

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

INSTITUTO DE FÍSICA TEÓRICA

Equações diferenciais com retardo em biologia de populações

Autor:

Renato Mendes Coutinho

Orientador:

Prof. Dr. Roberto André Kraenkel

Dissertação de mestrado apresentada ao
Instituto de Física Teórica para a
obtenção do título de Mestre em Física.

IFT-D.007/2010

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Roberto André Kraenkel (IFT-Unesp)

Prof.^a Dr.^a Hilda Cerdeira (IFT-Unesp)

Prof. Dr. André Nachbin (IMPA)

São Paulo

2010

*Em todas as coisas da natureza existe
algo de maravilhoso.*

– Aristóteles

À minha mãe, Nadimi,
com carinho

Agradecimentos

Ao CNPq, pela bolsa concedida, e à Capes, que sempre financia congressos e viagens.

Ao meu orientador, Roberto Kraenkel, pelo empenho e presença constantes.

Aos colegas do grupo, Gabriel, Franciane, Juliana, Anderson, Natarajan e Daniel, pelas discussões divertidas e bons momentos.

À minha turma do CCM, Ronaldo, Vitor, Yul, Fernanda, Marina, Alex e Ubiratan (Bira), e a outros tantos que me acompanharam por esses anos, por inúmeros momentos de diversão, sofrimento compartilhado e a grande amizade.

Aos meus velhos amigos de Americana, Leandro e Henrique, que mesmo distantes sempre reaparecem.

À minha família, em especial aos meus tios Jonas, Adriana, Júnior, Sylvia e Nádia, e aos meus avós Eliete e Adipe (*in memorian*). Também à minha cunhada Juliana, por ter se casado com meu irmão, e a este, pelos momentos de companheirismo.

À minha sogra Irany, e à minha namorada, Fabiana, pela paciência, apoio quando necessário, e sempre muito carinho.

E à minha mãe, Nadimi, a quem dedico esta dissertação, por tantos anos de apoio e compreensão.

Resumo

Neste trabalho estudamos uma equação diferencial com retardo, a equação de Hutchinson, que é um modelo simples para a dinâmica de uma população que exhibe dependência em tempos passados por meio de uma variável defasada.

Essa equação pode ser vista como uma equação mínima que é capaz de dar origem a soluções oscilatórias em modelos de uma única espécie. Para analisar a solução próxima do ponto de bifurcação em que surgem as oscilações, empregamos o método de múltiplas escalas. Os resultados obtidos mostram as próprias limitações do método, concordando apenas parcialmente com os resultados numéricos.

Também analisamos uma variante da equação de Hutchinson com capacidade de suporte dependente do tempo e periódica, e vimos que, mesmo com amplitudes de perturbação muito pequenas, o acoplamento entre as frequências da capacidade de suporte e da oscilação natural pode ter um efeito pronunciado sobre a dinâmica da população. Apresentamos uma análise de ressonâncias para este caso e mostramos a existência de frequências da capacidade de suporte perto das quais a solução da equação exhibe um comportamento inesperado.

Abstract

In the present work, we study a delay differential equation, namely the Hutchinson equation, which is a simple model for the dynamics of a population that shows dependence on past times through a lagged variable.

This equation can be seen as a minimal equation that is able to produce oscillatory solutions in single species models. In order to analyze the solution near the bifurcation point at which oscillations set in, we employ the multiple scales method. The results obtained expose the limitations of the method, agreeing only partially with numerical results.

We also analyze a variation of the Hutchinson equation with a periodic time-varying carrying capacity, and find that, even at very small amplitude perturbations, the coupling of frequencies between the carrying capacity oscillation and the natural oscillation can have a major effect on the population dynamics. We present a resonance analysis for this case and show the existence of carrying capacity frequencies near which the equation's solution exhibit an unexpected behavior.

Sumário

1	Introdução	1
1.1	Equação Logística	1
1.2	Populações com estrutura de idade e a equação de Hutchinson . .	2
1.3	Ciclos em biologia de populações	4
2	A Equação de Hutchinson	6
2.1	Definição e soluções	6
2.2	Pontos fixos e estabilidade	7
2.3	Comportamento das soluções oscilantes	10
3	Análise de Múltiplas Escalas	13
3.1	Teoria de perturbações clássica e o método de múltiplas escalas .	13
3.2	Aplicação à equação de Hutchinson	15
3.3	Implementação computacional	18
3.4	Análise das equações seculares	18
4	Capacidade de suporte periódica	22
4.1	Oscilações forçadas	22
4.2	Ressonância	24
5	Conclusões	27
	Apêndices	30
A	Equação de Hutchinson via equação de McKendrick–von Foerster	30
B	Análise linear de equações diferenciais com retardo	34
B.1	Equações diferenciais funcionais	34
B.2	Equações lineares a coeficientes constantes	36
B.3	Linearização e estabilidade	38

C	Métodos numéricos	39
C.1	Método de Euler, convergência e ordem	39
C.2	Métodos Runge–Kutta	41
C.3	Estimativas de erro	42
C.4	Aplicação a equações com retardo	44
D	Código: método de perturbações aplicado à equação de Hutchinson	45
	Bibliografia	48

Capítulo 1

Introdução

O uso de ferramentas matemáticas para estudar fenômenos biológicos tem tido crescente relevância dentro da biologia como um todo, e particularmente em aplicações ecológicas.

Neste trabalho, estudaremos a dinâmica de populações, ou seja, nosso objeto de estudo não são indivíduos, mas conjuntos de organismos que podem ou não pertencer à mesma espécie, porém possuem comportamento semelhante no que concerne à sua dinâmica. Concentraremos-nos em modelos para uma única população, dita *não-interagente*, uma aproximação que nunca é estritamente válida mas que se torna razoável em certas situações, em função de um desacoplamento da dinâmica dessa população da de qualquer outra espécie particular [Murdoch et al., 2002].

1.1 Equação Logística

A equação logística, estudada primeiramente por Verhulst no século XIX [Verhulst, 1845, 1847], é um modelo muito simples mas de enorme sucesso em biologia de populações. Ela descreve a evolução¹ temporal da densidade u (ou número de indivíduos) de uma população, sendo dada por:

$$\frac{du}{dt} = ru(t) \left[1 - \frac{u(t)}{K} \right] \quad (1.1)$$

onde $r > 0$ é a *taxa de crescimento intrínseco* ou parâmetro malthusiano, que reflete a taxa de crescimento da população sob condições ideais, ou seja, condições em que não haja qualquer limitante para o crescimento da população [Malthus,

¹Em biologia, “evolução” geralmente diz respeito a mudanças das características de uma população ao longo do tempo; em Física, porém, é comum o uso deste jargão no sentido apenas de passagem do tempo, como neste trecho.

1817; Turchin, 2001]; e $K > 0$ é a chamada *capacidade de suporte* da população, em que efeitos de densidade, tais como competição intra-específica (entre indivíduos da mesma espécie) por espaço e recursos, levam à saturação do crescimento.

Este modelo parte do pressuposto de que a população pode ser descrita isoladamente de quaisquer outras, ou seja, ela é dita não-interagente. Ademais, ele não contém qualquer tipo de estrutura interna, seja espacial, de estágios, etária ou genética. Isto lhe confere grande generalidade, ao mesmo tempo em que permite seu uso como um modelo básico, a partir do qual podemos introduzir novas hipóteses e fenômenos particulares.

1.2 Populações com estrutura de idade e a equação de Hutchinson

Como vimos, a equação logística não contém nenhuma espécie de efeito decorrente do fato de a população possuir estrutura etária. Vamos nos ocupar, porém, de populações em que tais efeitos podem afetar sua dinâmica.

Existem diversas abordagens para o problema que modelam a estrutura etária completa, seja introduzindo estágios [Leslie, 1945; Gurney et al., 1983] ou uma distribuição de idades contínua [von Foerster, 1959; Kot, 2001]. Nosso objetivo, entretanto, é generalizar a equação logística para incluir efeitos de estrutura etária sem alterar a descrição do modelo em termos apenas da densidade total de indivíduos.

No apêndice A, introduzimos brevemente a equação de McKendrick–von Foerster e mostramos como, a partir de hipóteses sobre a dependência etária e de densidade de população das taxas de natalidade e mortalidade, podemos chegar à equação de Hutchinson.

Uma outra forma, mais heurística, de fazê-lo é generalizar a equação logística da seguinte forma:

$$\frac{du}{dt} = f(u, t)u(t) \quad (1.2)$$

em que explicitamos a taxa de crescimento f como uma função de u e de t . Essa forma assume que a taxa de crescimento num determinado instante é uma função apenas da população total nesse momento. Entretanto, em muitas populações, o impacto da densidade de população sobre sua taxa de crescimento não é imediato, mas ocorre com um certo atraso. Este pode estar relacionado a diversos fatores, como à taxa de recuperação do recurso, que não é instantânea; ou ao tempo de maturação sexual do indivíduo, que é infértil até certa idade; ou ainda à existência de estágios de vida, que podem tornar certas fases mais vulneráveis à falta de alimento que outras.

Vamos então considerar que a taxa f deve depender da população não apenas no instante t , mas também em tempos anteriores. Usando a mesma forma da equação logística, isso nos leva a um modelo com retardo distribuído:

$$\frac{du}{dt} = u(t) \int_0^\infty w(t') r \left[1 - \frac{1}{K} u(t - t') \right] dt' \quad (1.3)$$

em que w é uma função peso que dá a contribuição da população no tempo $t - t'$ sobre a disponibilidade de recursos. Essa função tem de obedecer à restrição $\int_0^\infty w(t') dt' = 1$, e frequentemente tem forma similar à da figura 1.1.

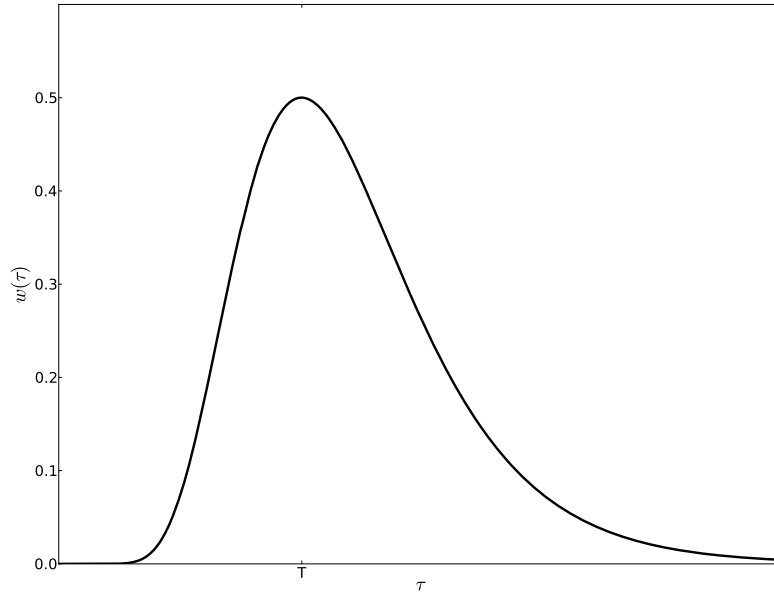


Figura 1.1: Função peso $w(\tau)$, que fornece a contribuição da população num instante anterior $t - \tau$ para o termo de saturação da população, com valor tipicamente próximo de T .

Essa situação pode ser simplificada assumindo-se uma distribuição *delta* para $w(t')$, que não se anula apenas num ponto $t' = \tau$. Isso leva a

$$\frac{du}{dt} = ru \left[1 - \frac{u(t - \tau)}{K} \right] \quad (1.4)$$

conhecida como *equação de Hutchinson*, *equação de Hutchinson-Wright* [Hutchinson, 1948; Wright, 1946] ou ainda *equação logística com retardo*. Esta equação será

nosso principal objeto de estudo neste trabalho. Ela foi empregada por May [May, 1973] para explicar os clássicos dados obtidos por Nicholson com moscas varejeiras australianas (*Lucilia cuprina*) em laboratório [Nicholson, 1954].

A princípio, qualquer população deve apresentar efeitos de atraso temporal mas, como veremos no capítulo 2, para certa faixa de parâmetros a dinâmica da equação (1.4) é muito similar à da equação logística tradicional. Isso permite, na maioria dos casos, desprezar efeitos provenientes de atraso temporal.

Por outro lado, a equação de Hutchinson pode ser criticada por introduzir um parâmetro τ de difícil interpretação biológica — usualmente, toma-se τ como o tempo até a maturidade sexual do indivíduo, mas essa interpretação não se ajusta bem ao fato de o termo defasado ser aquele dependente da densidade, ou seja, o de saturação, e não o termo linear, que representa o crescimento da população [MacDonald, 1978]. Outra interpretação possível, a de que τ está relacionado a um tempo típico de recuperação dos recursos [May, 1973], encontra dificuldades de verificação experimental mesmo qualitativamente.

Neste estudo, por outro lado, pudemos obter uma indicação clara do significado do parâmetro τ por meio do cálculo realizado no apêndice A. Mostramos que, para reobtermos a equação de Hutchinson, devemos supor taxas de fecundidade e mortalidade constantes e independentes de idade, e ainda uma retirada de indivíduos que chegam à idade τ proporcional ao tamanho total da população. Em outras palavras, isto corresponde à existência de uma idade típica em que os indivíduos são particularmente frágeis à competição por recursos. Podemos argumentar que, se esse fenômeno de fato ocorre, tomar τ como o tempo de maturação do indivíduo não deve estar muito distante da realidade.

Finalmente temos de comentar que, experimentalmente, este modelo gera resultados corretos apenas qualitativamente, ou seja, prevê ciclos cujo período depende da espécie mas não da densidade absoluta da população [Gurney et al., 1980].

Entretanto, a equação de Hutchinson, tal como a própria equação logística, não deve ser tomada como um modelo completo ou “realista”, mas sim como um modelo mínimo que permite estudar oscilações induzidas por um mecanismo de defasagem em populações não-interagentes.

1.3 Ciclos em biologia de populações

Uma das grandes questões em biologia de populações é explicar por que algumas delas podem oscilar [Kendall et al., 1999; Nisbet and Gurney, 1976b; Murdoch et al., 2002]. De maneira geral, os mecanismos envolvidos se encaixam em três categorias: acoplamento a ciclos “externos”, como o circadiano ou o de estações [Fretwell, 1972]; ciclos induzidos por relações do tipo predador–presa, como exemplificado

pela clássica equação de Lotka–Volterra [Lotka, 1925; Volterra, 1926]; e ciclos provenientes da dinâmica *intrínseca* da população. Nesta última encontram-se tanto modelos discretos no tempo quanto equações diferenciais com retardo discreto (como a de Hutchinson) ou distribuído.

A principal distinção entre a dinâmica da equação logística tradicional e sua versão com retardo é o fato de que esta apresenta oscilações quando o retardo τ é suficientemente grande. Essa característica, comum a muitos modelos envolvendo atraso temporal — particularmente equações a diferenças —, insere o estudo dessa equação no contexto mais amplo da procura de mecanismos responsáveis pela observação de oscilações na dinâmica de populações, tanto em campo quanto em laboratório.

A ocorrência de ciclos é, evidentemente, um fenômeno observável apenas em escala populacional, mas sua causa encontra-se na história de vida da espécie, de modo que não é trivial distinguir qual é o fator determinante, visto que os mecanismos citados acima estão quase sempre presentes simultaneamente. Com a finalidade de caracterizar e compreender esse fenômeno, é essencial o uso de modelos matemáticos capazes de relacionar características de história de vida — como tempo de maturação dos jovens, taxa de consumo de recursos, taxas de predação, taxa de mortalidade etc. — com ocorrência e características de ciclos populacionais, particularmente seu período.

Nesta dissertação, estudaremos a dinâmica da equação de Hutchinson, bem como uma variante desta, considerando uma capacidade de suporte dependente do tempo, periódica. Veremos que, mesmo com oscilações muito pequenas, o acoplamento entre uma frequência externa e a frequência intrínseca da dinâmica da população podem resultar em grande variação na amplitude dos ciclos.

Capítulo 2

A Equação de Hutchinson

Neste capítulo vamos expôr resultados, já conhecidos da literatura, sobre o comportamento das soluções da equação de Hutchinson em vários regimes, ou seja, para diferentes valores de parâmetros, e em particular analisaremos como variam o período e a amplitude das soluções com respeito a esses parâmetros. As referências principais utilizadas neste capítulo foram [Hale, 1977; Gopalsamy, 1992; Bellman and Cooke, 1963].

No apêndice B pode ser encontrada uma introdução a equações diferenciais funcionais com retardo, que servirá de base aos resultados aqui apresentados.

2.1 Definição e soluções

A equação de Hutchinson (1.4) pode ser reescrita em variáveis adimensionais fazendo os seguintes reescalamentos:

$$u' = \frac{u}{K} \quad t' = rt \quad \tau' = r\tau \quad (2.1)$$

para obter, depois de simplificada a notação,

$$\frac{du}{dt} = u[1 - u(t - \tau)] , \quad (2.2)$$

sujeita ainda à condição inicial

$$u(t) = \phi(t), \quad -\tau \leq t \leq 0 \quad (2.3)$$

Esta é uma equação diferencial com retardo que contém apenas um parâmetro, τ , com $\tau > 0$. O problema de valor inicial só é bem definido quando fornecemos uma *história inicial* ϕ num intervalo de tamanho τ , como explicado no apêndice B.1.

Podemos integrar numericamente a (2.2) usando métodos descritos no apêndice C. A figura 2.1 mostra soluções obtidas dessa forma para alguns valores de τ . Vemos que a solução para $\tau = 0.2$ apresenta apenas crescimento e saturação, mas oscila e também tende a $u = 1$ para $\tau = 0.5$; e para $\tau = 1.6$ aparecem oscilações não amortecidas.

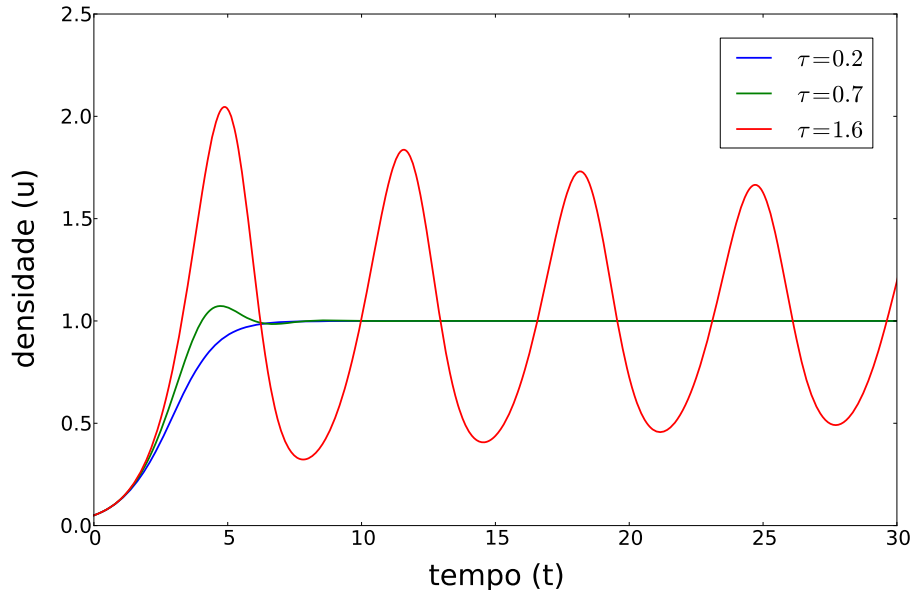


Figura 2.1: Soluções da equação de Hutchinson (2.2) para alguns valores de τ , com condição inicial $\phi(t) = 0.05, t \in [-\tau; 0]$.

Podemos compreender melhor esse comportamento recorrendo à análise de estabilidade linear dos pontos fixos dessa equação, realizada na seção a seguir.

2.2 Pontos fixos e estabilidade

A equação (2.2) possui dois pontos fixos,

$$u^* = 0 \quad e \quad u^* = 1 .$$

Como vimos no apêndice B.3, a estabilidade destes pontos fixos pode ser analisada estudando a estabilidade da equação linearizada ao redor desses pontos. Para o primeiro ponto fixo, $u^* = 0$, a linearização é

$$\frac{du}{dt} = u(t) , \tag{2.4}$$

cuja solução é $u(t) = u_0 e^t$ ou, em outras palavras, a equação tem autovalor $\lambda = 1$, e portanto o ponto fixo $u^* = 0$ é sempre instável. Isto era esperado, devido a termos imposto $r > 0$ na equação original.

Linearizando ao redor do ponto fixo $u^* = 1$, vem

$$\frac{du}{dt} = -u(t - \tau), \quad (2.5)$$

e aqui encontramos uma equação diferencial linear com retardo. Os autovalores desta equação correspondem às raízes do *polinômio característico*

$$h(\lambda) = \lambda + e^{-\lambda\tau},$$

como mostrado no apêndice B.2. Para $\tau < e^{-1}$, existe um autovalor real, negativo, que é também o de maior parte real — e que, conseqüentemente, domina o comportamento da solução — de maneira que, para esses valores de τ , a solução se aproxima do ponto fixo monotonicamente. Este resultado foi primeiramente mostrado por [Kakutani and Markus, 1958].

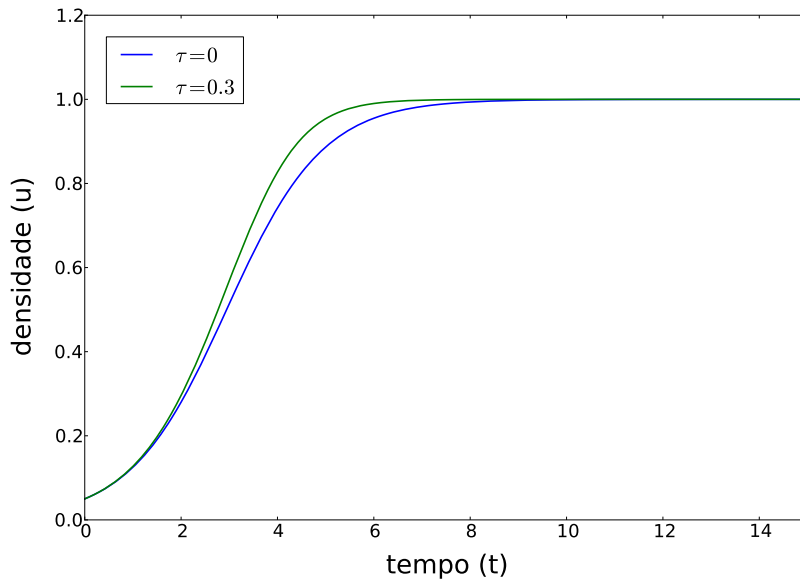


Figura 2.2: Solução da equação de Hutchinson (2.2) e da equação logística (1.1) ($\tau = 0$), com condição inicial $\phi(t) = 0.05, t \in [-\tau; 0]$, $r = 1$ e $K = 1$.

Esse comportamento é o mesmo apresentado pela equação logística, e isso explica porque em muitas situações podemos desprezar a presença de retardamento: para τ abaixo de certo valor, o comportamento qualitativo é o mesmo da equação

sem retardo, que tem a vantagem de ser muito mais simples. A figura 2.2 mostra um exemplo das duas lado a lado.

Quando $\tau > e^{-1}$, não existem mais autovalores reais, e portanto a solução oscila ao redor do ponto fixo $u^* = 1$. Entretanto, todos os autovalores têm ainda parte real negativa para $\tau < \pi/2$, o que garante que esse ponto fixo ainda seja estável.

Quando $\tau = \pi/2$, um par de autovalores cruza o eixo imaginário em $\lambda = \pm i$. Com isto, o ponto fixo deixa de ser estável, dando origem a oscilações, que tendem a ser periódicas quando $t \rightarrow \infty$. Essa bifurcação, em analogia com a teoria de bifurcações em EDOs, é chamada de *bifurcação de Hopf*, pois também é caracterizada pela perda de estabilidade de um par de autovalores complexos conjugados, dando origem a um ciclo limite.

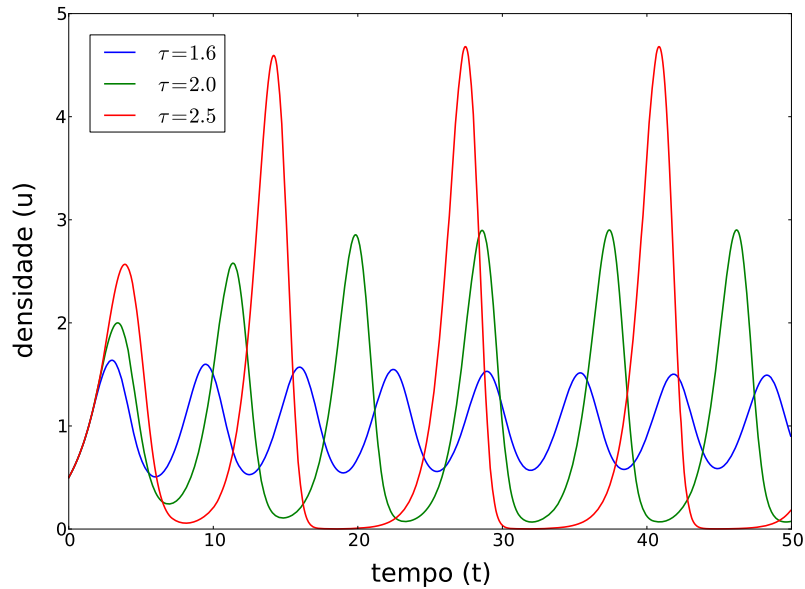


Figura 2.3: Soluções oscilantes da equação de Hutchinson (2.2) para diversos valores de τ , com condição inicial $\phi(t) = 0.5, t \in [-\tau; 0]$.

Próximo da bifurcação, a solução é aproximadamente simétrica com relação aos seus picos e vales; mas, com o aumento de τ , passa a apresentar período maior, com picos de grande amplitude e vales longos, como pode-se observar na figura 2.3.

Na próxima seção trataremos de analisar esse comportamento oscilatório, particularmente com respeito ao parâmetro τ .

2.3 Comportamento das soluções oscilantes

Como vimos na seção anterior, para $\tau > \pi/2$, a equação de Hutchinson (2.2) apresenta oscilações sustentadas. Nesta seção, vamos analisar como se comportam essas soluções quando variamos τ .

Primeiramente, olharemos para a amplitude da solução. Quando τ cresce, a tendência é termos picos mais acentuados e curtos, e vales mais longos e profundos. De fato, na figura 2.4 vemos que a amplitude do pico cresce exponencialmente com τ , enquanto que a figura 2.5 mostra que o vale chega a valores cada vez mais próximos de zero de forma mais rápida do que exponencialmente.

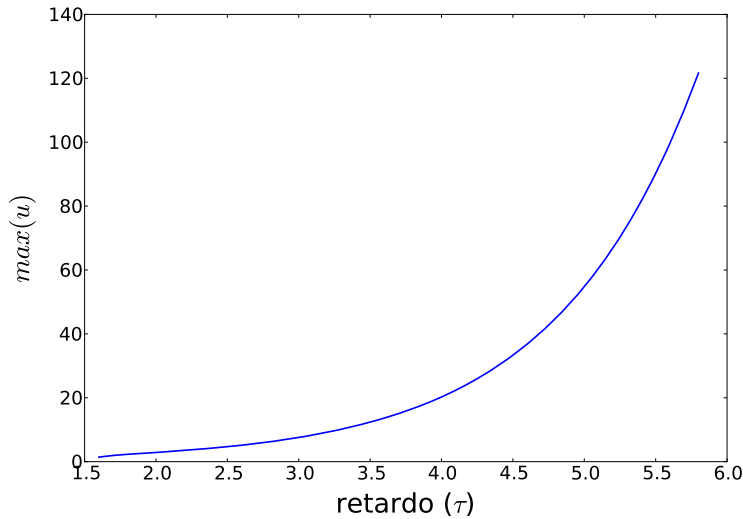


Figura 2.4: Valor máximo atingido pela solução da equação de Hutchinson (2.2) em função do parâmetro τ , com condição inicial $\phi(t) = 0.5, t \in [-\tau; 0]$, tomado após o período transiente.

Essa característica do vale deixa claro que não é possível que uma população cuja dinâmica seja bem descrita pela equação de Hutchinson tenha retardo grande, pois densidades tão próximas de zero seriam equivalentes, na prática, à extinção da população.

Ademais, para valores grandes de τ , surgem dificuldades numéricas na integração dessa equação, porque a solução toma valores arbitrariamente próximos do zero, o que pode levar a erro numérico e resultar em valores negativos espúrios na solução, que desestabilizam a solução periódica.

Outra propriedade de interesse da solução é o seu período T , particularmente devido ao fato de a razão período—retardo ser de relevância prática para a discussão sobre mecanismos pelos quais populações podem oscilar, introduzida na seção

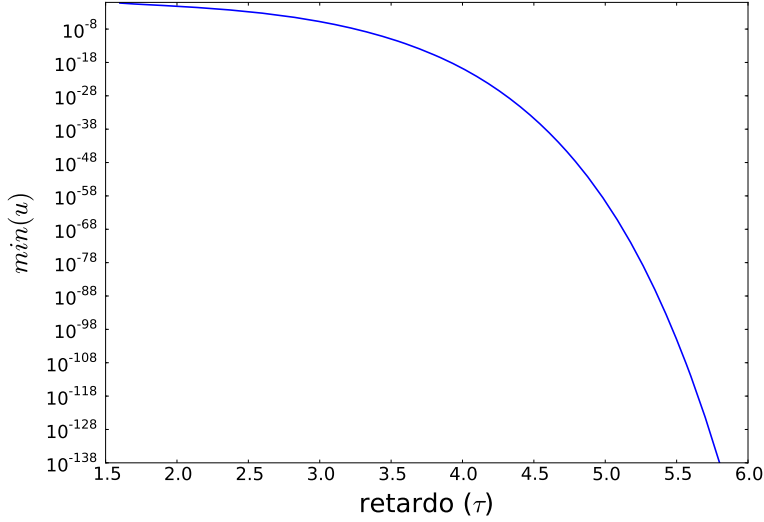


Figura 2.5: Valor mínimo atingido pela solução da equação de Hutchinson (2.2) em função do parâmetro τ , com condição inicial $\phi(t) = 0.5, t \in [-\tau; 0]$, tomado após o período transiente.

1.3.

Analiticamente, é possível obter valores aproximados do período T fazendo suposições sobre o valor de τ . Para $\tau \approx \pi/2$, um cálculo simples encontrado em [Murray, 2002] leva a:

$$T(\epsilon) \cong \frac{2\pi}{1 - \frac{\epsilon\pi}{2(1+\pi^2/4)}}, \quad \tau = \frac{\pi}{2} + \epsilon, \quad (2.6)$$

enquanto que uma análise mais cuidadosa, encontrada em [Morris, 1976] resulta em

$$T(\tau) \cong 4\tau + \frac{16\tau(\tau - \pi/2)}{\pi(3\pi - 2)} \quad (2.7)$$

Podemos ainda tomar $\tau \rightarrow \infty$, em que [Fowler, 1982] chegou à seguinte aproximação:

$$T(\tau) \cong e^\tau + 1 + \mathcal{O}(e^{-\tau}) \quad (2.8)$$

Na figura 2.6, vemos que ambas as aproximações para $\tau \approx \pi/2$ concordam com o período obtido a partir das soluções numéricas para τ bem próximo da bifurcação, com a aproximação (2.7) ligeiramente melhor. A aproximação para $\tau \rightarrow \infty$, entretanto, é razoável mesmo para valores relativamente baixos de τ .

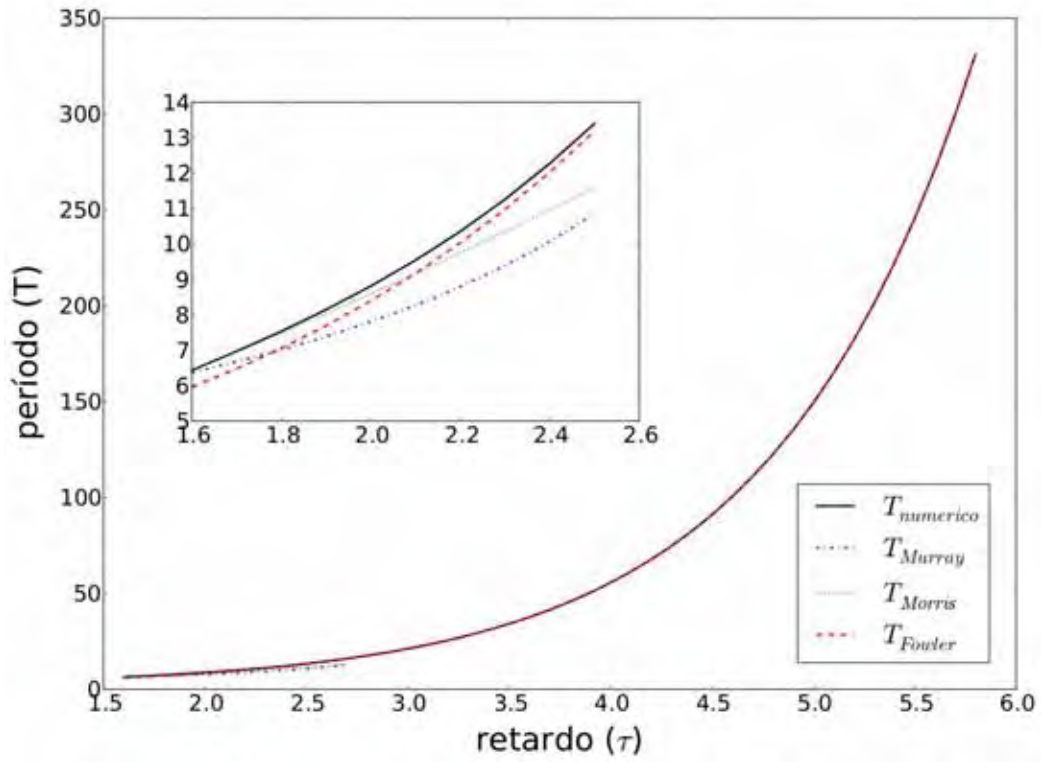


Figura 2.6: Período da solução da equação de Hutchinson (2.2) em função do parâmetro τ , com condição inicial $\phi(t) = 0.5, t \in [-\tau; 0]$, calculado após o período transiente. Também são mostradas aproximações para $\tau \approx \pi/2$ e para $\tau \rightarrow \infty$. No *inset*, trecho próximo de $\tau = \pi/2$ ampliado.

Capítulo 3

Análise de Múltiplas Escalas

Neste capítulo, introduzimos brevemente o método de perturbações e o método de múltiplas escalas, e a seguir aplicamo-lo à bifurcação de Hopf em $\tau = \pi/2$ discutida no capítulo 2. Realizamos a expansão e obtemos as equações seculares, cujas soluções — oscilatórias ou constantes, dependendo da ordem da expansão usada — são discutidas na seção 3.4.

3.1 Teoria de perturbações clássica e o método de múltiplas escalas

O método de perturbações é ferramenta de grande popularidade e utilidade entre físicos e matemáticos, com uma gama imensa de aplicações e ampla literatura (por exemplo, [Hinch, 1991; Kevorkian and Cole, 1996]). Sua ideia central consiste em, partindo de uma equação de solução conhecida H_0 , obter soluções aproximadas para um outro problema similar, dito *perturbado*, H . Essa solução aproximada deverá ser assintótica no chamado *parâmetro perturbativo* ϵ , proporcional à diferença entre o problema original H_0 e H , que se reduz ao primeiro quando ϵ vai a zero.

Uma sequência de funções $\{u_n(\epsilon)\}$ é chamada *assintótica* se, para todo $\delta > 0$, existe $\epsilon > 0$ tal que $|u_{n+1}(\epsilon)| \leq \delta |u_n(\epsilon)|$, para cada $n = 1, 2, \dots$ [Hinch, 1991]. Isso equivale a dizer que podemos truncar a série numa dada ordem, para ϵ suficientemente pequeno. É importante notar que uma sequência assintótica não necessariamente é convergente.

Para a aplicação do método, a forma usual de proceder é expandir a solução em termos de uma série de funções (desconhecidas) com uma forma conveniente e assumir, temporariamente, que ela seja assintótica — esta suposição deverá ser

analisada posteriormente. Por exemplo, poderíamos tomar

$$u = u_0 + \epsilon u_1 + \epsilon^2 u_2 + \dots$$

Substituindo esse *Ansatz* no problema original e igualando as potências de ϵ , é possível determinar os termos da série recursivamente, ou seja, primeiramente obtemos u_0 (solução do problema original), que entrará na equação que determina u_1 , e obtidos esses, usamos o resultado na equação da 2ª ordem em ϵ , que determinará u_2 , e assim sucessivamente.

Uma vez obtida a série $\{u_n\}$, ou melhor, os primeiros termos dessa, devemos averiguar se ela é, de fato, assintótica, como assumimos. Se for, então nossa hipótese está justificada e temos, portanto, uma solução aproximada para o problema — embora esta “solução” deva ser analisada com cuidado, face à hipótese de assintoticidade que adotamos.

O procedimento que descrevemos é a forma mais simples dos métodos perturbativos, mas em muitos problemas ele não é suficiente, geralmente porque a série $\{u_n\}$ encontrada não satisfaz o requisito de ser assintótica. Isso pode ocorrer, por exemplo, se componentes de ordem mais alta entram em ressonância com termos de ordem mais baixa, de modo que esses termos de ordem mais alta, chamados *termos seculares*, crescem indefinidamente, destruindo a assintoticidade.

Existem diversas técnicas para contornar esse problema. Para fazê-lo, é preciso examinar as hipóteses implícitas no Ansatz acima. A hipótese crucial é de que a dependência em ϵ se dá através de uma série de potências. Vários métodos modificam esta hipótese. O método de que trataremos aqui é conhecido como *método de múltiplas escalas*, aplicado a equações diferenciais. Ele se presta muito bem a situações envolvendo duas (ou mais) escalas de tempo distintas evoluindo simultaneamente.

O quociente destas escalas de tempo é um número muito menor do que um, e pode prover um parâmetro perturbativo natural. Supomos então que todas as variáveis dinâmicas (u_n) dependem diretamente de todas as escalas de tempo, de modo que, nesta expansão, a dependência em ϵ não é simplesmente polinomial, mas também aparece por intermédio das escalas de tempo lentas. Nesse caso, precisamos levar em conta que as derivadas serão afetadas por essa decomposição, e fazemos a correspondência

$$\frac{d}{dt} \rightarrow \frac{\partial}{\partial t_0} + \epsilon \frac{\partial}{\partial t_1} + \epsilon^2 \frac{\partial}{\partial t_2} + \dots$$

O tempo total t pode ser recuperado somando-se sobre todas as escalas temporais, $t = t_0 + \epsilon t_1 + \dots$.

O fato de que agora cada termo $u_i(t_0, t_1, \dots)$ da série é função de t_0, t_1, \dots acrescenta novos “graus de liberdade” à solução das equações recorrentes. No entanto, para que o problema fique bem definido precisamos dizer qual é a dinâmica

das variáveis dependentes em t_1, t_2, \dots . O método das múltiplas escalas consiste exatamente em impôr que esta dinâmica — a princípio arbitrária — seja tal a manter a série assintótica.

3.2 Aplicação à equação de Hutchinson

Aplicaremos o método de múltiplas escalas à equação de Hutchinson próximo ao ponto de bifurcação $\tau = \pi/2$. Nesse esquema ϵ será o parâmetro perturbativo, positivo, medindo a distância de τ do parâmetro de bifurcação, e partiremos da seguinte forma da equação, obtida pela transformação de variáveis $u \rightarrow 1 + \tilde{u}$:

$$\frac{du}{dt} = -u(t - \tau) [1 + u(t)] \quad (3.1)$$

Antes de mais nada, para aplicar as ideias da teoria de perturbações precisaremos que esta equação se reduza a uma que saibamos resolver para $\epsilon = 0$. Mesmo com $\tau = \pi/2$, ainda temos uma equação não-linear que não sabemos resolver. Vamos, então, procurar soluções fracamente não-lineares, reescalando $u = \epsilon u'$ para obtermos (já abandonando a notação com linha)

$$\frac{du}{dt} = -u(t - \tau) [1 + \epsilon u(t)] \quad (3.2)$$

em que o termo não-linear $u(t - \tau) u(t)$ é, ele mesmo, uma perturbação ao problema linear $\frac{du}{dt} = -u(t - \tau)$, de que já tratamos no apêndice B. Ademais, queremos analisar τ diferente de $\pi/2$, então escolhemos $\tau = \pi/2 + \sigma\epsilon^2$. A razão dessa escolha fica clara quando se aplica o método, e vem do fato de que, como a não linearidade é quadrática, os termos seculares aparecem nas ordens pares apenas. A equação fica então:

$$\frac{du}{dt} = -u \left(t - \frac{\pi}{2} - \sigma\epsilon^2 \right) [1 + \epsilon u(t)] \quad (3.3)$$

Agora escolhemos o *Ansatz* para a solução e as escalas temporais, ainda guiados pelo fato de a não linearidade ser quadrática:

$$t = t_0 + \epsilon^2 t_1 + \epsilon^4 t_2 + \dots \quad (3.4)$$

$$u(t_0, t_1, \dots) = u_0(t_0, t_1, \dots) + \epsilon u_1(t_0, t_1, \dots) + \epsilon^2 u_2(t_0, t_1, \dots) + \dots \quad (3.5)$$

É necessário então expandir tudo em termos de potências de ϵ , de maneira que expandiremos $u(t - \tau)$ em séries de Taylor ao redor de $\epsilon = 0$, ou seja, de $t - \pi/2$:

$$u \left(t - \frac{\pi}{2} - \sigma\epsilon^2 \right) = u(t - \pi/2) - \sigma\epsilon^2 \frac{du}{dt}(t - \pi/2) + \sigma^2 \epsilon^4 \frac{d^2 u}{dt^2}(t - \pi/2) + \dots \quad (3.6)$$

e faremos $\frac{du}{dt} \rightarrow \frac{\partial}{\partial t_0} + \epsilon^2 \frac{\partial}{\partial t_1} + \dots$ que, substituída na (3.3) e na (3.6), leva a

$$\begin{aligned}
\frac{\partial u_0}{\partial t_0} + u_0(t_0 - \pi/2) &= 0 \\
\frac{\partial u_1}{\partial t_0} + u_1(t_0 - \pi/2) &= -u_0(t_0)u_0(t_0 - \pi/2) \\
\frac{\partial u_2}{\partial t_0} + u_2(t_0 - \pi/2) &= -\frac{\partial u_0}{\partial t_1}(t_0) - u_0(t_0 - \pi/2)u_1(t_0) \\
&\quad - u_0(t_0)u_1(t_0 - \pi/2) + \sigma \frac{\partial u_1}{\partial t_0}(t_0 - \pi/2) \\
&\vdots
\end{aligned} \tag{3.7}$$

A solução completa em ordem 0 em ϵ é, como vimos no apêndice B,

$$u_0(t_0, t_1, \dots) = \sum_i c_i(t_1, t_2, \dots) e^{\lambda_i t_0} + c.c. , \tag{3.8}$$

em que os λ_i são as raízes (complexas) do polinômio característico, c_i são constantes complexas arbitrárias, mas que podem depender das escalas de tempo mais lentas, e *c.c.* quer dizer o *complexo conjugado* dos termos anteriores, um atalho conveniente para auxiliar as contas, que pode ser introduzido pelo fato de a solução ser necessariamente real.

Neste ponto, faremos uma adaptação do método usualmente empregado em equações diferenciais ordinárias. Nestas, as soluções de uma equação podem ser escritas como combinação linear de um número finito (da dimensão do espaço de fases) de autofunções. No problema que tratamos, há infinitas autofunções, o que deixa os cálculos difíceis de manejar. Para contornar isso, desprezaremos as autofunções transientes, ou seja, que possuem autovalor com parte real negativa, o que nos deixa apenas uma autofunção, que possui autovalor $\lambda = i$.

A primeira razão que possibilita essa aproximação é o fato de que termos que decaem exponencialmente a zero não são ressonantes, mesmo que sua frequência seja igual a um autovalor da parte linear. A segunda razão é que, como mostrado na seção B.2 do apêndice, a equação linear não possui nenhum autovalor de frequência inteira. Os termos seculares são provenientes de termos ressonantes no lado direito das equações (3.7); como a solução em ordem 0 é de frequência inteira, e os termos à direita são sempre produtos e potências das soluções em ordens menores, gerando sempre frequências inteiras, apenas essas frequências poderiam dar origem a ressonâncias na solução da equação linear. Logo, as autofunções desprezadas não dão origem a termos seculares.

Seguiremos, portanto, apenas com a solução em ordem 0

$$u_0 = A(t_1, t_2, \dots) e^{it_0} + c.c. , \tag{3.9}$$

em que A é uma amplitude complexa que não depende de t_0 , apenas das escalas de tempo mais lentas. Substituindo na 1ª ordem da (3.7), obtemos

$$\frac{\partial u_1}{\partial t_0} + u_1(t_0 - \pi/2) = iA^2 e^{2it_0} + c.c. ,$$

cujas soluções é

$$u_1 = \frac{(2-i)A^2}{5} e^{2it_0} + c.c. ,$$

em que supusemos que toda a contribuição da parte homogênea da solução — ou seja, o termo e^{it_0} e as soluções transientes desprezadas — já está contida em u_0 . Substituindo u_0 e u_1 na equação para a 2ª ordem, chegamos a

$$\frac{\partial u_2}{\partial t_0} + u_2(t_0 - \pi/2) = \underbrace{\left[\frac{\partial A}{\partial t_1} - \sigma A + \frac{3i-1}{5} A^2 \overline{A} \right]}_{\text{termo secular}} e^{it_0} - \frac{3+i}{5} A^3 e^{3it_0} + c.c. , \quad (3.10)$$

e aqui temos uma “força externa” de frequência 1, que entra em ressonância com a solução da parte linear da equação. É neste ponto que fica clara a maneira pela qual as múltiplas escalas de tempo permitem levar o método adiante. O coeficiente $A(t_1, t_2, \dots)$, sendo arbitrário e dependente de t_1, t_2, \dots , pode ser escolhido de maneira a anular os termos seculares. Essa imposição leva a

$$\frac{\partial A}{\partial t_1} = A \left(\sigma + \|A\|^2 \frac{1-3i}{5} \right) \quad (3.11)$$

Obtida essa condição, chamada *equação secular*, podemos continuar o cálculo para ordens superiores. O procedimento é o mesmo, porém as expressões tornam-se mais longas. Assim como na 2ª ordem, voltam a aparecer termos seculares na ordem 4, e em todas as ordens pares seguintes, que dão origem a novas equações seculares.

Seguindo dessa forma, nosso objetivo é chegar à solução em ordem 0 com amplitude complexa A variando na escala de tempo mais lenta t_1 (e t_2, t_3 etc.). As equações seculares são equações diferenciais ordinárias com A como variável dependente em função de t_1, t_2, \dots . Para obtermos a expressão de A como função do tempo total t , lembramos da correspondência $\frac{d}{dt} \rightarrow \frac{\partial}{\partial t_0} + \epsilon^2 \frac{\partial}{\partial t_1} + \dots$, notando ainda que $\frac{\partial A}{\partial t_0} = 0$:

$$\frac{dA}{dt} = \epsilon^2 \frac{\partial A}{\partial t_1} + \epsilon^4 \frac{\partial A}{\partial t_2} + \dots \quad (3.12)$$

Essa equação, que chamaremos de *equação secular total*, pode ser analisada pelos métodos usuais de análise de pontos fixos e estabilidade, ou ainda integrada numericamente a fim de obter A , e portanto a aproximação u_0 com correção na amplitude até ordem n .

3.3 Implementação computacional

De um ponto de vista prático, os cálculos algébricos para obter a equação diferencial (3.12) se tornam extremamente difíceis para ordens maiores (mesmo as expressões em ordem 4 já são inconvenientes para incluir no texto), de maneira que tornou-se mais simples lançar mão de um pacote de álgebra simbólica computacional, o SymPy (Symbolic Python [SymPy Development Team, 2009]).

Para realizar o cálculo, temos que notar que cada u_k pode ser escrito como

$$u_k(t_0, t_1, \dots) = \sum_{j=0}^{n+1} c_{kj}(t_1, \dots) e^{j i t_0}$$

em que os c_{kj} são coeficientes complexos e n é a ordem máxima da expansão da solução, que determina a maior frequência que pode ser alcançada. Definindo as operações de soma, produto, derivação e expansão de Taylor em torno de $t - \pi/2$, podemos escrever as equações (3.7), que nesse formalismo se tornarão sistemas de equações algébricas lineares para os coeficientes c_{kj} . Cada uma delas pode ser resolvida em termos de c_{01} (acima chamado de A), o coeficiente da solução em ordem 0, e dos coeficientes de ordem mais baixa, já calculados.

Dessa forma, conseguimos levar o cálculo até a décima ordem, obtendo a equação secular total até essa ordem. O código em *Python* pode ser encontrado no apêndice D.

3.4 Análise das equações seculares

O problema a seguir é analisar a equação (3.12), que fornece o comportamento da amplitude das oscilações. Dado que as expressões resultantes são complexas e extensas demais para permitir análise qualitativa, fazemos uma análise puramente numérica. Neste caso, usamos o integrador numérico *odeint* encontrado no pacote *SciPy* [Jones et al., 01], que se baseia no tradicional *LSODE* [Radhakrishnan and Hindmarsh, 1993].

A solução da (3.12) em ordem 2 (equação (3.11)) é divergente, mas para ordens a partir de 4, o módulo da amplitude $|A|$ tende a um ponto fixo. O cálculo algébrico foi estendido apenas até a ordem 10, devido a limitações de *hardware*.

Na figura 3.1, vemos a trajetória complexa de A para ordens 4, 6 e 10. Apesar do comportamento oscilatório das soluções em 4ª e 6ª ordens, a amplitude sempre vai para um ponto fixo, como pode ser visto na figura 3.2, que mostra a evolução temporal do módulo da amplitude.

Vamos agora retornar à equação original (2.2), dada por

$$\frac{du}{dt} = u [1 - u(t - \tau)] ,$$

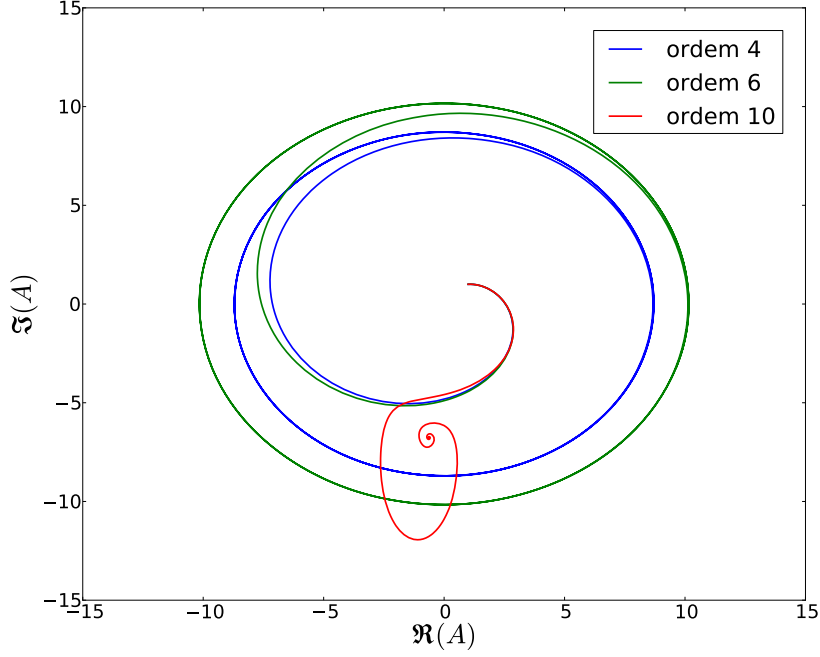


Figura 3.1: Partes real e imaginária da solução da equação (3.12) em ordem 4, 6 e 10 com $\epsilon = 0.1$ e $\sigma = 1$. A condição inicial é $A(0) = 1 + i$ em todas as curvas. As soluções em 4ª e em 6ª ordens tendem a um ciclo limite, enquanto que a de ordem 10 vai para um ponto fixo.

e compará-la à solução obtida por meio da análise de múltiplas escalas. Para tal, temos que recordar as mudanças de variáveis que fizemos: primeiramente, tomamos $u = 1 + \tilde{u}$, e depois reescalamos \tilde{u} por ϵ , de modo que

$$u = 1 + \epsilon u' ,$$

em que u' é o obtido neste capítulo e u o original da equação (2.2). A aproximação em ordem 0, com amplitude corrigida pela dinâmica na escala lenta, fornece então a seguinte aproximação para u :

$$u(t) = Ae^{it} + c.c = 2\Re(A)\cos(t) + 2\Im(A)\sin(t) \quad (3.13)$$

Os resultados obtidos em ordens 4, 6 e 10 são mostrados na figura 3.3, e os períodos correspondentes a cada solução (depois de atingida a fase “estacionária”, ou seja, periódica) se encontram na tabela 3.4. A observação desses mostra que, por um lado, parece ser possível aproximar-se do período verdadeiro da solução e,

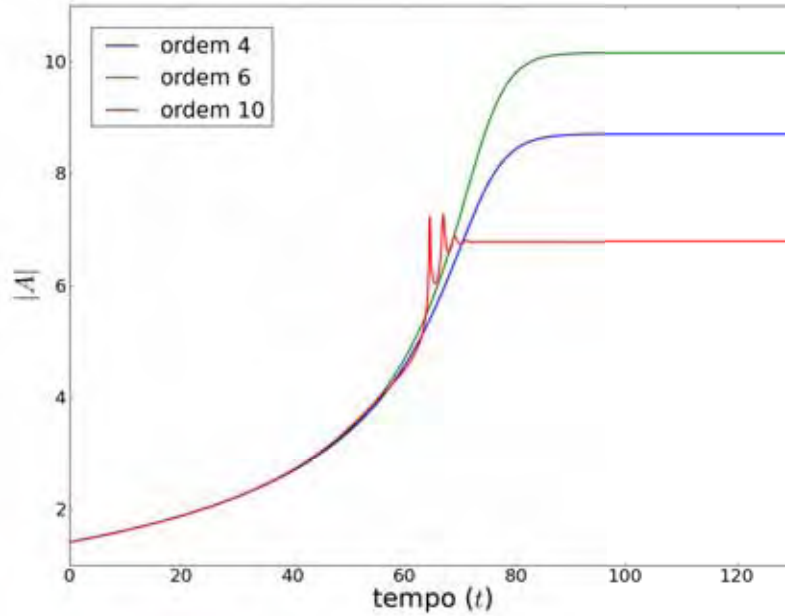


Figura 3.2: Módulo da amplitude da solução da equação (3.12) em ordens 4, 6 e 10, com $\epsilon = 0.1$ e $\sigma = 1$.

por outro, a solução aproximada prevê a estabilização de oscilações de amplitude fixa.

No entanto, a amplitude das oscilações em todas as ordens foi tal que a solução sempre foi levada a valores negativos, o que é inaceitável tanto biológica quanto matematicamente, dado que o ponto fixo $u = 0$ é instável e simulações numéricas mostram que soluções que cruzam o zero acabam por divergir — $u(t) \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} -\infty$.

Essa falha da aproximação pode ser, apenas, devido à necessidade de expandir até ordens mais altas para obter aproximações melhores. É conhecido na literatura que certos tipos de bifurcação podem levar a uma análise de múltiplas escalas

solução	período (T)
u	6.33
$u^{(4)}$	5.21
$u^{(6)}$	5.36
$u^{(10)}$	6.28

Tabela 3.1: Período da solução u e das aproximações em várias ordens para $\epsilon = 0.1$ e $\sigma = 1$.

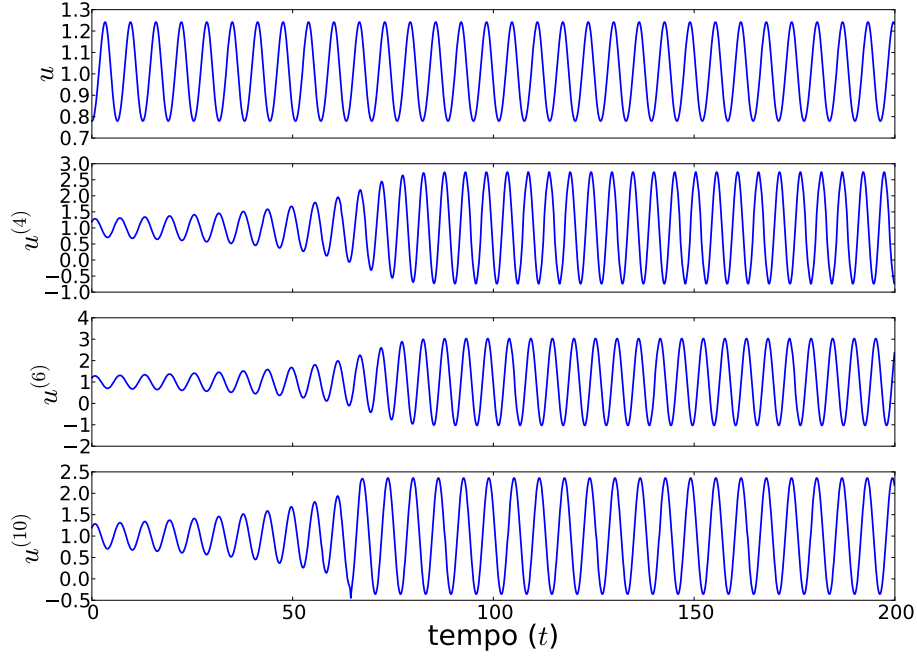


Figura 3.3: Soluções $u(t)$: “verdadeira”; aproximada até ordem 4; até ordem 6; e até ordem 10, de cima para baixo. Nas soluções aproximadas, foram usados $\epsilon = 0.1$ e $\sigma = 1$.

solúvel apenas em ordens altas (por exemplo, [Becherer et al., 2009]).

Por outro lado, é possível que o método não seja aplicável a este caso, possivelmente por dois motivos aparentes: a amplitude da solução em função de τ é descontínua na bifurcação em $\pi/2$ ou, em outras palavras, a bifurcação se dá “a partir do infinito”. A segunda razão deve-se à complexidade de equações com retardo em geral, que resulta em um espaço de fases de dimensão infinita — o que nos obriga, por exemplo, a tomar a aproximação feita na equação (3.9). De qualquer forma, o método de múltiplas escalas, da maneira como é usualmente empregado, raramente traz qualquer garantia — ou demonstração formal — de que produzirá aproximações válidas.

Capítulo 4

Capacidade de suporte periódica

Neste capítulo analisamos como se comporta a equação de Hutchinson sob um regime de oscilações periódicas da capacidade de suporte. Na primeira seção, discutiremos brevemente a relevância ecológica dessa análise, levada a cabo na segunda seção.

A abordagem utilizada foi exclusivamente numérica, em vista dos problemas encontrados na aplicação da teoria de perturbações no capítulo 3.

4.1 Oscilações forçadas

Quando desenvolvemos modelos, particularmente modelos determinísticos, é interessante manter a quantidade de variáveis reduzida ao mínimo necessário capaz de apresentar o comportamento desejado. Nesse espírito, os modelos para populações são, em geral, autônomos — ou seja, não contêm dependência explícita no tempo. Entretanto, estudar a resposta do sistema a perturbações externas, sejam elas estocásticas ou deterministas (possivelmente periódicas), é de grande relevância no contexto da teoria ecológica, uma vez que são raras as situações experimentais que permitem grande controle sobre o sistema, o que exige que qualquer predição seja robusta com respeito a perturbações de diversos tipos.

A equação de Hutchinson, como já comentado, tem a propriedade de ser um modelo mínimo que apresenta, para certos parâmetros, oscilações sustentadas. Uma consequência imediata é considerar que essa oscilação introduz uma *escala de tempo natural* no sistema, o período das oscilações. Podemos nos perguntar, então, como essa escala de tempo interage com frequências externas, tais como variações sazonais, circadianas etc.

Vamos aqui estudar uma adaptação da equação de Hutchinson, primeiramente estudada por Nisbet & Gurney [Nisbet and Gurney, 1976a], que considera a capacidade de suporte K dependente do tempo, oscilando periodicamente. Ela pode ser

escrita como

$$\frac{du}{dt} = u(t)[1 - (1 + \alpha \cos(\gamma t))u(t - \tau)] \quad (4.1)$$

Em seu trabalho, Nisbet & Gurney fazem uma análise dos vários regimes das soluções, para uma ampla variedade de parâmetros. Neste trabalho, entretanto, nos focaremos na análise de ressonância entre as frequências natural e externa do sistema. Isso nos leva a considerar α como um parâmetro pequeno, e γ próximo à frequência natural do sistema, que depende de τ .

Na figura 4.1 ilustramos algumas soluções da (4.1) obtidas numericamente. É fácil notar o aparecimento de frequências secundárias que se superpõem à oscilação rápida.

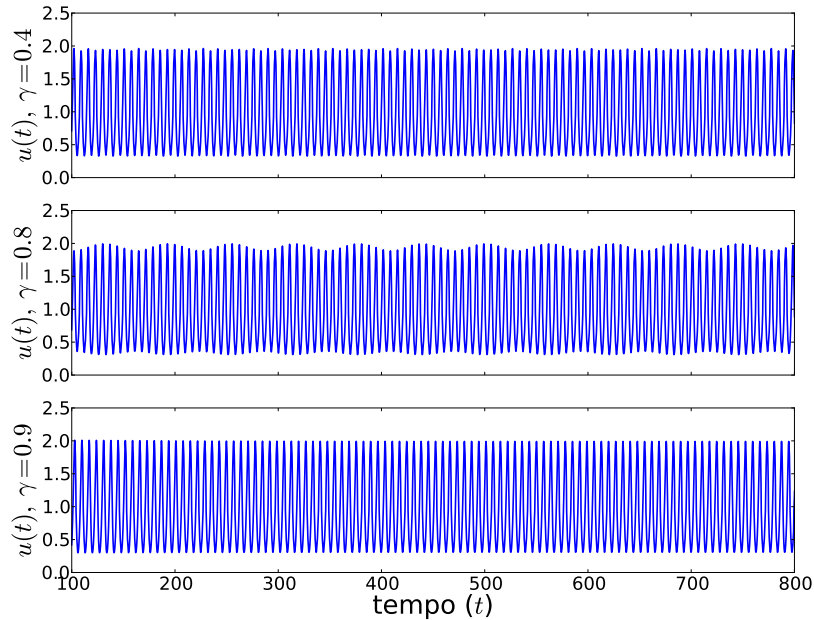


Figura 4.1: Soluções numéricas da (4.1) para diversos valores de γ , com $\tau = 1.7$ e $\alpha = 0.1$.

Podemos observar como varia a amplitude dessas oscilações na figura 4.2, que mostra o máximo e o mínimo da trajetória para cada valor da frequência externa γ depois de passado o transiente. Fica claro que os máximos e mínimos são aproximadamente simétricos em relação ao ponto fixo ao redor do qual se dá a oscilação.

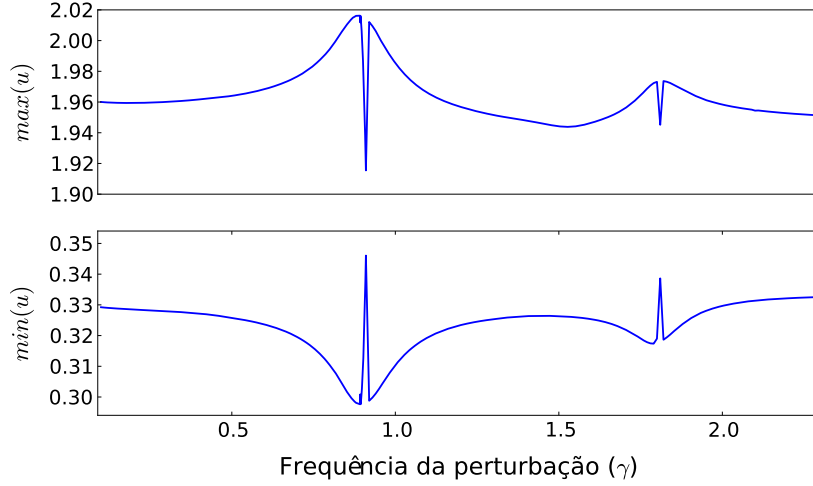


Figura 4.2: Máximo e mínimo de u após o transiente em função da frequência da capacidade de suporte γ , com $\alpha = 0.01$ e $\tau = 1.7$.

4.2 Ressonância

Na figura 4.3 consideramos a amplitude total da oscilação ($\max(u) - \min(u)$) como função de γ , e podemos verificar a presença de ressonância entre essa frequência externa e a frequência natural, indicada em vermelho. Indicamos também o dobro dessa frequência, em que também aparece o mesmo fenômeno.

Uma particularidade surpreendente presente nesses gráficos é a existência de uma fenda muito próxima do pico de amplitude. Na figura 4.4 mostramos essa região com grande detalhe. Esse declínio termina com um salto abrupto para amplitudes mais altas.

Na figura 4.5, investigamos uma possível explicação dessa peculiaridade. Graficamos o valor tomado por u nos picos, ou seja, plotamos o envelope de u , ao longo do tempo, para γ antes do declínio, dentro da “fenda” e logo depois desta.

Deve-se notar que, no gráfico (c) ($\gamma = 0.915$), o envelope oscila com período e amplitude muito grandes, apesar de ainda apresentar as oscilações usuais na mesma escala dos anteriores (quase imperceptível na escala da oscilação maior). É essa amplitude aumentada que provoca o salto na amplitude máxima observada anteriormente. O período dessa oscilação do envelope diminui quando aumentamos γ , e portanto próximo da fenda, quando ela surge, possui períodos arbitrariamente grandes, o que exige cálculos muito longos. Entretanto, mesmo usando tempos imensamente grandes ($t = 10^7$), não foi possível detectar essa oscilação para, por exemplo, $\gamma = 0.91$, o que sugere que a “fenda” não é apenas um artefato

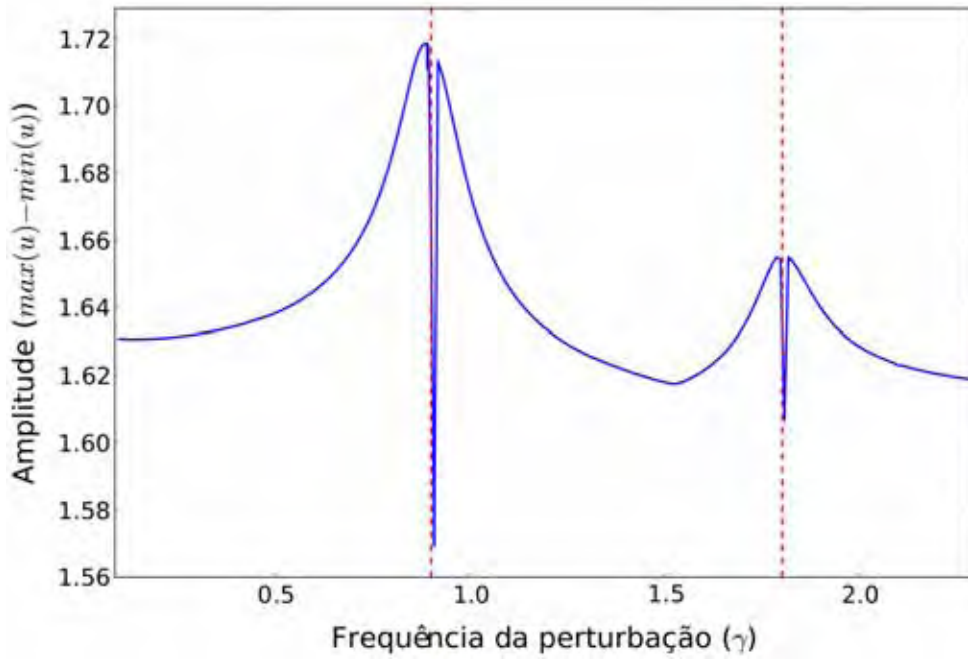


Figura 4.3: Amplitude de u ($\max(u) - \min(u)$) após o transiente em função da frequência da capacidade de suporte γ , com $\alpha = 0.01$ e $\tau = 1.7$. Pontilhado em vermelho estão a frequência natural ($2\pi/T(\tau) \cong 0.9023$) e o dobro dela (~ 1.804).

(apesar de que sua largura e profundidade à direita seriam alterados se tivéssemos usado tempos totais de integração mais longos).

A curva de ressonância obtida mostra características de certa forma surpreendentes. A existência da fenda vizinha ao pico usual de ressonância ainda está para ser compreendida num contexto que não o puramente numérico. Por outro lado, a falha da teoria de perturbações baseada em equações de amplitude impõe que se busquem abordagens novas, as quais estão fora do escopo desta dissertação.

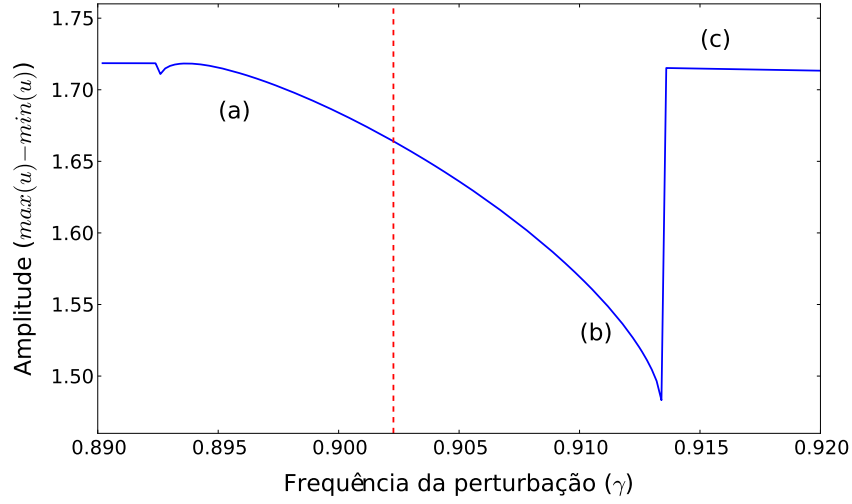


Figura 4.4: Ampliação da figura 4.3 próximo do pico da curva de ressonância. É mostrada a amplitude de u função da frequência da capacidade de suporte γ , com $\alpha = 0.01$ e $\tau = 1.7$, com a frequência natural (~ 0.9023) pontilhada em vermelho.

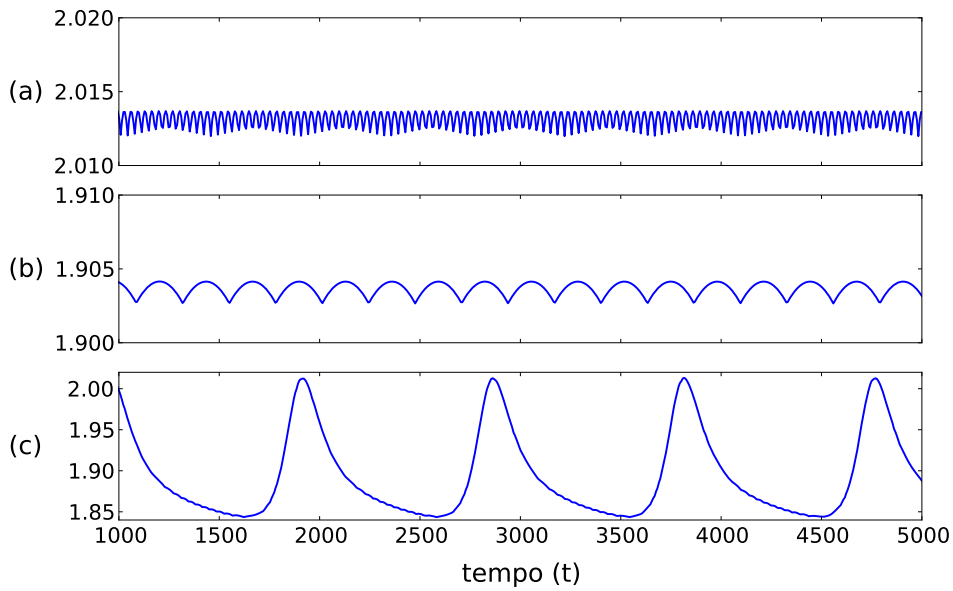


Figura 4.5: Picos de u em função do tempo para algumas frequências da capacidade de suporte (indicadas na figura 4.4): (a) $\gamma = 0.895$; (b) $\gamma = 0.911$; e (c) $\gamma = 0.915$.

Capítulo 5

Conclusões

Neste trabalho abordamos um modelo simples que pode descrever populações não-interagentes cuja dinâmica é oscilatória. A equação estudada, a equação de Hutchinson, apesar de pouco verificada em aplicações, já foi amplamente estudada, devido à sua forma simples — tendo porém uma dinâmica complexa.

Ela é geralmente introduzida de maneira heurística, porém pudemos reobtê-la (ver apêndice A) a partir de um modelo geral, a equação de McKendrick—von Foerster, fazendo suposições simples, mesmo que não evidentes, sobre a forma dos parâmetros daquele modelo, e portanto definir com clareza os pressupostos envolvidos na derivação da equação de Hutchinson.

Uma pergunta interessante que nos colocamos foi: como se comporta uma população descrita pela equação de Hutchinson sob um regime de oscilações periódicas externas? Para atacá-la, escrevemos uma variante da equação de Hutchinson com capacidade de suporte dependendo do tempo e periódica.

O resultado dessa investigação foi, naturalmente, um comportamento ainda mais complexo, com dois modos de oscilação periódicos (ver início do capítulo 4). A fim de entender melhor a dinâmica do modo de oscilação mais lento, procuramos “separar” sua dinâmica daquela em escala rápida, e para tanto buscamos aplicar o método de múltiplas escalas.

Para a aplicação e validação do método, tratamos primeiramente da equação de Hutchinson com capacidade de suporte constante. Essa tentativa, entretanto, resultou em aproximações insatisfatórias para a descrição do envelope da solução, mesmo neste caso mais simples (ver capítulo 3), e portanto não foi empregado para a análise da equação não-autônoma.

É interessante, porém, notar que não é claro por quê o método de múltiplas escalas falhou neste caso. Possíveis explicações incluem: *a)* o fato de sermos obrigados a fazer a expansão ao redor da bifurcação de Hopf para que o sistema linear seja solúvel, mas ao redor desse ponto a amplitude da oscilação é descontínua; *b)* o espaço de fases ser de dimensão infinita, ao passo que restringimos as solu-

ções apenas àquelas que não são transientes; c) ou ainda o motivo banal de não termos levado a expansão a uma ordem suficientemente alta — entretanto, a complexidade dos cálculos cresce muito rapidamente com a ordem da aproximação, tornando esse trabalho inviável, mesmo com o apoio de *software* especializado.

Retomando o problema com oscilações externas, discutido no capítulo 4, estudamos a ressonância entre as duas frequências presentes — a “natural”, proveniente das soluções periódicas da equação de Hutchinson, e a externa. Para tanto, computamos o gráfico de ressonância da amplitude da solução pela frequência externa, para oscilações externas de baixa amplitude. Esse gráfico evidencia a presença de ressonância, porém tem características anômalas, particularmente um corte abrupto próximo da frequência natural do sistema e seus múltiplos.

Essa particularidade foi investigada em detalhe, e parece estar relacionada ao surgimento de oscilações do envelope que surgem com frequência 0 (ou período infinito) próximo da frequência que seria a de máxima amplitude.

Levando os resultados de volta ao contexto ecológico, podemos dizer que o modelo de Hutchinson é robusto com respeito à oscilação periódica externa, uma vez que a característica oscilatória das soluções se preserva e não aparecem “catástrofes”, como densidades populacionais muito baixas. Entretanto, a variação na amplitude de oscilação da população pode ter consequências evolutivas, uma vez que a frequência natural depende de características da história de vida da espécie, que pode ser beneficiada quando sua dinâmica é de uma frequência tal que sua densidade populacional, na média, é aumentada, ou ainda quando essa frequência leva a uma dinâmica com mínimos de população menos pronunciados, garantindo a sobrevivência da espécie.

Apêndices

Apêndice A

Equação de Hutchinson via equação de McKendrick–von Foerster

A equação de McKendrick–von Foerster [McKendrick, 1925; Kermack and McKendrick, 1927; von Foerster, 1959] é uma das formas mais utilizadas para tratar populações com estrutura de idade. Ela é uma equação diferencial parcial contínua tanto no tempo quanto na estrutura de idades. Neste apêndice, vamos brevemente introduzir sua derivação e apresentar alguns resultados básicos (seguindo [Kot, 2001]), a fim de entender melhor sua interpretação biológica, e a seguir faremos uso desses para reobtermos a equação de Hutchinson de uma nova maneira, que nos permitirá discutir com mais propriedade as hipóteses biológicas que precisamos assumir.

Seja $n(a, t)da$ a quantidade de indivíduos de idades entre a e $a + da$ no instante t . A variação nessa quantidade de indivíduos se dá por três processos: chegada de indivíduos mais novos, saída por envelhecimento, e mortalidade. Denotando o “fluxo etário” de indivíduos por J e a mortalidade *per capita* por μ , teremos:

$$\frac{\partial}{\partial t}[n(a, t)da] = J(a, t) - J(a + da, t) - \mu(a)n(a, t)da \quad (\text{A.1})$$

Dividindo por da , obtemos:

$$\frac{\partial n(a, t)}{\partial t} = -\frac{J(a + da, t) - J(a, t)}{da} - \mu(a)n(a, t) \quad (\text{A.2})$$

e, tomando o limite $da \rightarrow 0$:

$$\frac{\partial n(a, t)}{\partial t} = -\frac{\partial J(a, t)}{\partial a} - \mu(a)n(a, t) \quad (\text{A.3})$$

Como todos os indivíduos envelhecem, o fluxo J deve ser proporcional ao número de indivíduos, $J(a, t) \equiv v(a, t)n(a, t)$, e a taxa de envelhecimento $v(a, t)$ é igual à própria passagem do tempo, ou seja, $v = 1$. Isso nos leva a:

$$\frac{\partial n(a, t)}{\partial t} = -\frac{\partial n(a, t)}{\partial a} - \mu(a)n(a, t) \quad (\text{A.4})$$

Essa equação fornece a evolução da população já existente, mas não contém nenhuma informação sobre a taxa de nascimento, para a qual precisaremos de uma hipótese extra. Vamos assumir que o número de indivíduos gerados por uma densidade de população de idade a é proporcional ao número de indivíduos, de acordo com uma taxa de fertilidade $b(a)$, dependente da idade. Então o total de indivíduos nascendo é obtido integrando-se sobre todas as idades, o que nos fornece a seguinte condição de contorno:

$$n(0, t) = \int_0^\infty b(a)n(a, t)da \quad (\text{A.5})$$

Para que o problema seja bem-posto, precisaremos ainda de uma condição inicial $n_0(a) = n(a, 0)$. Isso completa a formulação matemática do modelo.

Podemos integrar a (A.4) sobre todas as idades para obter uma equação para a população total N :

$$\begin{aligned} \int_0^\infty \frac{\partial n(a, t)}{\partial t} da &= - \int_0^\infty \frac{\partial n(a, t)}{\partial a} da - \int_0^\infty \mu(a)n(a, t)da \\ \frac{\partial N(t)}{\partial t} &= -n(a, t) \Big|_{a=0}^{a \rightarrow \infty} - \int_0^\infty \mu(a)n(a, t)da \\ \frac{\partial N(t)}{\partial t} &= \int_0^\infty [b(a) - \mu(a)]n(a, t)da \end{aligned} \quad (\text{A.6})$$

em que usamos a condição de contorno (A.5). Agora, supondo b e μ constantes, recuperamos a equação malthusiana

$$\frac{dN}{dt} = (b - \mu)N \quad (\text{A.7})$$

Motivados por este resultado, e pelo fato de a equação (A.4) ser linear, vamos tentar obter a distribuição estável de idades usando o *ansatz* $n(a, t) = n^*(a)e^{rt}$ na equação (A.4):

$$\begin{aligned} n^*(a)re^{rt} &= -e^{rt}\frac{\partial n^*(a)}{\partial a} - \mu(a)n^*(a)e^{rt} \\ \frac{\partial n^*(a)}{\partial a} + n^*(a)[r + \mu(a)] &= 0, \end{aligned} \quad (\text{A.8})$$

que tem como solução

$$n^*(a) = n^*(0)e^{-ra}e^{-\int_0^a \mu(a')da'}, \quad (\text{A.9})$$

em que definimos a sobrevivência $l(a) \equiv e^{-\int_0^a \mu(a')da'}$. A distribuição etária de equilíbrio é, portanto,

$$n^*(a) = n^*(0)l(a) \quad (\text{A.10})$$

Substituindo o *ansatz* e o resultado acima na condição de contorno (A.5), chegamos a

$$\begin{aligned} n^*(0)e^{rt} &= \int_0^\infty b(a)n^*(0)e^{-ra}e^{rt}l(a)da \\ \int_0^\infty b(a)e^{-ra}l(a)da &= 1, \end{aligned} \quad (\text{A.11})$$

conhecida como *equação de Euler-Lotka*, que permite determinar os autovalores r que caracterizam o crescimento da população.

Vamos agora considerar modelos não-lineares, em que μ e b podem ter formas mais gerais, tais como dependência direta em a e na população total N . Em particular, estamos interessados em analisar como hipóteses sobre μ e b dão origem a diversos modelos para a população total, obtida pela integração sobre todas as idades, como no caso da equação malthusiana (A.7) acima.

Retomando a equação (A.6), observamos que, se μ e b são funções apenas de N e não da idade a , recuperamos sempre equações diferenciais ordinárias:

$$\frac{dN}{dt} = [b(N) - \mu(N)]N \equiv Nf(N) \quad (\text{A.12})$$

Desta forma, podemos chegar, por exemplo, à equação logística clássica se tomarmos $f(N) = 1 - \frac{N}{K}$.

Para chegarmos à equação de Hutchinson, tomaremos b constante e

$$\mu = \mu_0 + cN\delta(a - \tau), \quad (\text{A.13})$$

em que δ é a distribuição *delta de Dirac*. Nesse caso, temos

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= (b - \mu_0)N - cN \int_0^\infty \delta(a - \tau)n(a, t)da \\ &= (b - \mu_0)N - cNn(\tau, t) \end{aligned}$$

e, assumindo uma distribuição etária em equilíbrio (A.10),

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= (b - \mu_0)N - cNl(\tau)n(0, t - \tau) \\ &= (b - \mu_0)N - cNe^{-\mu_0\tau}bN(t - \tau) \end{aligned} \quad (\text{A.14})$$

$$= (b - \mu_0)N[1 - bce^{-\mu_0\tau}N(t - \tau)] \quad (\text{A.15})$$

chegamos finalmente à equação de Hutchinson, com $1/K = bc e^{-\mu_0 \tau}$.

A forma que escolhemos para a mortalidade μ (A.13), apesar de pouco usual, pode ser interpretada como uma mortalidade constante para todas as idades acrescida de uma mortalidade extra de indivíduos de idade τ proporcional ao número total de indivíduos. Biologicamente, isso pode decorrer da fragilidade de indivíduos imaturos, que em certa fase sentem mais fortemente o efeito da competição por recursos com seu pares. Devemos esperar, portanto, que o tempo τ nessa formulação seja menor ou da mesma ordem que o tempo de maturação total da espécie.

Notemos ainda que a capacidade de suporte K aparece escrita em termos de b e τ , além de uma nova constante c . Tanto b quanto τ são reflexos da história de vida do indivíduo, enquanto que K é uma característica da espécie inserida em um ambiente particular, tal como a nova constante c . Assim, de um ponto de vista empírico, essa decomposição de K não oferece grandes ganhos.

Apêndice B

Análise linear de equações diferenciais com retardo

Neste apêndice, daremos definições elementares e mostraremos algumas das características essenciais de equações diferenciais com retardo, particularmente o caso mais simples — com um único retardo constante, e a coeficientes constantes.

Os resultados aqui mostrados são bastante conhecidos e retirados de livros-texto clássicos, como [Bellman and Cooke, 1963] e [Hale, 1977]. Abordaremos os temas de maneira informal, omitindo demonstrações rigorosas e mesmo definições mais gerais, assim como referências detalhadas, que podem ser encontradas nas referências supracitadas.

A primeira seção trata de definir o problema e sua solução. A seguir, estudamos equações lineares a coeficientes constantes e investigamos suas soluções. Finalmente, na terceira seção falaremos brevemente sobre a linearização de equações não lineares.

B.1 Equações diferenciais funcionais

Uma equação diferencial funcional é aquela em que a variável dinâmica — e possivelmente suas derivadas — possui argumentos calculados em instantes distintos.

Alguns exemplos são

$$\frac{du}{dt}(t) - u(t-1) = 0 \quad (\text{B.1a})$$

$$\frac{d^2u}{dt^2}(t) - \frac{du}{dt}(t-1) - u(t-\sqrt{2}) = 0 \quad (\text{B.1b})$$

$$\frac{du}{dt}(t) - 2u^2(t) + \frac{du}{dt}(t-1) = 0 \quad (\text{B.1c})$$

$$\frac{du}{dt}(t) - u\left(t - \frac{1}{t}\right) = 0 \quad (\text{B.1d})$$

Aqui cabe distinguirmos equações diferenciais funcionais do tipo retardada de equações neutras ou avançadas. As retardadas — as únicas que abordaremos aqui — contêm argumentos em instantes passados apenas na própria variável dinâmica ($u(t)$), e não em suas derivadas, como nos exemplos (a) e (d) acima. Equações neutras apresentam argumentos com retardo tanto na variável dinâmica quanto em sua derivada (como no exemplo (b)) e as do tipo avançadas, apenas na derivada (exemplo (c)).

Para ilustrar como, tipicamente, evolui uma equação diferencial com retardo, vamos “resolver”, isto é, avançar no tempo, a equação (a) acima, a partir de $t = 0$.

Para calcular $\frac{du}{dt}(0)$, é necessário conhecermos $u(-1)$, e em seguida os valores de $u(t)$, $t \in [-1; 0]$. Vamos tomar $u(t) = \phi(t) = 1$ nessa região. Então, para $t \in [0; 1]$, a equação é apenas

$$\frac{du}{dt} = 1, \quad u(0) = 1 \quad t \in [0; 1],$$

cujas solução é $u(t) = 1 + t$. Note que impusemos a continuidade da solução em $t = 0$, mas a primeira derivada é descontínua. Prosseguimos da mesma forma no intervalo $t \in [1; 2]$, em que teremos

$$\frac{du}{dt} = 1 + t, \quad u(1) = 2 \quad t \in [1; 2],$$

que nos dá $u(t) = t^2/2 + t + 1/2$. Note que agora a primeira derivada também é contínua em $t = 1$, mas não a segunda. Podemos ir adiante dessa maneira, obtendo uma chamada “solução por continuação”.

Equações retardadas em geral possuem a característica observada acima, de “suavizar” a solução, com diferenciabilidade cada vez maior nos pontos de transição, que possuem descontinuidades.

Do exemplo acima, fica claro que é necessário, para que o problema de valor inicial seja bem posto, que seja dada uma *história inicial*, num intervalo de tamanho, no mínimo, τ (o maior atraso presente na equação). De forma geral, temos

que a equação

$$\frac{du}{dt} + f(t, u(t), u(t - \tau)) = 0, \quad (\text{B.2})$$

sujeita à condição inicial

$$u(t) = \phi(t), \quad t \in [-\tau, 0], \quad (\text{B.3})$$

tem solução única, com primeira derivada contínua para $t > 0$, quando f e g são suficientemente bem comportadas.

Podemos, analogamente ao caso de equações diferenciais ordinárias, pensar num *espaço de fases*. Neste caso, uma solução única é determinada não pelo valor da variável dependente (e suas derivadas) em um único ponto, mas sim de sua história num intervalo de tamanho τ . Logo, esse é um espaço de funções (neste caso, usualmente C^0 ou C^1), sendo portanto de dimensão infinita. Muito da complexidade destes sistemas reside exatamente nesta sua característica de dimensionalidade infinita.

B.2 Equações lineares a coeficientes constantes

Nesta seção, nos ocuparemos de analisar as soluções da equação com retardo linear a coeficientes constantes

$$\begin{aligned} L(u) &= a_0 \frac{du}{dt} + b_0 u(t) + b_1 u(t - \tau) = 0, \\ u(t) &= \phi(t), \quad t \in [-\tau, 0], \end{aligned} \quad (\text{B.4})$$

O método de solução por continuação mostrado acima é eficaz em casos simples, mas é inconveniente para analisar o comportamento para tempos grandes, já que sempre computamos a solução para um tempo finito. Vamos introduzir outra forma de obter soluções para a equação (B.4).

É fácil ver que L é um operador linear, de maneira que a combinação linear de duas soluções de (B.4) é também solução da equação (mas não necessariamente obedece a condição inicial). Isso sugere que procuremos por soluções na forma de exponenciais, ou soma de exponenciais. Dessa forma, obtemos

$$L(e^{\lambda t}) = (a_0 \lambda + b_0 + b_1 e^{-\lambda \tau}) e^{\lambda t} = h(\lambda) e^{\lambda t} = 0 \quad (\text{B.5})$$

em que

$$h(\lambda) \equiv a_0 \lambda + b_0 + b_1 e^{-\lambda \tau} \quad (\text{B.6})$$

é o chamado *polinômio característico* e $h(\lambda) = 0$, a *equação característica*. A cada raiz (complexa) de h corresponde uma solução exponencial distinta da (B.4). A solução é dada então por

$$u(t) = \sum c_i e^{\lambda_i t} a, \quad (\text{B.7})$$

em que $\{\lambda_i\}$ é o conjunto de raízes complexas de h , que por simplicidade supusemos serem simples (de multiplicidade 1), e c_i são coeficientes arbitrários constantes, porém sujeitos a condições que garantam a convergência da expressão acima. Teremos ainda que esse conjunto de raízes de h é infinito, e todas elas se encontram, no plano complexo, à esquerda de uma linha vertical, ou seja, obedecem à condição $\Re(\lambda) < C$.

Vamos analisar aqui o caso em que $b_0 = 0$ e $a_0 = b_1$. Isso não acarreta em grande perda de generalidade, já que uma transformação de variáveis leva o caso geral neste — a única arbitrariedade foi tomar os sinais de a_0 e b_1 iguais. Além disso, o estudo desse caso se mostrará importante no corpo principal deste trabalho. A equação correspondente é

$$\frac{du}{dt} + u(t - \tau) = 0 \quad (\text{B.8})$$

As raízes λ do polinômio característico são simétricas em relação ao eixo real (ou seja, o conjugado de uma raiz também é raiz) e, tomando $\lambda = \mu + i\omega$, com μ e ω reais, devem satisfazer

$$\mu = -e^{-\mu\tau} \cos \omega\tau \quad \omega = e^{-\mu\tau} \sin \omega\tau \quad (\text{B.9})$$

Soluções reais existem apenas quando

$$\mu = -e^{-\mu\tau}$$

tem solução, o que é verdade apenas para valores pequenos de τ . No limiar de existência, vale que as curvas $-e^{-\mu\tau}$ e μ são tangentes, o que implica em

$$\tau e^{-\mu\tau} = 1 ,$$

que, junto com a equação anterior resulta em $\mu\tau = -1$, e portanto $s = -e$ e $\tau = e^{-1}$. Para $\tau > e^{-1}$, todas as autofunções oscilam.

Estamos interessados em estudar a estabilidade da solução, ou seja, se para $t \rightarrow \infty$ a solução vai para um ponto fixo (neste caso, 0). A equação (B.7) indica que a solução é estável se $\mu < 0$. Para τ próximo de zero, esse é sempre o caso. Quando aumentamos o valor de τ , podemos encontrar soluções cruzando o eixo imaginário, ou seja, $\mu = 0$. Nessa situação, teremos

$$\cos \omega\tau = 0 \quad \omega = \sin \omega\tau \quad \therefore \quad \omega = 1 ,$$

que corresponde a $\lambda = i$, e que requer que τ satisfaça

$$\tau = (k + 1/2)\pi .$$

O menor valor de τ que satisfará essa condição é $\tau = \pi/2$. Dessa forma, mostramos que há uma bifurcação em $\pi/2$, em que a origem passa a ser instável.

Mostraremos agora que não existem autovalores λ_i de frequência ω inteiras quando $\tau = \pi/2$, exceto pelo autovalor $\lambda = i$. A motivação para tal se encontra na seção 3.2. Suponha que ω seja inteiro e positivo (sem perda de generalidade). Então, se ω for ímpar, as equações (B.9) ficam:

$$\mu = 0 \quad \omega = 1 ,$$

que é a solução já obtida. Por outro lado, se ω for par, teremos

$$\mu = -e^{-\mu\pi/2} \quad \omega = 0 ,$$

que não possui solução. Portanto, $\lambda = i$ é o único autovalor de frequência γ inteira.

B.3 Linearização e estabilidade

Vamos agora examinar um método de análise qualitativa de uma equação diferencial com retardo. Ele consiste em linearizar a equação ao redor de um ponto fixo e examinar a estabilidade do sistema linear obtido. Consideremos o seguinte problema de valor inicial:

$$\begin{aligned} a_0 \frac{du}{dt} + b_0 u(t) + b_1 u(t - \tau) &= f(u(t), u(t - \tau)), \quad t > 0, \\ u(t) &= \phi(t), \quad t \in [-\tau, 0] , \end{aligned} \quad (\text{B.10})$$

Pode-se mostrar que, para este sistema, vale uma generalização do *teorema de Poincaré-Lyapunov*. Para que a origem seja estável, ou seja, a solução tenda a zero quando $t \rightarrow \infty$, é suficiente que

- a) a parte linear da equação (B.10) tenda a zero para t indo a infinito;
- b) $f(u, v)$ seja contínua numa vizinhança da origem e obedeça a

$$\lim_{|u|+|v| \rightarrow 0} \frac{|f(u, v)|}{|u| + |v|} = 0 ;$$

- c) e $\max_{-\tau < t < 0} |\phi(t)|$ seja suficientemente pequeno.

Desta maneira, essa técnica é diretamente adaptada da teoria de EDOs para sistemas com retardo.

Apêndice C

Métodos numéricos

Neste apêndice descreveremos os métodos empregados neste trabalho para obter soluções numéricas de equações diferenciais com retardo. A integração de equações com retardo segue a mesma rotina dos métodos usuais para equações diferenciais ordinárias (EDOs), já amplamente desenvolvidos e estudados (por exemplo, [Iserles, 2009; Hairer et al., 1993; Butcher, 2008]), porém envolve ainda o cálculo de variáveis em instantes anteriores, o que requer o armazenamento dessas variáveis e o uso de interpolação.

Primeiramente, falaremos de métodos para problemas de valor inicial em EDOs, que possuem a seguinte forma:

$$\frac{dy}{dt} = f(y, t), \quad t \geq t_0, \quad y(t_0) = y_0 \quad (\text{C.1})$$

em que y pode ser um vetor e f é uma função suficientemente bem-comportada.

Trataremos apenas de métodos Runge–Kutta, embora haja outras classes de métodos úteis e interessantes, e cuja comparação com aqueles seria proveitosa.

C.1 Método de Euler, convergência e ordem

A forma mais antiga, e também a mais simples, de integrar numericamente a equação (C.1) é fazendo uso do *método de Euler*. Ele consiste em discretizar a variável temporal, com cada passo de tamanho h , e calcular a solução no instante $t_{n+1} = t_n + h$ aproximando a solução $y(t)$ nesse intervalo pela tangente à curva no ponto y_n :

$$y_{n+1} = y_n + hf(y_n, t_n) \quad (\text{C.2})$$

Podemos comparar essa solução aproximada à expansão em série de Taylor da solução verdadeira em torno de y_n :

$$y(t_n + h) = y(t_n) + h \frac{dy}{dt}(y(t_n), t_n) + \mathcal{O}(h^2) \quad (\text{C.3})$$

Definindo o *erro numérico* $e_{n,h}$ da solução aproximada no instante t_n com passo de tamanho h , $y_{n,h}$, por

$$e_{n,h} = y_{n,h} - y(t_n)$$

e subtraindo a (C.3) da (C.2) vem

$$e_{n+1,h} = y_n - y(t_n) + h[f(y(t_n) + e_{n,h}, t_n) - f(y(t_n), t_n)] + \mathcal{O}(h^2)$$

e, como f é bem-comportada, vale que $\|f(y) - f(x)\| \leq \lambda\|y - x\|, \forall x, y \in \mathbb{R}^d$, isto é, f obedece à *condição de Lipschitz*. Logo

$$\begin{aligned}\|e_{n+1,h}\| &\leq \|e_{n,h}\| + h\lambda\|e_{n,h}\| + ch^2 \\ &\leq \|e_{n,h}\|(1 + h\lambda) + ch^2\end{aligned}$$

e, por indução em n , é fácil demonstrar que

$$\begin{aligned}\|e_{n,h}\| &\leq \frac{c}{\lambda}h[(1 + \lambda h)^n - 1] \\ &\leq \frac{c}{\lambda}h(e^{\lambda nh} - 1)\end{aligned}$$

A integração prossegue até o tempo final $t_f = nh$, portanto

$$\|e_{n,h}\| \leq \frac{c}{\lambda}h(e^{\lambda t_f} - 1)$$

e, como $\frac{c}{\lambda}(e^{\lambda t_f} - 1)$ não depende de h , temos que

$$\lim_{h \rightarrow 0} \|e_{n,h}\| = 0$$

Em outras palavras, mostramos que, quando o tamanho do passo h tende a zero, o erro cometido na integração em um intervalo $[t_0, t_f]$ também vai a zero. Portanto, dizemos que o método de Euler é *convergente*. Essa propriedade é indispensável, e na ausência dela o melhor seria descartar o método.

Se tomarmos novamente a equação (C.2), substituirmos y_n pela solução verdadeira $y(t_n)$ e usarmos a expansão em série de Taylor, chegamos a

$$y(t_{n+1}) - [y(t_n) + hf(y(t_n), t_n)] = \mathcal{O}(h^2)$$

e, portanto, dizemos que o método de Euler é de *ordem 1*. Em geral, para um método dado por

$$y_{n+1} = \mathcal{Y}_n(f, h, y_n) \quad ,$$

dizemos que ele é de ordem p se

$$y(t_{n+1}) - \mathcal{Y}_n(f, h, y(t_n)) = \mathcal{O}(h^{p+1}) .$$

A ordem do método é importante de um ponto de vista computacional porque, para obtermos uma precisão de, digamos, 6 casas decimais, seria necessário usar um número de passos da ordem de milhões, o que é insatisfatório em muitos casos.

C.2 Métodos Runge–Kutta

Uma forma comum de integrar a equação diferencial

$$\frac{dy}{dt} = f(t), \quad t \geq t_0, \quad y(t_0) = y_0 ,$$

cuja solução exata é $y(t) = y_0 + \int_{t_0}^t f(\tau) d\tau$, é por meio do *método da quadratura*, que aproxima a integral por

$$\int_{t_0}^t f(\tau) d\tau \cong \sum_{i=1}^{\nu} b_i f(c_i) , \quad (\text{C.4})$$

em que b_1, b_2, \dots e c_1, c_2, \dots são, respectivamente, os *pesos* e os *nós*. A quadratura definida por um conjunto de nós e pesos é dito de ordem p se, para todo polinômio de grau menor ou igual a $p - 1$, a fórmula (C.4) é exata.

Vamos agora tentar aplicar essas ideias ao problema (C.1). Podemos começar integrando do instante t_n até $t_{n+1} = t_n + h$, e usar o método da quadratura para aproximar a integral:

$$\begin{aligned} y(t_{n+1}) &= y(t_n) + \int_{t_n}^{t_n+h} f(y(\tau), \tau) d\tau \\ &= y(t_n) + h \int_0^1 f(y(t_n + h\tau), t_n + h\tau) d\tau \\ &\cong y(t_n) + h \sum_{i=1}^{\nu} b_i f(y(t_n + c_i h), t_n + c_i h) \end{aligned}$$

Esta é quase a definição do método, exceto pelo fato de não sabermos o valor de $y(t_n + c_i h)$. Para contornar isso, teremos que introduzir mais uma aproximação – chamaremos de k_i o valor aproximado de $y(t_n + c_i h)$. No primeiro passo, vamos tomar $c_1 = 0$, e a seguir escreveremos os próximos k_i , $i > 1$, como uma combinação linear dos $f(k_j, t_n + c_j h)$, $j < i$. Explicitamente, teremos, de forma geral:

$$k_1 = f(y_0, t_0) \quad (\text{C.5})$$

$$k_2 = f(y_0 + h a_{21} k_1, t_0 + h c_2) \quad (\text{C.6})$$

$$k_3 = f(y_0 + h(a_{31} k_1 + a_{32} k_2), t_0 + h c_3) \quad (\text{C.7})$$

$$\dots \quad (\text{C.8})$$

$$k_s = f(y_0 + h(a_{s1} k_1 + a_{s2} k_2 + \dots + a_{s,s-1} k_{s-1}), t_0 + h c_s) \quad (\text{C.9})$$

$$y_1 = y_0 + h(b_1 k_1 + b_2 k_2 + \dots + b_s k_s) \quad (\text{C.10})$$

Este procedimento é o chamado *método Runge–Kutta explícito*. Os coeficientes a_{ij} , completados com zeros para os termos que não aparecem, compõem a chamada de *matriz RK*, enquanto que os coeficientes b_i e c_i são os *pesos* e *nós RK*, e ν é o *número de estágios*. A forma convencional de representar um conjunto de coeficientes é o *tableau RK*:

0					
c_2	a_{21}				
c_3	a_{31}	a_{32}			
\vdots	\vdots	\vdots	\ddots		
c_s	a_{s1}	a_{s2}	\dots	$a_{s,s-1}$	
	b_1	b_2	\dots	b_{s-1}	b_s

Tabela C.1: Tableau de coeficientes de um método Runge–Kutta explícito.

A escolha dos coeficientes não é única, mesmo levando em conta restrições de estabilidade e buscando maximizar a ordem p do método. Abaixo estão duas escolhas populares:

0					0				
1/2	1/2				1/3	1/3			
1/2	0	1/2			2/3	-1/3	1		
1	0	0	1		1	1	-1	1	
	1/6	1/3	1/3	1/6		1/8	3/8	3/8	1/8

Tabela C.2: À esquerda, o método Runge–Kutta “tradicional” de 4ª ordem. À direita, a “regra dos 3/8”.

Para obter um método de ordem p , é necessário no mínimo p estágios, mas isso não é suficiente. Não existe, por exemplo, método de 5ª ordem com 5 estágios. Por outro lado, a quantidade de condições de ordem cresce rapidamente quando aumentamos o número de estágios.

C.3 Estimativas de erro

Para que um método numérico seja usado de forma consistente e confiável, é necessário introduzir estimativas e controle do erro produzido. Tendo em mãos bons estimadores, pode-se, a cada iteração, refinar o tamanho do passo h caso seja necessária uma precisão maior, ou aumentá-lo, a fim de não desperdiçar tempo computacional.

Embora haja uma extensa teoria para a análise rigorosa do erro numérico cometido (por exemplo [Hairer et al., 1993], *sec. II.3*), explorando a expansão em série de Taylor e majorando os termos de ordem maior do que p (a ordem do método), os cálculos nessa abordagem envolvem o cômputo de derivadas de ordem alta, o que a torna inconveniente na prática.

As técnicas utilizadas para estimar erros consistem, em geral, em calcular duas soluções aproximadas e, comparando-as, obter uma estimativa. Neste apêndice vamos introduzir apenas uma dessas técnicas, que é a mais usual quando se faz uso de métodos Runge–Kutta. Vamos considerar aqui dois métodos numéricos, um de ordem p (y_n) e o segundo de ordem $p + 1$ (\hat{y}_n), usando o mesmo passo h , de modo que, comparando-os à solução verdadeira $y(t)$:

$$y_{n+1} = y(t_{n+1}) + \ell \mathcal{O}(h^{p+1}) + \mathcal{O}(h^{p+2}) \quad (\text{C.11})$$

$$\hat{y}_{n+1} = y(t_{n+1}) + \mathcal{O}(h^{p+2}) \quad (\text{C.12})$$

Comparando as duas, e desprezando os termos de ordem h^{p+2} , vemos que a diferença $y_{n+1} - \hat{y}_{n+1}$ fornece um estimador para o erro cometido na aproximação de ordem mais baixa (y_{n+1}).

Neste momento, uma consideração importante é que o controle do erro não deve ser mais custoso, em termos computacionais, do que o próprio método empregado. Com isso em vista, uma forma muito conveniente de aplicar as ideias acima é fazendo uso de um *par Runge–Kutta embebido*. Ele consiste em usar dois métodos Runge–Kutta de ordens diferentes, que diferem apenas pelos coeficientes b_i , como na tabela C.3. Dessa maneira, o custo computacional de estimar o erro é sempre pequeno, já que não é necessário sequer computar f novamente.

0					
c_2	a_{21}				
c_3	a_{31}	a_{32}			
\vdots	\vdots	\vdots	\ddots		
c_s	a_{s1}	a_{s2}	\dots	$a_{s,s-1}$	
	b_1	b_2	\dots	b_{s-1}	b_s
	\hat{b}_1	\hat{b}_2	\dots	\hat{b}_{s-1}	\hat{b}_s

Tabela C.3: Tableau de um par Runge–Kutta embebido. Os coeficientes a_{ij} e c_i são os mesmos para ambos.

Um exemplo pode ser visto na tabela C.4, que mostra um par *RK2(3)* devido a Fehlberg (o primeiro número indica a ordem do método, e o segundo, entre parêntesis, a ordem do método usado para controle de erro).

0			
1/4	1/4		
27/40	189/800	729/800	
1	214/891	1/33	650/891
	214/891	1/33	650/891
	533/2106	800/1053	-1/78

Tabela C.4: Tableau de coeficientes para o método RK2(3) utilizado, devido a Fehlberg.

C.4 Aplicação a equações com retardo

Vimos nas seções anteriores uma forma de integrar numericamente EDOs. Agora vamos adaptar esses métodos para equações com retardo discreto e constante:

$$\begin{aligned} \frac{dy(t)}{dt} &= f(y(t), y(t - \tau), t), & t \geq t_0, \\ y(t) &= \phi(t), & t \in [t - \tau, t], \end{aligned} \quad (\text{C.13})$$

em que f e ϕ são funções bem comportadas.

Do ponto de vista operacional, isso pode ser feito diretamente, adaptando o algoritmo para manter o histórico da solução por um intervalo suficientemente grande; há, porém, um detalhe importante: é necessário computar y em instantes $t - \tau$ que não foram calculados pelo método numérico. Isso exige que se faça uso de algum esquema de interpolação.

A teoria necessária para analisar métodos numéricos para equações com atraso é, naturalmente, mais complexa – por exemplo, métodos numéricos para ODEs podem não preservar a mesma ordem, ou mesmo a estabilidade, quando aplicados a equações com retardo. Entretanto, para equações simples como a (C.4), em que o atraso é constante, essa teoria pode ser desenvolvida sem maiores problemas [Bellen and Zennaro, 2003].

Neste trabalho, fizemos uso do pacote *PyDDE* [Cairns, 05], que se utiliza do método RK da tabela C.4, usando interpolação por polinômios de Hermite cúbicos.

Apêndice D

Código: método de perturbações aplicado à equação de Hutchinson

```
# -*- coding: utf-8 -*-
import sympy as S
import numpy as N
from itertools import product as iproduct

def prod(u, v):
    '''Calculates the product between two state vectors.'''
    r = N.zeros(u.shape, dtype=object)
    for i, x in enumerate(u):
        for j, y in enumerate(v):
            if i+j < len(u):
                r[i+j] += x * y
            if i-j >= 0:
                r[i-j] += x * y.conjugate()
            else:
                r[j-i] += x.conjugate() * y
    return r

def D(u, ts, z, degree=1):
    '''Calculates the derivative of a state vector.'''
    if degree is 0:
        return u
    else:
        return 1j * u * (N.array(range(len(u))))**degree + \
            sum([ z**(2*(i+1)) * N.array(S.diff(u, t, degree
                )) for (i, t) in enumerate(ts[1:]) ])

def delay(u, tau=S.pi/2):
    '''Calculates the state vector at a time $t - \tau$.'''
    return u * N.fromfunction(lambda i: S.exp(-1j*i*tau), u.
        shape)
```

```

def delay_taylor(u, ts, z, param, order=2, tau=S.pi/2):
    '''Calculates the taylor expansion around time $t - \tau$ in
    terms of the small parameter param.'''
    return N.sum([ delay(D(u, ts, z, i), tau) * (-1)**i * (param
    )**i for i in range((order+1)//2 + 1) ], axis=0)

def subs(E, *args, **kwargs):
    '''Performs substitutions on an array of expressions. Keeps
    the same syntax as sympy's .subs() function.'''
    return N.array([d.subs(*args, **kwargs) for d in E.flat]).
    reshape(E.shape)

def as_trig(u, ts):
    '''Express state vector as a (real) sum of sines and cosines
    .'''
    return N.sum([ 2 * c.as_real_imag()[0] * S.cos(i*ts[0]) - 2
    * c.as_real_imag()[1] * S.sin(i*ts[0]) for i, c in
    enumerate(u) ])

def get_deriv(z, s, g, Q=None, n=4):
    '''Takes the rhs of the secular equation, and returns a
    function ready for the integration routine, with the
    parameters s, g and z already substituted in.'''
    if not Q:
        r = go(n)
        if not r['success']:
            return None
    Q[0] = S.simplify(Q[0].subs({'z': z, 's': s, 'g': g}))
    Q[1] = S.simplify(Q[1].subs({'z': z, 's': s, 'g': g}))
    return lambda y, t: N.array([ float(Q[0].subs({'x': y[0], 'y':
    : y[1]})),
                                float(Q[1].subs({'x': y[0], 'y':
    y[1]})) ]))

def calculate(n):
    '''Function that defines the variables and performs the
    whole calculation.'''
    # order to calculate up to
    #n = 10

    # dimension of the states base
    d = n + 2

    # number of time scales
    T = 1 + n//2

    z = S.Symbol('z', real=True) # perturbation \epsilon << 1
    s = S.Symbol('s', real=True) # parameter \sigma ~ ord(1)

```

```

g = S.Symbol('g', real=True) # forcing oscillation parameter
# time variables
ts = [ S.Symbol('t%i' % i, real=True) for i in range(T) ]

# coefficients array
# not including the ones we know are zero
c = N.array([S.Symbol("c_%i%i" % (i, j), complex=True) if j
    <= i+1 and j % 2 == (i+1) % 2 else S.sympify(0) for (i, j)
    in iproduct(range(n+1), range(d))]).reshape(n+1, d)

# the amplitude at order zero is a "free" parameter,
# depending on t1, t2 etc. (but *not* t0)
A = S.Function('A')(ts[1:])
c[0][1] = A

# the solution ansatz
u = N.sum([ z**i * c[i,:] for i in range(n+1) ], axis = 0)

one = N.zeros_like(u)
one[0] = 1/2

cosine = N.zeros_like(u)
cosine[1] = 1/2

# finally the equation
E = N.vectorize(S.simplify)( D(u, ts, z, 1) + prod(
    delay_taylor(u, ts, z, param=s*z**2, order=n, tau=S.pi/2)
    , one + z * u + g * z**2 * prod(u, cosine)) )
E = N.vectorize(lambda x: S.Poly(x, z))(E)

# cross your fingers
sols = {} # coefficients' values
diffs = {} # secular equations
M = S.sympify(0) # "total" secular equation
for o in range(1, n+1):
    eq1 = N.vectorize(lambda x: x.coeff(o))(E)
    eq = N.vectorize(S.simplify)(subs(subs(eq1, sols),
        diffs))
    # keep first position out
    coeffs = [ c[o][i] for i in range(d) if c[o][i] ]
    # as well as the equation for it
    solution = apply(S.solvers.solve, [[eq[0]] + eq[2:].
        tolist()] + coeffs)
    if solution:
        sols.update(solution)
        # zero frequency coefficients can be taken to be
        # real
        sols[c[o][0]] = S.simplify(sols[c[o][0]].
            as_real_imag()[0])

```

```

    if o is not 0:
        # homogeneous solution appears only in order
        zero
        sols[c[o][1]] = S.sympify(0)
    if o % 2 == 0:
        ss = S.solve(E[1].subs(sols).coeff(o).subs(diffs
            ), A.diff(ts[o//2]))
        if ss:
            diffs[A.diff(ts[o//2])] = ss[0]
            M += z ** (o) * ss[0]
    else:
        print 'Solution not found at order %i.' % o
        return { 'success': False, 'eq': eq }

# convert total secular equation M into 2d ODE for real and
# imaginary parts of A
x, y = S.symbols('xy', real=True)
rmsubs = {S.re(A): x, S.im(A): y}
Q = list((M.subs(diffs)/z**2).expand().as_real_imag())
Q[0] = S.collect(S.simplify(Q[0].subs(rmsubs)), z)
Q[1] = S.collect(S.simplify(Q[1].subs(rmsubs)), z)

# return everything that can possibly be useful
return { 'success': True,
        'M': M,
        'Q': Q,
        'E': E,
        'diffs': diffs,
        'sols': sols,
        'ts': ts, 'c': c, 'A': A, 'z': z, 'g': g, 's': s, 'x': x, 'y': y
    }

```


Referências Bibliográficas

- Becherer, P., Morozov, A. N., and van Saarloos, W. (2009). Probing a subcritical instability with an amplitude expansion: An exploration of how far one can get. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 238(18):1827 – 1840.
- Bellen, A. and Zennaro, M. (2003). *Numerical Methods for Delay Differential Equations*. Oxford University Press.
- Bellman, R. and Cooke, K. L. (1963). *Differential-Difference Equations*. Academic Press.
- Butcher, J. C. (2008). *Numerical methods for ordinary differential equations*. John Wiley and Sons, 2 edition.
- Cairns, B. J. (2005–). PyDDE: an open source numerical solver for systems of delay differential equations (ddes), implemented as a python package and written in both python and c.
- Fowler, A. C. (1982). An Asymptotic Analysis of the Delayed Logistic Equation when the Delay is Large. *IMA J Appl Math*, 28(1):41–49.
- Fretwell, S. D. (1972). *Populations in a seasonal environment*, volume 5 of *Mono-graphs in population biology*. Princeton University Press.
- Gopalsamy, K. (1992). *Stability and oscillations in delay differential equations of population dynamics*. Springer.
- Gurney, W., Blythe, S., and Nisbet, R. (1980). Nicholson’s blowflies revisited. *Nature*, 287:17–21.
- Gurney, W. S. C., Nisbet, R. M., and Lawton, J. H. (1983). The systematic formulation of tractable single-species population models incorporating age structure. *Journal of Animal Ecology*, 52(2):479–495.

- Hairer, E., Nørsett, S. P., and Wanner, G. (1993). *Solving ordinary differential equations: Nonstiff problems*, volume 1 of *Solving Ordinary Differential Equations*. Springer, 2 edition.
- Hale, J. K. (1977). *Theory of Functional Differential Equations*. Springer.
- Hinch, E. J. (1991). *Perturbation Methods*. Cambridge University Press.
- Hutchinson, G. E. (1948). Circular causal systems in ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 50:221–246.
- Iserles, A. (2009). *A first course in the numerical analysis of differential equations*, volume 44 of *Cambridge texts in applied mathematics*. Cambridge University Press, 2 edition.
- Jones, E., Oliphant, T., Peterson, P., et al. (2001–). SciPy: Open source scientific tools for Python.
- Kakutani, S. and Markus, L. (1958). On the non-linear difference-differential equation $y'(t) = [a - by(t - \tau)] y(t)$. In Lefschetz, S., editor, *Contributions to the Theory of Nonlinear Oscillations*, volume second, pages 1–18. Princeton University Press.
- Kendall, B. E., Briggs, C. J., Murdoch, W. W., Turchin, P., Ellner, S. P., McCauley, E., Nisbet, R. M., and Wood, S. N. (1999). Why do populations cycle? a synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology*, 80(6):1789–1805.
- Kermack, W. O. and McKendrick, A. G. (1927). A contribution to the mathematical theory of epidemics. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A*, 115(772):700–721.
- Kevorkian, J. and Cole, J. D. (1996). *Multiple scale and singular perturbation methods*. Springer-Verlag.
- Kot, M. (2001). *Elements of mathematical ecology*. Cambridge University Press.
- Leslie, P. H. (1945). On The Use Of Matrices In Certain Population Mathematics. *Biometrika*, 33(3):183–212.
- Lotka, A. J. (1925). *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins.
- MacDonald, N. (1978). *Time lags in biological models*, volume 27 of *Lecture notes in biomathematics*. Springer-Verlag.
- Malthus, T. (1817). *An essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society*. J. Johnson, London.

- May, R. M. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press.
- McKendrick, A. G. (1925). Applications of mathematics to medical problems. *Proceedings of the Edinburgh Mathematical Society*, 44(-1):98–130.
- Morris, H. C. (1976). A perturbative approach to periodic solutions of delay-differential equations. *IMA Journal of Applied Mathematics*, 18(1):15–24.
- Murdoch, W. W., Kendall, B. E., Nisbet, R. M., Briggs, C. J., McCauley, E., and Bolser, R. (2002). Single-species models for many-species food webs. *Nature*, 417(6887):541–543.
- Murray, J. D. (2002). *Mathematical Biology: An introduction*, volume 1. Springer, third edition.
- Nicholson, A. J. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*, 2(1):9–65.
- Nisbet, R. and Gurney, W. (1976a). Population dynamics in a periodically varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 56(2):459 – 475.
- Nisbet, R. M. and Gurney, W. S. C. (1976b). Simple mechanism for population cycles. *Nature*, 263(5575):319–320.
- Radhakrishnan, K. and Hindmarsh, A. C. (1993). Description and use of lsode, the livemore solver for ordinary differential equations. Technical report, Information Bridge: DOE Scientific and Technical Information.
- SymPy Development Team (2009). *SymPy: Python library for symbolic mathematics*.
- Turchin, P. (2001). Does population ecology have general laws? *Oikos*, 94(1):17–26.
- Verhulst, P.-F. (1845). Recherches mathématiques sur la loi d’accroissement de la population. *Nouv. mém. de l’Academie Royale des Sci. et Belles-Lettres de Bruxelles*, 18:1–41.
- Verhulst, P.-F. (1847). Deuxième mémoire sur la loi d’accroissement de la population. *Mém. de l’Academie Royale des Sci., des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 20:1–32.
- Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d’individui in specie animali conviventi. *Mem. Acad. Lincei Roma*, 2:31–113.

- von Foerster, H. (1959). Some remarks on changing populations. In F. Stohman, J., editor, *The Kinetics of Cellular Proliferation*, page 382–407. Grune and Stratton, New York.
- Wright, E. M. (1946). The non-linear difference-differential equation. *Quarterly Journal of Mathematics*, 17:245–252.