

Modelagem de crescimento populacional por equações de diferenças: estabilidade local, bifurcação e discussão de um efeito particular de predação

Erick dos Santos Silva

ssf.erick@gmail.com

Instituto Federal de Mato Grosso, MT, Brazil

Resumo

O trabalho aborda a possibilidade de se discutir a dinâmica de populações por meio de modelos discretos, a partir das equações de diferenças. Sintetizamos um critério de estabilidade local útil, articulando-o com modelos simples de crescimento populacional. Por fim, discutimos um efeito particular de predação, considerando uma modificação na equação logística de crescimento, apresentando explicitamente a relação entre a modificação inserida e a sobrevivência da população inicial.

Palavras-chave

Dinâmica populacional, Equações de diferenças, Predação.

1 Introdução

A dinâmica de populações é tema relevante para diferentes frentes de pesquisa. Estudos de natureza demográfica, como a ocupação territorial e respectivos impactos antrópicos, ou, de caráter ecológico, relativos à estabilidade e interações de espécies biológicas, podem ser mencionados como instigantes exemplos. Por outro lado, investigações em perspectiva matemática, associados à identificação de padrões e proposição de modelos descritivos, têm levantado diferentes demandas de pesquisa, revelando importantes resultados [1-4].

As investigações atuais têm origem atribuída ao século XIII. As ideias colocadas por Leonardo de Pisa (1170-1250), também conhecido como Leonardo Fibonacci, e, posteriormente, pelo inglês Robert Malthus (1766-1834), costumam ser apontadas como pioneiras sobre o que entendemos hoje por dinâmica de populações. Inicialmente, o ?filho de Bonacci? apresenta o famoso problema relativo à reprodução de coelhos, em 1202. No referido trabalho, Fibonacci propõe a modelagem do número de coelhos produzidos em um ano, a partir de um único casal. Considerando um conjunto de poucas hipóteses estruturantes, pode-se concluir que a sequência 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21 ... , atende ao problema. A referida sucessão numérica é conhecida atualmente

por sequência de Fibonacci.

Em investigações posteriores, o economista e demógrafo Malthus relacionou o crescimento populacional com a fome no mundo, propondo que o crescimento da humanidade se daria em termos de uma progressão geométrica, enquanto a oferta de alimentos, aumentaria em progressão aritmética. Seu trabalho, conhecido hoje como teoria malthusiana, associa um certo pessimismo às mudanças na dinâmica social observadas a partir do século XVIII, que condenariam, por construção, os mais necessitados à fome. Posteriormente, oposições ao trabalho de Malthus seriam encontradas. Jean-Antônio Nicholas Caritat (1743-1794), o marques de Condorcet, defenderia uma visão mais positiva do progresso humano, e, seguindo uma espécie de linha cronológica, podemos destacar os trabalhos do belga Pierre François Verhulst (1804-1849), do italiano Vito Volterra (1860-1940), e, de Alfred James Lotka (1880-1949), que ampliariam as perspectivas analíticas dos modelos de dinâmica populacional [1, 2]. Outros estudos no âmbito da dinâmica das populações podem ser mencionados, como o de Warder Clyde Allee (1885-1955), um ecologista da Universidade de Chicago que investigou diferentes grupos de peixes, propondo um efeito particular dessas populações quando o número de indivíduos é baixo, conhecido atualmente como efeito Allee [5, 6].

Existe também um resultado conhecido como equação de Fisher-Kolmogorov, útil para estudos de sistemas biológicos. A referida descrição dinâmica parte da ideia que esses sistemas estão sujeitos à mesma lei de difusão fickiniana, onde o fluxo do material biológico investigado é proporcional ao gradiente de densidade deste mesmo material, em um determinado ponto do espaço [1, 2].

De acordo com o que temos exposto, um período fértil de estudos sobre dinâmica de populações é verificado nos séculos XVIII e XIX. Contudo, os resultados estabelecidos continuariam a ser aplicados e estendidos até os dias atuais [7-17].

Em artigo recente, Cunha e colaboradores (2017) apresentaram um breve panorama cronológico para a dinâmica de populações, discutindo a evolução de alguns modelos matemáticos de acordo com sua importância histórica [1]. Ainda nessa mesma revista e volume, Ribeiro (2017) discutiu abordagens fenomenológicas de crescimento populacional, apresentando um modelo baseado na interação entre indivíduos, denominado modelo microscópico [2]. Contudo, por razões práticas, importantes resultados associados aos modelos de tempo discreto não foram abordados. Existem populações (de peixes, pássaros, insetos e plantas) que apresentam flutuações significativas em suas populações ao longo do ano, revelando alguns padrões. As populações irruptivas, ou seja, aquelas que explodem em valor absoluto revelando também padrões de ascensão e queda, podem apresentar variações associadas à disponibilidade de recursos, por exemplo. Esse é o caso de alguns insetos, plantas exóticas e pragas [18-24]. Obviamente, origens estocásticas podem ser associadas a algumas dessas variações [20]. Nas situações descritas, o modelo discreto ? a partir de equações de diferenças ? revela-se adequado, podendo auxiliar na previsibilidade de efeitos sobre a dinâmica populacional, como por exemplo, sua possível

extinção [20-24]. Dessa forma, observando que equações diferenciais podem ser transformadas em equações de diferenças, como nos ensinou Poincaré [25] e, que métodos numéricos utilizam justamente versões discretas dessas equações diferenciais, discutiremos no presente trabalho uma análise discreta a partir das equações de diferenças, aproveitando para avaliar um efeito específico de predação, construído a partir de uma modificação no modelo logístico discreto. Vamos discutir o conceito de estabilidade local que pode ser estruturado nesse tipo de investigação em tempo discreto, a possível existência de bifurcações e, até mesmo, comportamentos caóticos. O trabalho visa estender discussões levantadas em trabalhos recentes [1, 2], podendo ser utilizado também em abordagens didáticas para alunos que possuam alguma familiaridade com equações de diferenças.

2 Modelo de tempo discreto com fator de crescimento constante

Vamos iniciar nossa análise considerando um exemplo simples de crescimento, onde a população na geração $n + 1$ depende da população na geração anterior n , na forma:

$$x_{n+1} = rx_n, \quad (1)$$

onde r representa um fator de crescimento constante. Observe que a equação (1) modela de forma proporcional as densidades populacionais nas gerações $n + 1$ e n . Nessas condições, a equação (1) pode ser resolvida recursivamente, observando que:

$$\begin{cases} x_1 = rx_0, \\ x_2 = rx_1 = r^2x_0, \\ x_3 = rx_2 = r^3x_0, \\ \vdots \\ x_j = rx_{j-1} = r^jx_0. \end{cases} \quad (2)$$

onde a população na geração j pode ser relacionada à geração $j = 0$. A relação (2) é solução da equação (1) para a geração j , sendo $j = 0, 1, 2, \dots, n$ [23-25]. Obtida a solução, podemos nos perguntar o seguinte: dada uma população x_0 , qual seria o comportamento para a geração x_j , quando $j \rightarrow \infty$.

Observando (2), temos que o comportamento futuro depende dos valores atribuídos ao fator de crescimento r . De fato, para $r > 1$, a população cresce de forma ilimitada a cada geração, conforme revela a Fig. 1a. Já para $r = 1$, a população permanece constante, pois $x_{n+1} = x_n \forall n$ (Fig. 1b). Finalmente, para $0 < r < 1$, o número de indivíduos diminui a cada incremento em j , tendendo monotonicamente para zero. Nesse último caso, a população tende à extinção (Fig. 1c).

A descrição acima é conhecida como modelo de Malthus (1766-1834) para a dinâmica populacional, proposto em 1798. Esse modelo buscou descrever a taxa de variação temporal do

número de indivíduos $N(t)$ relativos a uma determinada espécie, distribuídos uniformemente em uma área geográfica. Na hipótese de isolamento geográfico, onde não ocorre imigração/emigração, podemos escrever a taxa de variação temporal da população $N(t)$ na forma:

$$dN(t)/dt = aN(t) - bN(t), \tag{3}$$

onde a representa a taxa de nascimentos e b a taxa de mortalidade, assumindo que estas são proporcionais a $N(t)$. Obviamente, definindo $r = a - b$, recaímos na equação descrita anteriormente:

$$dN(t)/dt = rN(t), \tag{4}$$

cujas soluções são dadas por:

$$N(t) = N(0)e^{rt}. \tag{5}$$

Contudo, a equação (4) pode ser reescrita como uma equação de diferença na forma:

$$N(t + \Delta t) = N(t)[1 + r\Delta t], \quad \Delta t \rightarrow \infty \tag{6}$$

fornece interações do tipo:

$$\begin{cases} N(\Delta t) = N(0)[1 + r\Delta t], \\ N(2\Delta t) = N(0)[1 + r\Delta t]^2, \\ N(3\Delta t) = N(0)[1 + r\Delta t]^3, \\ \vdots \\ N(j\Delta t) = N(0)[1 + r\Delta t]^j, \end{cases} \tag{7}$$

onde a última equação refere-se a $t = (j - 1) \Delta t$. Para determinar N em $t = (j - 1) \Delta t$ finito, devemos tomar $t \rightarrow \infty$, pois $\Delta t \rightarrow 0$. Isso equivale a aproximar $t \approx j \Delta t$. Dessa forma, retornando à última relação descrita em (7), temos:

$$N(t) = N(0) \left(1 + \frac{rt}{j} \right)^j, \tag{8}$$

expressão que se reduz a (5) no limite $j \rightarrow \infty$. Maiores detalhes, inclusive históricos, podem ser conferidos em [25]. Observe que assumimos acima uma taxa r positiva, ou seja, para as considerações biológicas admitidas, $r > 0$ [21-24, 26]. No entanto, matematicamente, podemos fazer $r < 0$ e também avaliar qual seria o comportamento associado. Para valores da taxa de crescimento entre $-1 < r < 0$, a solução aproxima-se de zero, com alternância entre valores positivos e negativos (Fig.1d). Já para valores $r < -1$, a solução também assume valores alternados positivos e negativos, mas apresenta amplitude crescente (Fig.1e).

Os resultados anteriores indicam uma região de convergência para $|r| < 1$, e, uma região

de divergência para $|r| > 1$. Na região de convergência, dois comportamentos são observados. Para $-1 < r < 0$, a solução tende a zero oscilando entre valores positivos e negativos, conforme indica a (Fig.1d). Para $0 < r < 1$, converge monotonicamente para zero, como revela a Fig.1c. Na região de divergência, quando $r < -1$, a solução oscila entre valores positivos e negativos, mas com amplitude crescente (Fig.1e). Já para $r > 1$, a solução cresce monotonicamente, como indica a (Fig.1a).

Na discussão acima, o fator de crescimento assume valores constantes. Na prática, diversos fatores fazem com que este fator não seja constante, afastando o comportamento real da população em relação ao modelo descrito. Por exemplo, o esgotamento de recursos ou limitações no espaço físico, diminuição da natalidade e aumento da mortalidade, entre outros. Isso nos leva a equações de diferenças não-lineares [20, 25]. Na sequência, vamos descrever um resultado para caracterizar a estabilidade local de um ponto de equilíbrio, o que nos ajudará a modelar um efeito particular de predação.

3 Equação de diferenças não-lineares e estabilidade local

Diversos processos biológicos não são lineares. No modelo anterior, o crescimento ilimitado da população para $r > 1$ não é realístico, em muitas aplicações, por questões simples. Dificilmente a taxa de crescimento não é afetada quando a população aumenta. Na prática, a interação entre os indivíduos, seja por espaço físico ou recursos, afeta o valor de r . Vamos apresentar uma ampliação do modelo anterior, visando incluir os casos onde a população de uma geração $n + 1$ depende da população na geração n . Nessas condições, considere uma equação de diferenças de primeira ordem não-linear, que inclui esse efeito, dada por:

$$x_{n+1} = f(x_n), \tag{9}$$

onde n representa o número de iterações (no nosso caso gerações) e f é chamado de mapa, pois estabelece a regra que relaciona cada elemento do conjunto-domínio D a um único elemento do conjunto-imagem I . Assim, $f : D \rightarrow I$ [25]. Observe que a iteração $j \neq 0$ pode ser relacionada à iteração $j = 0$ por composição:

$$\begin{cases} x_1 = f(x_0), \\ x_2 = f^2(x_0), \\ x_3 = f^3(x_0), \\ \vdots \\ x_j = f^j(x_0), \end{cases} \tag{10}$$

sendo f_j uma composição construída a partir do mapa f . Em uma equação não-linear, o mapa f depende de combinações não lineares de seu argumento x_n [25]. No estudo de equações de diferenças não-lineares, podemos obter importantes resultados estudando o sistema nas vizinhanças de um estado de equilíbrio, bem como suas soluções de equilíbrio. O estado de

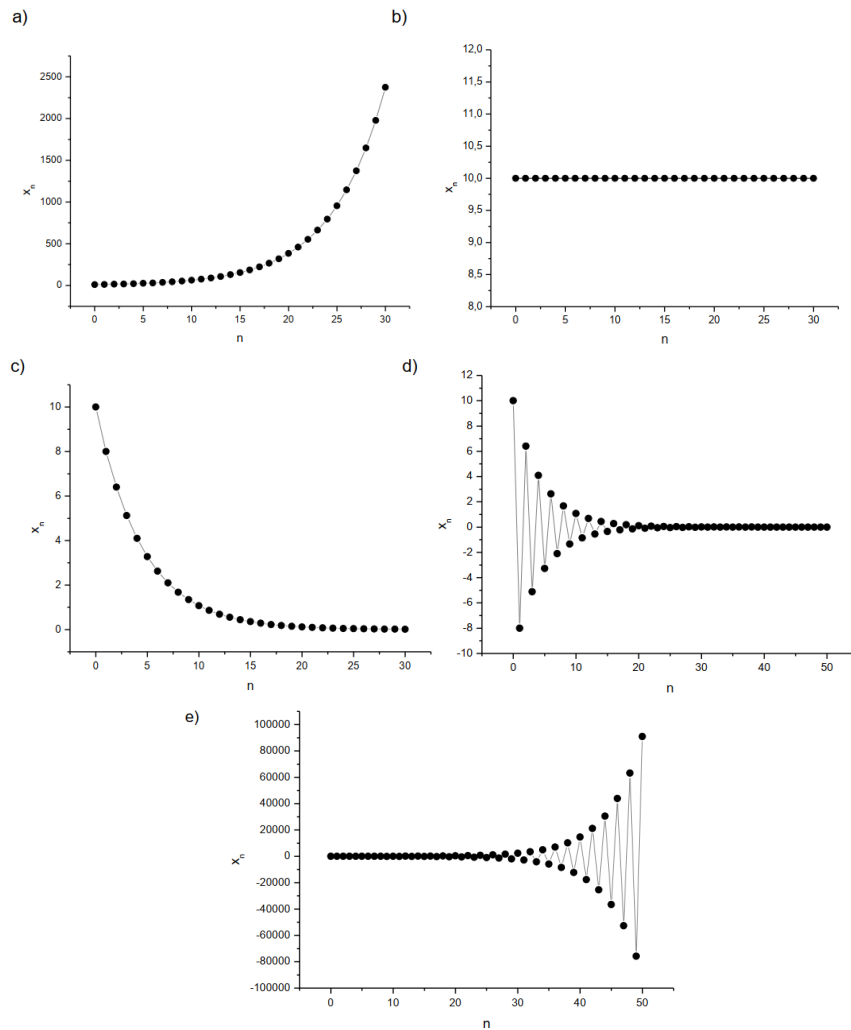


Figura 1:
 Solução da equação (1) para $x_0 = 10$ e diferentes valores de r : (a) $r = 1, 2$;
 (b) $r = 1, 0$; (c) $r = 0, 8$; (d) $r = -0, 8$; (e) $r = -1, 2$.

equilíbrio seria uma configuração onde o sistema não apresenta mudanças ao longo da evolução temporal. Em termos matemáticos, escrevemos:

$$x_{n+1} = x_n \equiv x^*, \tag{11}$$

onde x^* representa a solução de equilíbrio. Genericamente, podemos ter mais do que uma solução de equilíbrio, as quais podemos representar na forma x_k^* , onde o subíndice k representaria cada uma dessas soluções. Sendo assim, uma solução de equilíbrio para a equação de diferenças de

primeira ordem (9) é uma constante, ou seja, uma solução que satisfaz:

$$x^* = f(x^*). \tag{12}$$

Em relação à estabilidade, vamos considerar que a solução de equilíbrio é estável se, dada uma solução x_n próxima de x^* , então a x_n tende a x^* . Isso nos permite estabelecer um critério para a estabilidade, como mostraremos na sequência.

Considere uma pequena perturbação η_j que afasta ligeiramente x_j da solução de equilíbrio x^* , o que pode ser representado na forma:

$$x_j = x^* + \eta_j, \tag{13}$$

com $\eta_j \ll 1$. Se o ponto seguinte x_{j+1} está mais próximo de x^* , então x^* é assintoticamente estável, caso contrário, x^* é instável. Observe que o ponto x_{j+1} pode ser escrito como:

$$x_{j+1} = x^* + \eta_{j+1}, \tag{14}$$

ou ainda,

$$x_{j+1} = f(x_j) = f(x^* + \eta_{j+1}). \tag{15}$$

Note que a estabilidade é avaliada comparando-se a distância $|\eta_{j+1}|$, entre a primeira iteração a partir de x_{j+1} e o ponto fixo x^* , com a distância $|\eta_j|$, entre o ponto de partida x_j e o ponto fixo x^* . Se para qualquer j a relação $|\eta_{j+1}| < |\eta_j|$ é satisfeita, dizemos que x^* é assintoticamente estável. Caso contrário, x^* é instável [11]. Considerando a perturbação pequena, ou seja $|\eta_j| \ll 1$, podemos expandir em série de Taylor $f(x_j)$ em torno do ponto x^* , tomando apenas os termos de primeira ordem em η_j , o que nos fornece:

$$f(x_j) = f(x^* + \eta_j) \approx f(x^*) + \left(\frac{df(x^*)}{dx}\right) \eta_j + O(\eta_j^2). \tag{16}$$

Como $f(x_j) = x_{j+1}$ e $x^* = f(x^*)$, podemos comparar $x_{j+1} = x^* + \eta_{j+1}$ com a equação (16) e concluir que:

$$\eta_{j+1} = \left(\frac{df(x^*)}{dx}\right) \eta_j, \tag{17}$$

uma vez que estamos desconsiderando os termos de ordem $O(\eta_j^2)$. Definindo um autovalor $\lambda = \left(\frac{df(x^*)}{dx}\right)$, podemos escrever:

$$\eta_{j+1} = \lambda \eta_j. \tag{18}$$

Perceba que $|\eta_{j+1}| < |\eta_j|$ implica em $-1 < \lambda < 1$, o que corresponde à estabilidade assintótica. Se $0 < \lambda < 1$, as sucessivas iterações aproximam-se de x^* monotonamente, isto é, a

diferença $x_j - x^*$ tem sempre o mesmo sinal. Se $-1 < \lambda < 0$, as sucessivas iterações aproximam de x^* de maneira oscilatória, isto é, a diferença $x_j - x^*$ troca de sinal a cada iteração [25]. Esse resultado pode ser expresso como uma condição para a estabilidade local. O ponto fixo x^* é ponto de equilíbrio estável de $x_{j+1} = f(x_j)$ se e somente se:

$$|\lambda| \equiv df(x^*)/dx \ll 1. \tag{19}$$

Já para $\lambda > 1$, as sucessivas iterações afastam-se monotonamente de x^* . Por outro lado, quando $\lambda < -1$, elas se afastam de modo oscilatório. Tanto para $\lambda > 1$ ou $\lambda < -1$ o ponto fixo x^* é dito instável. Maiores detalhes envolvendo outros casos não unidimensionais podem ser encontrados em [25].

4 Critério de estabilidade e bifurcação na equação de diferença logística

A equação de diferenças logística é outro modelo discreto para analisar crescimentos populacionais. Ela pode ser escrita na forma:

$$x_{n+1} = rx_n(1 - x_n), \tag{20}$$

onde $f(x) = rx_n(1 - x_n)$, com r representando uma constante. Note que a equação anterior é equivalente a:

$$x_{n+1} = rx_n - rx_n^2, \tag{21}$$

com seus pontos de equilíbrio obtidos impondo a condição $x_{n+1} = x_n = x^*$. De fato, esse procedimento nos leva a duas soluções de equilíbrio: $x_1^* = 0$ e $x_2^* = 1 - 1/r$. Obtidos os pontos fixos x_1^* e x_2^* , podemos avaliar sua estabilidade, considerando o critério (19). De fato, sendo $f(x) = rx(1-x)$, segue que sua derivada primeira é dada por:

$$df(x)/dx = r - 2rx, \tag{22}$$

que nos fornece:

$$df(x_1^*)/dx = r \tag{23}$$

e

$$df(x_2^*)/dx = 2 - r. \tag{24}$$

Observando a condição (19), temos que x_1^* é estável no intervalo $-1 < r < 1$. Já para o segundo ponto de equilíbrio, a mesma relação, revela que x_2^* é estável no intervalo $1 < r < 3$. Perceba que se variarmos o parâmetro r no sentido crescente, passando por $r = 1$, o ponto x_1^* deixa de ser estável. Já o ponto x_2^* , que é instável para valores fora do intervalo $1 < r < 3$, passa a ser estável para a mesma variação de r , ou seja, r variando de um valor $1-\delta$ até um valor

$1+\delta$, com $\delta \ll 1$ e positivo. Esse comportamento do sistema devido à variação do parâmetro r é chamado de bifurcação, sendo $r = 1$ um ponto de bifurcação. Esse procedimento pode ser utilizado para investigar estabilidade local e bifurcações associadas. A Fig.2 apresenta a evolução de uma população inicial $x_0 = 0,5$ para diferentes valores de r , no intervalo]1, 4[. Já a Fig.3, revela o diagrama de bifurcação associado a este mesmo intervalo.

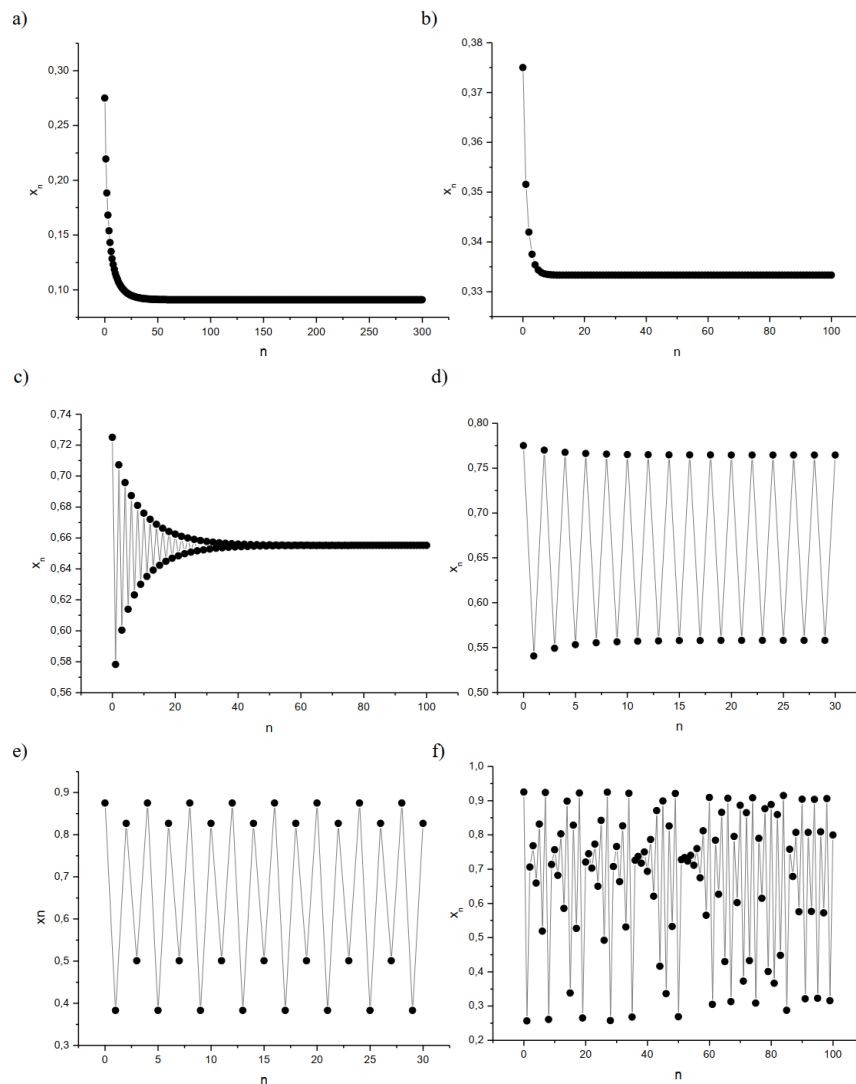


Figura 2: Evolução da população x_n em função de r para uma população inicial $x_0 = 0,5$: a) $r = 1,1$; b) $r = 1,5$; c) $r = 2,9$; d) $r = 3,1$; e) $r = 3,5$; f) $r = 3,7$.

A Fig.3 revela que a população vai à extinção para $0 < r < 1$, independente do valor inicial x_0 . Para $1 < r < 3$, a população atinge um estado de equilíbrio diferente de zero, dado por $1-1/r$. Já para $3 < r < 3,44$, a população oscila entre dois valores constantes de período 2, e,

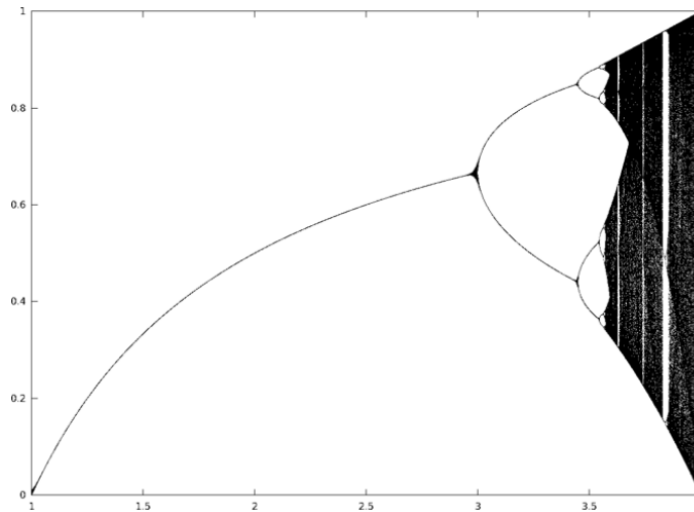


Figura 3: Diagrama de bifurcação considerando a população x_n no intervalo $r =]1, 4[$.

para valores levemente maiores que 3,44, temos o que chamamos de ciclo de período 4, onde a oscilação se dá entre quatro valores diferentes. A partir daí, o sistema tende para um regime caótico (Fig.3).

Obviamente, outros modelos discretos podem ser considerados. Se quisermos incluir uma dependência na densidade populacional, por exemplo, podemos modificar a equação de iteração inicial e realizar novamente toda a rotina de investigação proposta. Por exemplo, o modelo de Beverton-Holt, insere uma modificação na equação de interação, admitindo que o número de descendentes depende do número de adultos existentes [9, 21-24, 26]. A título de exemplo, existe um modelo utilizado pelos biólogos para inserir a possibilidade de variações na densidade populacional devido a fatores ambientais de limitação, conhecido como modelo de Ricker [9, 21-24, 26]. Outro modelo bastante conhecido, até mesmo para não-biólogos, associa-se ao chamado efeito Allee, mencionado na introdução deste artigo [6, 27]. Essa análise descreve a possibilidade da taxa de reprodução apresentar uma variação significativa para uma quantidade reduzida da população. Podemos ter o efeito de competição intraespecífica aumentado, ou, ainda, dificuldades na própria reprodução da espécie estudada, devido à baixa variabilidade genética entre os indivíduos disponíveis para a reprodução [6, 27]. Um modelo considerando o efeito Allee pode ser expresso na forma:

$$x_{n+1} = Ax_n^2 / (1 + Bx_n^2), \tag{25}$$

com A e B representando duas constantes positivas. Essa equação pode ser entendida como um modelo de taxa rx_n dependente de x_n , pois: $x_{n+1} = r(x_n)x_n$, com $r(x_n) = Ax_n / (1 + Bx_n^2)$. Nesse caso, para $|r(x_n)| > 1$, a população x_n cresce para as sucessivas iterações. Já para

$|r(x_n)| < 1$, a população x_n decresce para as sucessivas iterações. Por fim, quando $|r(x_n)| = 1$, a população x_n permanece constante. Contudo, diferentes modelos podem ser considerados dependendo dos propósitos investigativos [6, 27].

Nosso objetivo, contudo, é analisar um efeito de predação constante, uma vez apresentada a estrutura das equações de diferenças e suas possibilidades investigativas. Dessa forma, estabelecida a análise proposta por meio das equações de diferenças e o critério de estabilidade formatado, passemos para a análise de um efeito particular de predação.

5 Análise de um efeito articular de predação

Em ecologia, temos o interesse sobre a estabilidade populacional no decurso do tempo, ou até mesmo, se existe risco de extinção para a população investigada. Nessa perspectiva, vamos analisar uma ligeira modificação na equação logística (20) e discutir um efeito particular de predação, em conexão com a análise de estabilidade local apresentada na seção anterior. Do ponto de vista ecológico, podemos entender como efeito de predação qualquer processo que reduz o crescimento, a fecundidade ou a sobrevivência de uma população [20, 28]. Estamos considerando a predação em sentido amplo, onde podemos incluir também o caso específico da relação presa-predador [1-2, 9, 18-24, 26-28].

Inicialmente, vamos inserir um parâmetro adicional p na equação de diferenças logística (20), reescrevendo $f(x)$ na seguinte forma:

$$f(x_n) = rx_n - sx_n^2 - p. \quad (26)$$

Nessa equação, temos os coeficientes de x_n e x_n^2 constantes e iguais a r e s . Derivando $f(x)$ em relação a x , segue:

$$df(x)/dx = r - 2sx, \quad (27)$$

que nos permite concluir que $x = r/2s$ é um extremo, pois a derivada indicada em (27) se anula para esse valor de x_0 . Na verdade, pode-se concluir que $x = r/2s$ é um máximo local para um intervalo aberto $I = (a, b)$ em torno de x_0 , pois:

$$d^2 f(x)/dx^2 = -2s < 0. \quad (28)$$

Note que a função $f(x)$ calculada em $x = r/2s$ pode ser escrita em termos do parâmetro p :

$$f(x_0) = r^2/4s - p. \quad (29)$$

Dessa forma, impondo $f(x_0) < 0$, temos:

$$p > r^2/4s. \quad (30)$$

A última relação nos revela um importante resultado para a evolução da população modelada. Note que para valores de p maiores do que $r^2/4s$, a população se extingue, uma vez que $f(x) < 0$. Nesse contexto, o parâmetro p pode ser interpretado como uma taxa de predação constante, corroborando um efeito particular de predação para o modelo associado a (26).

De fato, para o domínio de validade da equação (26), podemos encontrar duas possíveis raízes, dadas por:

$$x = r/2s \left(1 \pm \sqrt{1 - 4sp/r^2} \right), \quad (31)$$

o que vale quando $r^2 - 4ps > 0$. Obviamente, para $r^2 - 4ps = 0$, temos apenas uma única raiz distinguível, $x = r/2s$. Já para o caso onde $r^2 - 4ps < 0$, a função $f(x)$ é negativa, não apresentando raízes reais. Vamos estudar na sequência dois exemplos distintos para visualizar o efeito de predação discutido. Para os dois casos, vamos considerar a evolução nas vizinhanças de algum ponto de equilíbrio ou bifurcação, sem efeito de predação, e, posteriormente, com o efeito do parâmetro p . Esboçaremos, ainda, os gráficos de evolução comparada. É importante destacar que a análise não é focada na bifurcação em si, mas na comparação de diferentes condições iniciais e suas respectivas evoluções.

Inicialmente, vamos considerar o sistema normalizado com valores de $r = 2$, $s = 1$ e $p = 0$, analisando-o numericamente para uma população inicial x_0 nas proximidades de 1, e, contida em um intervalo aberto $I = (a, b)$ em torno deste ponto. Nessas condições, assumindo valores crescentes para a população inicial, percebe-se que ela tende ao ponto $x = 1$, quando $0 < x_0 < 2$. A Fig.4a revela uma evolução deste tipo, para a condição $x_0 = 0,5$. Para valores ligeiramente maiores, como por exemplo $x_0 = 2$, a população se extingue.

Passando ao sistema normalizado de valores $r = 2$, $s = 2$ e $p = 0$, observamos um comportamento semelhante, pois a população também se estabiliza em torno de 0,5 quando a condição inicial está no intervalo aberto $0 < x_0 < 1$. A Fig.4b revela uma evolução deste tipo, para $x_0 = 0,5$. Novamente, para condições iniciais ligeiramente maiores, como $x_0 = 1$ ou 1,1, a população se extingue.

Voltemos aos mesmos sistemas normalizados, mas considerando valores não-nulos para o parâmetro p . Essa condição torna o comportamento mais complexo. Começemos pelo sistema de coeficientes $r = 2$ e $s = 1$. Quando o parâmetro se encontra no intervalo aberto $0 < p < 0,09$, a população tende para valores ligeiramente menores que 1, desde que $0,1 < x_0 < 1,9$. Para $p = 0,09$, a convergência se dá em 0,1, considerando $x_0 = 0,1$, ou, em 0,9, quando $0,2 < x_0 < 1,8$. Já para valores ligeiramente maiores, como $x_0 = 1,91$, a população se extingue. É interessante notar que se $p = 0,1$, a população se extingue rapidamente, em poucas

iterações (Fig.4a).

Analogamente, o sistema normalizado de coeficientes $r = 2$ e $s = 2$ tende para valores ligeiramente menores do que 0,5, quando $0,01 < p < 0,08$ e $0,1 < x_0 < 0,9$. Para condições iniciais ligeiramente maiores do que 0,9 a população se extingue. Para $p = 0,08$, a convergência se dá em 0,1, quando $x_0 = 0,1$, ou, em 0,4, quando $0,2 < x_0 < 0,8$. É interessante notar que para $x_0 = 0,9$ e $p = 0,08$ a população volta a se estabilizar em 0,1. Contudo, para valores ligeiramente maiores, como $x_0 = 0,91$, a população se extingue. Observe, ainda, que se $p = 0,09$, a população também se extingue em poucas iterações (Fig.4b).

Em síntese, a comparação entre as duas evoluções descritas, para condições iniciais crescendo a partir de 0,1, por exemplo, revelam características locais interessantes. Tomando duas situações semelhantes, que diferem apenas pelo valor de p nulo e não-nulo, observamos que no caso não nulo, o parâmetro p está associado a uma diminuição do valor absoluto onde a população se estabiliza (Fig.4a e Fig.4b). Mais ainda, se considerarmos valores de p da ordem de 0,1, a população se extingue em poucas iterações (Fig.4a e Fig.4b).

Na Fig.4c e Fig.4d observamos um efeito semelhante em duas populações com comportamento cíclico na região investigada, onde uma diminuição brusca da população ocorre quando ligamos p . Esses resultados apontam para um efeito de predação sobre os sistemas investigados, associado a este parâmetro adicional.

6 Considerações finais

No presente trabalho, discutimos o potencial apresentado pelas equações de diferenças na modelagem de populações biológicas. Além de expor importantes aspectos estruturais das equações de diferenças, sintetizamos um importante resultado sobre estabilidade local a partir de sua conexão com modelos simples de crescimento populacional. Por fim, avaliamos um efeito particular de predação, a partir de uma modificação na equação de crescimento logística. Mostramos que o parâmetro adicional inserido pode ser interpretado como uma taxa de predação constante, que pode levar à extinção da população quando se encontra acima de um valor crítico p_c . O efeito de diminuição na população ocorre para evoluções cíclicas ou não cíclicas. A análise pode ser realizada para sistemas semelhantes, permitindo a avaliação de características locais de um sistema populacional, na vizinhança de pontos de equilíbrios específicos ou bifurcações.

Referências

- [1] J. A. R. Cunha, L. Candido, F. A. Oliveira and A. L. A. Penna. Evolução dos processos físicos nos modelos de dinâmica de populações. *Revista Brasileira de Ensino de Física*, v.39, n.3, e3302, 2017.

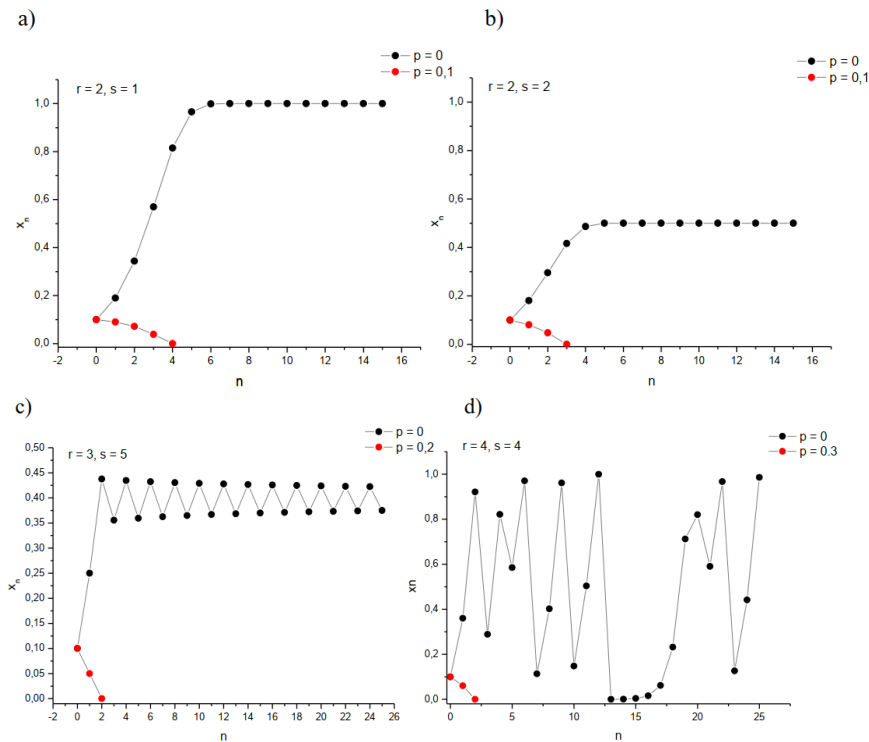


Figura 4: Efeito do parâmetro p na evolução discreta de uma população x_n , onde n representa o número de iterações.

[2] F. L. Ribeiro. An attempt to unify some population growth models from first principles. *Revista Brasileira de Ensino de Física*, v.39, n.1, e1311, 2017.

[3] M. Amaku, R. A. Dias and F. Ferreira. Dinâmica populacional canina: potenciais efeitos de campanhas de esterilização. *Revista Panamericana de Salud Publica*, v. 25, n. 4, p. 300-304, 2009.

[4] B. C. T. Cabella, F. Ribeiro and A. S. M. Martinez. Effective carrying capacity and analytical solution of a particular case of the Richards-like two-species population dynamics model. *Physica A*, v.391, n.4, p.1281-1286, 2012.

[5] B. Dennis. Allee Effects: population growth, critical density, and the change of extinction. *Natural Resource Modeling*, v.3, n.4, 481-538, 1989.

[6] D. S. Boukal and L. Berec. Single-species Models of the Allee Effect: Extinction Boundaries, Sex Ratios and Mate Encounters. *Journal of Theoretical Biology*, v.218, n.3, 375-394, 2002.

- [7] S. M. Branco. A dinâmica de populações microbiológicas na estabilização aeróbia de resíduos orgânicos de feculárias de mandioca. *Revista de Saúde Pública*, v.1, n.2, p.126-140, 1967.
- [8] J. D. Murray. *Mathematical Biology: An Introduction*. Interdisciplinary Applied Mathematics. 3. ed. New York: Springer 2002.
- [9] L. Edelstein-Keshet. *Mathematical Models in Biology*. New York: Random House, 1988.
- [10] F. Ribeiro and N. Caticha. Emergence and loss of assortative mating in sympatric speciation. *Journal of Theoretical Biology*, v.258, n.3, p.465-477, 2009.
- [11] M. Ausloos. Another analytic view about quantifying social forces. *Advances in Complex Systems* 16, 1250088, 2013.
- [12] B. C. T. Cabella, A. S. Martinez and F. Ribeiro. Data collapse, scaling functions, and analytical solutions of generalized growth models. *Physical Review E*, v.83, 061902, 2011.
- [13] M. Chester. A law of nature? *Open Journal of Ecology*, v.1, n.3, p.77-84, 2011.
- [14] F. L. Ribeiro and K. N. Ribeiro. A one dimensional model of population growth. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, v.434, 201-210, 2015.
- [15] C. Guiot, P. G. Degiorgis, P. P. Delsanto, P. Gabriele and T. S. Deisboeck. *Journal of Theoretical Biology*, v.225, n.2, p.147-151, 2003.
- [16] G. B. West, J. H. Brown and B. J. Enquist. A general model for ontogenetic growth. *Nature*, v.413, p.628-631, 2001.
- [17] D. Strzalka and F. Grabowski. Towards possible q-generalizations of the Malthus and Verhulst growth models. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, v.387, n.11, p.2511-2518, 2008.
- [18] A. S. Martinez, R. S. González and C. A. S. Terçariol. Continuous growth models in terms of generalized logarithm and exponential functions. *Physica A*, v.387, n.23, p.5679-5687, 2008.
- [19] L. Yuancai, C. Marques and F. Macedo. Comparison of Schnute's and Bertalanffy-Richards' growth functions. *Forest Ecology and Management*, v.96, n.3, p.283-288, 1997.
- [20] E. P. Odum, G. W. Barrett. *Fundamentos de Ecologia*. Cengage Learning Edições Ltda, 2007, v.1.
- [21] M. Kot. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- [22] N. F. Britton *Essential Mathematical Biology*. New York: Springer-Verlag, 2003.

- [23] L. A. Segel *Modeling Dynamic Phenomena in Molecular and Cellular Biology*. New York: Cambridge University, 1984.
- [24] L. J. S. Allen *An Introduction to Mathematical Biology*. Pearson Prentice Hall, 2007.
- [25] L. H. A. Monteiro. *Sistemas Dinâmicos*. 3 ed. São Paulo: Livraria da Física, 2011.
- [26] J. D. Murray. *Mathematical Biology*. 3 ed. Berlin: Springer-Verlag, 2003.
- [27] C. M. Taylor and A. Hastings. Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*, v.8, n.8, p.895-908, 2005.
- [28] C. R. Townsend, M. Begon and J. L. Harper. *Fundamentos em Ecologia*. Porto Alegre: Artmed, 2010, p.249.