 1)^{-\frac{2\beta}{\gamma}}.$$

Deste modo

$$v(n+1) = \frac{\alpha x_n}{\left(\frac{\gamma x_n}{2} + 1\right)^{2\beta/\gamma}}. \quad (2.36)$$

Fazendo $a = \alpha(\sigma + \alpha)$, $b = \gamma/2$ e $p = 2\beta/\delta$ e notando que, de acordo com as nossas hipóteses, a população será constituída pelos jovens que sobreviveram ao inverno e se tornaram adultos e pelos novos juvenis, então temos:

$$x_{n+1} = \sigma v(n+1) + \alpha v(n+1) = \frac{ax_n}{(1 + bx_n)^p} \quad (2.37)$$

Obtemos assim o modelo

$$\boxed{x_{n+1} = \frac{ax_n}{(1 + bx_n)^p}}, \quad (2.38)$$

conhecido por modelo de Hassel. Assumimos que $a, b > 0$ e $p \geq 1$. Verifica-se imediatamente que, para este modelo, os conjuntos \mathbb{R}_0^+ e \mathbb{R}^+ são positivamente invariantes. De facto, se $x_n > 0$ obtemos $ax_n > 0$ e $1 + bx_n > 1$ pelo que $x_{n+1} = f(x_n) > 0$. Analogamente, se $x_n \geq 0$ obtemos $ax_n \geq 0$ e $1 + bx_n \geq 1$ pelo que $x_{n+1} = f(x_n) \geq 0$.

2.6.2 Comportamento assintótico

Temos o seguinte resultado:

Teorema 2.6.1 (Modelo de Hassel). As seguintes afirmações verificam-se:

- a) Se $0 < a \leq 1$, então $x^* = 0$ é o único ponto de equilíbrio da equação (2.38).
- b) Se $a > 1$ então (2.38) possui os pontos de equilíbrio $x^* = 0$ e $x^{**} = (a^{1/p} - 1)/b$.
- c) Se $0 < a \leq 1$, então todas as soluções de (2.38) convergem para o ponto de equilíbrio $x^* = 0$.
- d) Se $a > 1$ e

$$1 < p \leq 2 \quad \text{e} \quad p(1 - a^{-2/p}) < 1 + a^{1-2/p} \quad (2.39)$$

ou, alternativamente,

$$p > 2 \quad \text{e} \quad p^{2-p}(p-2)^{p-1}a^{1-2/p} < 1, \quad (2.40)$$

então as soluções de (2.38) com $x_0 > 0$ convergem para o ponto de equilíbrio $x^{**} = (a^{1/p} - 1)/b$.

Demonstração. Seja $f_H :]0, +\infty[\rightarrow]0, +\infty[$ dada por $ax/(1 + bx)^p$. Das condições apresentadas nos parâmetros, esta função é contínua e verifica a alínea a) do Teorema 1.2.5.

Para se verificar a alínea b) do Teorema 1.2.5, cada uma das funções f_H e f_H^2 têm que ter no máximo um ponto fixo. Começamos então por determinar os pontos fixos das funções referidas:

$$f_H(x^*) = x^* \Leftrightarrow x^* = \frac{ax^*}{(1 + bx^*)^p} \Leftrightarrow x^* \left(1 - \frac{a}{(1 + bx^*)^p}\right) = 0.$$

Assim, temos $x^* = 0$ ou $1 - a/(1 + bx^*)^p = 0$. Uma vez que

$$\frac{a}{(1 + bx^*)^p} = 1 \Leftrightarrow (1 + bx^*)^p = a \Leftrightarrow 1 + bx^* = a^{1/p} \Leftrightarrow x^* = \frac{a^{1/p} - 1}{b}.$$

Notamos que $x^* > 0$ se e só se $a^{1/p} > 1$, o que acontece apenas quando $a > 1$. Continuando a verificação da alínea b) do Teorema 1.2.5, vamos determinar o número de pontos fixos de f_H^2 . Temos

$$\begin{aligned} f_H^2(x^*) &= f_H(f_H(x^*)) = f_H\left(\frac{ax^*}{(1 + bx^*)^p}\right) = \frac{a \frac{ax^*}{(1 + bx^*)^p}}{\left(1 + b \frac{ax^*}{(1 + bx^*)^p}\right)^p} = \frac{\frac{a^2 x^*}{(1 + bx^*)^p}}{\left(1 + \frac{bax^*}{(1 + bx^*)^p}\right)^p} \\ &= \frac{\frac{a^2 x^*}{(1 + bx^*)^p}}{\frac{((1 + bx^*)^p + bax^*)^p}{(1 + bx^*)^{p^2}}} = \frac{(a^2 x^*)(1 + bx^*)^{p^2}}{(1 + bx^*)^p((1 + bx^*)^p + bax^*)^p} \end{aligned}$$

e portanto

$$\begin{aligned} f_H^2 x^* = x^* &\Leftrightarrow \frac{a^2 x^* (1 + bx^*)^{p^2-p}}{[(1 + bx^*)^p + bax^*]^p} = x^* \\ &\Leftrightarrow x^* \left(1 - \frac{a^2 (1 + bx^*)^{p^2-p}}{[(1 + bx^*)^p + bax^*]^p} \right) = 0. \end{aligned}$$

Concluimos que $x^* = 0$ ou

$$\begin{aligned} \frac{a^2 (1 + bx^*)^{p^2-p}}{[(1 + bx^*)^p + bax^*]^p} = 1 &\Leftrightarrow a^2 (1 + bx^*)^{p^2-p} = [(1 + bx^*)^p + bax^*]^p \\ &\Leftrightarrow a^{\frac{2}{p}} (1 + bx^*)^{p-1} - (1 + bx^*)^p - bax^* = 0. \end{aligned} \quad (2.41)$$

Fazendo $y = 1 + bx^* \Leftrightarrow bx^* = y - 1$ na equação (2.41) obtemos $a^{2/p} y^{p-1} - y^p - ay + a = 0$ com $y \geq 1$. Consideramos a função auxiliar $g :]1, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}$ dada por

$$g(y) = a^{2/p} y^{p-1} - y^p - ay + a. \quad (2.42)$$

A função f_H^2 tem um ponto fixo no intervalo $]0, +\infty[$ se e somente se a função auxiliar g tiver um zero no intervalo $]1, +\infty[$. Assim, para analisarmos os pontos fixos de f_H^2 , vamos estudar a monotonia da função auxiliar g . É imediato que $g'(y) = (p-1)a^{2/p} y^{p-2} - a - py^{p-1}$ e $g''(y) = (p-1)(p-2)a^{2/p} y^{p-3} - p(p-1)y^{p-2}$. Naturalmente,

$$g''(y) = 0 \Leftrightarrow (p-1)y^{p-3} [(p-2)a^{2/p} - py] = 0 \Leftrightarrow y = \frac{(p-2)a^{2/p}}{p}. \quad (2.43)$$

Se $1 < p \leq 2$ e $a > 1$ então $p-2 \leq 0$ e a equação (2.43) não tem soluções em $]1, +\infty[$. Portanto, g' é estritamente monótona. Como $g'(y) \rightarrow -\infty$ quando $y \rightarrow +\infty$, se $g'(1) = p(a^{2/p} - 1) - a^{2/p} - a < 0$, a função g' não tem zeros em $]1, +\infty[$. Logo, neste caso, g tem no máximo um zero em $]1, +\infty[$. Note-se que $g'(1) < 0$ é equivalente a $p(1 - a^{-2/p}) < 1 + a^{1-2/p}$.

Por outro lado, se $p > 2$ e $a > 1$, a segunda derivada de g tem um zero: $(p-2)a^{2/p}/p$. Se $g'((p-2)a^{2/p}/p) < 0$, concluímos que g tem no máximo um zero em $]1, +\infty[$. Mas $g'((p-2)a^{2/p}/p) < 0$ é equivalente a $p^{2-p}(p-2)^{p-2}a^{1-2/p} < 1$.

Concluimos que se $1 < p \leq 2$, $a > 1$ e $p(1 - a^{-2/p}) < 1 + a^{1-2/p}$ ou, alternativamente, $p > 2$, $a > 1$ e $p^{2-p}(p-2)^{p-2}a^{1-2/p} < 1$, então g tem no máximo um zero no intervalo $]1, +\infty[$. Concluimos que f_H^2 tem no máximo um ponto fixo. Verifica-se a alínea b) do Teorema 1.2.5.

Vamos agora verificar a alínea c) do Teorema 1.2.5. Visto que f_H está definida no intervalo $]0, +\infty[$ e que

$$\frac{f_H(x)}{x} = \frac{a}{(1 + bx)^p},$$

concluimos que a função f_H é estritamente decrescente, uma vez que $(1 + bx)^p$ cresce à medida que $x > 0$ cresce. Assim cumpre-se com a alínea c) do Teorema 1.2.5. Assim se pode concluir que estamos nas condições do Teorema 1.2.5.

Se $0 < a \leq 1$, concluímos que

$$\lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{f(x)}{x} = \lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{a}{(1 + bx)^p} = a \leq 1$$

e portanto por 2) do Teorema 1.2.5 todas as soluções convergem para zero. Por outro lado, se $a > 1$, então

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{f(x)}{x} = 0 < 1 < a = \lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{f(x)}{x} = \lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{a}{(1+bx)^p},$$

e portanto por 3) do Teorema 1.2.5, existe um único ponto fixo que atrai todas as soluções. Fica demonstrado o resultado. \square

Temos o seguinte resultado relativo à estabilidade local.

Teorema 2.6.2 (Modelo de Hassel). Temos o seguinte relativamente ao modelo (2.38).

1. se $0 < a < 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é assintoticamente estável e se $a > 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é instável;
2. se $a > 1$ e $p(1 - a^{-1/p}) < 2$ o ponto de equilíbrio $x^{**} = (a^{1/p} - 1)/b$ é assintoticamente estável;
3. se $a > 1$ e $p(1 - a^{-1/p}) > 2$ o ponto de equilíbrio $x^{**} = (a^{1/p} - 1)/b$ é instável;

Demonstração. Uma vez que $f'_H(x) = a(1+bx)^{-(p+1)}(1+bx(1-p))$, concluímos que $f'_H(0) = a$ e logo o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é assintoticamente estável se $0 < a < 1$ e instável se $a > 1$, de acordo com o Teorema 1.2.2. Além disso, como $f'_H((a^{1/p}-1)/b) = 1-p+a^{-1/p}p < 1$, pelo mesmo teorema concluímos que o ponto de equilíbrio $x^{**} = (a^{1/p}-1)/b$ é assintoticamente estável se $|1-p+a^{-1/p}p| < 1$ e instável se $|1-p+a^{-1/p}p| > 1$. As condições do enunciado seguem destas inequações. \square

Juntando os resultados anteriores obtemos o Corolário.

Corolário 2.6.3 (Modelo de Hassel). Temos o seguinte relativamente ao modelo (2.38).

1. se $0 < a < 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é globalmente assintoticamente estável e se $a > 1$, o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é instável;
2. se $a > 1$ e, $p(1 - a^{-1/p}) < 2$ e alguma das condições (2.39) e (2.40) se verifica então o ponto de equilíbrio $x^{**} = (a^{1/p} - 1)/b$ é globalmente assintoticamente estável em $]0, +\infty[$;
3. se $a > 1$ e $p(1 - a^{-1/p}) > 2$ o ponto de equilíbrio $x^{**} = (a^{1/p} - 1)/b$ é instável;

Demonstração. Basta juntar as conclusões do Teorema 2.6.2 e do Teorema 2.6.1. \square

A figura seguinte ilustra o resultado do Corolário 2.6.3. Na figura da esquerda temos que o ponto de equilíbrio $x^* = 0$ é globalmente assintoticamente estável e na figura da direita temos que o ponto de equilíbrio x^{**} é globalmente assintoticamente estável em $]0, +\infty[$.

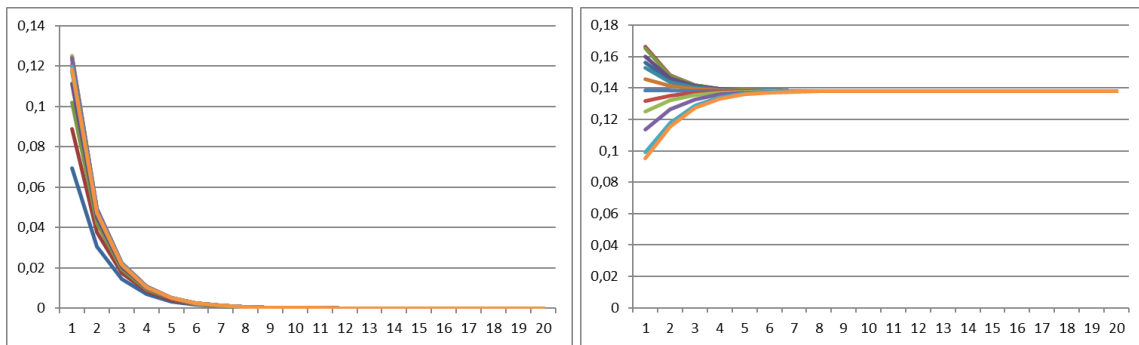


Figura 2.6: Hassel: $a = 0,5, b = 1, p = 2$ (esquerda) $a = 2, b = 3, p = 2$ (direita)

Capítulo 3

Modelos de captura e o efeito de hidra

Na dinâmica de populações é importante considerar o efeito da captura. Um modelo possível constrói-se do seguinte modo: considera-se uma função não negativa que descreve a evolução da população sem considerar a captura $f : [0, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}$. Designamos esta função por função de reprodução. Consideramos ainda uma função não-negativa que corresponde à captura $g : [0, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}$. De seguida consideramos a dinâmica dada pela equação às diferenças $x_{n+1} = F(x_n)$, onde $F(x) = (f \circ g)(x)$ ou $F(x) = (g \circ f)(x)$ consoante se assuma que a captura antecede a reprodução ou vice-versa (em relação ao momento do censo).

A observação dos resultados obtidos para os modelos populacionais, revela algumas vezes problemas relativos à interpretação biológica. No caso dos modelos de captura, uma das dificuldades de interpretação mais famosas diz respeito ao dito “efeito de hidra”, um aparente paradoxo que foi recentemente alvo de uma possível explicação, obtida por Eduardo Liz e Frank Hilker em [7], para um modelo de captura com função de reprodução de Ricker. Seguindo a abordagem desses autores, observaremos esse mesmo efeito para o caso de um modelo de captura com função de Maynard Smith e também para o caso de um modelo de captura com função de Hassel.

Um modelo de captura geral foi proposto por Seno (a este respeito ver [6]). Consideraremos esse modelo e obteremos, com base nele, resultados para funções com funções de reprodução correspondentes a alguns dos modelos populacionais considerados no capítulo 2.

Por fim, derivamos com base em pressupostos biológicos um modelo alternativo ao de Seno.

3.1 Efeito de hidra para um modelo de captura com função de Maynard-Smith

No nosso caso consideraremos para função de reprodução a função $f :]0, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}$ dada por

$$f(x) = \frac{kx}{1 + cx^2}$$

com $k > 2$ (função de Maynard-Smith com $p = 2$) e para função de captura a função $h :]0, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}$ dada por

$$h(x) = (1 - \gamma)x.$$

A nossa dinâmica é dada por uma das seguintes funções $F_1 = f \circ h$ ou $F_2 = h \circ f$. Assim, obtemos as equações

$$x_{n+1} = F_1(x_n) = \frac{k(1-\gamma)x_n}{1+c(1-\gamma)^2x_n^2} \quad \text{e} \quad x_{n+1} = F_2(x_n) = \frac{k(1-\gamma)x_n}{1+cx_n^2}. \quad (3.1)$$

Um efeito matemático descrito na literatura é o seguinte: em algumas situações, ao aumentar a captura, aumenta também o tamanho da população. Este comportamento das equações é conhecido como efeito de hidra. Em [7] foi proposta uma possível explicação para esta situação, aparentemente paradoxal, usando o modelo de Ricker. Neste capítulo tentaremos reproduzir a explicação usando um modelo mais simples: o modelo de Maynard-Smith. Faremos ainda algumas considerações adicionais à explicação dada em [7].

Começamos por analisar a dinâmica associada a F_1 . Neste caso, como vimos, para $k(1-\gamma) \leq 1$ não temos ponto fixo e para $k(1-\gamma) > 1$ temos o ponto fixo $x_1^* = \sqrt{(k-k\gamma-1)/(c(1-\gamma)^2)}$. Para cada k e c fixos, consideramos a função $x_1^*(\gamma) = \sqrt{(k-k\gamma-1)/(c(1-\gamma)^2)}$. Temos que

$$\begin{aligned} (x_1^*)'(\gamma) = 0 &\Leftrightarrow \left[\left(\frac{k(1-\gamma)-1}{c(1-\gamma)^2} \right)^{\frac{1}{2}} \right]' = 0 \\ &\Leftrightarrow \frac{1}{2} \left(\frac{k(1-\gamma)-1}{c(1-\gamma)^2} \right)^{-\frac{1}{2}} \frac{[-kc(1-\gamma)^2 + 2c(1-\gamma)(k(1-\gamma)-1)]}{c^2(1-\gamma)^4} = 0 \\ &\Leftrightarrow -kc(1-\gamma)^2 + 2c(1-\gamma)(k(1-\gamma)-1) = 0 \\ &\Leftrightarrow -kc(1-\gamma)^2 + [2kc(1-\gamma) - 2c](1-\gamma) = 0 \\ &\Leftrightarrow 2kc(1-\gamma) - 2c - kc(1-\gamma) = 0 \\ &\Leftrightarrow 2kc - kc - 2kc\gamma + kc\gamma - 2c = 0 \\ &\Leftrightarrow kc - kc\gamma - 2c = 0 \\ &\Leftrightarrow c(k - k\gamma - 2) = 0 \\ &\Leftrightarrow k - k\gamma - 2 = 0 \Leftrightarrow \gamma = \frac{k-2}{k} \end{aligned} \quad (3.2)$$

e é fácil verificar que $\gamma = \frac{k-2}{k}$ é um ponto de máximo da função. De facto, para se obter um ponto fixo, considerou-se $k(1-\gamma) > 1$ e, igualando a derivada de x_1^* a zero, obteve-se a solução $\gamma = \frac{k-2}{k}$. Uma vez que

$$\begin{aligned} (x_1^*)'(\gamma) &= \frac{1}{2} \left(\frac{k(1-\gamma)-1}{c(1-\gamma)^2} \right)^{-\frac{1}{2}} \frac{c(1-\gamma)[-k(1-\gamma) + 2(k(1-\gamma)-1)]}{c^2(1-\gamma)^4} \\ &= E[k - 2 - k\gamma], \end{aligned}$$

onde E é uma constante maior do que zero, é imediato que, se $\gamma \in]0, (k-2)/k[$, então $(x_1^*)'(\gamma) > 0$ e, se $\gamma \in](k-2)/k, 1[$, então $(x_1^*)'(\gamma) < 0$. Concluimos que x_1^* é uma função crescente em $]0, (k-2)/k[$ e decrescente em $](k-2)/k, 1[$, pelo que $x_1^*((k-2)/k)$ é o máximo de x_1^* . Note-se que só existe ponto de equilíbrio x_1^* quando $\gamma \in [0, 1 - 1/k[$.

Concluimos que temos efeito de hidra: ao aumentar a captura até ao valor $\gamma = \frac{k-2}{k}$ aumenta também o tamanho da população no equilíbrio. A partir do valor referido a população diminuiu.

Analisamos agora a dinâmica associada a F_2 . Neste caso, novamente, para $k(1 - \gamma) \leq 1$ não temos ponto fixo e para $k(1 - \gamma) > 1$ temos o ponto fixo $x_2^* = \sqrt{(k - k\gamma - 1)/c}$. Para cada k e c fixos, consideramos a função $x_2^*(\gamma) = \sqrt{(k - k\gamma - 1)/c}$. É imediato que x_2^* é decrescente e não se verifica efeito de hidra neste caso. O gráfico 3.1 ilustra a situação acima.

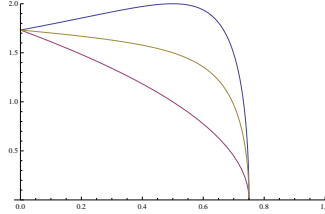


Figura 3.1: Dinâmica associada a F_1 e F_2 com $k = 4$ e $c = 1$. Gráficos de x_1^* , x_2^* e $(x_1^* + x_2^*)/2$.

3.2 Efeito de hidra para um modelo de captura com função de Hassel

Vamos ainda reproduzir o exemplo anterior para o modelo de Hassel. Como vimos, assumindo que $p > 0$, $a, b > 0$ e $n \in \mathbb{N}$, o modelo de Hassel é um modelo da forma $x_{n+1} = f(x_n)$ em que $f : \mathbb{R}_0^+ \rightarrow \mathbb{R}$ é dada por $f(x) = ax/(1 + bx)^p$.

Tomamos neste caso para função de reprodução o caso particular do modelo de Hassel com $p = 3$, $f(x) = ax/(1 + bx)^3$ e para função de captura a função $h(x) = (1 - \gamma)x$.

Tal como no caso anterior, a nossa dinâmica é dada por uma das seguintes funções $F_1 = f \circ h$ ou $F_2 = h \circ f$, onde F_1 corresponde ao senso após a captura e F_2 ao senso após a reprodução. Obtemos os modelos

$$x_{n+1} = F_1(x_n) = \frac{a(1 - \gamma)x_n}{(1 + b(1 - \gamma)x_n)^3} \quad \text{e} \quad x_{n+1} = F_2(x_n) = \frac{a(1 - \gamma)x_n}{(1 + bx_n)^3}.$$

Analisemos a dinâmica associada a F_1 . Temos os pontos fixos

$$x_1^* = \frac{(a(1 - \gamma))^{1/3} - 1}{b(1 - \gamma)} \quad \text{e} \quad x_2^* = \frac{(a(1 - \gamma))^{1/3} - 1}{b},$$

correspondentes respectivamente às funções F_1 e F_2 .

Igualando a derivada de x_1^* a zero temos

$$\begin{aligned} (x_1^*)'(\gamma) = 0 &\Leftrightarrow \left(\frac{(a(1 - \gamma))^{1/3} - 1}{b(1 - \gamma)} \right)' = 0 \\ &\Leftrightarrow \frac{((a(1 - \gamma) - 1)^{1/3})'(b(1 - \gamma)) - [(a(1 - \gamma))^{1/3} - 1][b(1 - \gamma)]'}{[b(1 - \gamma)]^2} = 0 \end{aligned}$$

e portanto

$$\begin{aligned}
 (x_1^*)'(\gamma) = 0 &\Leftrightarrow \frac{1}{3((a(1-\gamma))^2)^{1/3}}(-a)(b(1-\gamma)) + b((a(1-\gamma))^{1/3} - 1) = 0 \\
 &\Leftrightarrow -a[b(1-\gamma)] + 3b[a(1-\gamma)]^{2/3}[(a(1-\gamma))^{1/3} - 1] = 0 \\
 &\Leftrightarrow -b + 3b[a(1-\gamma)]^{-1/3}[(a(1-\gamma))^{1/3} - 1] = 0 \\
 &\Leftrightarrow 3(a(1-\gamma))^{1/3} - 3 - (a(1-\gamma))^{1/3} = 0 \\
 &\Leftrightarrow a(1-\gamma) = \frac{27}{8} \\
 &\Leftrightarrow \gamma = 1 - \frac{27}{8a}
 \end{aligned}$$

É fácil verificar que, quando os valores estimados de captura se encontram no intervalo $]\frac{8a-27}{8a}, 1[$, existe diminuição no tamanho da população, e quando estes valores de captura se encontram no intervalo $]0, \frac{8a-27}{8a}[$, então a população cresce, produzindo assim o efeito de hidra.

A expressão de $x_2^*(\gamma)$ permite imediatamente verificar que esta função é decrescente com γ . Desta feita, para esta função, não se observa o efeito de hidra.

3.3 Modelo de captura de Seno

O modelo de Seno é um modelo que generaliza os modelos de colheita anteriores. Nesta família de modelos, um parâmetro $\theta \in [0, 1]$ corresponde ao momento do ano em que se procede à captura e, tal como anteriormente, $\gamma \in]0, 1[$ corresponde ao nível de captura [6]. Concretamente, temos um modelo da seguinte forma:

$$x_{n+1} = [\theta g(x_n) + (1-\theta)g((1-\gamma)x_n)](1-\gamma)x_n. \quad (3.3)$$

No que se segue, vamos assumir algumas hipóteses sobre a função de reprodução, $g :]0, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}$. Nomeadamente, assumimos o seguinte:

$$C_1) \quad g'(x) < 0 \quad \forall x > 0$$

$$C_2) \quad g(0) > 1$$

$$C_3) \quad \lim_{x \rightarrow +\infty} g(x) = \delta < 1$$

$$C_4) \quad \text{Existe um } d > 0 \text{ tal que } xg(x) \text{ é estritamente crescente no intervalo }]0, d[\text{ e estritamente decrescente no intervalo }]d, +\infty[.$$

Biologicamente, a condição C1) quer dizer que qualquer aumento no tamanho da população é seguido por um aumento da mortalidade na geração seguinte.

Os resultados que se apresentam de seguida foram demonstrados em [6].

Teorema 3.3.1 (Proposição 1 de [6]). Assumindo C1), C2) e C3), existe um único equilíbrio positivo, $k_\gamma(\theta)$, se e só se $\gamma < 1 - \frac{1}{g(0)}$.

Teorema 3.3.2 (Proposição 2 de [6]). Assumindo C1), C2) e C4), existe $\gamma_0 < \gamma^*$ tal que, para todo o $\gamma \in [\gamma_0, \gamma^*)$, $k_\gamma(\theta)$ é assintoticamente estável para todo o $\theta \in [0, 1]$ e todas as soluções positivas convergem para $k_\gamma(\theta)$.

De seguida vamos considerar casos particulares do modelo de Seno. Começamos com o modelo de Seno com função de Maynard Smith-Stalkin (a função dada por (2.31)) com $a > 1, b > 0$ e $p > 1$. Obtemos o modelo

$$x_{n+1} = F_{\gamma, \theta}(x_n) \quad (3.4)$$

onde

$$F_{\gamma, \theta}(x) = \left[\theta \frac{a}{1 + bx^p} + (1 - \theta) \frac{a}{1 + b(1 - \gamma)^p x^p} \right] (1 - \gamma)x. \quad (3.5)$$

Designamos por $k_{\gamma}^{MS}(\theta)$ o ponto de equilíbrio, referido no Teorema 3.3.1, associado a este modelo. De seguida vamos aplicar os Teoremas 3.3.1 e 3.3.2 ao modelo de Seno com a função de Maynard Smith-Slatkin. Começamos por verificar que as condições C1) a C4) se verificam para este modelo.

Lema 3.3.3. A função de Maynard Smith, dada por (2.31), com $a > 1, b > 0$ e $p > 1$ verifica as condições C1) a C4).

Demonstração. Consideremos a função de Maynard Smith-Slatkin, $g(x) = a/(1 + bx^p)$, com $a > 1, b > 0$ e $p > 1$. Temos

$$[g(x)]' = \left[\frac{a}{1 + bx^p} \right]' = \frac{-a(1 + bx^p)'}{(1 + bx^p)^2} = -\frac{abpx^{p-1}}{(1 + bx^p)^2} < 0,$$

e obtemos C1).

A condição C2) é imediata: $g(0) = a > 1$.

Uma vez que

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{a}{1 + bx^p} = 0 < 1,$$

a condição C3) verifica-se.

Atendendo a que

$$\begin{aligned} [g(x)x]' &= \left[\frac{ax}{1 + bx^p} \right]' = \frac{a(1 + bx^p) - axbpx^{p-1}}{(1 + bx^p)^2} \\ &= \frac{a + abx^p - abpx^p}{(1 + bx^p)^2} = \frac{a[1 + bx^p(1 - p)]}{(1 + bx^p)^2}, \end{aligned}$$

e $(1 + bx^p)^2 > 0$, o sinal da expressão acima é igual ao sinal da expressão $1 + bx^p(1 - p)$. Definindo $d = \sqrt[p]{1/(b(p - 1))}$ tem-se o seguinte: se $x < d$ então $(g(x)x)' > 0$ e portanto $g(x)x$ é estritamente crescente no intervalo $]0, d[$ e, se $x > d$ então $(g(x)x)' < 0$ e portanto $g(x)x$ é estritamente decrescente no intervalo $]d, +\infty[$. Obtemos C4). \square

Teorema 3.3.4. Para o modelo de Seno com a função de Maynard Smith-Slatkin e $a > 1, b > 0$ e $p > 1$, existe um ponto de equilíbrio positivo, $k_{\gamma}^{MS}(\theta)$, se e só se $\gamma < 1 - 1/a$.

Demonstração. Pelo Lema 3.3.3, o modelo de Seno com a função de Maynard Smith-Slatkin verifica as condições C1), C2) e C3) e logo, pelo Teorema 3.3.1 obtemos o resultado. \square

Teorema 3.3.5. Para o modelo de Seno com a função de Maynard Smith-Slatkin, existe $\gamma \in [\gamma_0, \gamma^*[$ tal que $k_{\gamma}(\theta)$ é assintoticamente estável. Para $\theta \in [0, 1]$, todas as soluções positivas convergem para $k_{\gamma}(\theta)$.

Demonstração. Pelo Lema 3.3.3, temos verificadas as condições C1), C2) e C4) do modelo de Maynard Smith e pelo Teorema 3.3.2 obtemos o resultado. \square

Consideramos de seguida o modelo de Seno com função de Hassel (a função dada por (2.38)) com $a > 1, b > 0$ e $p > 1$. Temos a função

$$x_{n+1} = H_{\gamma, \theta}(x) \quad (3.6)$$

onde

$$H_{\gamma, \theta}(x) = \left[\theta \frac{a}{(1+bx)^p} + (1-\theta) \frac{a}{(1+b(1-\gamma)x)^p} \right] (1-\gamma)x. \quad (3.7)$$

Designamos por $x_{\gamma}^H(\theta)$ o ponto de equilíbrio, referido no Teorema 3.3.1, associado a este modelo. De seguida vamos aplicar os Teoremas 3.3.1 e 3.3.2 ao modelo de Seno com a função (2.38). Começamos por mostrar que as condições C1) a C4) se verificam para este modelo.

Teorema 3.3.6. Verificam-se as condições C1) a C4) para a função de Hassel

Demonstração. Seja $g(x) = a/(1+bx)^p$ a função de Hassel. Uma vez que

$$[g(x)]' = \left[\frac{a}{(1+bx)^p} \right]' = -\frac{abp(1+bx)^{p-1}}{(1+bx)^{2p}} < 0$$

e $g(0) = a > 1$. Obtemos C1) e C2). Temos que

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{a}{(1+bx)^p} = 0 < 1$$

e obtemos C3). Uma vez que

$$[g(x)x]' = \left[\frac{ax}{(1+bx)^p} \right]' = \frac{a(1+bx)^p - abpx(1+bx)^{p-1}}{(1+bx)^{2p}},$$

o sinal de $[g(x)x]'$ é dado pela seguinte expressão $a(1+bx)^p - abpx(1+bx)^{p-1}$. Uma vez que

$$(1+bx)^p \left[1 - \frac{bpx}{(1+bx)} \right] = 0 \quad \Leftrightarrow \quad x = -\frac{1}{b(1-p)},$$

sendo $d = -\frac{1}{b(1-p)}$, concluímos que se $x < d$ então $g(x)x$ é crescente no intervalo $]0, d[$ e se $x > d$ então $g(x)x$ é decrescente no intervalo $]d, +\infty[$. Obtemos C4).

Portando, a função de Hassel verifica todas as condições do Teorema 3.3.1. \square

Teorema 3.3.7. Para o modelo de Hassel, existe um equilíbrio positivo $x_{\gamma}^H(\theta)$ se e só se $\gamma < 1 - 1/a$.

Demonstração. Pelo Teorema 3.3.6, o modelo de Seno com a função de Hassel verifica as condições C1), C2) e C3), então pelo Teorema 3.3.2 temos o resultado. \square

Teorema 3.3.8. Para Seno com a função de Hassel, existe $\gamma \in]\gamma_0, \gamma^*[$ tal que $x_{\gamma}^H(\theta)$ é assintoticamente estável. Para $\theta \in [0, 1]$, todas as soluções positivas convergem para $x_{\gamma}^H(\theta)$.

Demonstração. Pelo Teorema 3.3.6 o modelo de Hassel verificou as condições C1), C2) e C4). Assim, pelo Teorema 3.3.2, temos os resultados para qualquer $\theta \in [0, 1]$. \square

3.4 Um novo modelo de captura

Nesta secção apresentamos um novo modelo de captura generalizado, alternativo ao modelo de Seno com função de Beverton-Holt, em que um parâmetro $\theta \in [0, 1]$ corresponde ao momento em que iniciamos a captura, a qual se mantém até ao final do período considerado. Deduzimos este modelo a partir de pressupostos biológicos de forma semelhante ao que fizemos para os vários modelos de crescimento populacional considerados no Capítulo 2.

Tal como na dedução do modelo de Beverton-Holt, vamos considerar a evolução de uma dada população ao longo de um ano, mais concretamente, consideraremos a evolução entre o n -ésimo ano e o $(n+1)$ -ésimo ano, para um determinado ano $n \in \mathbb{N}$. Vamos ainda designar por x_n o tamanho da população no instante n , imediatamente a seguir à reprodução.

Assumimos que a variação da população em $]n, n + \theta[$ é consequência exclusiva da mortalidade resultante dos ataques. Assim

$$u' = -\frac{1}{2}au^2, \quad u(n) = x_n. \quad (3.8)$$

Atendendo a que a equação (3.8) é uma equação de variáveis separáveis, temos

$$\begin{aligned} \int_n^{n+\theta} \frac{u'(s)}{[u(s)]^2} ds &= - \int_n^{n+\theta} \frac{1}{2}a ds \Leftrightarrow - \left[\frac{1}{u(s)} \right]_n^{n+\theta} = - \left[\frac{1}{2}as \right]_n^{n+\theta} \\ &\Leftrightarrow u(n+\theta) = \frac{1}{a\theta/2 + 1/x_n} = \frac{x_n}{a\theta x_n/2 + 1}. \end{aligned}$$

Por outro lado, consideramos que a variação da população em $]n + \theta, n + 1[$ é consequência da mortalidade resultante dos ataques e da captura

$$u' = -\frac{1}{2}au^2 - \frac{\gamma}{1-\gamma}u, \quad u(n+\theta) = \frac{x_n}{a\theta x_n/2 + 1}. \quad (3.9)$$

Atendendo a que a equação (3.9) é uma equação de variáveis separáveis, temos

$$\int_{n+\theta}^{n+1} \frac{u'(s)}{(au/2 + \gamma/(1-\gamma))u} ds = - \int_{n+\theta}^{n+1} 1 ds$$

o que é equivalente a

$$\frac{u(n+1)(a/2u(n+\theta) + \gamma/(1-\gamma))}{au(n+1)/2 + \gamma/(1-\gamma)} = u(n+\theta) e^{\gamma(\theta-1)/(1-\gamma)}.$$

Obtemos

$$u(n+1) = \frac{\gamma e^{\gamma(\theta-1)/(1-\gamma)} x_n / (1-\gamma)}{\gamma/(1-\gamma) + a(1 - e^{\gamma(\theta-1)/(1-\gamma)} + \gamma\theta/(1-\gamma))x_n/2}$$

Atendendo à equação anterior, os juvenis que nascem no final do período $[n, n + 1]$ são dados por

$$v(n+1) = \alpha u(n+1) = \frac{\alpha \gamma e^{\gamma(\theta-1)/(1-\gamma)} x_n}{\gamma + a(1-\gamma - (1-\gamma) e^{\gamma(\theta-1)/(1-\gamma)} + \gamma\theta)x_n/2}.$$

Supomos que no final do ano a população de adultos morre, restando apenas uma fracção da população de juvenis. Essa população é dada por $\sigma v(n + 1)$, onde σ denota a probabilidade de um juvenil sobreviver ao inverno. Assim, a população no instante $n + 1$ é dada por

$$x_{n+1} = \sigma v(n + 1) = \frac{\sigma \alpha \gamma e^{\gamma(\theta-1)/(1-\gamma)} x_n}{\gamma + a(1 - \gamma - (1 - \gamma) e^{\gamma(\theta-1)/(1-\gamma)} + \gamma \theta) x_n / 2}.$$

Obtemos

$$x_{n+1} = \frac{\sigma \alpha e^{\gamma(\theta-1)/(1-\gamma)} x_n}{1 + \frac{a}{2\gamma}(1 - \gamma - (1 - \gamma) e^{\gamma(\theta-1)/(1-\gamma)} + \gamma \theta) x_n}. \quad (3.10)$$

Como sabemos da análise do modelo de Beverton -Holt, para $\gamma \in]0, 1[$, o ponto de equilíbrio é

$$x^*(\gamma) = \frac{\sigma \alpha e^{\gamma(\theta-1)/(1-\gamma)} - 1}{\frac{a}{2\gamma}(1 - \gamma - (1 - \gamma) e^{\gamma(\theta-1)/(1-\gamma)} + \gamma \theta)},$$

existe e é globalmente assintoticamente estável se $\sigma \alpha e^{\gamma(\theta-1)/(1-\gamma)} > 1$.

Parece-nos que o modelo obtido merece um estudo mais aprofundado em trabalhos futuros. Em particular, seria importante comparar o modelo de Seno com função de Beverton-Holt (que se obtêm fazendo $p = 1$ na equação (3.5)) e o modelo de captura que foi obtido nesta secção. Isto é, seria interessante comparar o modelo (3.10) com o modelo

$$x_{n+1} = \theta \frac{\sigma \alpha (1 - \gamma) x_n}{1 + a x_n / 2} + (1 - \theta) \frac{\sigma \alpha (1 - \gamma) x_n}{1 + a(1 - \gamma) x_n / 2}, \quad (3.11)$$

no que respeita a vários aspectos, em particular à existência de efeito de Hidra para os vários parâmetros.

Ilustramos na figura seguinte o comportamento do ponto fixo em função de γ para o novo modelo e o modelo de Seno com função de Beverton-Holt, usando os parâmetros $a = 10, \alpha = 10, \sigma = 0, 8$ e três valores distintos para θ .

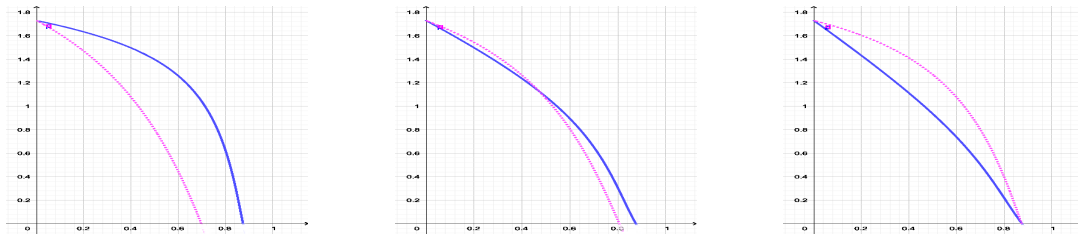


Figura 3.2: Modelos Novo (vermelho) e de Seno (azul): $\theta = 0, 1$ (esquerda), $\theta = 0, 5$ (centro), $\theta = 0, 7$ (direita)

Capítulo 4

Um projecto de divulgação matemática

O objetivo deste capítulo é descrever e tecer alguns comentários sobre uma acção de divulgação subordinada a modelos discretos da Biomatemática, preparada e levada a cabo pelo autor deste trabalho, pelo seu orientador, Prof. César Silva, e por uma sua colega. Um vídeo da apresentação bem como os slides usados na apresentação encontram-se nos endereços <http://www.mat.ubi.pt/~csilva/AJC.mp4> e <http://www.mat.ubi.pt/~csilva/2018-03-10-slides-Academia.pdf>. Todas as imagens incluídas na apresentação foram retiradas do site <https://pixabay.com/>, o qual permite a utilização livre das imagens.

4.1 Academia Júnior de Ciências

A Academia Júnior de Ciências (A.J.C.) foi criada em 2014 por iniciativa do Reitor da Universidade da Beira Interior Professor António Fidalgo e como director o Professor Manuel Joaquim Saraiva que continua a coordenar as actividades até a presente data.

A A.J.C. tem por objectivo estimular o gosto pela ciência entre os alunos, dar-lhes a oportunidade de terem um primeiro contacto com uma Instituição de Ensino Superior e inculcar-lhes o gosto pelas áreas científicas, como a Matemática, a Física ou a Química.

Estas actividades abrangem os melhores alunos da região que estejam a frequentar o 12.º ano de escolaridade e que se interessem pelas áreas disponíveis no programa da A.J.C. organizados pela Universidade.

As apresentações relacionadas as áreas de Matemática, Física e Química, são feitas em forma de seminários, com sessões temáticas de natureza diversa, com aulas teórico-práticas, laboratoriais, palestras entre outras. Seminários ligados a outras áreas são também ministrados. Contam-se entre estas áreas a Meteorologia, Informática, Biologia, Economia e Engenharia. Para além destas apresentações, as visitas guiadas à Universidade fazem parte do programa da A.J.C..

No final de cada edição da A.J.C. é promovida uma discussão entre os estudantes e seus professores, os quais emitem suas opiniões sobre as actividades decorridas, sendo que algumas são levadas em consideração e implementadas no ano seguinte.

4.2 Ação de divulgação em biomatemática

A preparação da apresentação foi feita numa primeira fase separadamente, tendo cabido ao autor a preparação das secções relativas aos modelos de crescimento populacional e aos modelos de captura (slides 5 a 19) e numa segunda fase em conjunto com o seu orientador e a sua colega Rabilde Bartolomeu. Nesta segunda fase os slides preparados foram melhorados e adaptados, tendo em conta os conteúdos das outras partes da apresentação.

Ao preparar a apresentação e dado que um dos objectivos foi falar não só da informação que se pode obter dos vários modelos biológicos apresentados mas também apresentar alguma matemática que pudesse ser reconhecida pelos participantes, nomeadamente pelos estudantes do ensino secundário, várias foram as dificuldades encontradas e foi necessário considerar vários aspectos. Alguns desses aspectos são a seguir apresentados, em especial os que estão directamente relacionados com os slides que preparei:

1. Foi necessário seleccionar conteúdos passíveis de serem compreendidos pelos estudantes, o que levou a excluir alguma da matemática necessária para uma compreensão mais profunda do problema.
2. Foi necessário mudar a linguagem de algumas expressões técnicas para outras mais próximas dos conteúdos conhecidos dos alunos. A título de exemplo, enumeram-se as seguintes mudanças relativamente à linguagem usada nas secções anteriores:
 - a) em vez de “equações às diferenças” usámos “sucessões definidas por recorrência”;
 - b) em vez de “condição inicial” usámos “população no ano inicial”;
 - c) em vez de “ponto de equilíbrio” usámos “população de equilíbrio”;
 - d) em vez de “órbita” usámos “evolução da população”.
3. Foi sentida a necessidade de incluir uma introdução onde as equações às diferenças (ou, na linguagem adotada, as recorrências) foram interpretadas como leis que regem a evolução de determinado fenómeno (slides 2 a 4).
4. Ao falar do modelo de Beverton-Holt, foi necessário listar alguns termos da sucessão para fazer sentir que a partir das condições iniciais podemos obter a população, por recorrência, nos vários instantes de tempo (slide 6). Isto permitiu associar o modelo de Beverton-Holt a uma lei de evolução do sistema biológico subjacente, fazendo assim uma ligação com a introdução.
5. A inclusão dos gráficos que descrevem a lei de evolução dada pelo modelo de Beverton-Holt logo de início foi adotada para que se percebesse a existência de comportamentos distintos das órbitas para diferentes valores dos parâmetros e que, para conjuntos de parâmetros fixos, há um comportamento assintótico comum (slide 7). Usaram-se ainda os gráficos para reforçar a ideia de que, a cada condição inicial (ou, na linguagem usada, população inicial) correspondia uma sucessão dada por recorrência, sendo que a cada termo correspondia o estado da população num determinado ano.

6. Para derivar o modelo de Beverton-Holt foi usado o esquema abaixo, nos slides 9 a 11, para auxiliar a interpretação dos vários intervalos e instantes de tempo que se utilizaram, em cada ano, para modelar os aspectos biológicos subjacentes ao problema.



7. Vários conteúdos tiveram de ser retirados da apresentação, porque se considerou que demasiada informação poderia criar confusão em vez de clarificar a interpretação. Além disso, a forma de apresentar alguns conteúdos foi alterada em relação à apresentação feita em capítulos anteriores, para que a interpretação fosse mais fácil. Por exemplo, no slide 9, ainda que não tenha sido retirada, foi dado menos destaque à equação

$$N(n) = P_n, \quad \text{e} \quad N'(t) = -(\mu_0 + mN(t))N(t),$$

colocando-a num tom de cinzento claro, porque, mais do que o detalhe desta equação diferencial, se pretendia apenas que os participantes percebessem do que foi dito a propósito desta equação: que a evolução da população se regia por uma equação que impunha que a derivada de população fosse negativa. Em princípio, os conhecimentos de muitos dos participantes permitir-lhes-ia associar a derivada negativa ao decrescimento da população.

8. De realçar que para além do interesse dos aspectos matemáticos, houve um esforço para que as fórmulas incluídas na apresentação fossem quase todos alvo de uma interpretação biológica, uma vez que um dos objectivos da apresentação foi realçar a relação entre Matemática e Biologia. Um dos exemplos que podemos apontar neste contexto é que, ao obter as soluções constantes, para além de descobrirmos um dos tipos de soluções interessantes do ponto de vista matemático, discutimos ainda uma interpretação destas soluções como estados de equilíbrio do sistema biológico descrito (slide 12).
9. Na parte correspondente aos modelos de captura, várias alterações foram sendo feitas ao longo da preparação da apresentação, a fim de tornar mais fácil a compreensão dos conteúdos. A título de exemplo, optou-se por omitir o domínio e contradomínio das função de reprodução e captura para não carregar o slide. Optou-se ainda por usar valores concretos para os parâmetros da função de reprodução, ainda que as conclusões tivessem sido obtidas com parâmetros gerais na secção anterior (slide 16).
10. Um outro aspecto importante na parte relativa aos modelos de captura foi que se optou por explicar este efeito usando a representação gráfica, em vez que apresentar longos e complexos cálculos (slides 18 e 19). A explicação deste efeito foi reduzida ao seguinte:
- a) Das três curvas apresentadas, um representa o censo da população depois da captura, outro o censo da população depois da reprodução e o último representa a população média.

- b) Ao medir a população no momento da reprodução estamos a medir no momento em que a mesma teve um crescimento, e ao medir depois da captura estamos a medir no momento em que ela decresceu. Então para valores intermédios de captura há maior oscilação da população, fazendo com que a população média diminua consideravelmente. Então o efeito de hidra acontece apenas porque o momento em que se faz a contagem da população vai determinar o seu tamanho.
 - c) Para maior compreensão da variação da oscilação com o aumento da captura, fez-se uma explicação separando as funções de captura e reprodução. Para tal usou-se no slide 19 um modelo não autónomo que alternava as funções de captura e de reprodução mas optou-se por omitir qualquer referência à natureza diferente do modelo utilizado. Seria interessante abordar esta diferença mas complicaria desnecessariamente a exposição. Assim recorreu-se simplesmente ao gráfico de algumas soluções do modelo não autónomo sem entrar em pormenores sobre a forma como tinha sido elaborado. Nesta representação gráfica pode verificar-se que, para valores pequenos de captura, a população apresenta maior oscilação entre os períodos de captura e de reprodução à medida que a captura aumenta, o que leva ao efeito de hidra quando se considera o senso após o momento da reprodução. Pode ainda verificar-se que em média a população diminuiu sempre com a captura.
11. No slide 18, aproveitou-se ainda para realçar a vitalidade da Matemática a propósito do artigo de Eduardo Liz e Frank Hilker, salientando que foi publicado recentemente (em 2014) e que dá uma explicação do efeito de hidra (usando o modelo de Ricker em vez do que consideramos na apresentação).

Bibliografia

- [1] R. J. Beamisha, D. J. Noakes, Bill ricker: A man of gifted intellect, insatiable curiosity and generous spirit, *Environ. Biol. Fish.* 75 (2006) 119–129.
URL <https://10.0.3.239/s10641-005-2446-7> 22
- [2] R. Beverton, S. Holt, *On the dynamics of exploited fish populations*, Fish & Fisheries Series 11, Springer, 1957. 13
- [3] A. Brännström, D. Sumpter, The role of competition and clustering in population dynamics, *Proc. R. Soc. B* 272 (2005) 2065–2072.
URL <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3185> 32, 37
- [4] H. T. M. Eskola, S. A. H. Geritz, On the mechanistic derivation of various discrete-time population models 69 (1) (2006) 329–346.
URL <https://doi.org/10.1007/s11538-006-9126-4> 14, 20, 23, 24, 28
- [5] H. M. J. Fayram, A. H., N. A. Nate, Determining optimal stocking rates using a stock-recruitment model: An example using walleye in northern wisconsin, *North American Journal of Fisheries Management* 25 (2005) 1215–1225.
URL <https://doi.org/10.1577/M04-184.1> 22
- [6] D. Franco, H. Logemann, J. Perán, J. Segura, Dynamics of the discrete Seno population model: combined effects of harvest timing and intensity on population stability, *Appl. Math. Model.* 48 (2017) 885–898.
URL <https://doi.org/10.1016/j.apm.2017.02.048> 43, 46
- [7] E. Liz, F. Hilker, Harvesting and dynamics in some one-dimensional population models, In: AlSharawi Z., Cushing J., Elaydi S. (eds) *Springer Proceedings in Mathematics & Statistics* 102.
URL https://doi.org/10.1007/978-3-662-44140-4_3 43, 44
- [8] L. A. F. Mateus, J. M. F. Penha, Avaliação dos estoques pesqueiros de quatro espécies de grandes bagres (siluriformes, pimelodidae) na bacia do rio cuiabá, pantanal norte, brasil, utilizando alguns pontos de referência biológicos, *Rev. Bras. Zool.* 24 (2017) 144–150.
URL <http://doi.org/10.1590/S0101-81752007000100017> 14
- [9] J. Maynard-Smith, M. Slatkin, The stability of predator-prey systems, *Ecology* 54 (1973) 384–391.
URL <https://doi.org/10.2307/1934346> 32
- [10] M. J. Panik, *Growth Curve Modeling: Theory and Applications*, Wiley, 2014. 13, 14, 37

- [11] W. E. Ricker, Stock and recruitment, *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 11 (1954) 559–623.
 URL <https://doi.org/10.1139/f54-039> 22
- [12] H. R. Thieme, *Mathematics in population biology*, Princeton Series in Theoretical and Computational Biology, Princeton University Press, Princeton, NJ, 2003. 10, 14, 23
- [13] Angelini, R., *Ecosistemas e modelagem ecológica*, *Perspectivas Da Limnologia No Brasil*, 1999, 1–16. 2
- [14] Blanco, J. A., *Modelos ecológicos: descripción, explicación y predicción*, *Ecosistemas* 22 (2013), 1–5.
 URL <https://doi.org/10.7818/ECOS.2013.22-3.01> 1
- [15] Morton, A., *Mathematical modelling and contrastive explanation*, *Canadian Journal of Philosophy* 16 (1990), 251–270.
 URL <https://doi.org/10.1080/00455091.1990.10717228> 1
- [16] Beven, K., *Towards a coherent philosophy for modelling the environment*, *Proceedings Royal Society of Series A* 458 (2002), 1-20.
 URL <https://doi.org/10.1098/rspa.2002.0986> 1
- [17] Kimmins, J.P., *Forest Ecology: a foundation for sustainable management and environmental ethics in forestry*, Pearson/Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ, 2004. 1
- [18] Sumpter, D. J. T. e Broomhead, D. S., *Relating individual behavior to population dynamics*, *Proc. R. Soc. B* 268 (2001), 925–932.
 URL <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1604>

Alguns Modelos Discretos da Biomatemática

Rabilde Bartolomeu, Augusto dos Santos e César Silva

Academia Júnior de Ciências

Universidade da Beira Interior

23 de Março de 2018

(AJC)

Modelos Discretos da Biomatemática

23-03-2018

1 / 40

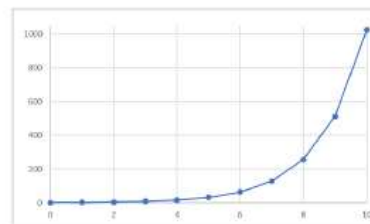
Recorrência



Xadrez e bagos de arroz

1 2 4 8 16 32 64 128 ...

$$\begin{cases} u_n = 2^n, & n = 1, 2, \dots \\ u_0 = 1 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} u_n = 2u_{n-1}, & n = 1, 2, \dots \\ u_0 = 1 \end{cases}$$



(AJC)

Modelos Discretos da Biomatemática

23-03-2018

2 / 40

Recorrência



Juros de 2% ao ano

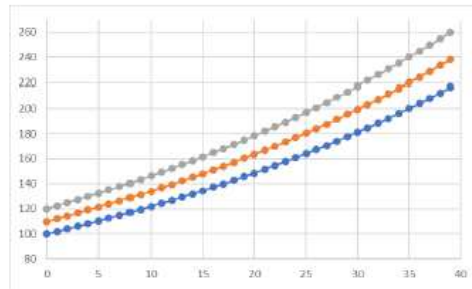
$$u_{n+1} = u_n + 0,02 u_n$$

100,0 102,0 104,0 106,1 108,2 110,4 ...

110,0 112,2 114,4 116,7 119,1 121,4 ...

120,0 122,4 124,8 127,3 129,9 132,5 ...

(aproximando às décimas)



Recorrência

f - Lei de evolução

$$u_0 \quad u_1 = f(u_0) \quad u_2 = f(u_1) \quad u_3 = f(u_2) \quad \dots \quad u_{n+1} = f(u_n) \quad \dots$$

$$u_{n+1} = f(u_n)$$

f (Bagos de arroz num quadrado) = Bagos de arroz no quadrado seguinte

f (Dinheiro na conta bancária) = Dinheiro na conta bancária no ano seguinte

f (População num ano) = População no ano seguinte

f (Número de infectados num dia) = Número de infectados no dia seguinte

Modelos ecológicos unidimensionais

Modelos de crescimento populacional



Modelos ecológicos unidimensionais

Modelo de Beverton-Holt

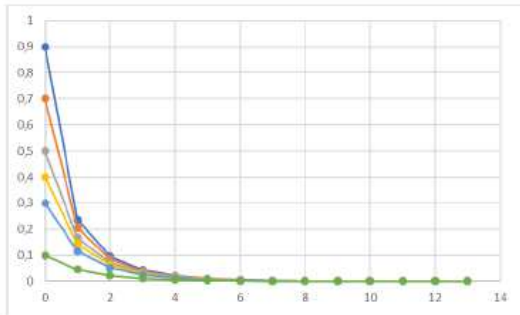
$$P_{n+1} = \frac{kP_n}{1 + cP_n} \quad k, c > 0$$

- P_n é a população no ano n
- P_{n+1} depende de: • população no ano n • parâmetros positivos k e c

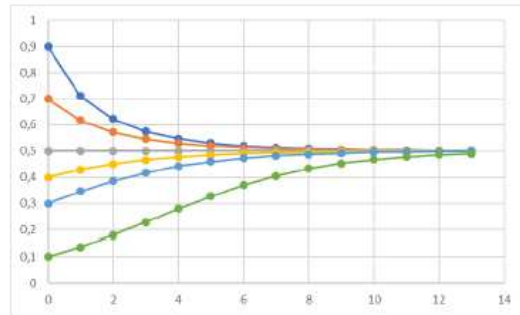


$$P_0 \quad P_1 = \frac{kP_0}{1 + cP_0} \quad P_2 = \frac{kP_1}{1 + cP_1} \quad P_3 = \frac{kP_2}{1 + cP_2} \quad \dots$$

Modelos ecológicos unidimensionais



$$k = \frac{1}{2}, \quad c = 1$$



$$k = \frac{3}{2}, \quad c = 1$$

Persistencia e extinção no modelo de Beverton-Holt

Modelos ecológicos unidimensionais



O que significam os parâmetros k e c ?

Para respondermos a esta pergunta precisamos de fazer outra:

Como é que se obtém o modelo de Beverton-Holt?

Modelos ecológicos unidimensionais



- P_n - população no início ano n , imediatamente após a reprodução
- Se a população no início do período for P_n então

$$N(t) = \frac{e^{-\mu_0(t-n)} P_n}{1 + \frac{m}{\mu_0}(1 - e^{-\mu_0(t-n)})P_n}, \quad t \in [n, n + 1[$$

- Entre períodos reprodutivos - população depende apenas de constantes μ_0, m associadas à mortalidade

$$N(n) = P_n \quad \text{e} \quad N'(t) = -(\mu_0 + mN(t))N(t) < 0$$

Modelos ecológicos unidimensionais



- p a probabilidade de sobreviver à época reprodutiva per capita
- b o número médio de descendentes viáveis per capita

$$\begin{aligned}
 P_{n+1} &= pN(n + 1) + bN(n + 1) = (p + b)N(n + 1) \\
 &= \frac{(p + b) e^{-\mu_0} P_n}{1 + m(\mu_0)^{-1}(1 - e^{-\mu_0})P_n}
 \end{aligned}$$

Modelos ecológicos unidimensionais



- p a probabilidade de sobreviver à época reprodutiva per capita
- b o número médio de descendentes viáveis per capita

$$\begin{aligned}
 P_{n+1} &= pN(n+1) + bN(n+1) = (p+b)N(n+1) \\
 &= \frac{(p+b)e^{-\mu_0} P_n}{1 + m(\mu_0)^{-1}(1 - e^{-\mu_0})P_n} = \frac{kP_n}{1 + cP_n}
 \end{aligned}$$

onde

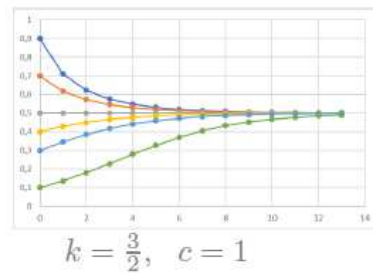
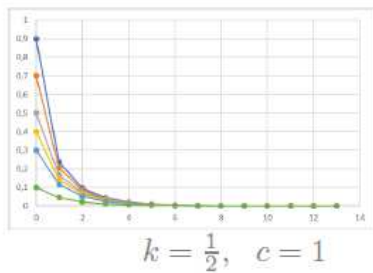
$$k = (p+b)e^{-\mu_0} \quad \text{e} \quad c = \frac{m}{\mu_0}(1 - e^{-\mu_0})$$

k aumenta com o aumento dos nascimentos e da longevidade

c aumenta com o aumento da mortalidade

Modelos ecológicos unidimensionais

$$P_{n+1} = \frac{kP_n}{1 + cP_n}$$



Soluções constantes $P_{n+1} = P_n$

$$P_n = \frac{kP_n}{1 + cP_n} \Leftrightarrow P_n(1 + cP_n) = kP_n \Leftrightarrow P_n(1 - k + cP_n) = 0$$

$$P_n = 0 \quad \text{ou} \quad P_n = \frac{k-1}{c}$$

Modelos ecológicos unidimensionais

Modelo de Beverton-Holt

- se $k \leq 1$ a população aproxima-se da extinção com o passar do tempo
- se $k > 1$ existe uma população de equilíbrio $P_n = \frac{k-1}{c}$ da qual a população se aproxima



Modelos ecológicos unidimensionais

Modelos de captura



Modelos ecológicos unidimensionais

Como incluir o efeito da captura nos modelos de crescimento populacional?



Ideia:

- usar duas funções: uma para a captura e outra para a reprodução
- aplicar cada uma delas alternadamente

(AJC)

Modelos Discretos da Biomatemática

23-03-2018

15 / 40

Modelos ecológicos unidimensionais

Função de reprodução

$$P_{n+1} = \frac{4P_n}{1+(P_n)^2} = f(P_n)$$

Função de captura

$$h(P_n) = P_n - \gamma P_n$$

Reprodução após captura

$$P_{n+1} = (f \circ h)(P_n) = \frac{4(1-\gamma)P_n}{1+(1-\gamma)^2 P_n^2}$$

Captura após reprodução

$$P_{n+1} = (h \circ f)(P_n) = \frac{4(1-\gamma)P_n}{1+P_n^2}$$

(AJC)

Modelos Discretos da Biomatemática

23-03-2018

16 / 40

Modelos ecológicos unidimensionais

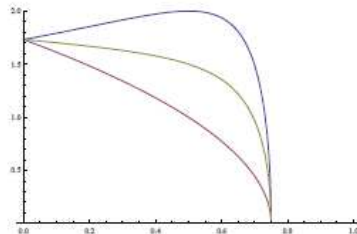
Reprodução após captura $P_{n+1} = (f \circ h)(P_n)$

População de equilíbrio: $x_1^*(\gamma) = \sqrt{\frac{3 - 4\gamma}{(1 - \gamma)^2}}$

Captura após reprodução $P_{n+1} = (h \circ f)(P_n)$

População de equilíbrio: $x_2^*(\gamma) = \sqrt{3 - 4\gamma}$

Modelos ecológicos unidimensionais

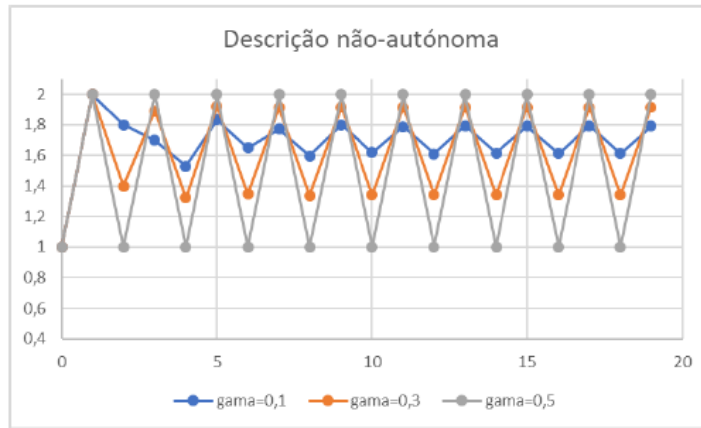


Gráficos de $x_1^*(\gamma)$ e $x_2^*(\gamma)$ e $(x_1^*(\gamma) + x_2^*(\gamma))/2$

- Um efeito matemático descrito na literatura e aparentemente paradoxal é o seguinte: em algumas situações, ao aumentar a captura, aumenta também o tamanho da população. → **Efeito de hidra**.
- Num artigo de Eduardo Liz e Frank Hilker de 2014 foi proposta uma possível explicação para esta situação, aparentemente paradoxal, usando o modelo de Ricker.
- Possível explicação: para valores moderados de captura, um aumento da captura conduz a uma maior oscilação anual da população.

Modelos ecológicos unidimensionais

Separando os efeitos da reprodução e da captura

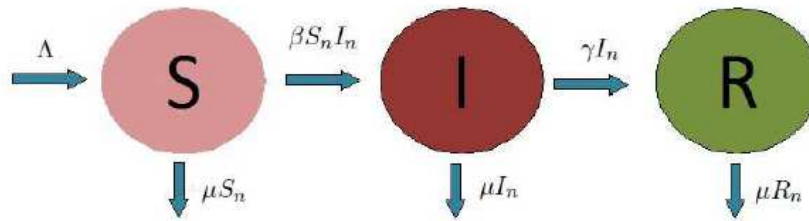


Modelos Epidemiológicos

O modelo SIR



Modelos Epidemiológicos



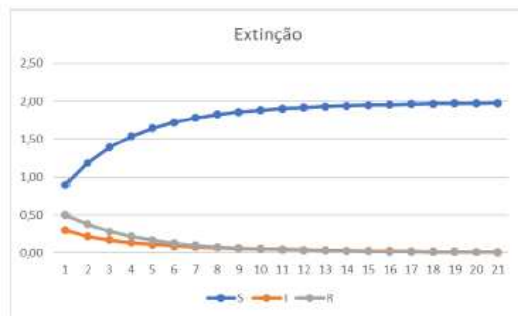
$$\begin{cases} S_{n+1} = S_n + \Lambda - \mu S_n - \beta S_n I_n \\ I_{n+1} = I_n + \beta S_n I_n - \mu I_n - \gamma I_n \\ R_{n+1} = R_n + \gamma I_n - \mu R_n \end{cases}$$

Assumimos: $\mu + \gamma < 1$

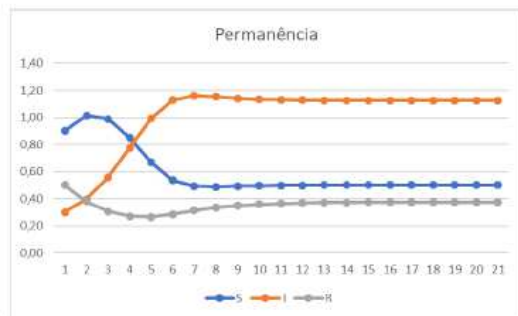
- Λ nascimentos
- μ mortalidade
- β contacto entre I e S
- γ recuperação

(S_0, I_0, R_0) (S_1, I_1, R_1) (S_2, I_2, R_2) (S_3, I_3, R_3) ...

Modelos Epidemiológicos



$\lambda = 0,6, \mu = 0,3,$
 $\gamma = 0,1, \beta = 0,15$



$\lambda = 0,6, \mu = 0,3,$
 $\gamma = 0,1, \beta = 0,8$

Modelos Epidemiológicos

População Total

$$\begin{cases} S_{n+1} = S_n + \Lambda - \mu S_n - \beta S_n I_n \\ I_{n+1} = I_n + \beta S_n I_n - \mu I_n - \gamma I_n \\ R_{n+1} = R_n + \gamma I_n - \mu R_n \end{cases}$$

Somando as três equações anteriores

$$S_{n+1} + I_{n+1} + R_{n+1} = S_n + I_n + R_n + \Lambda - \mu S_n - \mu I_n - \mu R_n$$

Modelos Epidemiológicos

População Total

$$\begin{cases} S_{n+1} = S_n + \Lambda - \mu S_n - \beta S_n I_n \\ I_{n+1} = I_n + \beta S_n I_n - \mu I_n - \gamma I_n \\ R_{n+1} = R_n + \gamma I_n - \mu R_n \end{cases}$$

Somando as três equações anteriores

$$S_{n+1} + I_{n+1} + R_{n+1} = S_n + I_n + R_n + \Lambda - \mu S_n - \mu I_n - \mu R_n$$

$$\begin{array}{cccc} \downarrow & & \downarrow & \downarrow & \downarrow \\ P_{n+1} & = & P_n & + \Lambda & - \mu P_n \end{array}$$

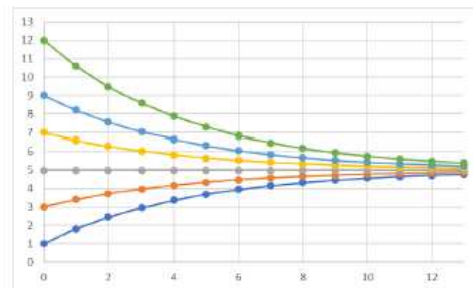
$$\boxed{P_{n+1} = P_n + \Lambda - \mu P_n}$$

Modelos Epidemiológicos

$$P_{n+1} = P_n + \Lambda - \mu P_n$$

Soluções constantes - fazemos $P_{n+1} = P_n$

$$P_n = P_n + \Lambda - \mu P_n \Leftrightarrow 0 = \Lambda - \mu P_n \Leftrightarrow P_n = \Lambda/\mu$$



$$\mu = \frac{1}{5} \quad \Lambda = 1 \quad \frac{\Lambda}{\mu} = 5$$

Modelos Epidemiológicos



$$P_{n+1} = P_n + \Lambda - \mu P_n$$

A equação anterior tem solução para cada condição inicial P_0 :

$$P_n = (1 - \mu)^n (P_0 - \Lambda/\mu) + \frac{\Lambda}{\mu}$$

$$\lim P_n = \lim \left[(1 - \mu)^n (P_0 - \Lambda/\mu) + \frac{\Lambda}{\mu} \right] = \Lambda/\mu$$

Modelos Epidemiológicos

$$\begin{cases} S_{n+1} = S_n + \Lambda - \mu S_n - \beta S_n I_n \\ I_{n+1} = I_n + \beta S_n I_n - \mu I_n - \gamma I_n \\ R_{n+1} = R_n + \gamma I_n - \mu R_n \end{cases}$$

Soluções constantes - fazer $S_{n+1} = S_n$, $I_{n+1} = I_n$, $R_{n+1} = R_n$

$$\begin{cases} S_n = S_n + \Lambda - \mu S_n - \beta S_n I_n \\ I_n = I_n + \beta S_n I_n - \mu I_n - \gamma I_n \\ R_n = R_n + \gamma I_n - \mu R_n \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} \Lambda - \mu S_n - \beta S_n I_n = 0 \\ I_n(\beta S_n - \mu - \gamma) = 0 \\ \gamma I_n - \mu R_n = 0 \end{cases}$$

$$I_n = 0 \quad \text{ou} \quad S_n = (\mu + \gamma)/\beta$$

(AJC)

Modelos Discretos da Biomatemática

23-03-2018

27 / 40

Modelos Epidemiológicos

Soluções Constantes:

$$S_n = \Lambda/\mu, \quad I_n = 0, \quad R_n = 0 \quad e_{DF}$$

$$S_n = \frac{\mu + \gamma}{\beta}, \quad I_n = \frac{\Lambda}{\mu + \gamma} - \frac{\mu}{\beta}, \quad R_n = \frac{\gamma \Lambda}{\mu(\mu + \gamma)} - \frac{\gamma}{\beta} \quad e_E$$

$$I_n \geq 0 \quad \Leftrightarrow \quad \frac{\Lambda}{\mu + \gamma} - \frac{\mu}{\beta} \geq 0 \quad \Leftrightarrow \quad \frac{\Lambda\beta}{\mu(\mu + \gamma)} \geq 1$$

$$\boxed{\mathcal{R}_0 = \frac{\Lambda\beta}{\mu(\mu + \gamma)}}$$

Modelo SIR

$\mathcal{R}_0 \leq 1 \rightarrow$ uma única solução de equilíbrio, e_{DF}

$\mathcal{R}_0 > 1 \rightarrow$ duas soluções de equilíbrio, e_{DF} e e_E

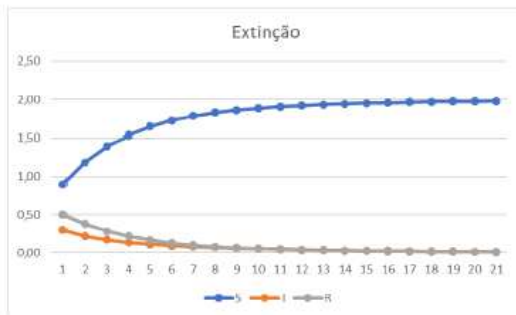
(AJC)

Modelos Discretos da Biomatemática

23-03-2018

28 / 40

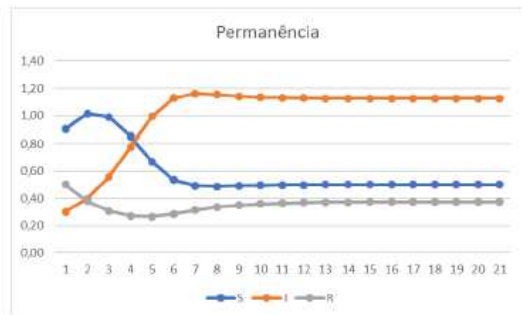
Modelos Epidemiológicos



$$\Lambda = 0,6, \mu = 0,3,$$

$$\gamma = 0,1, \beta = 0,15$$

$$\mathcal{R}_0 = \frac{0,6 \times 0,15}{0,3(0,3+0,1)} = 0,75 < 1$$

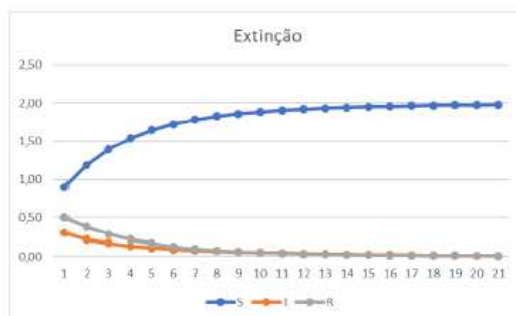


$$\Lambda = 0,6, \mu = 0,3,$$

$$\gamma = 0,1, \beta = 0,8$$

$$\mathcal{R}_0 = \frac{0,6 \times 0,8}{0,3(0,3+0,1)} = 4 > 1$$

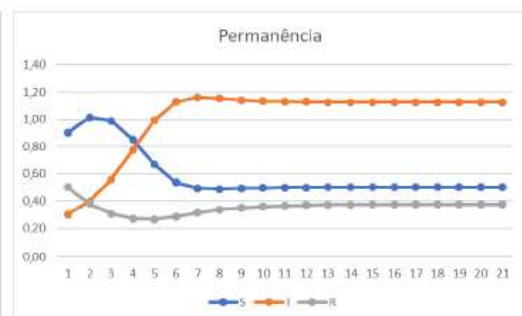
Modelos Epidemiológicos



$$\Lambda = 0,6, \mu = 0,3,$$

$$\gamma = 0,1, \beta = \mathbf{0,15}$$

$$\mathcal{R}_0 = \frac{0,6 \times \mathbf{0,15}}{0,3(0,3+0,1)} = 0,75 < 1$$



$$\Lambda = 0,6, \mu = 0,3,$$

$$\gamma = 0,1, \beta = \mathbf{0,8}$$

$$\mathcal{R}_0 = \frac{0,6 \times \mathbf{0,8}}{0,3(0,3+0,1)} = 4 > 1$$

Outros modelos



Outros modelos

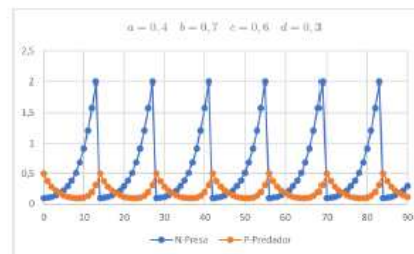
Modelo de Lotka Volterra



$$\begin{cases} N_{n+1} = N_n + aN_n - bP_nN_n \\ P_{n+1} = P_n + cP_nN_n - dP_n \end{cases}$$

N_n - presas P_n - predadores

- aN_n - crescimento das presas na ausência de predadores
- bP_nN_n - decréscimo das presas devido à predação
- cP_nN_n - crescimento da população de predadores
- dP_n - decréscimo dos predadores em consequência da mortalidade



Outros modelos

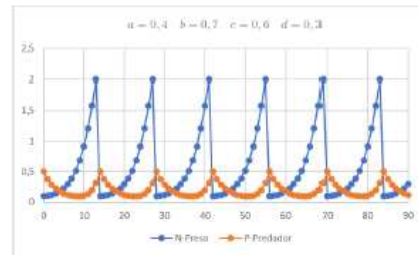
Modelo de Goodwin



$$\begin{cases} N_{n+1} = N_n + aN_n - bP_nN_n \\ P_{n+1} = P_n + cP_nN_n - dP_n \end{cases}$$

N_n - emprego P_n - salários

- a – relacionado com intensidade do capital, produtividade do trabalho e oferta de emprego
- b – relacionado com intensidade do capital
- c – relacionado com correlação entre emprego e salários reais e produtividade do trabalho
- d – relacionado com correlação entre emprego e salários reais



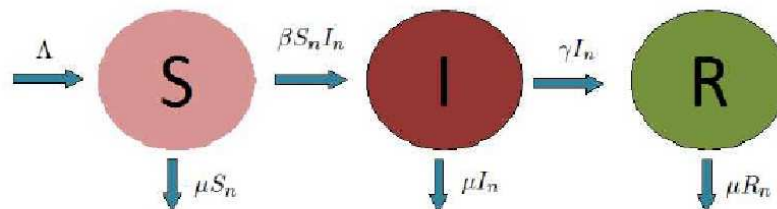
Outros modelos

Modelo SIR



$$\begin{cases} S_{n+1} = S_n + \Lambda - \mu S_n - \beta S_n I_n \\ I_{n+1} = I_n + \beta S_n I_n - \mu I_n - \gamma I_n \\ R_{n+1} = R_n + \gamma I_n - \mu R_n \end{cases}$$

S_n - suscetíveis I_n - infectados
 R_n - recuperados



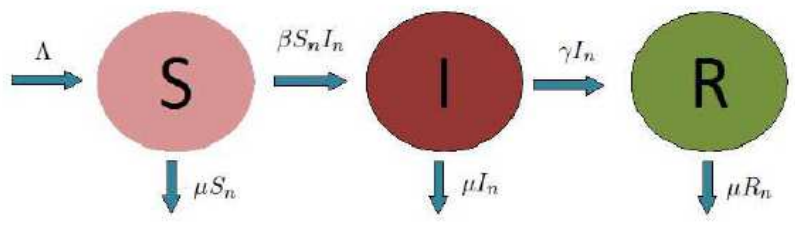
Outros modelos



Modelo SIR

$$\begin{cases} S_{n+1} = S_n + \Lambda - \mu S_n - \beta S_n I_n \\ I_{n+1} = I_n + \beta S_n I_n - \mu I_n - \gamma I_n \\ R_{n+1} = R_n + \gamma I_n - \mu R_n \end{cases}$$

S_n - susceptíveis I_n - infectados
 R_n - recuperados



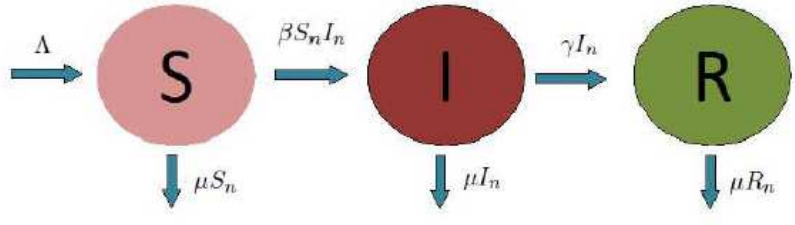
Outros modelos



Modelo SIR

$$\begin{cases} S_{n+1} = S_n + \Lambda - \mu S_n - \beta S_n I_n \\ I_{n+1} = I_n + \beta S_n I_n - \mu I_n - \gamma I_n \\ R_{n+1} = R_n + \gamma I_n - \mu R_n \end{cases}$$

S_n - Potenciais clientes I_n - clientes R_n - ex-clientes



Outros modelos



Modelo eco-epidemiológico

$$\begin{cases} S_{n+1} = S_n + \Lambda S_n - \beta S_n I_n - \mu S_n - \eta_2 P_n S_n \\ I_{n+1} = I_n + \beta S_n I_n - c I_n - \eta_1 P_n I_n \\ P_{n+1} = P_n + r P_n - b P_n^2 + k \eta_1 P_n I_n + k \eta_2 P_n S_n \end{cases}$$

S_n - Presa susceptível
 I_n - Presa infectada P_n - Predador

Outros modelos



Modelo eco-epidemiológico

$$\begin{cases} S_{n+1} = S_n + \Lambda S_n - \beta S_n I_n - \mu S_n - \eta_2 P_n S_n \\ I_{n+1} = I_n + \beta S_n I_n - c I_n - \eta_1 P_n I_n \\ P_{n+1} = P_n + r P_n - b P_n^2 + k \eta_1 P_n I_n + k \eta_2 P_n S_n \end{cases}$$

S_n - Presa susceptível
 I_n - Presa infectada P_n - Predador

$$\boxed{I_0 = 0}$$

$$\begin{cases} S_{n+1} = S_n + \Lambda S_n - \mu S_n - \eta_2 P_n S_n \\ P_{n+1} = P_n + r P_n - b P_n^2 + \eta_2 P_n S_n \end{cases}$$

Outros modelos



Modelo eco-epidemiológico

$$\begin{cases} S_{n+1} = S_n + \Lambda S_n - \beta S_n I_n - \mu S_n - \eta_2 P_n S_n \\ I_{n+1} = I_n + \beta S_n I_n - c I_n - \eta_1 P_n I_n \\ P_{n+1} = P_n + r P_n - b P_n^2 + k \eta_1 P_n I_n + k \eta_2 P_n S_n \end{cases}$$

S_n - Presa susceptível

I_n - Presa infectada P_n - Predador

$$\boxed{I_0 = 0}$$

$$\begin{cases} S_{n+1} = S_n + \Lambda S_n - \mu S_n - \eta_2 P_n S_n \\ P_{n+1} = P_n + r P_n - b P_n^2 + \eta_2 P_n S_n \end{cases}$$

$$\boxed{P_0 = 0}$$

$$\begin{cases} S_{n+1} = S_n + \Lambda S_n - \beta S_n I_n - \mu S_n \\ I_{n+1} = I_n + \beta S_n I_n - c I_n \end{cases}$$

Obrigado pela vossa atenção!

Todas as imagens utilizadas nesta apresentação foram obtidas no site <https://pixabay.com/>