

---

# 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

---

## 1 Resumo

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

## 8 Palavras-chave

9 Dinâmica populacional, Equações de diferenças, Predação.

## 10 1 Introdução

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

18 As investigações atuais têm origem atribuída ao século XIII. As ideias colocadas  
19 por Leonardo de Pisa (1170-1250), também conhecido como Leonardo Fibonacci, e,  
20 posteriormente, pelo inglês Robert Malthus (1766-1834), costumam ser apontadas como  
21 pioneiras sobre o que entendemos hoje por dinâmica de populações. Inicialmente, o  
22 “filho de Bonacci” apresenta o famoso problema relativo à reprodução de coelhos, em  
23 1202. No referido trabalho, Fibonacci propõe a modelagem do número de coelhos  
24 produzidos em um ano, a partir de um único casal. Considerando um conjunto de  
25 poucas hipóteses estruturantes, pode-se concluir que a sequência 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13,  
26 21 ... , atende ao problema. A referida sucessão numérica é conhecida atualmente por  
27 sequência de Fibonacci.

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

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

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

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

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

## 78 2 Modelo de tempo discreto com fator de crescimento constante

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

$$x_{n+1} = rx_n, \tag{1}$$

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

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

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

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

95 A descrição acima é conhecida como modelo de Malthus (1766-1834) para a

96 dinâmica populacional, proposto em 1798. Esse modelo buscou descrever a taxa  
 97 de variação temporal do número de indivíduos  $N(t)$  relativos a uma determinada  
 98 espécie, distribuídos uniformemente em uma área geográfica. Na hipótese de isolamento  
 99 geográfico, onde não ocorre imigração/emigração, podemos escrever a taxa de variação  
 100 temporal da população  $N(t)$  na forma:

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

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

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

104 cuja solução é dada por:

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

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

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

107 fornecendo interações do tipo:

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

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

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

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

118 apresenta amplitude crescente (Fig.1e).

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

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

### 133 3 Equação de diferenças não-lineares e estabilidade local

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

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

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

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

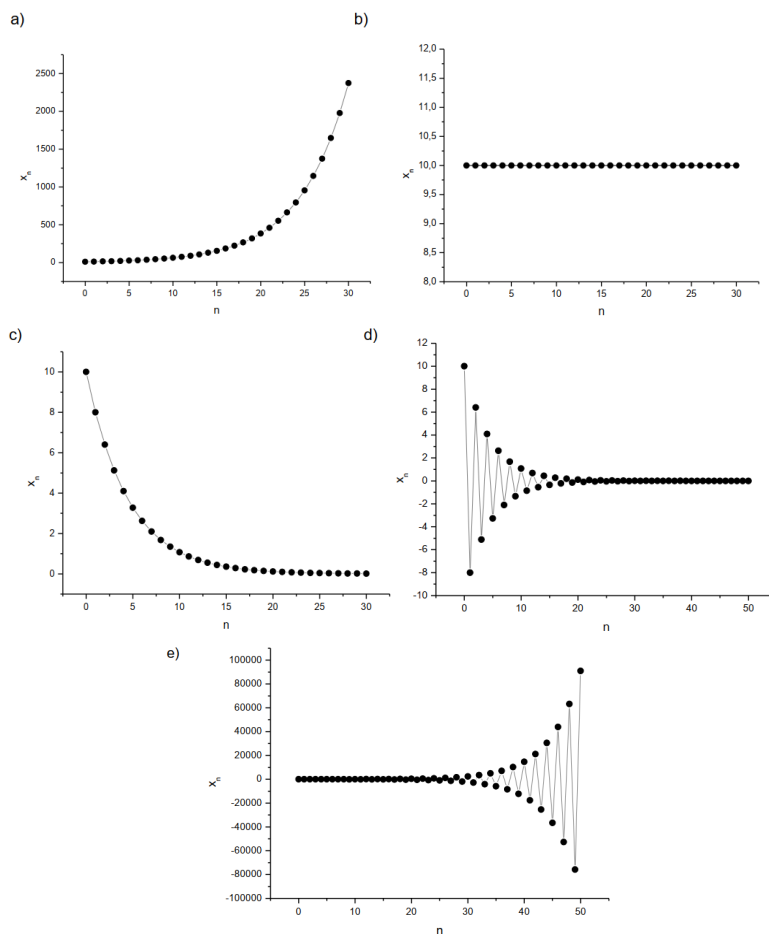


Figura 1: Solução da equação (1) para  $x_0 = 10$  e diferentes valores de  $r$ : (a)  $r = 1, 2$ ; (b)  $r = 1, 0$ ; (c)  $r = 0, 8$ ; (d)  $r = -0, 8$ ; (e)  $r = -1, 2$ .

146 sendo  $f_j$  uma composição construída a partir do mapa  $f$ . Em uma equação não-linear, o  
 147 mapa  $f$  depende de combinações não lineares de seu argumento  $x_n$  [25]. No estudo de  
 148 equações de diferenças não-lineares, podemos obter importantes resultados estudando  
 149 o sistema nas vizinhanças de um estado de equilíbrio, bem como suas soluções de  
 150 equilíbrio. O estado de equilíbrio seria uma configuração onde o sistema não apresenta  
 151 mudanças ao longo da evolução temporal. Em termos matemáticos, escrevemos:

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

152 onde  $x^*$  representa a solução de equilíbrio. Genericamente, podemos ter mais do que  
 153 uma solução de equilíbrio, as quais podemos representar na forma  $x_k^*$ , onde o subíndice  
 154  $k$  representaria cada uma dessas soluções. Sendo assim, uma solução de equilíbrio para  
 155 a equação de diferenças de primeira ordem (9) é uma constante, ou seja, uma solução

156 que satisfaz:

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

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

160 Considere uma pequena perturbação  $\eta_j$  que afasta ligeiramente  $x_j$  da solução de  
 161 equilíbrio  $x^*$ , o que pode ser representado na forma:

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

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

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

165 ou ainda,

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

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

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

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

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

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

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

177 Perceba que  $|\eta_{j+1}| < |\eta_j|$  implica em  $-1 < \lambda < 1$ , o que corresponde à es-  
 178 tabilidade assintótica. Se  $0 < \lambda < 1$ , as sucessivas iterações aproximam-se de  $x^*$   
 179 monotonamente, isto é, a diferença  $x_j - x^*$  tem sempre o mesmo sinal. Se  $-1 < \lambda < 0$ ,  
 180 as sucessivas iterações aproximam de  $x^*$  de maneira oscilatória, isto é, a diferença  
 181  $x_j - x^*$  troca de sinal a cada iteração [25]. Esse resultado pode ser expresso como uma  
 182 condição para a estabilidade local. O ponto fixo  $x^*$  é ponto de equilíbrio estável de  
 183  $x_{j+1} = f(x_j)$  se e somente se:

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

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

#### 188 **4 Critério de estabilidade e bifurcação na equação de diferença logística**

189 A equação de diferenças logística é outro modelo discreto para analisar crescimen-  
 190 tos populacionais. Ela pode ser escrita na forma:

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

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

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

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

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

198 que nos fornece:

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

199 e

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

200 Observando a condição (19), temos que  $x_1^*$  é estável no intervalo  $-1 < r < 1$ . Já  
 201 para o segundo ponto de equilíbrio, a mesma relação, revela que  $x_2^*$  é estável no intervalo  
 202  $1 < r < 3$ . Perceba que se variarmos o parâmetro  $r$  no sentido crescente, passando por



203  $r = 1$ , o ponto  $x_1^*$  deixa de ser estável. Já o ponto  $x_2^*$ , que é instável para valores fora do  
 204 intervalo  $1 < r < 3$ , passa a ser estável para a mesma variação de  $r$ , ou seja,  $r$  variando  
 205 de um valor  $1 - \delta$  até um valor  $1 + \delta$ , com  $\delta \ll 1$  e positivo. Esse comportamento do  
 206 sistema devido à variação do parâmetro  $r$  é chamado de bifurcação, sendo  $r = 1$  um  
 207 ponto de bifurcação. Esse procedimento pode ser utilizado para investigar estabilidade  
 208 local e bifurcações associadas. A Fig.2 apresenta a evolução de uma população inicial  
 209  $x_0 = 0,5$  para diferentes valores de  $r$ , no intervalo  $]1, 4[$ . Já a Fig.3, revela o diagrama  
 210 de bifurcação associado a este mesmo intervalo.

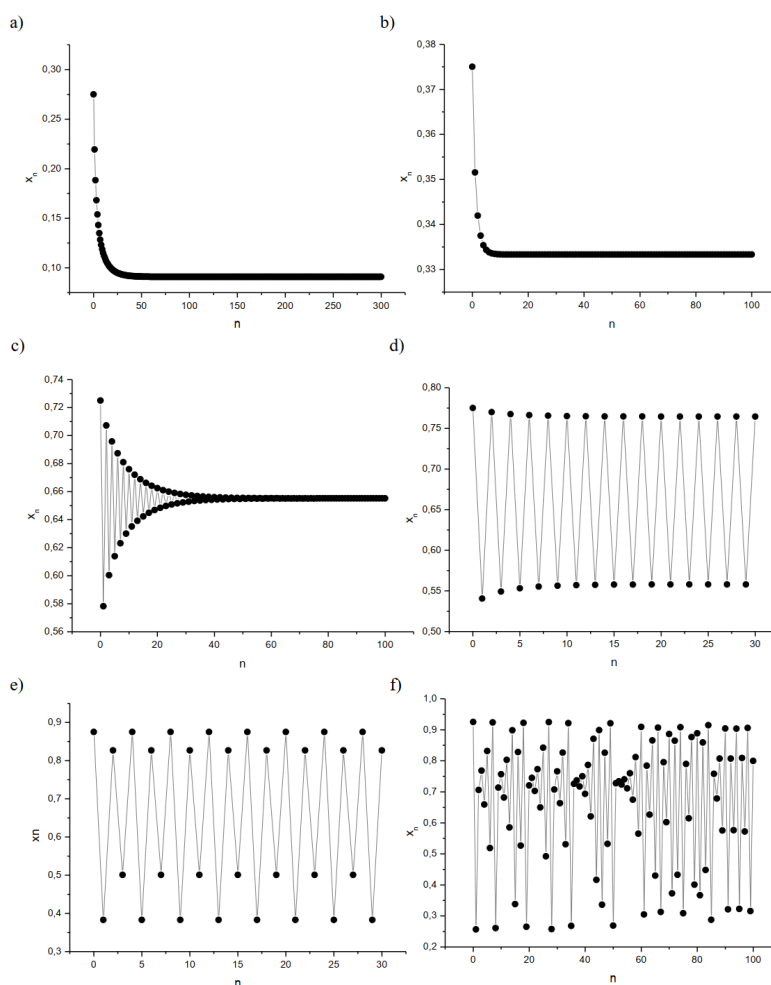


Figura 2: Evolução da população  $x_n$  em função de  $r$  para uma população inicial  $x_0 = 0,5$ : a)  $r = 1,1$ ; b)  $r = 1,5$ ; c)  $r = 2,9$ ; d)  $r = 3,1$ ; e)  $r = 3,5$ ; f)  $r = 3,7$ .

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

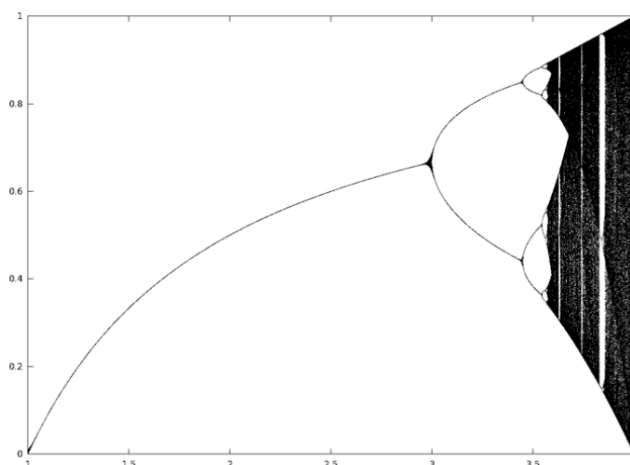


Figura 3: Diagrama de bifurcação considerando a população  $x_n$  no intervalo  $r = ]1, 4[$ .

214 constantes de período 2, e, para valores levemente maiores que 3,44, temos o que  
 215 chamamos de ciclo de período 4, onde a oscilação se dá entre quatro valores diferentes.  
 216 A partir daí, o sistema tende para um regime caótico (Fig.3).

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

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

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

236 Por fim, quando  $|r(x_n)| = 1$ , a população  $x_n$  permanece constante. Contudo, diferentes  
 237 modelos podem ser considerados dependendo dos propósitos investigativos [6, 27].

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

## 243 5 Análise de um efeito articular de predação

244 Em ecologia, temos o interesse sobre a estabilidade populacional no decurso do  
 245 tempo, ou até mesmo, se existe risco de extinção para a população investigada. Nessa  
 246 perspectiva, vamos analisar uma ligeira modificação na equação logística (20) e discutir  
 247 um efeito particular de predação, em conexão com a análise de estabilidade local  
 248 apresentada na seção anterior. Do ponto de vista ecológico, podemos entender como  
 249 efeito de predação qualquer processo que reduz o crescimento, a fecundidade ou a  
 250 sobrevivência de uma população [20, 28]. Estamos considerando a predação em sentido  
 251 amplo, onde podemos incluir também o caso específico da relação presa-predador [1-2,  
 252 9, 18-24, 26-28].

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

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

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

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

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

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

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

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

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

$$p > r^2/4s. \tag{30}$$

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

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

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

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

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

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

291 Voltemos aos mesmos sistemas normalizados, mas considerando valores não-nulos  
 292 para o parâmetro  $p$ . Essa condição torna o comportamento mais complexo. Começemos  
 293 pelo sistema de coeficientes  $r = 2$  e  $s = 1$ . Quando o parâmetro se encontra no intervalo

294 aberto  $0 < p < 0,09$ , a população tende para valores ligeiramente menores que 1, desde  
 295 que  $0,1 < x_0 < 1,9$ . Para  $p = 0,09$ , a convergência se dá em 0,1, considerando  
 296  $x_0 = 0,1$ , ou, em 0,9, quando  $0,2 < x_0 < 1,8$ . Já para valores ligeiramente maiores,  
 297 como  $x_0 = 1,91$ , a população se extingue. É interessante notar que se  $p = 0,1$ , a  
 298 população se extingue rapidamente, em poucas iterações (Fig.4a).

299 Analogamente, o sistema normalizado de coeficientes  $r = 2$  e  $s = 2$  tende para  
 300 valores ligeiramente menores do que 0,5, quando  $0,01 < p < 0,08$  e  $0,1 < x_0 < 0,9$ .  
 301 Para condições iniciais ligeiramente maiores do que 0,9 a população se extingue. Para  
 302  $p = 0,08$ , a convergência se dá em 0,1, quando  $x_0 = 0,1$ , ou, em 0,4, quando  
 303  $0,2 < x_0 < 0,8$ . É interessante notar que para  $x_0 = 0,9$  e  $p = 0,08$  a população volta  
 304 a se estabilizar em 0,1. Contudo, para valores ligeiramente maiores, como  $x_0 = 0,91$ ,  
 305 a população se extingue. Observe, ainda, que se  $p = 0,09$ , a população também se  
 306 extingue em poucas iterações (Fig.4b).

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

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

## 318 **6 Considerações finais**

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

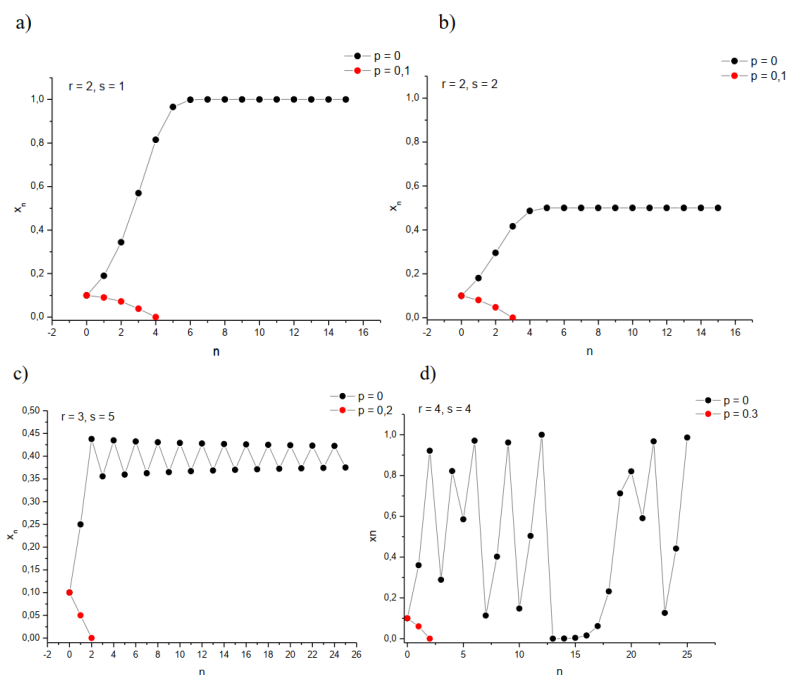


Figura 4: Efeito do parâmetro  $p$  na evolução discreta de uma população  $x_n$ , onde  $n$  representa o número de iterações.

### 330 Referências

- 331 [1] J. A. R. Cunha, L. Candido, F. A. Oliveira and A. L. A. Penna. Evolução dos  
 332 processos físicos nos modelos de dinâmica de populações. *Revista Brasileira de*  
 333 *Ensino de Física*, v.39, n.3, e3302, 2017.
- 334 [2] F. L. Ribeiro. An attempt to unify some population growth models from first  
 335 principles. *Revista Brasileira de Ensino de Física*, v.39, n.1, e1311, 2017.
- 336 [3] M. Amaku, R. A. Dias and F. Ferreira. Dinâmica populacional canina: potenciais  
 337 efeitos de campanhas de esterilização. *Revista Panamericana de Salud Publica*, v.  
 338 25, n. 4, p. 300-304, 2009.
- 339 [4] B. C. T. Cabella, F. Ribeiro and A. S. M. Martinez. Effective carrying capacity and  
 340 analytical solution of a particular case of the Richards-like two-species population  
 341 dynamics model. *Physica A*, v.391, n.4, p.1281-1286, 2012.
- 342 [5] B. Dennis. Allee Effects: population growth, critical density, and the change of  
 343 extinction. *Natural Resource Modeling*, v.3, n.4, 481–538, 1989.
- 344 [6] D. S. Boukal and L. Berec. Single-species Models of the Allee Effect: Extinction  
 345 Boundaries, Sex Ratios and Mate Encounters. *Journal of Theoretical Biology*,  
 346 v.218, n.3, 375–394, 2002.

- 347 [7] S. M. Branco. A dinâmica de populações microbiológicas na estabilização aeróbia  
348 de resíduos orgânicos de feculárias de mandioca. *Revista de Saúde Pública*, v.1,  
349 n.2, p.126-140, 1967.
- 350 [8] J. D. Murray. *Mathematical Biology: An Introduction*. Interdisciplinary Applied  
351 Mathematics. 3. ed. New York: Springer 2002.
- 352 [9] L. Edelstein-Keshet. *Mathematical Models in Biology*. New York: Random House,  
353 1988.
- 354 [10] F. Ribeiro and N. Caticha. Emergence and loss of assortative mating in sympatric  
355 speciation. *Journal of Theoretical Biology*, v.258, n.3, p.465-477, 2009.
- 356 [11] M. Ausloos. Another analytic view about quantifying social forces. *Advances in*  
357 *Complex Systems* 16, 1250088, 2013.
- 358 [12] B. C. T. Cabella, A. S. Martinez and F. Ribeiro. Data collapse, scaling functions,  
359 and analytical solutions of generalized growth models. *Physical Review E*, v.83,  
360 061902, 2011.
- 361 [13] M. Chester. A law of nature? *Open Journal of Ecology*, v.1, n.3, p.77-84, 2011.
- 362 [14] F. L. Ribeiro and K. N. Ribeiro. A one dimensional model of population growth.  
363 *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, v.434, 201-210, 2015.
- 364 [15] C. Guiot, P. G. Degiorgis, P. P. Delsanto, P. Gabriele and T. S. Deisboeck. *Journal*  
365 *of Theoretical Biology*, v.225, n.2, p.147-151, 2003.
- 366 [16] G. B. West, J. H. Brown and B. J. Enquist. A general model for ontogenetic growth.  
367 *Nature*, v.413, p.628-631, 2001.
- 368 [17] D. Strzalka and F. Grabowski. Towards possible q-generalizations of the Malthus  
369 and Verhulst growth models. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*,  
370 v.387, n.11, p.2511-2518, 2008.
- 371 [18] A. S. Martinez, R. S. González and C. A. S. Terçariol. Continuous growth models  
372 in terms of generalized logarithm and exponential functions. *Physica A*, v.387,  
373 n.23, p.5679-5687, 2008.
- 374 [19] L. Yuancai, C. Marques and F. Macedo. Comparison of Schnute's and Bertalanffy-  
375 Richards' growth functions. *Forest Ecology and Management*, v.96, n.3, p.283-288,  
376 1997.
- 377 [20] E. P. Odum, G. W. Barrett. *Fundamentos de Ecologia*. Cengage Learning Edições  
378 Ltda, 2007, v.1.

- 379 [21] M. Kot. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge: Cambridge University  
380 Press, 2001.
- 381 [22] N. F. Britton *Essential Mathematical Biology*. New York: Springer-Verlag, 2003.
- 382 [23] L. A. Segel *Modeling Dynamic Phenomena in Molecular and Cellular Biology*.  
383 New York: Cambridge University, 1984.
- 384 [24] L. J. S. Allen *An Introduction to Mathematical Biology*. Pearson Prentice Hall,  
385 2007.
- 386 [25] L. H. A. Monteiro. *Sistemas Dinâmicos*. 3 ed. São Paulo: Livraria da Física, 2011.
- 387 [26] J. D. Murray. *Mathematical Biology*. 3 ed. Berlin: Springer-Verlag, 2003.
- 388 [27] C. M. Taylor and A. Hastings. Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*,  
389 v.8, n.8, p.895–908, 2005.
- 390 [28] C. R. Townsend, M. Begon and J. L. Harper. *Fundamentos em Ecologia*. Porto  
391 Alegre: Artmed, 2010, p.249.