

IFT - UNESP
INSTITUTO DE FÍSICA TEÓRICA

**Instituto de Física Teórica
Universidade Estadual Paulista**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

IFT-D.000/20

Dinâmica de Populações e Crescimento Linear Periódico

Andrei Michel Sontag

Orientador

Roberto André Kraenkel

Co-Orientador

Renato Mendes Coutinho

Abril de 2020

S699d	Sontag, Andrei Michel Dinâmica de populações e crescimento linear periódico / Andrei Michel Sontag. – São Paulo, 2020 40 f. : il. Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Física Teórica (IFT), São Paulo Orientador: Roberto André Kraenkel Coorientador: Renato Mendes Coutinho 1. Dinâmica populacional. 2. Modelos matemáticos. 3. Biologia matemática. I. Título
-------	---

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca
do Instituto de Física Teórica (IFT), São Paulo. Dados fornecidos pelo
autor(a).

Agradecimentos

Gostaria de agradecer, primeiramente, à minha família, que sempre me apoiou e me amou incondicionalmente.

À todo o grupo de pesquisa, em especial ao Silas Poloni e ao Vítor Sudbrack, por proporcionarem um grupo de discussões acolhedor e enriquecedor.

Ao Rafael Lopes, por todo apoio nos momentos conturbados e pelas ótimas discussões, científicas ou não.

Gostaria de agradecer especialmente ao Roberto Kraenkel e ao Renato Coutinho, pela orientação, por todas as discussões, ideias e sugestões, e por me ajudarem a desenvolver esse trabalho.

Gostaria de agradecer também à todos os meus amigos, em especial o Victor Hugo, o Guilherme Barros, a Maria Gabriela e o Jairo Rojas, por me apoiarem, me ouvirem e por acreditarem em mim.

Um agradecimento especial também ao Ricardo Martínez-Garcia, por toda a disposição, ajuda, discussões, sugestões e ideias.

Agradeço à CAPES, Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, por todo o suporte financeiro que proporcionou o desenvolvimento desse projeto.

Abstract

With the growing discussion about the effects of human activity on the environment, it became necessary to study and develop simplified mathematical models of ecological systems that are capable of predict and get qualitative results about questions of interest, like coexistence and species diversity in communities. As it is a recent study area, but in constant development, there is still much to be discussed and studied in this field of research.

This work aims to contribute to the study and understanding of the effect of periodic variations on the environment and in the behavior of animal species, which act specifically varying the linear growth rate periodically in models of logistic growth. The study is made considering both spatial dynamics from species in the habitat through partial differential equations of the reaction-diffusion type as well as through models without spacial dynamics. This way, using approximation methods we were able to characterize the way how the amplitude and period of oscillations affect species abundance. Furthermore, we were also able to obtain the critical patch size for which the species can survive in the habitat, and using variational and computational methods we could obtain approximations capable of reproducing the main aspects expected from the solutions to the equations.

Key-words: Population Dynamics, Time-Periodic Linear Growth Rate, Non-autonomous Differential Equations Models, Critical Patch Size, Variational Method

Field of knowledge: Mathematical Biology, Theoretical Ecology

Resumo

Com a crescente discussão sobre os efeitos da ação humana no ambiente tornou-se necessário o estudo e desenvolvimento de modelos matemáticos simplificados de sistemas ecológicos os quais são capazes de prever e obter resultados qualitativos sobre questões de interesse, como coexistência e diversidade de espécies em comunidades. Por se tratar de uma área de estudo recente, porém em constante desenvolvimento, ainda há muito a ser discutido e estudado nesse campo do conhecimento.

Esse trabalho visa contribuir no estudo e entendimento do efeito de variações periódicas no ambiente e no comportamento de espécies animais as quais atuam especificamente variando periodicamente a taxa de crescimento linear em modelos de crescimento logístico. O estudo é realizado considerando tanto a dinâmica espacial das espécies no habitat através de Equações Diferenciais Parciais do tipo Reação-Difusão, como também através de modelos sem dinâmica espacial. Dessa maneira, utilizando métodos de aproximação pudemos caracterizar a forma como a amplitude e período das variações atuam sobre a abundância populacional da espécie. Além disso, pudemos obter o tamanho crítico de *patch* para o qual a espécie é capaz de sobreviver no habitat e, utilizando métodos variacionais e computacionais, fomos capazes de obter aproximações capazes de reproduzir os principais aspectos esperados das soluções dessas equações.

Palavras-chaves: Dinâmica de populações, Taxa de Crescimento Linear Periódico, Modelos de Equações Diferenciais Não-Autônomas, Tamanho Crítico de *Patch*, Método Variacional

Áreas do conhecimento: Biologia Matemática, Ecologia Teórica

Sumário

Sumário	iv
Lista de Figuras	v
1 Introdução	1
2 Modelos de Dinâmica Populacional	3
2.1 Modelos de uma espécie	3
2.2 Modelos com mais espécies	5
2.2.1 Modelo de Lotka-Volterra	5
2.2.2 Modelos mais realistas de predador-presa	7
2.2.3 Modelos de Competição	8
2.2.4 Modelos de Mutualismo e Simbiose	9
2.3 Taxas de crescimento linear periódicas	9
2.3.1 Caso $r(t) = \bar{r} - \alpha \cos(\omega t)$	12
3 Modelos com Dinâmica Espacial	20
3.1 Fisher-Kolmogorov	21
3.2 Linearização e Tamanho Crítico de Habitat	22
3.3 Taxa de crescimento linear variando no tempo	23
4 Método Variacional	26
4.1 Métodos de Aproximação: Método Variacional	26
4.2 Aplicações: Fisher-Kolmogorov	28
4.3 Modelo de crescimento não-autônomo	31
5 Conclusões	36
Referências Bibliográficas	38

Lista de Figuras

2.1	Crescimento populacional para diferentes valores de N_0	4
2.2	Algumas órbitas do sistema. $H_3 > H_2 > H_1 > H_{min}$	7
2.3	Comparação entre as aproximações e a solução obtida numericamente. Os parâmetros utilizados foram $\alpha = 5$, $\omega = 2\pi$, $\bar{r} = 1$ e $K_0 = 10$	14
2.4	População média sobre um período de oscilação para diferentes valores de α . Para as soluções numéricas utilizamos os parâmetros $\bar{r} = 1$, $\omega = 2\pi$ e $K_0 = 10$	15
2.5	Comparação entre as aproximações e os valores obtidos numericamente para os máximos e mínimos da população. Os parâmetros utilizados foram $\bar{r} = 1$, $\omega = 2\pi$ e $K_0 = 10$	16
2.6	Comparação entre as aproximações e o valor mínimo obtido numericamente. Os parâmetros utilizados foram $\bar{r} = 1$, $K_0 = 1$ e $\omega = 2\pi$	18
2.7	Mínimo de $u(t)$ no estado assintótico como função dos parâmetros α e ω para $\bar{r} = 1$ e $K = 1$	19
2.8	Máximo de $u(t)$ no estado assintótico como função dos parâmetros α e ω para $\bar{r} = 1$ e $K = 1$	19
4.1	Densidade máxima da solução $u(t,x)$ como função do tamanho do patch. $K = 1$, $D = 1$ e $r = 1$. Note que a primeira aproximação é boa para $L \approx L_c$. Para $L \gg L_c$ mais termos devem ser adicionados ao <i>ansatz</i> para que a aproximação variacional seja capaz de aproximar adequadamente a solução da equação.	30
4.2	Comparação entre a solução numérica, aproximação variacional e solução numérica para r constante (verde). Os parâmetros utilizados foram $D = \bar{r} = \alpha = \omega = 1$, $L = 10$, $K = 10$	33
4.3	Gráfico para os máximos e mínimos da solução $u(t,x)$, dado tempo suficiente para que a solução estabilize, como função do tamanho do patch, L . Os parâmetros utilizados foram $D = \bar{r} = \alpha = \omega = 1$, $K = 10$. $L_c = \pi$	34
4.4	Máximos da solução $u(t, x)$ como função de α e ω	35
4.5	Mínimos da solução $u(t, x)$ como função de α e ω	35

Capítulo 1

Introdução

Áreas de pesquisa interdisciplinares estão em constante crescimento e vem consolidando seu espaço de direito entre os departamentos das universidades. Com a biologia-matemática não poderia ser diferente, principalmente com a importância cada vez maior do estudo de comunidades ecológicas, epidemias, doenças e padrões ambientais, e da necessidade de criar modelos que possam dar resultados qualitativos e explicar fenômenos de uma das áreas mais complexas da ciência.

Entre as aplicações da biologia-matemática podemos encontrar os modelos epidemiológicos SIR, SIRS, entre outros (Murray, Ref. [23], Cap. 10), que nos ajudam a entender e descrever como doenças infecciosas se alastram pela população e nos permitem identificar e promover medidas de controle para contenção e diluição de ocorrências da mazela de forma a evitar sobrecarregamento dos sistemas de saúde, por exemplo.

Outra aplicação que podemos citar é o estudo de modelos evolutivos (Nowak, Ref. [26]), que nos permite entender como a seleção e evolução atuam na especiação e frequência de certos traços e características da população.

Com a constante mudança ambiental e ação humana sobre as paisagens naturais, torna-se valioso entender e quantificar o impacto dessas ações sobre os ecossistemas. Nesse sentido, outra aplicação valiosa, e a qual esse trabalho faz parte, se relaciona ao estudo de populações e comunidades, e busca responder questões importantes sobre condições de existência e coexistência de espécies nos mais variados modelos de interação.

Uma das principais formas pelas quais o ser humano modifica e influencia o ambiente é através do desmatamento e ocupação, e consequente fragmentação das paisagens naturais. Dessa forma, entender esse processo de fragmentação e seus efeitos sobre os ecossistemas é um dos pontos de pesquisa principais da ecologia. Nesse campo, podemos citar o trabalho de Fahrig (Ref. [7]) que discute como movimentação animal não-ótima em paisagens alteradas pela ação humana afeta a dinâmica das populações. A modificação de paisagens pela ação humana é um assunto recorrente dentro da comunidade científica e as conclusões dos trabalhos sobre o tema têm sido bastante divergentes (Fletcher Jr. et al., Ref. [9]; Fahrig, Ref. [6]). O consenso que existe, porém, é o de que a fragmentação causa um efeito não negligenciável sobre na diversidade dos ambientes naturais.

Assim, devido a importância da diversidade natural sobre o fornecimento de recursos e manutenção da vida na Terra, é de extrema importância o estudo e entendimento de como a fragmentação de paisagens influencia a riqueza dos ambientes. Nesse sentido, a realização de experimentos controlados é muitas vezes inviável e lança-se mão do uso de modelos matemáticos que, através de modelos simplificados do sistema e de suas interações, possam obter resultados qualitativos e quantitativos capazes de fornecer previsões

relevantes sobre o sistema de estudo.

Em geral, tais modelos matemáticos são compostos de sistemas de equações diferenciais parciais que podem ser definidas sobre intervalos espaciais finitos ou não. De acordo com Forman (Ref. [10]), chamamos de *patch* qualquer região discreta de habitat relativamente homogênea, e que difere de seus arredores, onde as espécies podem se reproduzir e obter recursos. Em geral, paisagens naturais são compostas por diversas áreas de *patch* e matriz, porém, modelos espaciais simplificados geralmente consideram a dinâmica espacial em apenas uma dimensão ou um único *patch*. Esses modelos são importantes pois permitem utilizar métodos e aproximações matemáticas que facilitam a resolução de equações diferenciais parciais analiticamente, bem como fornecem resultados qualitativos que podem ser facilmente generalizados para dimensões maiores.

São muitos os trabalhos que lidam com problemas de ambientes heterogêneos e fragmentados, podemos citar por exemplo o trabalho de G. Maciel e F. Lutscher (Ref. [20]) em dispersão de populações com efeito Allee em paisagens particionadas. Além disso, existem diversos estudos sobre o tamanho mínimo crítico de um *patch* para manutenção da espécie, sob diferentes condições, em um habitat de tamanho limitado. Entre eles, podemos citar G. Maciel e R. Kraenkel (Ref. [21]) e G. Maciel, R. Coutinho e R. Kraenkel (Ref. [19]).

Outros efeitos de variação natural do ambiente também são relevantes para o estudo de espécies e alguns trabalhos foram feitos nesse assunto, entre eles podemos citar o estudo de C. A. Johnson, et al. sobre os efeitos de variação de recursos e temperatura na dinâmica populacional de insetos (Ref. [12]), o artigo de P. Amarasekare e R. Coutinho sobre efeitos da temperatura em competição intraespecífica (Ref. [1]), e o artigo de P. Amarasekare sobre os efeitos do aquecimento global sobre interações de consumidor-recurso (Ref. [2]).

O presente trabalho se relaciona principalmente com esses dois últimos tópicos e temos como objetivo estudar modelos de dinâmica populacional os quais possuem uma taxa de crescimento linear periódica explicitamente dependente do tempo. Existem alguns estudos sobre modelos ecológicos não-autônomos, os quais focam principalmente em demonstrar a existência de soluções únicas e periódicas para modelos gerais, entre eles, podemos citar Vance e Coddington (Ref. [29]).

No Capítulo 2 fazemos uma breve revisão de modelos de dinâmica populacional sem espaço, considerando sistemas biológicos de uma ou mais espécies. Também estudamos modelos de crescimento logístico periódico, os quais são explicitamente dependentes do tempo, a fim de determinar o impacto de variações externas forçadas sobre a população (fatores ambientais, comportamentais, etc.). Alguns resultados analíticos e aproximações são obtidas, bem como resultados numéricos com os quais os comparamos.

No Capítulo 3 fazemos uma breve revisão de modelos de dinâmica de populações com dinâmica espacial, os quais são estudados usualmente utilizando equações do tipo *Reação-Difusão*. Em especial, estudamos a equação de Fisher-Kolmogorov e determinamos o tamanho crítico de *patch* para que a espécie possa prosperar no habitat. Obtemos também o resultado para crescimento periódico.

Por fim, no Capítulo 4 apresentamos o Método de Aproximação Variacional, e o utilizamos para estudar as soluções da Equação de Fisher-Kolmogorov e de modelos não-autônomos com crescimento linear variável, em ambientes de tamanho limitado. Também comparamos os resultados obtidos com soluções numéricas das equações. No Capítulo 5 apresentamos as conclusões e possíveis perspectivas para continuação do trabalho de pesquisa no tema.

Capítulo 2

Modelos de Dinâmica Populacional

Modelos de dinâmica populacional são modelos simplificados de um sistema composto de uma ou mais espécies que buscam descrever e refletir as principais propriedades das interações desse sistema. Em geral, tais modelos buscam descrever as relações ecológicas que podem ocorrer tanto entre indivíduos de mesma espécie, e portanto são chamadas de relações intraespecíficas; ou entre indivíduos de espécies diferentes, chamadas relações interespecíficas.

Essas relações ecológicas são classificadas de acordo com o efeito que possuem sobre as espécies relacionadas e pelo mecanismo com as quais operam, podendo atuar de forma direta, como no caso da predação, em que uma espécie se alimenta diretamente de outra denominada presa, ou indireta como influência de uma terceira espécie sobre um par de espécies interagentes.

2.1 Modelos de uma espécie

De forma geral, um modelo teórico de dinâmica populacional descreve a taxa com que uma população varia ao longo do tempo, a qual depende de fatores como taxa de nascimento, mortalidade, imigração, emigração, entre outros. Usualmente considera-se que o número de indivíduos é uma função contínua no tempo. Assim, sendo $N(t)$ a população de uma espécie em um dado instante de tempo t , podemos descrever a sua taxa de variação como

$$\frac{dN(t)}{dt} = \text{Nascimentos} - \text{Mortes} + \text{Imigração}$$

As formas funcionais que descrevem as quantidades de nascimento, mortes e imigração dependem do modelo específico que está sendo estudado. Um exemplo muito simples e cujo desenvolvimento, em 1798, foi atribuído a Malthus, considera taxas de nascimento e morte per capita constantes, que denotaremos b e d respectivamente, e desconsidera efeitos de imigração e outros fatores (Ref. [23], p.2). A equação diferencial que descreve esse modelo é

$$\frac{dN(t)}{dt} = bN(t) - dN(t) = rN(t)$$

em que $r \equiv b - d$. A solução dessa equação é simplesmente uma exponencial $N(t) = N(0) \cdot e^{rt}$ que cresce infinitamente se $r > 0$ ou decresce monotonicamente se $r < 0$, tendendo a 0 quando t vai a infinito. Trata-se, portanto, de um modelo pouco realista que descreve uma situação hipotética em que uma população pode crescer sem nenhum

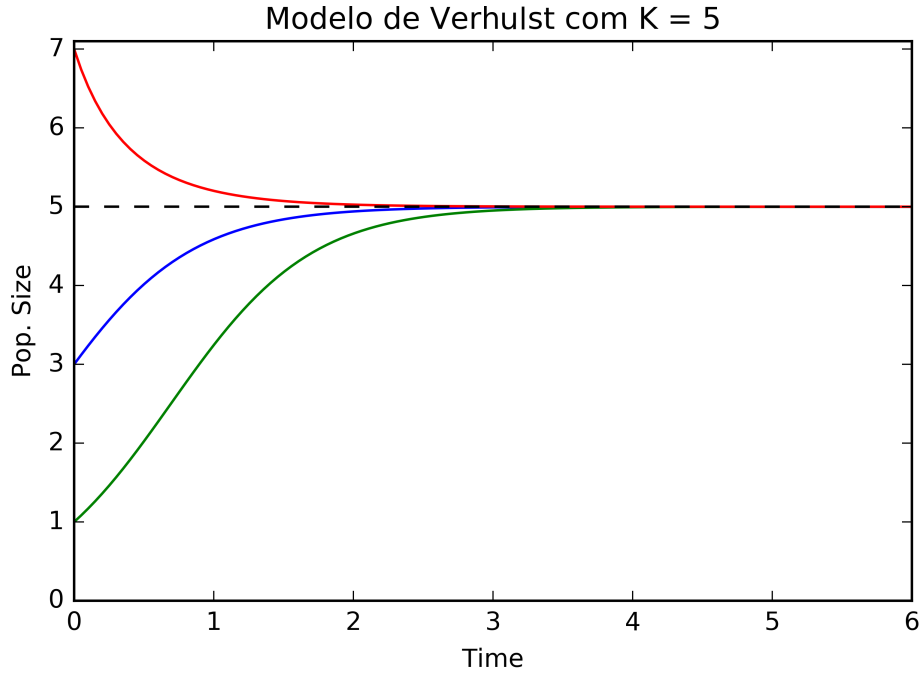


Figura 2.1: Crescimento populacional para diferentes valores de N_0

tipo de fator limitante.

Um exemplo um pouco mais realista nesse sentido se deve a Verhulst (1838), em que fatores auto-limitantes operam quando a população se torna grande o suficiente de forma a impedir que ela ultrapasse certo limite. Esse foi um dos primeiros modelos a incorporar esse tipo de efeito, que pode ser causado tanto por fatores como disponibilidade limitada de recursos, como também pela própria competição intraespecífica de indivíduos. Podemos descrevê-lo matematicamente através da equação,

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \quad (2.1.1)$$

em que r e K são constantes positivas. K é usualmente denominado de *capacidade de suporte* do ambiente, pois está usualmente relacionado com a quantidade de recurso disponível. Essa equação, também conhecida como *equação de crescimento logístico*, possui dois *pontos fixos* ou *estados de equilíbrio* em que a taxa de variação da população se anula. São eles $N = 0$ e $N = K$, sendo o primeiro um ponto fixo instável, pois qualquer perturbação além de $N = 0$ faz com que a população cresça de maneira aproximadamente exponencial. Já o segundo $N = K$ é um ponto fixo estável, pois pequenas perturbações da população próximas desse ponto tendem a retornar ao valor de $N = K$.

Além disso, essa equação possui também uma solução analítica, a qual é dada por

$$N(t) = \frac{K N_0 e^{rt}}{K + N_0 (e^{rt} - 1)} \quad (2.1.2)$$

em que $N(0) = N_0 > 0$. Essa solução tende ao valor de K quando t tende ao infinito e apresenta as características já discutidas. Se $N_0 < K/2$ a curva apresenta o comportamento sigmoide comumente observado.

2.2 Modelos com mais espécies

Até agora vimos modelos de uma espécie apenas, ignorando interações explícitas com espécies diferentes, porém as mais diversas relações ecológicas são desse tipo, como por exemplo a predação, simbiose, mutualismo e competição. Segundo Murray (Ref. [23]), existem três principais tipos de interações entre duas espécies, classificadas de acordo com seus efeitos sobre as taxas de crescimento das espécies:

1. Se a taxa de crescimento de uma população é afetada negativamente pela presença de outra espécie a qual tem sua taxa de crescimento aumentada, então trata-se de uma interação do tipo *predador-presa*
2. Se ambas as taxas de crescimento são afetadas negativamente, trata-se de uma interação do tipo *competição*
3. Se ambas as taxas de crescimento são afetadas positivamente, trata-se de uma interação do tipo *mutualismo* ou *simbiose*.

2.2.1 Modelo de Lotka-Volterra

Um dos modelos mais simples de interações de duas espécies e também um dos mais estudados e prestigiados e que forma a base dos estudos de dinâmica de populações é o modelo de predador-presa de *Lotka-Volterra*, primeiramente proposto por Lotka em seus trabalhos de 1920 (Ref. [16]) e 1925 (Ref. [18]), para descrever o comportamento periódico de concentrações químicas de uma reação hipotética, e também por Volterra em 1926 (Ref. [31]) para explicar os níveis oscilatórios de certas capturas de peixes no mar Adriático. Comumente ele é apresentado da seguinte forma,

$$\begin{cases} \frac{dN(t)}{dt} = N(a - bP) \\ \frac{dP(t)}{dt} = P(cN - d) \end{cases} \quad (2.2.1)$$

em que $N(t)$ e $P(t)$ correspondem as populações de presa e predador, respectivamente, e os coeficientes a, b, c e d são constantes positivas. Nota-se da Eq. 2.2.1 que a população de predadores atua diminuindo a taxa de crescimento *per capita* da presa, enquanto que a população de presas atua aumentando a taxa de crescimento dos predadores. Além disso, na ausência de predadores, a população de presas cresce exponencialmente, enquanto o inverso ocorre no caso dos predadores, que decrescem exponencialmente na ausência de presas.

Esse sistema pode ser adimensionalizado, de forma que as constantes não possuam mais dimensões físicas, como tempo, o que facilita o estudo de seus parâmetros e de sua importância para o sistema. Essa adimensionalização pode ser feita de várias formas dependendo do parâmetro que deseja-se ser estudado, escolhemos a seguinte

$$\tau = at, \quad n = \frac{cN}{d}, \quad p = \frac{bP}{a}, \quad \alpha = \frac{d}{a}$$

De forma que o sistema agora se escreve,

$$\begin{cases} \frac{dn(\tau)}{d\tau} = n(1-p) \\ \frac{dp(\tau)}{d\tau} = \alpha p(n-1) \end{cases}$$

Pode-se eliminar τ das equações, obtendo uma expressão que descreve um campo vetorial no espaço de fase de (n, p) e que é separável, podendo ser integrada para obter órbitas do sistema,

$$\frac{dp}{dn} = \alpha \frac{p(n-1)}{n(1-p)} \quad (2.2.2)$$

$$\int_{p_0}^p dp' \frac{1}{p'} - 1 = \int_{n_0}^n dn' \alpha \left(1 - \frac{1}{n'}\right) \implies \ln p - p - \alpha(n - \ln n) + H(n_0, p_0) = 0 \quad (2.2.3)$$

em que $H(n_0, p_0)$ é uma constante que depende das condições iniciais. Essa equação é válida para todo instante de tempo t , ou seja, dadas as condições iniciais, o sistema evolui de acordo com a equação acima e, portanto, H é uma constante do sistema e a Eq. 2.2.3 é uma *lei de conservação*.

Dadas condições iniciais $n_0, p_0 > 0$, o sistema se limita a permanecer no primeiro quadrante do espaço de fases. Algumas órbitas estão representadas na Fig. 2.2. H assume um valor mínimo $H_{min} = 1 + \alpha$ quando $n = 1, p = 1$. Para cada valor de $H > 1 + \alpha$ as órbitas no espaço de fase são fechadas e periódicas (Ref. [15]), o que implica que uma pequena perturbação no sistema faz com que ele assuma uma trajetória diferente que pode se distanciar substancialmente da original.

Esse fato ilustra um dos grandes problemas do modelo de Lotka-Volterra uma vez que, na natureza, interações do tipo predador-presa em geral retornam a ciclos muito próximos, de período regular, após serem perturbadas. Um modelo que contorna esse problema e ainda exhibe o comportamento periódico esperado é atribuído a Rosenzweig e MacArthur (1963) (Ref. [28]), o qual apresenta, para um certo conjunto de parâmetros, o comportamento de *ciclos limites estáveis*, que são soluções periódicas fechadas para as quais o sistema tende para uma gama variada de condições iniciais, e pequenas perturbações da trajetória decaem a zero.

Outro problema do modelo de Lotka-Volterra diz respeito ao *Paradoxo de Enriquecimento* (Ref. [32]). Como podemos ver na Fig. 2.2, ciclos com H maiores possuem uma amplitude maior de oscilações populacionais, de forma que órbitas com maiores populações de predadores e presas em um instante atingem populações extremamente baixas num momento posterior do ciclo, chegando muito próximas de zero e se tornando fortemente suscetíveis à extinção devido a flutuações estocásticas.

Apesar disso, mesmo sendo um modelo simples de interação predador-presa ele mostra a possibilidade da existência de ciclos e oscilações sustentadas inerentes à dinâmica do sistema e muito comuns na natureza, fato à que se deve parte do seu prestígio.

O modelo de Lotka-Volterra pode ser escrito de maneira generalizada para abranger um número maior de espécies, o que pode ser feito escrevendo as equações da seguinte

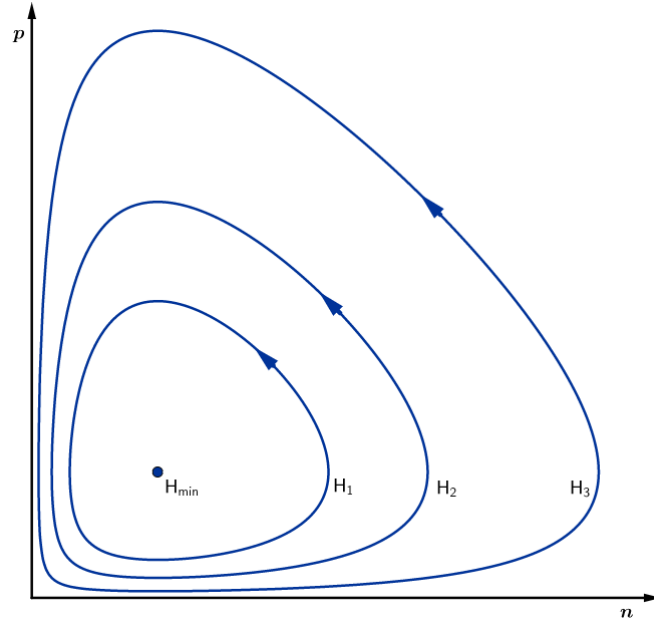


Figura 2.2: Algumas órbitas do sistema. $H_3 > H_2 > H_1 > H_{\min}$

maneira

$$\begin{cases} \frac{dN_i}{dt} = N_i \left(a_i - \sum_{j=1}^k b_{ij} P_j \right) \\ \frac{dP_i}{dt} = P_i \left(\sum_{j=1}^k c_{ij} N_j - d_i \right) \end{cases} \quad (2.2.4)$$

Realizando um pouco de álgebra em torno dos pontos fixos do sistema, como feito por Murray (Ref. [23], p.85), mostra que $N_i = P_i = 0$ é um ponto instável, enquanto o outro ponto fixo do sistema $\mathbf{N}^*$ e $\mathbf{P}^*$ satisfaz $\sum_{i=1}^{2k} \lambda_i = 0$, onde λ_i são os autovalores da sua matriz de comunidade.

Como os elementos da matriz de comunidade são reais, os autovalores, no caso em que algum seja complexo, ocorrem em pares de conjugados, portanto, ou todos os autovalores são puramente imaginários ou não. No primeiro caso o ponto fixo $(\mathbf{N}^*, \mathbf{P}^*)$ é estável, pois $\text{Re } \lambda_i = 0$ para todo i , porém se houver algum $\lambda_i > 0$, então haverá algum $\lambda_j < 0$, pois a soma é nula, e assim o ponto fixo será instável. Isso mostra que aumentar a complexidade de um sistema, inserindo mais espécies, introduz também a possibilidade de instabilidade.

2.2.2 Modelos mais realistas de predador-presa

Uma das hipóteses do modelo de Lotka-Volterra consiste em considerar que o crescimento da presa na ausência de predadores é ilimitado. Modelos mais realistas podem ser desenvolvidos fazendo com que a taxa de crescimento per capita de ambas as espécies, predador e presa, dependam das populações das duas. Podemos escrever essa dependência direta de forma explícita como

$$\frac{dN}{dt} = N \cdot f(N, P), \quad \frac{dP}{dt} = P \cdot g(N, P) \quad (2.2.5)$$

em que $f(N,P)$ e $g(N,P)$ são funções de N e P limitadas e que possuem as características de predação que foram discutidas anteriormente. Uma forma de limitar a população, que já vimos anteriormente, é escrever um termo de *crescimento logístico* em que

$$f(N, P) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - P \cdot R(N) \quad g(N, P) = s \left(1 - \frac{P}{qN}\right)$$

de forma que a presa aparece como um fator limitante na capacidade de suporte do predador. O termo $R(N)$ agora descreve o termo de predação e que também pode ter uma saturação para valores grandes de N , o que representa a capacidade limitada de consumo do predador. Alguns exemplos interessantes são,

$$R(N) = \frac{A}{N+B} \quad R(N) = \frac{AN}{N^2+B^2} \quad R(N) = \frac{A}{N} (1 - e^{-bN})$$

2.2.3 Modelos de Competição

Interações de competição são muito comuns na natureza. Seja competição por espaço, alimento, luz, água ou qualquer outro recurso, indivíduos estão competindo a todo momento, até mesmo dentro da própria espécie. De maneira geral, quando duas espécies competem por um mesmo recurso limitado na natureza, uma delas acaba sendo extinta.

O modelo usual de competição é escrito de maneira adimensionalizada como,

$$\begin{cases} \frac{du_1}{dt} = u_1(1 - u_1 - a_{12}u_2) \\ \frac{du_2}{dt} = \alpha u_2(1 - u_2 - a_{21}u_1). \end{cases} \quad (2.2.6)$$

Esse sistema possui quatro pontos fixos: (i) $u_1 = u_2 = 0$ (ii) $u_1 = 0, u_2 = 1$ (iii) $u_1 = 1, u_2 = 0$ (iv) $u_1 = \frac{1-a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}, u_2 = \frac{1-a_{21}}{1-a_{12}a_{21}}$ o qual existe apenas se $a_{21}a_{12} \neq 1$. A estabilidade de cada um deles é determinada pela matriz de comunidade a qual é,

$$A = \begin{pmatrix} 1 - 2u_1 - a_{12}u_2 & -a_{12}u_1 \\ -\alpha a_{21}u_2 & \alpha(1 - 2u_2 - a_{21}u_1) \end{pmatrix} \quad (2.2.7)$$

portanto, (i) é um ponto fixo instável, pois os autovalores da matriz são positivos: $\lambda_1 = 1$ e $\lambda_2 = \alpha$. De maneira similar, (ii) é um ponto fixo estável se $a_{12} > 1$ e instável se $a_{12} < 1$; e (iii) é estável se $a_{21} > 1$ e instável se $a_{21} < 1$. Dessa forma, se $a_{12}, a_{21} < 1$ o que significa que a competição entre as espécies é fraca, então o ponto fixo (iv) existe no primeiro quadrante e as espécies podem coexistir com uma população menor do que se não houvesse competição.

Se $a_{12}, a_{21} > 1$, então pode haver um ponto fixo não trivial instável, mas apenas os pontos em que uma espécie é eliminada são estáveis e o resultado final dessa interação depende fortemente das condições iniciais de cada espécie.

Já nos casos intermediários em que $a_{12} < 1 < a_{21}$ ou $a_{12} > 1 > a_{21}$, não há ponto fixo não trivial no primeiro quadrante e uma das espécies é extinta. Dessa forma, interações de competição tendem a excluir uma das espécies do sistema na maioria dos casos, o que leva ao *princípio de exclusão competitiva* em que apenas o melhor competidor sobrevive (aquele que consegue sobreviver com uma quantidade menor de recurso).

2.2.4 Modelos de Mutualismo e Simbiose

Modelos realistas de mutualismo devem possuir alguma forma de limitação para as populações e apresentar um benefício mútuo da presença de uma espécie sobre a outra. Um exemplo de modelo desse tipo é o seguinte, já em unidades adimensionais,

$$\begin{cases} \frac{du_1}{dt} = u_1(1 - u_1 + a_{12}u_2) \\ \frac{du_2}{dt} = \alpha u_2(1 - u_2 + a_{21}u_1) \end{cases} \quad (2.2.8)$$

que possui também 4 pontos fixos: (i) $u_1 = u_2 = 0$; (ii) $u_1 = 1, u_2 = 0$; (iii) $u_1 = 0, u_2 = 1$ e (iv) $u_1 = \frac{1 + a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, u_2 = \frac{1 + a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}}$ que existe apenas se $a_{12}a_{21} \neq 1$ e é positivo se $1 - a_{12}a_{21} > 0$. Nesse caso, os três primeiros pontos são instáveis, enquanto o quarto, se existir, é um equilíbrio estável e, portanto, existe coexistência entre as espécies. Se $1 - a_{12}a_{21} < 0$, existem apenas 3 pontos fixos, instáveis, no primeiro quadrante e portanto as populações crescem ilimitadas.

Um dos pontos negativos desse modelo é a linha fina que separa o crescimento ilimitado e a existência de um ponto de equilíbrio estável, o qual depende da desigualdade $a_{12}a_{21} < 1$, o que significa que se o mutualismo for muito forte, a desigualdade não é satisfeita e as populações crescem de maneira desenfreada.

Modelos mais realistas podem possuir combinações de parâmetros em que uma ou ambas as espécies não conseguem perseverar na ausência da outra, apenas existindo no ambiente de maneira combinada, o que é chamado de *mutualismo obrigatório*.

2.3 Taxas de crescimento linear periódicas

O meio ambiente está em constante mudança, seja em menor ou maior escala, o habitat em que as espécies vivem sofre alterações que se devem às estações do ano e do clima, ou outros fatores externos que possuem certa periodicidade como épocas de estiagem e de precipitação, temperaturas altas e baixas, luminosidade, queimadas naturais, marés altas e baixas ou ainda fatores humanos. Algumas espécies possuem mecanismos próprios de adaptação a essas mudanças, como a hibernação, ou ainda épocas preferenciais de acasalamento, que fazem com que as taxas de natalidade e mortalidade variem com o tempo.

Assim, se essas mudanças são significativas e ocorrem em períodos de tempo consideráveis em relação ao período de estudo das espécies, é de interesse estudar modelos de crescimento logístico mais gerais e realistas, que incluem uma possível variação temporal da taxa de crescimento linear e da capacidade de suporte do ambiente, de forma a levar em conta as mudanças de ambiente e comportamento da espécie. Modelos desse tipo podem ser escritos da seguinte forma, em que $r(t)$ e $K(t)$ são funções dadas e explícitas do tempo, de forma que a EDO agora é não-autônoma.

$$\frac{du}{dt} = u \cdot r(t) \left(1 - \frac{u}{K(t)} \right) \quad (2.3.1)$$

Alguns resultados gerais sobre existência e periodicidade de soluções para a equação acima podem ser encontrados no livro de K. P. Hardeler (Ref. [11]).

No caso em que $r(t)$ e $K(t)$ possuem mesmo período P , é fácil mostrar que, se $u(t)$ é

periódica de período T , então $T = nP$, $n \in \mathbb{N}$. Utilizando a propriedade de que a derivada de uma função periódica de período T é, também, periódica de período T , temos,

$$\begin{aligned}\frac{du(t+T)}{dt} &= u(t+T) \cdot r(t+T) \left(1 - \frac{u(t+T)}{K(t+T)}\right) \\ &= u(t) \cdot r(t+T) \left(1 - \frac{u(t)}{K(t+T)}\right) \\ &= u(t) \cdot r(t) \left(1 - \frac{u(t)}{K(t)}\right) = \frac{du(t)}{dt}\end{aligned}\tag{2.3.2}$$

Como a igualdade deve ser satisfeita para todo t , então $r(t+T) = r(t)$ e $K(t+T) = K(t)$, logo, $T = nP$. Portanto, se a solução $u(t)$ é periódica, então seu período é P .

Considerando o caso em que $K(t) = K \cdot r(t)$, ficamos com a equação,

$$\frac{du}{dt} = u \cdot r(t) - \frac{u^2}{K}\tag{2.3.3}$$

A solução dessa EDO pode ser encontrada fazendo a substituição $y(t) = u(t)^{-1}$, que se transforma numa equação linear não homogênea para $y(t)$:

$$y' + y \cdot r(t) = \frac{1}{K} \implies y(t) = e^{-\Gamma(t)} \left(y_0 + \frac{1}{K} \int_0^t e^{\Gamma(t')} dt' \right)\tag{2.3.4}$$

em que $\Gamma(t) = \int_0^t r(t') dt'$. No caso em que $r(t)$ é uma função periódica de período T , limitada e bem comportada, podemos usar a seguinte propriedade,

$$\int_0^t r(t') dt' = \bar{r}t + g(t) - g(0)\tag{2.3.5}$$

onde $\bar{r} = \frac{1}{T} \int_0^T r(t') dt'$ é a média de $r(t)$ em um período e $g(t)$ é também uma função periódica, limitada e de mesmo período T . Assim, redefinindo $\tilde{g}(t) = g(t) - g(0)$, temos, $\Gamma(t) = \bar{r}t + \tilde{g}(t)$ e portanto,

$$y(t) = e^{-\bar{r}t - \tilde{g}(t)} \left(y_0 + \frac{1}{K} \int_0^t e^{\bar{r}t' + \tilde{g}(t')} dt' \right)\tag{2.3.6}$$

$$u(t) = \frac{K u_0 \exp\{\bar{r}t + \tilde{g}(t)\}}{K + u_0 \int_0^t \exp\{\bar{r}t' + \tilde{g}(t')\} dt'}\tag{2.3.7}$$

Veja que, caso $\bar{r} < 0$, $\lim_{t \rightarrow \infty} u(t) = 0$. Se $\bar{r} = 0$, temos

$$u(t) = \frac{K u_0 \exp\{\tilde{g}(t)\}}{K + u_0 \int_0^t \exp\{\tilde{g}(t')\} dt'}\tag{2.3.8}$$

Como $\tilde{g}(t)$ é periódica, $\exp\{\tilde{g}(t)\}$ também o é e podemos usar novamente a propriedade da Eq. 2.3.5. Assim, sendo $\bar{E} = \frac{1}{T} \int_0^T \exp\{\tilde{g}(t)\} dt > 0$, $\int_0^t \exp\{\tilde{g}(t')\} dt' = \bar{E}t + p(t) - p(0) \geq 0$, e dessa forma,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} u(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} \left(\frac{K u_0 \exp\{\tilde{g}(t)\}}{K + u_0 [\bar{E}t + p(t) - p(0)]} \right) = 0\tag{2.3.9}$$

pois $\tilde{g}(t)$ e $p(t)$ são limitadas.

Consideremos então $\bar{r} > 0$. Como $\tilde{g}(t)$ é limitada, no limite em que $t \rightarrow \infty$ a dependência da condição inicial na solução decai exponencialmente, de forma que ela tende a,

$$y(t) \rightarrow e^{-\bar{r}t - \tilde{g}(t)} \left(\frac{1}{K} \int_0^t e^{\bar{r}t' + \tilde{g}(t')} dt' \right) \quad (2.3.10)$$

Além disso, seja $m, M \in \mathbb{R}$ tais que $m \leq \tilde{g}(t) \leq M \forall t$, então $\exp\{m\} \leq \exp\{\tilde{g}(t)\} \leq \exp\{M\}$ e portanto,

$$\begin{aligned} y(t) &\leq e^{-\bar{r}t - m} \left(y_0 + \frac{1}{K} \int_0^t e^{\bar{r}t' + M} dt' \right) \\ y(t) &\leq e^{-\bar{r}t - m + M} \left(y_0 e^{-M} + \frac{1}{K\bar{r}} e^{\bar{r}t} - \frac{1}{K\bar{r}} \right) \\ y(t) &\leq \frac{1}{K\bar{r}} e^{M - m} + e^{-\bar{r}t + M - m} \left(e^{-M} y_0 - \frac{1}{K\bar{r}} \right) \end{aligned} \quad (2.3.11)$$

Assim, no limite em que $t \rightarrow \infty$, $y(t) \leq \frac{1}{K\bar{r}} e^{M - m}$. De maneira similar, podemos estimar um valor mínimo,

$$\begin{aligned} y(t) &\geq e^{-\bar{r}t - M} \left(y_0 + \frac{1}{K} \int_0^t e^{\bar{r}t' + m} dt' \right) \\ y(t) &\geq e^{-\bar{r}t - M + m} \left(y_0 e^{-m} + \frac{1}{K\bar{r}} e^{\bar{r}t} - \frac{1}{K\bar{r}} \right) \\ y(t) &\geq \frac{1}{K\bar{r}} e^{m - M} + e^{-\bar{r}t + m - M} \left(e^{-m} y_0 - \frac{1}{K\bar{r}} \right) \end{aligned} \quad (2.3.12)$$

Da mesma forma, no limite em que $t \rightarrow \infty$, $y(t) \geq \frac{1}{K\bar{r}} e^{m - M}$. Portanto, a solução $y(t)$ (e também $u(t)$) converge para uma solução limitada tal que $K\bar{r}e^{m - M} \leq u(t) \leq K\bar{r}e^{M - m}$. Se $M = m = 0$, ou seja, $r(t) = \bar{r}$, então obtemos o resultado já conhecido $u(t \rightarrow \infty) \rightarrow K\bar{r}$, que possui um fator $\bar{r}$ devido a forma como escrevemos a Eq. 2.3.3.

Como essa solução é oscilatória, é interessante verificar se a mesma é periódica. Nesse caso, espera-se que o período seja o mesmo de $r(t)$, como demonstrado anteriormente. No limite $t \rightarrow \infty$, temos

$$\begin{aligned} y(t + T) &= e^{-\bar{r}(t+T) - \tilde{g}(t+T)} \left(\frac{1}{K} \int_0^{t+T} e^{\bar{r}t' + \tilde{g}(t')} dt' \right) \\ &= e^{-\bar{r}T} e^{-\bar{r}t - \tilde{g}(t)} \left(\frac{1}{K} \int_{-T}^t \exp\{\bar{r}(t'' + T) + \tilde{g}(t'')\} dt'' \right) \\ &= e^{-\bar{r}t - \tilde{g}(t)} \left(\frac{1}{K} \int_0^t \exp\{\bar{r}t'' + \tilde{g}(t'')\} dt'' + \frac{1}{K} \int_{-T}^0 \exp\{\bar{r}t'' + \tilde{g}(t'')\} dt'' \right) \\ &= y(t) + e^{-\bar{r}t - \tilde{g}(t)} \frac{1}{K} \int_{-T}^0 \exp\{\bar{r}t'' + \tilde{g}(t'')\} dt'' \end{aligned} \quad (2.3.13)$$

A última integral é uma constante, logo,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} y(t + T) = y(t) \quad (2.3.14)$$

Portanto, a solução é quase-periódica de período T

2.3.1 Caso $r(t) = \bar{r} - \alpha \cos(\omega t)$

Vamos estudar agora o caso particular em que $r(t) = \bar{r} - \alpha \cos \omega t$. Esse caso é interessante, pois é a aproximação mais simples de um efeito periódico na taxa de nascimentos e mortes da população. A equação para a população $u(t)$ e a transformação para uma equação linear utilizando a substituição $y(t) = \frac{1}{u(t)}$ ficam,

$$\frac{du}{dt} = u(\bar{r} - \alpha \cos \omega t) - \frac{u^2}{K} \implies \frac{dy}{dt} + y(\bar{r} - \alpha \cos \omega t) = \frac{1}{K} \quad (2.3.15)$$

Nesse caso, $\Gamma(t) = \bar{r}t - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t)$ e portanto a solução se escreve,

$$y(t) = e^{-\bar{r}t + \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t)} \left(y_0 + \frac{1}{K} \int_0^t e^{\bar{r}t' - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t')} dt' \right) \quad (2.3.16)$$

$$u(t) = \frac{K u_0 \exp\left\{\bar{r}t - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t)\right\}}{K + u_0 \int_0^t \exp\left\{\bar{r}t' - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t')\right\} dt'} \quad (2.3.17)$$

Consideremos $\bar{r} > 0$, caso contrário a solução vai a zero como visto anteriormente e a população é extinta. Podemos ver que no limite em que t vai ao infinito a condição inicial é 'esquecida', já que o termo correspondente vai a zero.

Como essa solução é oscilatória, é interessante verificar se a mesma é periódica. Se a solução for periódica, espera-se que o período seja $T = \frac{2\pi}{\omega}$ como demonstrado acima.

$$\begin{aligned} y(t+T) &= e^{-\bar{r}t - \bar{r}T + \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega[t+T])} \left(y_0 + \frac{1}{K} \int_0^{t+T} e^{\bar{r}t' - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t')} dt' \right) \\ &= e^{-\bar{r}t + \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t)} e^{-\bar{r}T} \left(y_0 + \frac{1}{K} \int_{-T}^t e^{\bar{r}t'' + \bar{r}T - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t'')} dt'' \right) \\ &= e^{-\bar{r}t + \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t)} \left(y_0 e^{-\bar{r}T} + \frac{1}{K} \int_{-T}^0 e^{\bar{r}t'' - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t'')} dt'' + \frac{1}{K} \int_0^t e^{\bar{r}t'' - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t'')} dt'' \right) \\ &= y(t) + e^{-\bar{r}t + \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t)} \left((e^{-\bar{r}T} - 1)y_0 + \frac{e^{-\bar{r}T}}{K} \int_0^T e^{\bar{r}t'' - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t'')} dt'' \right) \end{aligned} \quad (2.3.18)$$

Veja que a última integral é apenas uma constante para todo t e portanto, no limite em que $t \rightarrow \infty$ todo o segundo termo vai a zero. Assim, a função $y(t)$ é *Quase-Periódica* de período $T = \frac{2\pi}{\omega}$. Da equação acima podemos ver que, se $y_0 = \frac{1}{e^{\bar{r} \frac{2\pi}{\omega} - 1} K} \int_0^{\frac{2\pi}{\omega}} e^{\bar{r}t' - \frac{\alpha}{\omega} \sin \omega t'} dt'$ então $y(t + \frac{2\pi}{\omega}) = y(t)$ e a solução será exatamente periódica. De fato, essa solução pode ser encontrada a partir da Eq. 2.3.16 impondo que $y(t+T) = y(t)$.

$$\begin{aligned} y(t+T) &= e^{-\bar{r}t - \bar{r}T + \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega[t+T])} \left(y_0 + \frac{1}{K} \int_0^{t+T} e^{\bar{r}t' - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t')} dt' \right) \\ &= e^{-\bar{r}T} e^{-\bar{r}t + \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t)} \left(y_0 + \frac{1}{K} \int_0^t e^{\bar{r}t' - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t')} dt' + \frac{1}{K} \int_t^{t+T} e^{\bar{r}t' - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t')} dt' \right) \\ &= e^{-\bar{r}T} y(t) + e^{-\bar{r}T} e^{-\bar{r}t + \frac{\alpha}{\omega} \sin \omega t} \frac{1}{K} \int_t^{t+T} e^{\bar{r}t' - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t')} dt' \\ &= y(t) \end{aligned} \quad (2.3.19)$$

$$y(t) = \frac{e^{-\bar{r}t + \frac{\alpha}{\omega} \sin \omega t}}{e^{\frac{2\pi}{\omega} \bar{r}} - 1} \left(\frac{1}{K} \int_t^{t + \frac{2\pi}{\omega}} e^{\bar{r}t' - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t')} dt' \right) \quad (2.3.20)$$

Essas integrais não são analíticas e portanto são de difícil interpretação física, de modo que torna-se interessante usar métodos de aproximação para estudar o comportamento da solução, principalmente seus máximos e mínimos, como função dos parâmetros do sistema (α , ω e $\bar{r}$) em casos mais extremos e interessantes, como valores grandes e pequenos de α (correspondendo a variações fortes ou fracas na taxa de crescimento da espécie) ou então frequências de oscilação maiores ou menores (que correspondem a variações em maior ou menor escala de tempo). Para o caso de α pequeno, podemos utilizar um método de perturbação assim como feito por Cushing (Ref. [5]) para a Eq. 2.3.1, em que ele considerou funções $r(t)$ e $K(t)$ as quais podem ser escritas como expansões em série de potências de um parâmetro $\epsilon \ll 1$. Dessa maneira, ele pode obter aproximações para o valor médio de $u(t)$. Em nosso caso, escrevemos $r(t) = \bar{r}(1 - \rho \cos \omega t)$ e $K(t) = K_0(1 - \rho \cos \omega t)$. Em que $\rho = \frac{\alpha}{\bar{r}}$ é o parâmetro perturbativo sobre o qual iremos expandir a solução de $u(t)$:

$$u(t) = u_0 + \rho u_1(t) + \rho^2 u_2(t) + \dots \quad (2.3.21)$$

Queremos estudar a solução como uma perturbação a partir da solução estacionária da equação com $\rho = 0$:

$$u' = u\bar{r} \left(1 - \frac{u}{K_0} \right), \quad (2.3.22)$$

a qual sabemos que possui um ponto fixo estável em $u_0 = K_0$. Substituindo as expansões acima na equação

$$\frac{du}{dt} = ur(t) \left(1 - \frac{u}{K(t)} \right), \quad (2.3.23)$$

podemos expandir ordem a ordem em ρ^n e obter equações diferenciais para $u_n(t)$, e assim uma aproximação para $u(t)$ para ρ pequeno. Em primeira ordem em ρ , temos a seguinte equação diferencial,

$$u_1'(t) = \bar{r}(\cos \omega t - u_1) \quad (2.3.24)$$

Cuja solução é

$$u_1(t) = C_1 \exp\{-\bar{r}t\} - \frac{K_0 \bar{r}}{\bar{r}^2 + \omega^2} (\bar{r} \cos \omega t + \omega \sin \omega t) \quad (2.3.25)$$

Como $\bar{r} > 0$, o primeiro termo da soma decai exponencialmente e não é interessante para o estudo das soluções perturbadas, podemos descartá-lo, mantendo apenas as oscilações trigonométricas. A segunda ordem em ρ retorna a seguinte equação diferencial,

$$u_2'(t) = -\bar{r}u_2 - u_1\bar{r} \cos \omega t - \frac{\bar{r}}{K_0} u_1^2 \quad (2.3.26)$$

A solução, já desconsiderando os termos que decaem exponencialmente, é

$$u_2(t) = -K_0 \bar{r}^2 \omega \left(\frac{\omega(-4\bar{r}^2 + 2\omega^2) \cos(2\omega t) + \bar{r}(\bar{r}^2 - 5\omega^2) \sin(2\omega t)}{2(\bar{r}^2 + \omega^2)^2(\bar{r}^2 + 4\omega^2)} \right) \quad (2.3.27)$$

E em terceira ordem,

$$u_3' = -\bar{r}u_3 - 2\frac{\bar{r}}{K_0}u_1u_2 - r_0u_2 \cos(\omega t) \quad (2.3.28)$$

E a solução,

$$u_3(t) = -\frac{K_0\bar{r}^3\omega}{4(\bar{r}^2 + \omega^2)^3(\bar{r}^2 + 4\omega^2)} \left((\bar{r}^4 - \bar{r}^2\omega^2 - 2\omega^4) \sin(\omega t) - 3\bar{r}\omega(\bar{r}^2 + \omega^2) \cos(\omega t) \right. \\ \left. - \frac{\bar{r}\omega(9\bar{r}^4 - 58\bar{r}^2\omega^2 + 29\omega^4) \cos(3\omega t)}{(\bar{r}^2 + 9\omega^2)} + \frac{(\bar{r}^6 - 32\bar{r}^4\omega^2 + 57\bar{r}^2\omega^4 - 6\omega^6) \sin(3\omega t)}{(\bar{r}^2 + 9\omega^2)} \right) \quad (2.3.29)$$

Assim, temos uma aproximação para a solução $u(t)$ até terceira ordem em $\rho = \frac{\alpha}{\bar{r}}$. Aproximações cada vez melhores podem ser obtidas resolvendo as equações diferenciais para ordens maiores em ρ^n . É possível notar a periodicidade das aproximações, de modo que a solução aproximada possui um período de $T = \frac{2\pi}{\omega}$ como esperado.

Substituindo $u_1(t)$, $u_2(t)$ e $u_3(t)$ na expansão em série para $u(t)$, podemos ver que existe um fator de escala entre os termos da ordem de $\rho^n u_n \propto \left(\frac{\alpha}{\bar{r}^2 + \omega^2}\right)^n$ e a contribuição do n -ésimo termo para a amplitude máxima e mínima da oscilação da solução será da ordem de $\left(\frac{\alpha}{\sqrt{\bar{r}^2 + \omega^2}}\right)^n$, ou seja, a validade da aproximação não depende de $\alpha \ll \bar{r}$, mas sim do fator $\frac{\alpha}{\sqrt{\bar{r}^2 + \omega^2}} \ll 1$, de modo que podemos usá-la mesmo quando $\alpha > \bar{r}$, contanto que $\alpha \ll \omega$.

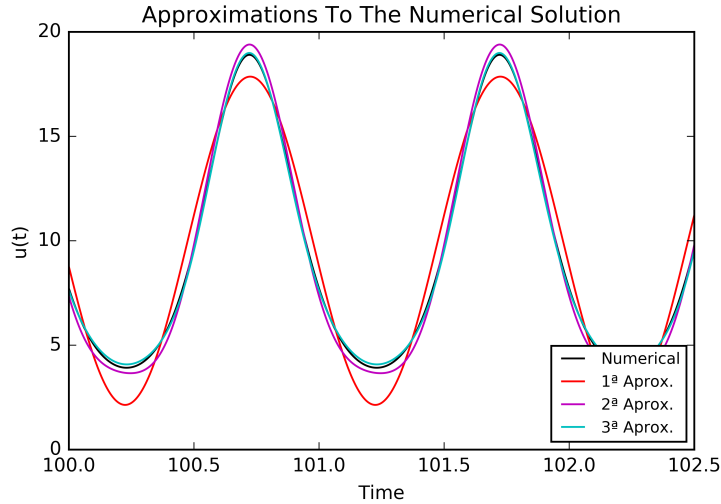


Figura 2.3: Comparação entre as aproximações e a solução obtida numericamente. Os parâmetros utilizados foram $\alpha = 5$, $\omega = 2\pi$, $\bar{r} = 1$ e $K_0 = 10$.

O gráfico da figura Fig. 2.3 compara as diferentes ordens de aproximação com a solução obtida numericamente. Nota-se que, apesar de $\alpha = 5$ ser muito maior do que $\bar{r} = 1$, a aproximação ainda é boa, pois o fator $\frac{\alpha}{\sqrt{\bar{r}^2 + \omega^2}} < 1$.

A partir da aproximação acima podemos calcular qual é a média da população durante o período de uma oscilação. Como observado por Cushing no artigo já citado, para modelos de crescimento logístico como o que estudamos, oscilações em $r(t)$ podem aumentar a média da população, enquanto oscilações em $K(t)$ tendem a diminuir a média

da população. O aumento ou diminuição devido às oscilações em $r(t)$ e $K(t)$ depende do modelo específico sendo estudado.

Calculando a população média em um período através da definição,

$$\langle u \rangle = \frac{1}{T} \int_0^T u(t') dt', \quad (2.3.30)$$

obtemos

$$\begin{aligned} \langle u \rangle &= K_0 + \rho \langle u_1(t) \rangle + \rho^2 \langle u_2(t) \rangle + \rho^3 \langle u_3(t) \rangle + \dots \\ &= K_0 + \rho \cdot 0 + \rho^2 \cdot 0 + \rho^3 \cdot 0 = K_0 \end{aligned} \quad (2.3.31)$$

Ou seja, os efeitos da oscilação de $r(t)$ e $K(t)$ não afetam a média da população num período, apenas fazem com que a população atinja picos e vales, já que nesse modelo de crescimento logístico, o aumento da média devido à variação de $r(t)$ é contrabalanceado pela diminuição devido à oscilação em $K(t)$, pois as oscilações estão sincronizadas. No caso em que $K(t)$ tivesse uma pequena defasagem em relação a $r(t)$, os efeitos não se cancelariam e teríamos uma modificação no valor médio de $u(t)$. O gráfico da Fig. 2.4 apresenta o valor médio da população em um período como função de α para diferentes valores de ϕ , onde $K(t) = \frac{K_0}{\bar{r}} r(t + \phi)$. É interessante notar que, mesmo para valores de α grandes em relação a $\bar{r}$ e ω , o valor médio não varia quando $r(t)$ e $K(t)$ estão sincronizados.

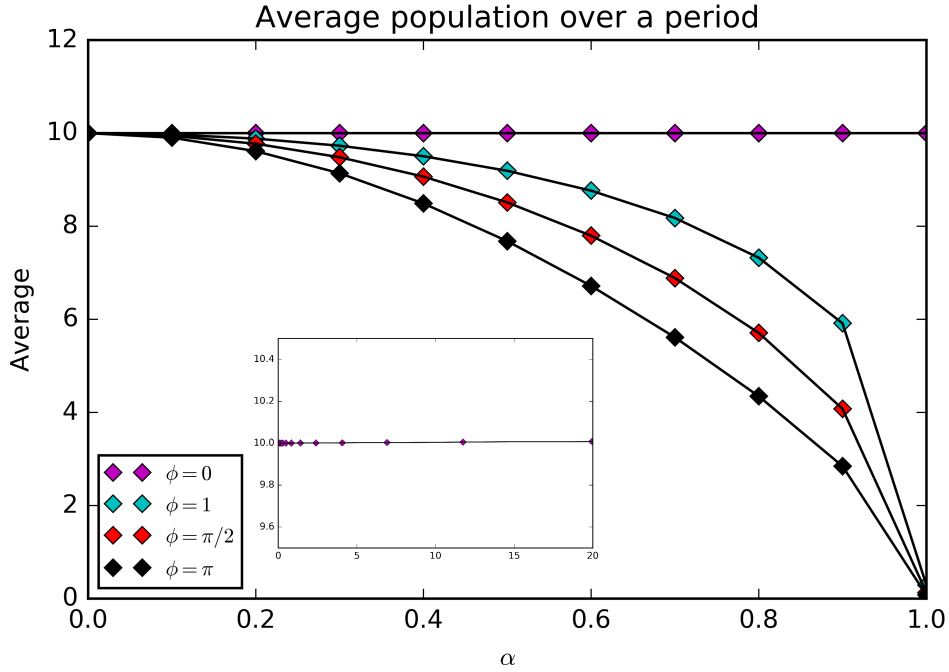


Figura 2.4: População média sobre um período de oscilação para diferentes valores de α . Para as soluções numéricas utilizamos os parâmetros $\bar{r} = 1$, $\omega = 2\pi$ e $K_0 = 10$.

Podemos também calcular o valor médio quadrático da solução aproximada, de forma a obter uma estimativa da amplitude de oscilação. Da definição,

$$\langle u^2 \rangle = \frac{1}{T} \int_0^T u^2(t') dt', \quad (2.3.32)$$

obtemos,

$$\begin{aligned}\langle u^2 \rangle &= \langle (K_0 + \rho u_1(t) + \rho^2 u_2(t) + \rho^3 u_3(t))^2 \rangle \\ &= \langle K_0^2 + 2\rho K_0 u_1 + \rho^2 u_1^2 + 2\rho^2 K_0 u_2 + 2\rho^3 u_1 u_2 + \rho^4 u_2^2 \rangle \\ &\quad + \langle 2\rho^3 K_0 u_3 + 2\rho^4 u_1 u_3 + 2\rho^5 u_2 u_3 + \rho^6 u_3^2 \rangle\end{aligned}\quad (2.3.33)$$

Assim, até a ordem ρ^4 , teremos

$$\begin{aligned}\langle u^2 \rangle &= K_0^2 + \rho^2 \langle u_1^2 \rangle + \rho^4 \langle u_2^2 \rangle + 2\rho^4 \langle u_1 u_3 \rangle \\ &= K_0^2 \left(1 + \frac{\alpha^2}{2(\bar{r}^2 + \omega^2)} - \frac{\alpha^4 \omega^2}{8(\bar{r}^2 + \omega^2)^2(\bar{r}^2 + 4\omega^2)} \right)\end{aligned}\quad (2.3.34)$$

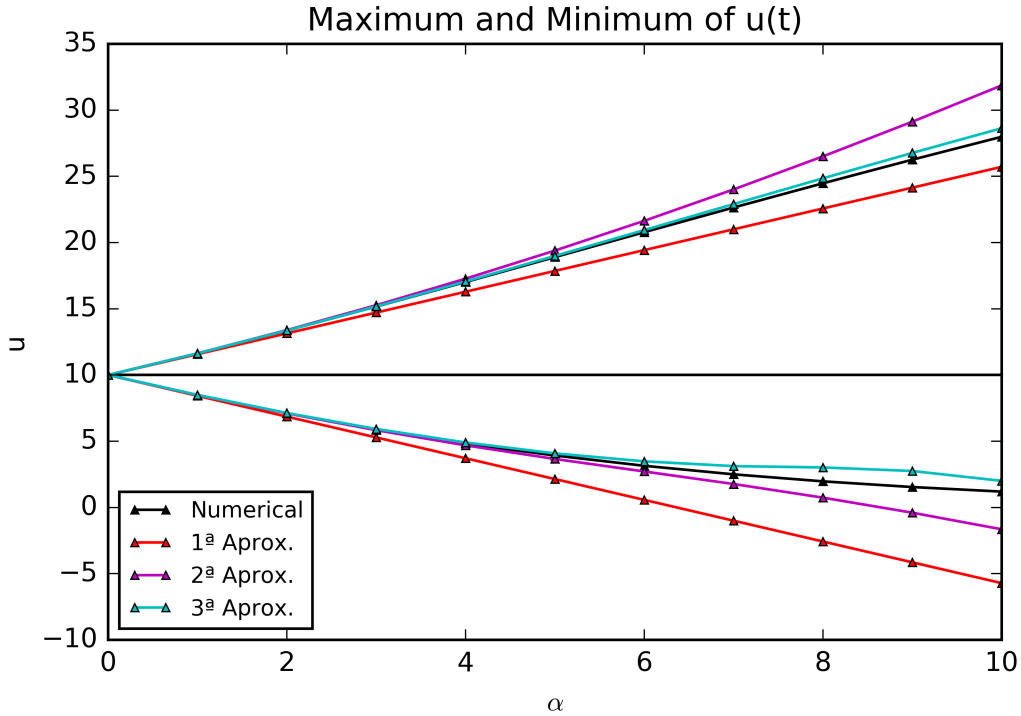


Figura 2.5: Comparação entre as aproximações e os valores obtidos numericamente para os máximos e mínimos da população. Os parâmetros utilizados foram $\bar{r} = 1$, $\omega = 2\pi$ e $K_0 = 10$.

É interessante notar que,

$$\lim_{\alpha \rightarrow 0} \langle u^2 \rangle = K_0^2 \quad \lim_{\omega \rightarrow \infty} \langle u^2 \rangle = K_0^2 \quad \lim_{\omega \rightarrow 0} \langle u^2 \rangle = K_0^2 \left(1 + \frac{\alpha^2}{2\bar{r}^2} \right)$$

O primeiro resultado é compatível com o fato de que, se a intensidade da oscilação for a zero, então não há efeito sobre a solução logística já conhecida e a população vai a um ponto fixo estável onde $u = K_0$. Da mesma forma, se a oscilação for muito rápida ($\omega \rightarrow \infty$), não há tempo para que a dinâmica populacional de fato aconteça e a oscilação não tem efeito sobre a solução.

O último resultado é interessante, pois se $\omega = 0$, não temos oscilação e $r(t) = \bar{r} - \alpha$, ou seja, se $\bar{r} - \alpha > 0$, a solução vai ao ponto fixo estável $u = K_0(1 - \frac{\alpha}{\bar{r}})$, porém, se $\bar{r} - \alpha < 0$, a

solução vai a zero. No caso em estudo, $\omega \rightarrow 0$ significa que temos pequenas oscilações com período muito longo, o que permite que a dinâmica aconteça com r constante "efetivo" para cada instante de tempo, porém a capacidade de suporte da espécie oscila, portanto, o que vemos é uma oscilação na população devido à oscilação da capacidade de suporte máxima do ambiente.

Na Fig. 2.5 temos uma comparação entre as diferentes ordens de aproximação pelo método perturbativo e os valores obtidos numericamente para os máximos e mínimos de $u(t)$ como função da intensidade de oscilação α . Reiteramos que, mesmo para valores de $\alpha > \bar{r}$ a aproximação ainda é relativamente boa, pois $\frac{\alpha}{\sqrt{\bar{r}^2 + \omega^2}} < 1$.

Outra aproximação interessante que podemos fazer utiliza-se da solução integral da equação, Eq. 2.3.16. Nesse caso, quando ω oscila de maneira não muito rápida e $\alpha \gg \bar{r}$, podemos utilizar a Aproximação de Fase Estacionária (Ref. [3]) para obter um comportamento aproximado da solução e determinar seus valores máximos e mínimos.

Seja a integral da Eq. 2.3.16, considerando α grande comparado com $\bar{r}$ a função $\exp\left\{\bar{r}t - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t)\right\} = \exp\{f(t)\}$ vai ser composta por vários picos individuais que podem ser aproximados através de uma função gaussiana. Ou seja, para cada máximo t' de $f(t)$, tal que $f'(t') = 0$, podemos fazer uma expansão em série de Taylor até segunda ordem,

$$\begin{aligned} \exp\{f(t)\} &\approx \exp\left\{f(t') + f'(t')(t - t') + \frac{1}{2}f''(t')(t - t')^2\right\} \\ \exp\left\{\bar{r}t - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t)\right\} &\approx \exp\left\{\bar{r}t_n + \frac{\alpha}{\omega} \sqrt{1 - \frac{\bar{r}^2}{\alpha^2}}\right\} \exp\left\{-\frac{1}{2}\alpha\omega \sqrt{1 - \frac{\bar{r}^2}{\alpha^2}}(t - t_n)^2\right\} \end{aligned} \quad (2.3.35)$$

onde $f'(t_n) = 0$, ou seja, $t_n = \frac{2\pi}{\omega}n - \frac{1}{\omega} \arccos\left(\frac{\bar{r}}{\alpha}\right)$ são os máximos da função.

Sendo $\sigma = \left(\sqrt{\alpha\omega \sqrt{1 - \frac{\bar{r}^2}{\alpha^2}}}\right)^{-1}$, a largura de cada pico será da ordem de 6σ , portanto, para α suficientemente grande, teremos que a distância entre dois picos será maior que a largura e portanto poderemos considerar cada pico como sendo isolado, assim, podemos alterar os intervalos de integração de $(0, t)$ para $(-\infty, \infty)$. Escrevemos a integral então como,

$$\int_0^t \exp\left\{\bar{r}t' - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t')\right\} dt' \approx \sum_n e^{\bar{r}t_n + \frac{\alpha}{\omega} \sqrt{1 - \frac{\bar{r}^2}{\alpha^2}}} \int_{-\infty}^{\infty} \exp\left\{-\frac{1}{2}\alpha\omega \sqrt{1 - \frac{\bar{r}^2}{\alpha^2}}(t' - t_n)^2\right\} dt' \quad (2.3.36)$$

onde a soma é feita sobre todos os t_n tais que $0 < t_n < t$ e $t > t_n^{\min} = \frac{2\pi}{\omega}n + \frac{1}{\omega} \arccos\left(\frac{\bar{r}}{\alpha}\right)$, o que equivale dizer que o pico está suficientemente longe de t para que possamos considerar a integral inteira. Se $t < t_n^{\min}$ para algum n , então t está sobre a gaussiana do n -ésimo máximo e, portanto, não podemos mudar o intervalo de integração superior para infinito. Sendo a integral da gaussiana,

$$\int_{-\infty}^{\infty} \exp\left\{-\frac{1}{2}\alpha\omega \sqrt{1 - \frac{\bar{r}^2}{\alpha^2}}(t' - t_n)^2\right\} dt = \frac{\sqrt{\pi}}{\sqrt{\frac{\alpha\omega}{2} \sqrt{1 - \frac{\bar{r}^2}{\alpha^2}}}}, \quad (2.3.37)$$

a aproximação para $y(t)$, para t grande é,

$$y(t) \approx e^{-\bar{r}t + \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t)} \left(\sum_n \frac{\sqrt{\pi} e^{\bar{r}t_n + \frac{\alpha}{\omega} \sqrt{1 - \frac{\bar{r}^2}{\alpha^2}}}}{K_0 \sqrt{\frac{\alpha\omega}{2} \sqrt{1 - \frac{\bar{r}^2}{\alpha^2}}}} + \frac{1}{K_0} \int_{-\infty}^b e^{-\frac{1}{2}\alpha\omega \sqrt{1 - \frac{\bar{r}^2}{\alpha^2}} (t' - t_n^{\max})^2} dt' \right), \quad (2.3.38)$$

onde $t_n^{\max}$ é o t_n mais próximo de t (maior ou menor) e $b = \infty$ se $t_n^{\min} < t$, e $b = t$ se $t < t_n^{\min}$, lembrando que $t_n^{\max} < t_n^{\min}$. Podemos nos perguntar então quais são os valores de máximos e mínimos de $y(t)$ e, equivalentemente, os valores máximos e mínimos de $u(t)$, pois $y(t) = \frac{1}{u(t)}$. Como a função integral $\int_0^t \exp\left\{\bar{r}t' - \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t')\right\} dt'$ é composta por diversos "patamares" quando α é grande, onde as regiões de maior crescimento entre os patamares estão próximas dos $t_n^{\max}$, podemos facilmente determinar os valores de t para os quais $y(t)$ é um máximo. Eles ocorrem quando t é um máximo de $\exp\left\{-\bar{r}t' + \frac{\alpha}{\omega} \sin(\omega t')\right\}$, ou seja, $t = t_n^{\min}$ e portanto, $t_n = t - \frac{2}{\omega} \arccos\left(\frac{\bar{r}}{\alpha}\right) - \frac{2\pi}{\omega} n$. Assim,

$$y_{\max} \approx e^{\frac{2\alpha}{\omega} \sqrt{1 - \frac{\bar{r}^2}{\alpha^2}} - \frac{2\bar{r}}{\omega} \arccos\left(\frac{\bar{r}}{\alpha}\right)} \frac{\sqrt{\pi}}{K_0 \sqrt{\frac{\alpha\omega}{2} \sqrt{1 - \frac{\bar{r}^2}{\alpha^2}}}} \sum_{n=0} e^{-\frac{2\pi}{\omega} \bar{r} n} \quad (2.3.39)$$

Ou seja, para $\frac{\alpha}{\bar{r}} \gg 1$, temos que $y_{\max} \propto \frac{\exp\left\{\frac{2\alpha}{\omega}\right\}}{\sqrt{\alpha\omega}}$ e portanto, $u_{\min} \propto \exp\left\{-\frac{2\alpha}{\omega}\right\} \sqrt{\alpha\omega}$.

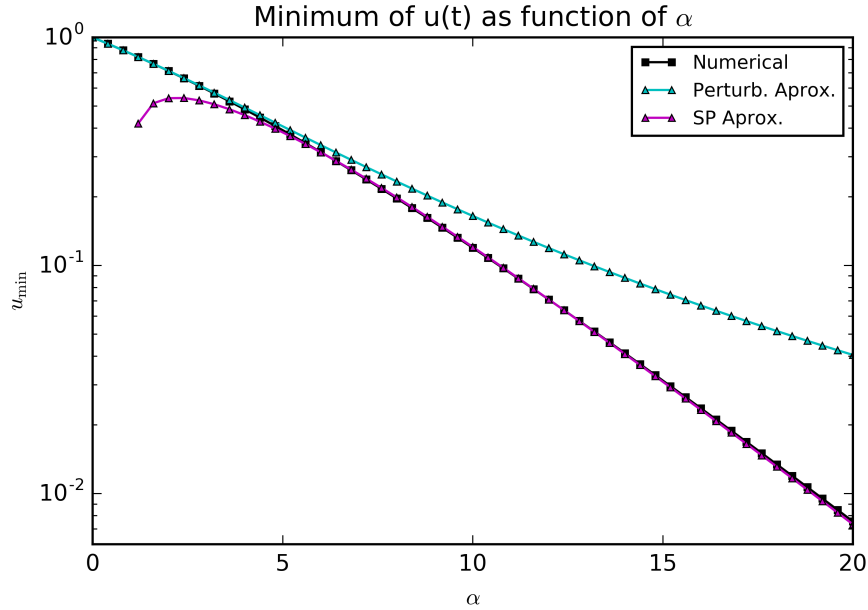


Figura 2.6: Comparação entre as aproximações e o valor mínimo obtido numericamente. Os parâmetros utilizados foram $\bar{r} = 1$, $K_0 = 1$ e $\omega = 2\pi$.

O gráfico da Fig. 2.6 compara os valores mínimos de $u(t)$ com o valor obtido através da solução numérica da equação diferencial. Como esperado, o método perturbativo (em terceira aproximação) é melhor para valores pequenos de α , enquanto que o método de aproximação de fase estacionária é melhor para valores grandes da intensidade de oscilação e diverge quando $\alpha \approx \bar{r}$.

Temos, portanto, que a população mínima decai exponencialmente com o aumento da

intensidade da oscilação e, dependendo do período, a população permanece próxima a esse mínimo por um tempo considerável, o que a torna suscetível a perturbações causadas por ruído demográfico, que podem levar a população à extinção. Em um trabalho futuro, iremos abordar com mais detalhes a influência do ruído demográfico em modelos como o que estamos estudando. Alguns trabalhos existem nesse sentido, entre eles podemos citar Ovaskainen e Meerson (Ref. [27]), que discutem modelos estocásticos para extinção de populações, e Nasell, I. (Ref. [24]) e Newman e Quince (Ref. [25]) que estudam estocasticidade no modelo de Verhulst.

Os gráficos das figuras 2.7 e 2.8 mostram os valores dos máximos e mínimos da solução numérica da EDO para diferentes valores de α e ω para $K_0 = 1$ e $\bar{r} = 1$. É possível notar que as curvas de nível (mesma amplitude) são aproximadamente hipérboles do tipo $\frac{\alpha}{\sqrt{\bar{r}^2 + \omega^2}} = C$, ou seja, a amplitude é uma função desse parâmetro, que no caso de $\alpha \gg \bar{r}$ se reduz a $\frac{\alpha}{\sqrt{\bar{r}^2 + \omega^2}} \approx \frac{\alpha}{\omega}$, como pudemos notar nas aproximações que realizamos.

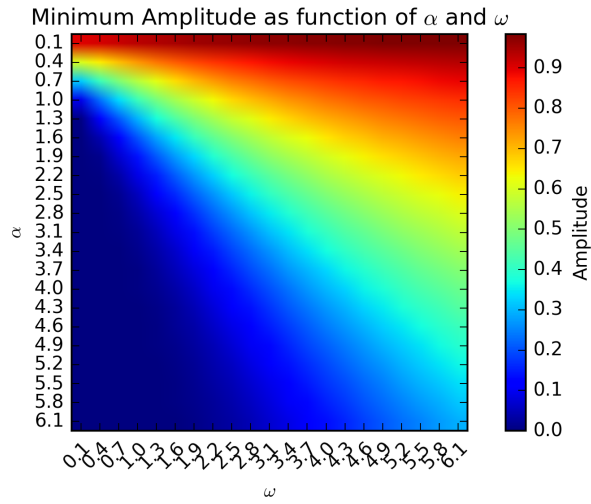


Figura 2.7: Mínimo de $u(t)$ no estado assintótico como função dos parâmetros α e ω para $\bar{r} = 1$ e $K = 1$.

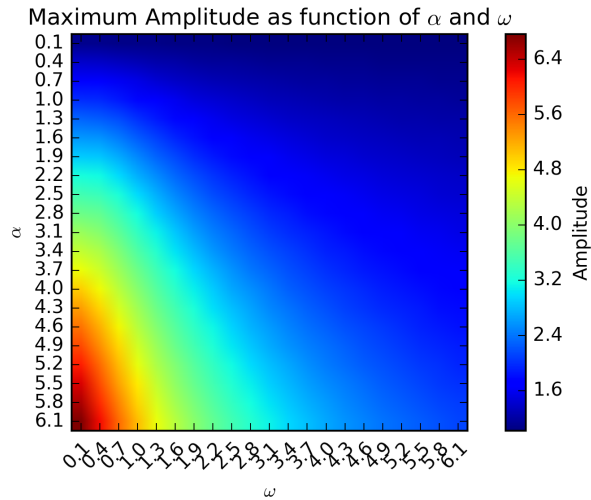


Figura 2.8: Máximo de $u(t)$ no estado assintótico como função dos parâmetros α e ω para $\bar{r} = 1$ e $K = 1$.

Capítulo 3

Modelos com Dinâmica Espacial

Até agora vimos apenas modelos de dinâmicas populacionais que não dependiam explicitamente de uma variável espacial. Esses modelos ecológicos são suficientemente descritivos quando a dinâmica espacial não é relevante para o estudo das populações, de forma que considera-se que as mesmas estejam espalhadas de maneira homogênea em todo o espaço ocupado.

Em muitos outros sistemas reais, entretanto, as populações ocupam o ambiente de maneira não-homogênea e muitas interações biológicas de interesse são decorrentes disso. Podemos citar, por exemplo, sistemas de predador-presa onde o habitat em que as populações vivem possuem uma zona de refúgio para a presa, ou então sistemas em que uma espécie exógena invade o ambiente de uma espécie nativa, o que pode fazer com que ela seja deslocada do espaço que ocupava anteriormente. Podemos citar também a formação de padrões de vegetação em regiões áridas e semi-áridas devido a interações de pequena e grande escala entre planta-planta e planta-água (Ref. [22]).

Torna-se necessário, então, estudar e descrever a forma como os indivíduos se espalham no espaço. Em um conjunto de células, bactérias, reagentes químicos, animais, entre outros, cada indivíduo geralmente se move pelo ambiente de maneira aleatória resultando em uma redistribuição espacial da população. Essa movimentação resulta em um efeito macroscópico e mais ou menos regular que podemos pensar como sendo um efeito de *difusão* da espécie.

Além disso, interações entre indivíduos ou entre o indivíduo e o ambiente podem levar à um modo preferencial de movimento, como no caso das correntes oceânicas ou de um rio que facilitam o movimento dos organismos em uma direção e dificultam na direção contrária, ou então a presença de montanhas ou regiões que inibem a ocupação de uma população.

Obter esse padrão macroscópico de movimento a partir do movimento de cada indivíduo da população, assim como a descrição do movimento de um gás ou líquido a partir do movimento de cada átomo ou partícula que o compõe, é uma tarefa muito complicada e trabalhosa e portanto é conveniente derivar um modelo contínuo para descrever o comportamento global em termos de parâmetros como densidade de e concentração indivíduos. O modelo mais simples para difusão pode ser deduzido mecanisticamente a partir do processo de um passeio aleatório, como feito por Cantrel & Cosner (Ref. [4]) e também por Murray (Ref. [23]), e nos leva a seguinte equação

$$\frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = D \nabla^2 u(t, x), \quad (3.0.1)$$

onde $u(t, x)$ corresponde a densidade de indivíduos no ponto x do espaço no instante t , uma aproximação razoável para população composta por uma quantidade grande de indivíduos sendo observados numa escala de tempo e espaço grande o suficiente, e D é uma constante denominada *taxa de difusão*.

A equação acima é uma equação de conservação que descreve apenas como a densidade de indivíduos varia devido à dispersão da população no ambiente. Para que possamos descrever a variação da população devido aos nascimentos, mortes e outras interações precisamos adicionar um termo de *Reação* que em geral depende da densidade local, da posição e do instante de tempo: $f(u, x, t)$. Dessa maneira, a equação se torna

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\nabla^2 u + f(u, x, t) \quad (3.0.2)$$

A equação acima pode ser ainda generalizada para os casos em que a difusividade não é mais uma constante, mas depende agora da posição. Esse tipo de difusividade aparece em vários sistemas biológicos principalmente na área de biomedicina e em situações em que o ambiente não é mais homogêneo. Nessas situações a equação se torna,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \nabla \cdot (D \cdot \nabla u) + f(u, x, t) \quad (3.0.3)$$

Nesse trabalho nos restringimos ao estudo de equações de *reação-difusão* em uma dimensão espacial, uma simplificação que permite a obtenção de resultados analíticos mais facilmente, mas que podem ser estendidos a um número maior de dimensões.

3.1 Fisher-Kolmogorov

Uma das equações mais importantes de reação-difusão na modelagem de populações é a Equação de Fisher-Kolmogorov, a qual foi sugerida por Fisher (1937) (Ref. [8]) como uma versão determinística de um modelo estocástico para distribuição espacial de um gene em uma população, e estudada de forma mais geral por Kolmogorov (1937) (Ref. [14]). Ela é também a extensão natural do modelo de crescimento logístico para uma população que se dispersa linearmente no espaço. Em uma dimensão,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ur \left(1 - \frac{u}{K}\right) \quad (3.1.1)$$

Essa equação, definida em toda a reta, possui solução do tipo onda viajante, o qual pode ser escrita como $u(x, t) = U(x - ct) = U(z)$, em que c é a velocidade de propagação da onda. Assumindo $c \geq 0$ a substituição de $U(z)$ na equação adimensionalizada resulta em

$$U'' + cU' + U(1 - U) = 0 \quad (3.1.2)$$

onde as linhas denotam derivação em relação a z . Tem-se então um problema de autovaleores para determinar para que valores de c existe uma solução não negativa de $U(z)$ que satisfaz, $\lim_{z \rightarrow \infty} U(z) = 0$ e $\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = 1$. Uma análise de estabilidade linear, como feita por Murray ([23], p. 441) mostra que $c \geq c_{min} = 2\sqrt{rD}$.

Kolmogorov (1937) demonstrou que a solução evolui para uma onda viajante de velocidade mínima se $u(x, 0)$ tem suporte compacto, ou seja, $u(x, 0) = u_0(x) \geq 0$, $u_0(x \leq x_1) = 1$, $u_0(x \geq x_2) = 0$ e $u_0(x)$ é contínua para $x_1 < x < x_2$. A velocidade

da onda depende criticamente do comportamento de $u_0(x \rightarrow \pm\infty)$ para outras condições iniciais.

Podemos também procurar soluções da Eq. 3.1.1 definindo o problema no intervalo $[0, L] \in \mathbb{R}$ que, com condições de Dirichlet, se escreve,

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ur \left(1 - \frac{u}{K}\right) \\ u(0, t) &= u(L, t) = 0 \\ u(x, 0) &= u_0(x) \geq 0\end{aligned}\tag{3.1.3}$$

o qual corresponde a uma região externa hostil que serve de sorvedouro da população. O problema pode também ser definido utilizando condições de Neumann, $u_x(0, t) = u_x(L, t) = 0$ que representam fronteiras reflexivas, de modo que a população nunca deixa o habitat. Outro tipo de condições de fronteira muito utilizado é o de Robin, no qual temos $\alpha u(x_d, t) = (1 - \alpha)u_x(x_d, t)$, onde $x_d = \{0, L\}$. A constante α pode ser interpretada como a preferência de um indivíduo de permanecer ou deixar o ambiente ao atingir a fronteira.

3.2 Linearização e Tamanho Crítico de Habitat

Técnicas de linearização são muito utilizadas em problemas não-lineares para estudar o comportamento de soluções próximas de uma região em que termos de ordem maior podem ser desprezados. No caso da Eq. 3.1.3, podemos linearizar o sistema em torno de $u \approx 0$, de forma que os termos de ordem u^2 podem ser negligenciados. Obtemos então o seguinte problema linearizado,

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ur \\ u(0, t) = u(L, t) = 0 \end{cases}\tag{3.2.1}$$

Essa Equação Diferencial Parcial é separável, o que significa que podemos procurar soluções da forma $u(x, t) = A(t)\psi(x)$. Portanto, a equação agora se escreve,

$$\begin{aligned}\psi(x) \frac{dA(t)}{dt} &= DA(t) \frac{d^2\psi(x)}{dx^2} + A(t)\psi(x)r \\ \frac{1}{A(t)} \frac{dA(t)}{dt} - r &= \frac{D}{\psi(x)} \frac{d^2\psi(x)}{dx^2} = \kappa\end{aligned}$$

O lado esquerdo da equação depende apenas da variável t , enquanto o lado direito depende apenas de x , assim, ambos os termos devem ser iguais a uma mesma constante, κ . Temos então um problema de autovalores e autofunções, em que precisamos determinar os valores de κ permitidos e as funções correspondentes. As soluções são qualitativamente diferentes caso $\kappa \geq 0$ ou $\kappa < 0$. No primeiro caso, escrevendo $\kappa = \lambda^2$ e substituindo na equação para $\psi(x)$ obtemos

$$\frac{\partial^2 \psi(x)}{\partial x^2} = \frac{\lambda^2}{D} \psi(x) \implies \psi(x) = \alpha \exp\left\{\frac{\lambda x}{\sqrt{D}}\right\} + \beta \exp\left\{-\frac{\lambda x}{\sqrt{D}}\right\}\tag{3.2.2}$$

As condições iniciais e de fronteira do problema, $u(0, t) = u(L, t) = 0$, nos levam a

$\psi(0) = \psi(L) = 0$. Substituindo na equação acima,

$$\begin{aligned}\psi(0) = 0 &\rightarrow \alpha + \beta = 0 \\ \psi(L) = 0 &\rightarrow \alpha \exp\left\{\frac{\lambda L}{\sqrt{D}}\right\} + \beta \exp\left\{-\frac{\lambda L}{\sqrt{D}}\right\} = 0\end{aligned}$$

A solução desse par de equações nos leva a $\lambda = 0$ e, portanto, $\psi(x) = 0$ que é uma solução trivial. Agora para o caso $\kappa < 0$ tomamos, de maneira similar ao caso anterior, $\kappa = -\lambda^2$. Substituindo,

$$\frac{\partial^2 \psi(x)}{\partial x^2} = -\frac{\lambda^2}{D} \psi(x) \implies \psi(x) = \alpha \sin\left(\frac{\lambda x}{\sqrt{D}}\right) + \beta \cos\left(\frac{\lambda x}{\sqrt{D}}\right) \quad (3.2.3)$$

Novamente, utilizando as condições iniciais e de fronteira,

$$\begin{aligned}\psi(0) = 0 &\rightarrow \beta = 0 \\ \psi(L) = 0 &\rightarrow \alpha \sin\left(\frac{\lambda L}{\sqrt{D}}\right) = 0\end{aligned}$$

A solução da equação $\alpha = 0$ nos leva novamente à solução trivial $\psi(x) = 0$. Resta então $\sin\left(\frac{\lambda L}{\sqrt{D}}\right) = 0$, ou seja, $\frac{\lambda L}{\sqrt{D}} = n\pi$, $n \in \mathbb{N}^+$ o que resulta no conjunto de autovalores e autofunções $\lambda_n = n\pi \frac{\sqrt{D}}{L}$, $\psi_n(x) = \alpha_n \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right)$.

Utilizando os λ_n possíveis encontrados, pode-se agora substituir κ para encontrar as funções $A(t)$ permitidas,

$$\frac{dA(t)}{dt} = \left(r - n^2 \pi^2 \frac{D}{L}\right) A(t) \implies A_n(t) = A_n(0) \exp\left\{\left(r - n^2 \pi^2 \frac{D}{L}\right) t\right\} \quad (3.2.4)$$

Como a equação diferencial é linear, a solução geral pode ser escrita como uma soma das autofunções encontradas, ou seja, para $n \in \mathbb{N}^+$

$$u(x, t) = \sum_{n=1}^{\infty} C_n \exp\left\{\left(r - n^2 \pi^2 \frac{D}{L}\right) t\right\} \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) \quad (3.2.5)$$

em que as constantes C_n são determinadas a partir da condição inicial $u(x, 0) = u_0(x)$.

É importante notar que, para cada valor de n , existe um valor crítico de L , $L_c^{(n)}$, tal que a autofunção $A_n(t)$ é crescente para $t \rightarrow \infty$ se $L > L_c^{(n)}$ e vai assintoticamente à zero se $L < L_c^{(n)}$. O valor crítico $L_c^{(n)}$ é dado por $r - n^2 \pi^2 \frac{D}{L^2} = 0$, ou seja, $L_c^{(n)} = n\pi \sqrt{\frac{D}{r}}$. Para que a solução geral não vá a zero assintoticamente quando $t \rightarrow \infty$, ao menos uma das autofunções $A_n(t)$ não pode ir à zero, dessa maneira, como $L_c^{(1)} < L_c^{(2)} < L_c^{(3)} < \dots$, o valor de L crítico para que a população persista no habitat é $L_c = L_c^{(1)} = \pi \sqrt{\frac{D}{r}}$.

3.3 Taxa de crescimento linear variando no tempo

Considere agora a seguinte Equação de Fisher-Kolomogorov modificada, em que a taxa de crescimento linear agora é explicitamente dependente do tempo, $r(t)$. Em uma dimensão,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u r(t) - \frac{u^2}{K} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u \left(r(t) - \frac{u}{K}\right) \quad (3.3.1)$$

com condições de contorno de Dirichlet, as quais são $u(0, t) = u(L, t) = 0$ e condição inicial $u(x, 0) = u_0(x)$. Essas condições de contorno representam a existência de um habitat de tamanho L no qual a população pode existir, porém a região externa é altamente hostil, de forma que indivíduos que cruzam as bordas são imediatamente mortos.

É de interesse estudar o comportamento da solução dessa EDP em relação ao tamanho do habitat L , em particular, determinar o tamanho crítico L_c a partir do qual a espécie é capaz de permanecer no ambiente. Para tratar desse problema, precisamos estudar o comportamento da solução quando a população é muito baixa, próxima de zero, pois esse é o instante crucial que determina se a população é extinta ou não. Assim, se $u \rightarrow 0$, podemos desprezar termos de ordem u^2 da equação, o que resulta em uma equação linearizada,

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u r(t) \\ u(0, t) = u(L, t) = 0 \quad u(x, 0) = \epsilon \sin\left(\frac{\pi}{L}x\right) > 0 \end{cases} \quad (3.3.2)$$

Essa equação é separável, de forma que podemos escrever $u(x, t) = X(x)T(t)$, $\frac{\partial u}{\partial t} = X \frac{dT}{dt}$ e $\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = \frac{d^2 X}{dx^2} T$. Portanto, a equação se escreve,

$$X \frac{dT}{dt} = D \frac{d^2 X}{dx^2} T + X T r(t) \implies \frac{1}{T} \frac{dT}{dt} - r(t) = D \frac{d^2 X}{dx^2} \frac{1}{X} \quad (3.3.3)$$

A igualdade é válida para quaisquer valores de x e t , portanto, como um lado da igualdade só depende de t e o outro depende apenas de x , então ambos os termos são iguais a uma constante, κ . A princípio κ pode ser negativo, positivo ou zero, porém o único caso em que temos uma solução não nula que satisfaz as condições de contorno da equação é quando $\kappa < 0$. Definindo $\kappa = -\lambda^2$,

$$\frac{d^2 X}{dx^2} = -\frac{\lambda^2}{D} X \implies X(x) = A \sin\left(\frac{\lambda x}{\sqrt{D}}\right) + B \cos\left(\frac{\lambda x}{\sqrt{D}}\right) \quad (3.3.4)$$

Substituindo nas condições de fronteira,

$$\begin{cases} u(0, t) = X(0)T(t) = 0 \implies X(0) = 0 = B \\ u(L, t) = X(L)T(t) = 0 \implies X(L) = A \sin\left(\frac{\lambda L}{\sqrt{D}}\right) = 0 \end{cases} \quad (3.3.5)$$

Caso $A = 0$, temos uma solução trivial $u(x, t) = 0$, portanto tomamos $A \neq 0$ e assim a segunda equação define uma família de autovalores e autofunções: $\lambda_n = n\pi \frac{\sqrt{D}}{L}$; $X_n(x) = A_n \sin\left(\frac{n\pi}{L}x\right)$

Substituindo agora λ_n na equação para $T(t)$,

$$\frac{1}{T} \frac{dT}{dt} - r(t) = -n^2 \pi^2 \frac{D}{L^2} \implies \frac{1}{T} dT = -n^2 \pi^2 \frac{D}{L^2} + r(t) dt \quad (3.3.6)$$

Integrando ambos os lados,

$$\ln T = \int_0^t -\frac{n^2 \pi^2 D}{L^2} + r(t') dt' + c \quad (3.3.7)$$

$$T_n(t) = T_n(0) \exp \left\{ \int_0^t -\frac{n^2 \pi^2 D}{L^2} + r(t') dt' \right\} \quad (3.3.8)$$

A persistência da espécie no habitat depende, então, da exponencial acima. Para que a espécie persista, ao menos uma das funções $T_n(t)$ não pode ir a zero quando $t \rightarrow \infty$. Como $T_n(t) \propto \exp \left\{ -\frac{n^2 \pi^2 D}{L^2} t \right\} \exp \left\{ \int_0^t r(t') dt' \right\}$, então o comportamento das funções tende a $T_1 > T_2 > T_3 \dots$ e portanto, basta analisar $T_1(t)$, pois se T_1 vai a zero, as demais funções também vão a zero, enquanto que T_1 não ir a zero é condição suficiente para que a espécie sobreviva.

Consideremos primeiramente o caso em que $r(t) = r$ constante, da equação acima,

$$T_1(t) \propto \exp \left\{ \left(-\frac{\pi^2 D}{L^2} + r \right) t \right\}$$

Se $-\frac{\pi^2 D}{L^2} + r > 0$, então a população cresce exponencialmente, se $-\frac{\pi^2 D}{L^2} + r < 0$, a população decresce exponencialmente e vai a zero. O caso crítico, então, acontece quando $-\frac{\pi^2 D}{L_c^2} + r = 0$, o que corresponde a um tamanho crítico de patch $L_c = \pi \sqrt{\frac{D}{r}}$ como obtido anteriormente.

Consideremos agora o caso em que $r(t)$ é uma função periódica, limitada e bem comportada, de período T e, portanto, podemos usar a seguinte relação,

$$\int_0^t r(t') dt' = g(t) + \bar{r}t - g(0) \quad (3.3.9)$$

onde $g(t)$ é uma função periódica de período T e $\bar{r}$ é o valor médio de $r(t)$ num período, definido como $\bar{r} = \frac{1}{T} \int_0^T r(t) dt$. Como $r(t)$ é limitada, a integral 3.3.9 é limitada em todo o intervalo $[0, T]$, de forma que $g(t)$ é também limitada.

Utilizando essa propriedade, obtêm-se que,

$$T_1(t) \propto \exp \left\{ \left(-\frac{\pi^2 D}{L^2} + \bar{r} \right) t + g(t) - g(0) \right\} \quad (3.3.10)$$

Sendo $g(t)$ limitada, o termo que determina o comportamento da solução (crescimento ou decrescimento) para $t \rightarrow \infty$ é $\left(-\frac{\pi^2 D}{L^2} + \bar{r} \right) t$. Assim, o valor crítico de L é dado por $L_c = \pi \sqrt{\frac{D}{\bar{r}}}$, ou seja, se $L > L_c$ a população permanece no habitat, se $L < L_c$ a população decresce e é extinta.

Capítulo 4

Método Variacional

4.1 Métodos de Aproximação: Método Variacional

De maneira geral, é difícil encontrar soluções analíticas para Equações Diferenciais Parciais não-lineares, porém, devido a sua grande presença e utilidade em problemas físicos e matemáticos das mais variadas gamas e áreas, como por exemplo espalhamento em mecânica quântica e termodinâmica, diversos métodos de aproximação e estudo de soluções foram desenvolvidos.

O uso e eficiência de um ou outro método de aproximação depende especialmente dos detalhes do problema que está sendo abordado. Em particular, para modelos biológicos que utilizam de equações do tipo Reação-Difusão alguns métodos estão disponíveis, como o MOT que baseia-se no tempo médio de ocupação e é utilizado para o estudo de populações transitando entre diferentes patches.

Entre essas técnicas, temos os chamados *Métodos de Aproximação Variacional* os quais são amplamente usados em mecânica clássica e quântica e usualmente partem de um princípio variacional lagrangiano. Na dinâmica de populações, que utiliza de equações de reação-difusão que em geral não podem ser obtidas a partir de uma formulação lagrangiana, esse tipo de método raramente é utilizado, porém, em casos dissipativos como o que trataremos, é possível obter uma aproximação variacional a partir de uma formulação baseada no princípio de D'Alembert.

Neste trabalho, utilizaremos de um método variacional aplicado para equações não-lineares em sistemas dissipativos, assim como feito por D. J. Kaup e B. A. Malomed (Ref. [13]). Consideremos a equação de reação-difusão em uma dimensão:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - f(u, t) \quad (4.1.1)$$

Seguindo os passos do artigo, podemos definir o seguinte operador variacional,

$$E(u) = \frac{\partial u}{\partial t} - D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u, t) \quad (4.1.2)$$

Utilizando um campo auxiliar ϕ podemos escrever a Lagrangiana, $\mathcal{L} = \phi \cdot E(u)$ ao qual definimos a ação

$$S = \int dt \int_v \mathcal{L} \, dx = \int dt \int_v \phi \cdot E(u) \, dx \quad (4.1.3)$$

Variando a ação sobre ϕ e u , obtemos:

$$\begin{aligned}\delta S &= \int dt \int_v dx \left[\delta\phi \left(\frac{\partial u}{\partial t} - D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u, t) \right) + \phi \left(\frac{\partial \delta u}{\partial t} - D \frac{\partial^2 \delta u}{\partial x^2} + \frac{\partial f(u, t)}{\partial u} \delta u \right) \right] \\ &= \int dt \int_v dx \left[\delta\phi \left(\frac{\partial u}{\partial t} - D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u, t) \right) - \delta u \left(\frac{\partial \phi}{\partial t} + D \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + \frac{\partial f(u, t)}{\partial u} \phi \right) \right]\end{aligned}\quad (4.1.4)$$

Em que integramos por partes e utilizamos o fato de que a variação é nula nas bordas. Como as variações são independentes, S será um extremo quando as seguintes equações são satisfeitas,

$$\frac{\partial u}{\partial t} - D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u, t) = 0 \quad (4.1.5)$$

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} + D \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + \frac{\partial f(u, t)}{\partial u} \phi = 0 \quad (4.1.6)$$

A equação para $\phi(t, x)$ é similar a equação para uma primeira perturbação de $u(t, x)$ de forma que podemos interpretá-lo dessa forma. A aplicação do método variacional para $u(t, x)$, portanto, nos dará equações de movimento as quais foram extremizadas sobre pequenas perturbações.

O método de aproximação variacional consiste em dar um conjunto de soluções "intuídas" (um *ansatz*) as quais dependem de parâmetros os quais podemos variar. Devido a interpretação acima de ϕ é interessante utilizar o mesmo conjunto de funções para ambos os campos. Considere então um *ansatz* da forma

$$\begin{aligned}\tilde{u}(t, x) &= \sum_n A_n(t) \cdot g_n(t, x), \\ \tilde{\phi}(t, x) &= \sum_n B_n(t) \cdot g_n(t, x),\end{aligned}\quad (4.1.7)$$

em que $A_n(t)$ e $B_n(t)$ são funções que iremos variar e $g_n(t, x)$ são nossas funções testes fixadas.

Temos então as variações,

$$\begin{aligned}\delta u &= \sum_n \frac{\partial u}{\partial A_n} \delta A_n = \sum_n \delta A_n g_n(t, x) \\ \delta \phi &= \sum_n \frac{\partial \phi}{\partial B_n} \delta B_n = \sum_n \delta B_n g_n(t, x)\end{aligned}\quad (4.1.8)$$

Substituindo na variação da ação, obtemos:

$$\delta S = \int dt \int_v dx \left[\delta B_n g_n(t, x) \left(\frac{\partial \tilde{u}}{\partial t} - D \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial x^2} + f(\tilde{u}, t) \right) - \delta A_n g_n(t, x) \left(\frac{\partial \tilde{\phi}}{\partial t} + D \frac{\partial^2 \tilde{\phi}}{\partial x^2} + \frac{\partial f(\tilde{u}, t)}{\partial \tilde{u}} \tilde{\phi} \right) \right] \quad (4.1.9)$$

Como as variações δA_n e δB_n são todas independentes, então, para que S seja um

extremo, precisamos que

$$\begin{aligned}\delta B_n \int_v g_n(t, x) \left(\frac{\partial \tilde{u}}{\partial t} - D \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial x^2} + f(\tilde{u}, t) \right) dx &= 0 \\ \delta A_n \int_v g_n(t, x) \left(\frac{\partial \tilde{\phi}}{\partial t} + D \frac{\partial^2 \tilde{\phi}}{\partial x^2} + \frac{\partial f(\tilde{u}, t)}{\partial \tilde{u}} \tilde{\phi} \right) dx &= 0\end{aligned}\tag{4.1.10}$$

sejam satisfeitas para todo n , já que nesse caso, como $\tilde{u}$ não é uma solução exata, os termos entre parênteses não são necessariamente zero. A partir das equações acima, obtemos equações diferenciais as quais devem ser resolvidas para obter as funções parâmetro $A_n(t)$ e $B_n(t)$ e assim obter a solução aproximada $\tilde{u}(t, x)$. Para esse tipo de *ansatz* que utilizamos, as equações para os A_n não dependerão de ϕ e B_n de maneira que não necessitaremos resolver as equações para ϕ .

4.2 Aplicações: Fisher-Kolmogorov

Começamos aplicando o método de aproximação variacional ao problema de Fisher - Kolmogorov em um habitat de tamanho L . Considere novamente a Equação de Fisher-Kolmogorov com condições de fronteira de Dirichlet

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ur \left(1 - \frac{u}{K} \right) \\ u(0, t) &= u(L, t) = 0 \\ u(0, t) &= u_0(x)\end{aligned}\tag{4.2.1}$$

Utilizando um *ansatz* da forma $u(x, t) = A(t) \sin\left(\frac{\pi x}{L}\right)$, sendo $A(t)$ o parâmetro variacional que iremos perturbar. Temos então o diferencial,

$$\delta u = \sin\left(\frac{\pi x}{L}\right) \delta A.\tag{4.2.2}$$

Sendo nosso operador variacional, $E(u) = \frac{\partial u}{\partial t} - D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - ur \left(1 - \frac{u}{K} \right)$, obtemos,

$$\begin{aligned}0 &= \int_0^L \delta A \frac{\partial u}{\partial A} E(u) dx \\ 0 &= \int_0^L \delta A \sin^2\left(\frac{\pi x}{L}\right) \left[A' + DA \frac{\pi^2}{L^2} - Ar \left\{ 1 - \frac{1}{K} A \sin\left(\frac{\pi x}{L}\right) \right\} \right] \\ 0 &= \frac{L}{2} \left(A' + DA \frac{\pi^2}{L^2} - Ar \right) + \frac{A^2 r}{K} \frac{4L}{3\pi}\end{aligned}\tag{4.2.3}$$

O que resulta na EDO para $A(t)$,

$$\frac{dA}{dt} = A \left(r - D \frac{\pi^2}{L^2} - \frac{Ar}{K} \frac{8}{3\pi} \right)\tag{4.2.4}$$

que é muito similar ao modelo de crescimento logístico sem espaço. Essa EDO também possui dois pontos fixos, $A_1 = 0$ e $A_2 = \frac{3\pi K}{8r} \left(r - D \frac{\pi^2}{L^2} \right)$, que só é positivo se $L > L_c = \pi \sqrt{\frac{D}{r}}$. Se $L < L_c$ o primeiro ponto fixo, $A_1 = 0$, é estável, enquanto que se $L > L_c$, $A_1 = 0$ se torna instável e A_2 é positivo e estável. O valor crítico L_c para o tamanho do

habitat para que a população possa persistir no ambiente é equivalente ao obtido através do método de linearização na seção 3.2.

É importante notar que, no limite em que L vai a infinito, a densidade máxima da solução $u(x, t)$, definida como $\max_{0 \leq x \leq L} \left\{ \lim_{t \rightarrow \infty} u(x, t) \right\}$ vai a K , enquanto que a densidade máxima da primeira aproximação utilizando o método variacional é

$$\max_{0 \leq x \leq L} \left\{ \lim_{t \rightarrow \infty} A(t) \sin \left(\frac{\pi x}{L} \right) \right\} = A_2 = \frac{3\pi}{8} K \quad (4.2.5)$$

Isso se deve ao fato de que a primeira aproximação utilizada aqui é mais precisa quando o tamanho do *patch* é próximo do tamanho crítico $L \approx L_C$ e portanto, para valores maiores de L ordens maiores de aproximação devem ser utilizadas.

Utilizando agora um *ansatz* da forma

$$u(x, t) = A(t) \sin \left(\frac{\pi x}{L} \right) + B(t) \sin \left(\frac{2\pi x}{L} \right) \quad (4.2.6)$$

Substituindo e calculando as integrais obtemos o seguinte sistema de equações acopladas:

$$\begin{cases} A' + DA \frac{\pi^2}{L^2} - Ar + \frac{A^2 r}{K} \frac{8}{3\pi} + \frac{32}{15\pi} \frac{B^2 r}{K} = 0 \\ B' + 4DB \frac{\pi^2}{L^2} - Br + \frac{64}{15\pi} \frac{ABr}{K} = 0 \end{cases} \quad (4.2.7)$$

Os pontos fixos, onde $A' = B' = 0$, são: (i) $A = 0, B = 0$; (ii) $A = \frac{3K\pi}{8r} \left(r - D \frac{\pi^2}{L^2} \right)$, $B = 0$; e (iii) $A = \frac{15\pi K}{64r} \left(r - 4D \frac{\pi^2}{L^2} \right)$, $B = \frac{15\pi K}{64r} \sqrt{3r^2 - 48D^2 \frac{\pi^4}{L^4}}$, que existe apenas se $L^2 \geq 4\pi^2 \frac{D}{r}$. Novamente, se $L < L_C^{(1)} = \pi \sqrt{\frac{D}{r}}$ o primeiro ponto é estável e o segundo não está no primeiro quadrante, de modo que a solução $u(x, t)$ vai a zero. Se $L_C^{(1)} < L < L_C^{(2)} = 2\pi \sqrt{\frac{D}{r}}$, o primeiro ponto se torna um ponto de sela instável, enquanto que o segundo se torna um ponto estável para o qual o sistema tende sob pequenas perturbações. Se $L > L_C^{(2)}$ o segundo ponto continua sendo estável e o terceiro ponto aparece, sendo um ponto de sela, de forma que o sistema sempre tende ao ponto (ii) sob pequenas perturbações.

Vê-se então que o termo $B(t) \sin \left(\frac{2\pi x}{L} \right)$ é desnecessário para estudar o limite em que $t \rightarrow \infty$, já que ele vai a zero. Isso se deve ao fato de que todos os termos do tipo $\sin \left(\frac{2k\pi x}{L} \right)$ quebram a simetria do sistema em torno do ponto $x = L/2$ e portanto acabam sendo eliminados quando $t \rightarrow \infty$.

Considere agora um *ansatz* da forma

$$u(x, t) = \sum_{k=0}^{\infty} A_{2k+1}(t) \cdot \sin \left(\frac{[2k+1]\pi x}{L} \right) \quad (4.2.8)$$

onde apenas os termos de ordem ímpar da expansão em senos são considerados. Devido à forma da EDP, a utilização do método variacional resulta em um sistema de equações

diferenciais ordinárias da forma,

$$\left\{ \begin{array}{l} A_1' - A_1 \left(r - D \frac{\pi^2}{L^2} \right) + A_1^2 \frac{8r}{3K\pi} + f_1(\mathbf{A}_{2\mathbf{k}+1}) = 0 \\ A_3' - A_3 \left(r - 9D \frac{\pi^2}{L^2} \right) + A_3^2 \frac{8r}{9K\pi} + f_3(\mathbf{A}_{2\mathbf{k}+1}) = 0 \\ \dots \\ A_{2n+1}' - A_{2n+1} \left(r - [2n+1]^2 D \frac{\pi^2}{L^2} \right) + A_{2n+1}^2 \frac{8r}{(2n+1) \cdot 3K\pi} + f_{2n+1}(\mathbf{A}_{2\mathbf{k}+1}) = 0 \end{array} \right. \quad (4.2.9)$$

onde as funções $f_{2k+1}(\mathbf{A})$ não possuem termos independentes dos parâmetros, ou seja, $f_{2k+1}(\mathbf{0}) = 0$. Dessa forma, um dos pontos fixos do sistema é $A_1 = A_3 = A_5 = \dots = A_{2n+1} = 0$ e que é estável se $L < L_C^{(1)}$. Outros pontos fixos do sistema vão aparecendo e se tornando relevantes conforme L vai crescendo e passando os valores críticos $L_C^{(n)}$. Assim, quando $L \rightarrow \infty$, mais e mais termos devem ser adicionados ao *ansatz* para se obter uma boa aproximação utilizando o método variacional.

O gráfico da Fig. 4.1 compara a densidade máxima obtida através da solução numérica com a densidade máxima obtida através do método variacional para as aproximações utilizando $A(t) \sin\left(\frac{\pi x}{L}\right)$ e $A(t) \sin\left(\frac{\pi x}{L}\right) + B(t) \sin\left(\frac{3\pi x}{L}\right)$. O Tamanho crítico de patch para o qual a população é capaz de persistir no ambiente está marcado por L_c e coincide com o valor obtido através da linearização e do método variacional.

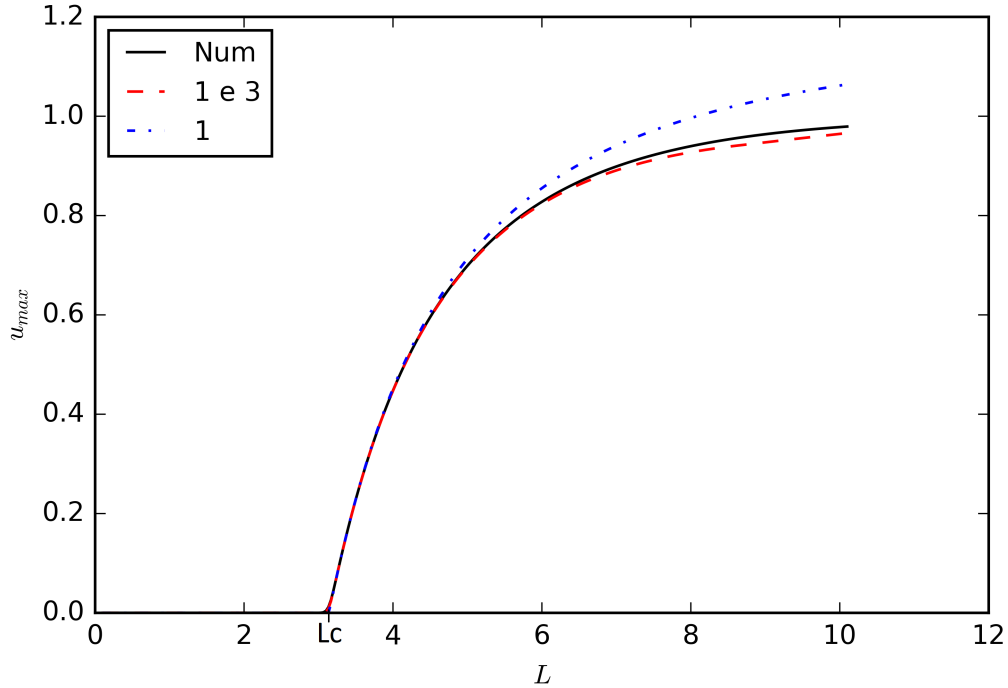


Figura 4.1: Densidade máxima da solução $u(t,x)$ como função do tamanho do patch. $K = 1$, $D = 1$ e $r = 1$. Note que a primeira aproximação é boa para $L \approx L_c$. Para $L \gg L_c$ mais termos devem ser adicionados ao *ansatz* para que a aproximação variacional seja capaz de aproximar adequadamente a solução da equação.

4.3 Modelo de crescimento não-autônomo

Podemos aplicar também o método de aproximação variacional para o problema de crescimento linear que depende explicitamente do tempo, de forma que a EDP não é autônoma e $r(t)$ é uma função periódica, e que é dado pelas equações,

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u \left(r(t) - \frac{u}{K} \right) \\ u(0, t) = u(L, t) = 0 \quad u(x, 0) = u_0(x) \end{cases} \quad (4.3.1)$$

Utilizando novamente o *ansatz* da forma $u(t, x) = A(t) \sin\left(\frac{\pi x}{L}\right)$ com $A(t)$ sendo o parâmetro variacional que iremos perturbar, chegamos em,

$$\begin{aligned} 0 &= \int_0^L \frac{\partial u}{\partial A} E(u) dx \\ 0 &= \int_0^L \sin^2\left(\frac{\pi x}{L}\right) \left[A' + DA \frac{\pi^2}{L^2} - A \left\{ r(t) - \frac{1}{K} A \sin\left(\frac{\pi x}{L}\right) \right\} \right] dx \\ 0 &= \frac{L}{2} \left(A' + DA \frac{\pi^2}{L^2} - Ar(t) \right) + \frac{A^2}{K} \frac{4L}{3\pi} \end{aligned} \quad (4.3.2)$$

O que resulta na seguinte EDO para $A(t)$:

$$\frac{dA}{dt} = A \left(r(t) - D \frac{\pi^2}{L^2} \right) - A^2 \frac{8}{3\pi K} \quad (4.3.3)$$

Essa equação é equivalente a Eq. 2.3.3 fazendo $\tilde{r}(t) = r(t) - D \frac{\pi^2}{L^2}$ e $\tilde{K} = \frac{3\pi K}{8}$, portanto, muitos dos resultados obtidos anteriormente, principalmente em relação às aproximações, podem ser utilizados nesse caso. Veja que, um resultado interessante que obtemos anteriormente é que, se $\tilde{r} - D \frac{\pi^2}{L^2} \leq 0$ então $\lim_{t \rightarrow \infty} A(t) = 0$, ou seja, o tamanho crítico de patch para que a população não vá a zero quando t vai a infinito é $L_c = \pi \sqrt{\frac{D}{\tilde{r}}}$ como já vimos.

Utilizando agora um *ansatz* da forma

$$u(x, t) = A(t) \sin\left(\frac{\pi x}{L}\right) + B(t) \sin\left(\frac{2\pi x}{L}\right) \quad (4.3.4)$$

Substituindo e calculando as integrais obtemos o seguinte sistema de equações acopladas:

$$\begin{cases} A' + DA \frac{\pi^2}{L^2} - Ar(t) + \frac{A^2}{K} \frac{8}{3\pi} + \frac{32}{15\pi} \frac{B^2}{K} = 0 \\ B' + 4DB \frac{\pi^2}{L^2} - Br(t) + \frac{64}{15\pi} \frac{AB}{K} = 0 \end{cases} \quad (4.3.5)$$

Como esse sistema não é autônomo, não é trivial dizer o que acontece com a solução do mesmo. A primeira coisa que podemos ver é que $A = B = 0$ é um *ponto fixo* desse sistema assim como anteriormente, já que não existe dinâmica. Podemos analisar a estabilidade linear desse ponto considerando uma pequena perturbação dos parâmetros $A(0) = \epsilon_1 \ll 1$

e $B(0) = \epsilon_2 \ll 1$. Nesse caso, as equações ficam,

$$\begin{cases} \epsilon'_1 = \epsilon_1 \left(r(t) - D \frac{\pi^2}{L^2} \right) \\ \epsilon'_2 = \epsilon_2 \left(r(t) - 4D \frac{\pi^2}{L^2} \right) \end{cases} \quad (4.3.6)$$

As soluções para esse sistema são $\epsilon_1(t) = C_1 \exp\left\{\int_0^t r(t') - D \frac{\pi^2}{L^2} dt'\right\}$ para ϵ_1 e $\epsilon_2(t) = C_2 \exp\left\{\int_0^t r(t') - 4D \frac{\pi^2}{L^2} dt'\right\}$, portanto, $A = B = 0$ é estável se $L < \pi\sqrt{\frac{D}{\bar{r}}}$ e instável caso contrário, como vimos anteriormente.

Nesse caso, para um $r(t)$ qualquer, não é necessariamente verdade que $B(t)$ vai a zero para $t \rightarrow \infty$ como no caso de r constante, porém, para o caso que queremos estudar, em que $r(t) = \bar{r} - \alpha \cos \omega t$, é possível usar o seguinte truque. Como $r''(t) = -\omega^2(r - \bar{r})$ depende de $r(t)$, podemos definir as novas variáveis $\beta = r(t)$ e $\gamma = \beta' = -\omega^2(\beta - \bar{r})$, de forma que obtemos um sistema autônomo de quatro equações e quatro incógnitas:

$$\begin{cases} A' + DA \frac{\pi^2}{L^2} - A\beta + \frac{A^2}{K} \frac{8}{3\pi} + \frac{32}{15\pi} \frac{B^2}{K} = 0 \\ B' + 4DB \frac{\pi^2}{L^2} - B\beta + \frac{64}{15\pi} \frac{AB}{K} = 0 \\ \beta' = \gamma \\ \gamma' = -\omega^2(\beta - \bar{r}) \end{cases} \quad (4.3.7)$$

Os *pontos fixos* desse sistema são dados por $\gamma = 0$, $\beta = \bar{r}$ com A e B obtidos como em 4.2.7 (tomando $r = \bar{r}$). A matriz de comunidade, que determina a estabilidade linear dos pontos fixos, é

$$A = \begin{pmatrix} \bar{r} - D \frac{\pi^2}{L^2} - \frac{16A}{3\pi K} & -\frac{64B}{15\pi K} & -A & 0 \\ -\frac{64B}{15\pi K} & \bar{r} - 4D \frac{\pi^2}{L^2} - \frac{64A}{15\pi K} & -B & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & -\omega^2 & 0 \end{pmatrix} \quad (4.3.8)$$

Os autovalores são obtidos através da equação $\det(A - \lambda I) = 0$. Denominando $A_{2 \times 2}$ a submatriz de comunidade correspondente aos elementos A_{11} , A_{12} , A_{21} e A_{22} , equivalente a matriz de comunidade do caso de r constante, obtemos a equação

$$-\omega^2 \det(A_{2 \times 2} - \lambda I) - \lambda^2 \det(A_{2 \times 2} - \lambda I) = (-\omega^2 - \lambda^2) \cdot \det(A_{2 \times 2} - \lambda I) = 0 \quad (4.3.9)$$

Ou seja, obtemos dois autovalores imaginários $\lambda_{1,2} = \pm i\omega$, correspondentes a oscilação forçada por $r(t)$ e outros dois autovalores correspondentes aos pontos fixos do caso em que $r(t) = \bar{r}$. Dessa forma, ao menos para pequenas oscilações, podemos ver que o sistema tende a oscilar em torno dos pontos fixos do caso de r constante. Assim, para o caso em que $r(t) = \bar{r} - \alpha \cos \omega t$, todos os termos de ordem par da aproximação são desnecessários como vimos na seção anterior.

Podemos agora resolver a Eq. 4.3.1 numericamente e comparar com os resultados obtidos através do método variacional. A Fig. 4.2 compara a solução numérica com as soluções utilizando o método variacional, truncando a expansão em senos para $n = 1$ e $n = \{1, 3\}$. Nota-se como a primeira solução deixa de ser uma solução quantitativamente boa para $L \gg L_C$. Podemos notar que as diferenças são mais pronunciadas nos pontos

em que $x = L/2$, $x = L/3$ e $x = L/6$ (e pontos simétricos em relação ao centro do patch), correspondentes aos máximos e mínimos das funções seno utilizadas no *ansatz*.

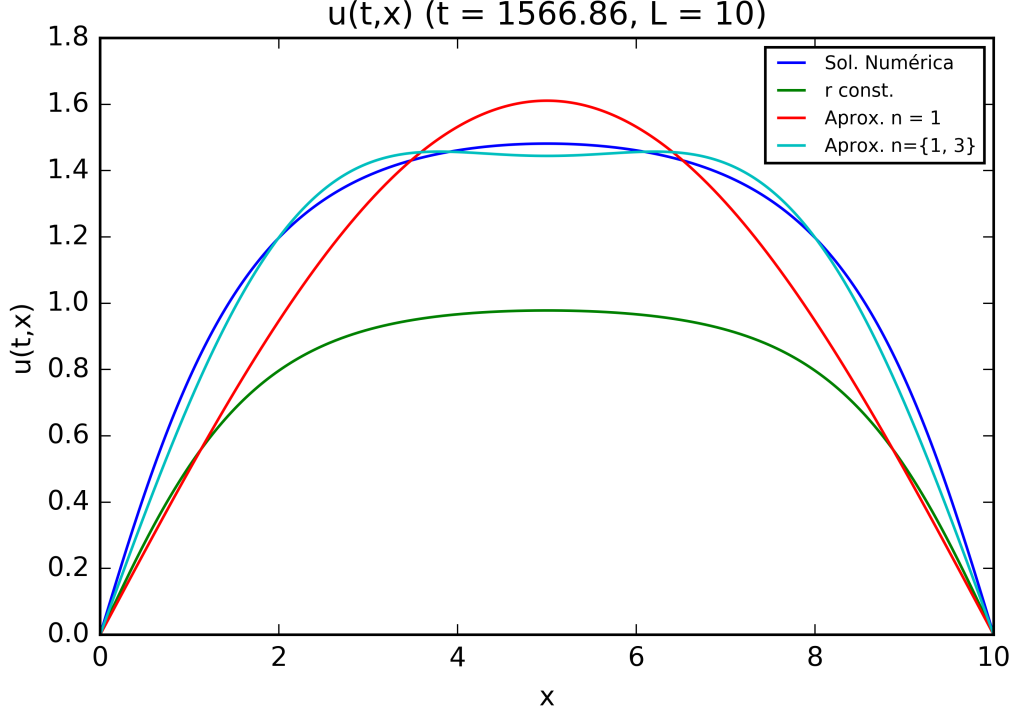


Figura 4.2: Comparação entre a solução numérica, aproximação variacional e solução numérica para r constante (verde). Os parâmetros utilizados foram $D = \bar{r} = \alpha = \omega = 1$, $L = 10$, $K = 10$.

Também podemos fazer gráficos de como a solução $u(t, x)$ se comporta como função do tamanho do habitat, L . A Fig. 4.3 compara a solução numérica com as soluções obtidas pelo método variacional, e a solução com r constante, para diferentes posições x do habitat. Podemos ver que o método de aproximação variacional replica bem as propriedades qualitativas da solução e torna-se uma aproximação cada vez melhor quanto maior o número de termos utilizados no *ansatz*.

É importante notar que, como esperado, a primeira solução é ótima para $L \approx L_C$ e vai se tornando gradativamente pior quando $L \gg L_C = \pi$, porém, podemos observar que no caso dos mínimos de $u(t, x)$, a primeira aproximação é satisfatória mesmo para tamanhos de habitat muito maiores que o crítico, enquanto que o *ansatz* utilizando os dois primeiros termos ímpares é ótimo. Assim, para os mínimos da solução, pouco se ganha adicionando mais e mais termos no *ansatz* variacional.

Além disso, resolvendo numericamente a equação para diferentes valores de α e ω , como feito na Seção 2.3.1, e determinando os máximos e mínimos da solução, podemos contruir os *heatmaps* das Figs. 4.4 e 4.5. Novamente, podemos ver que as curvas de nível para amplitudes fixadas são aproximadamente hipérboles do tipo $\frac{\alpha}{\sqrt{r^2 + \omega^2}} = C$, de modo que a amplitude é uma função desse parâmetro adimensional.

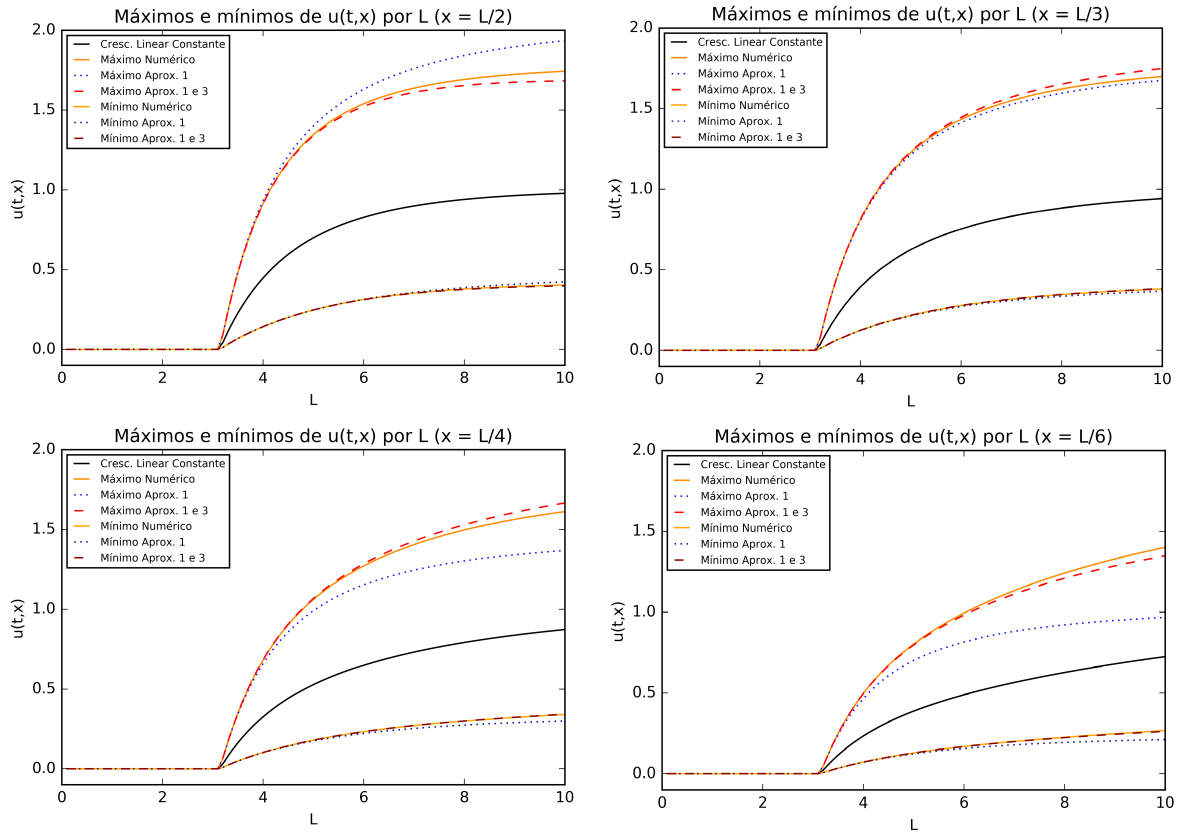


Figura 4.3: Gráfico para os máximos e mínimos da solução $u(t,x)$, dado tempo suficiente para que a solução estabilize, como função do tamanho do patch, L . Os parâmetros utilizados foram $D = \bar{r} = \alpha = \omega = 1$, $K = 10$. $L_c = \pi$

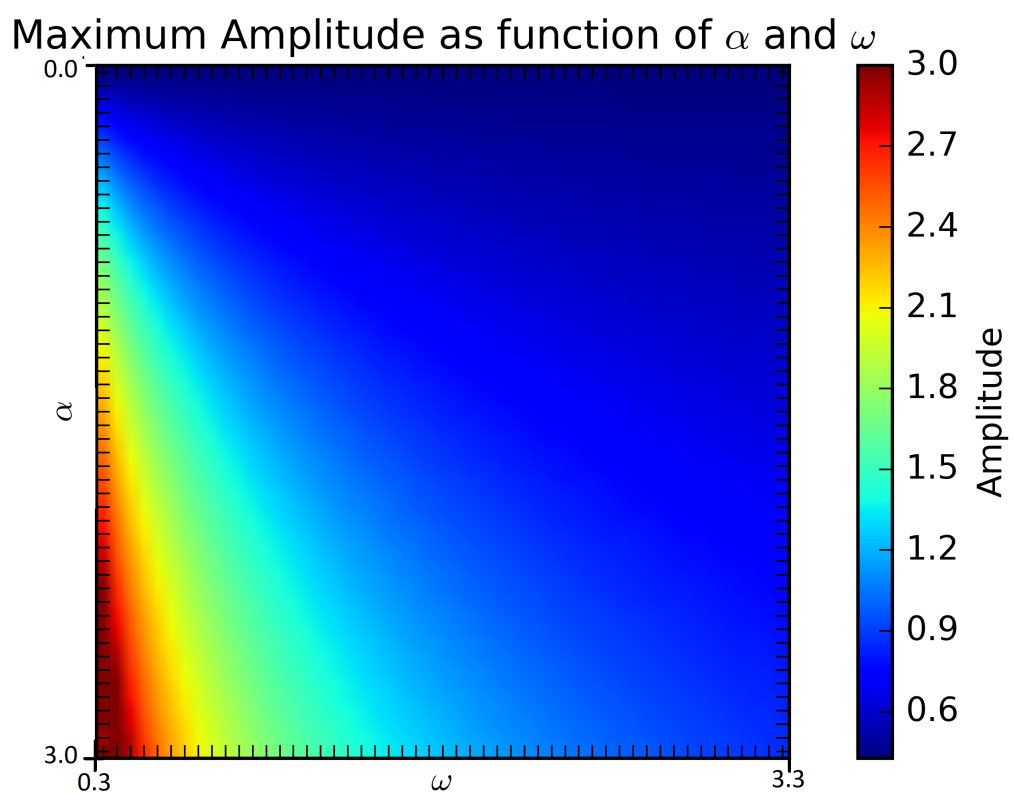


Figura 4.4: Máximos da solução $u(t, x)$ como função de α e ω

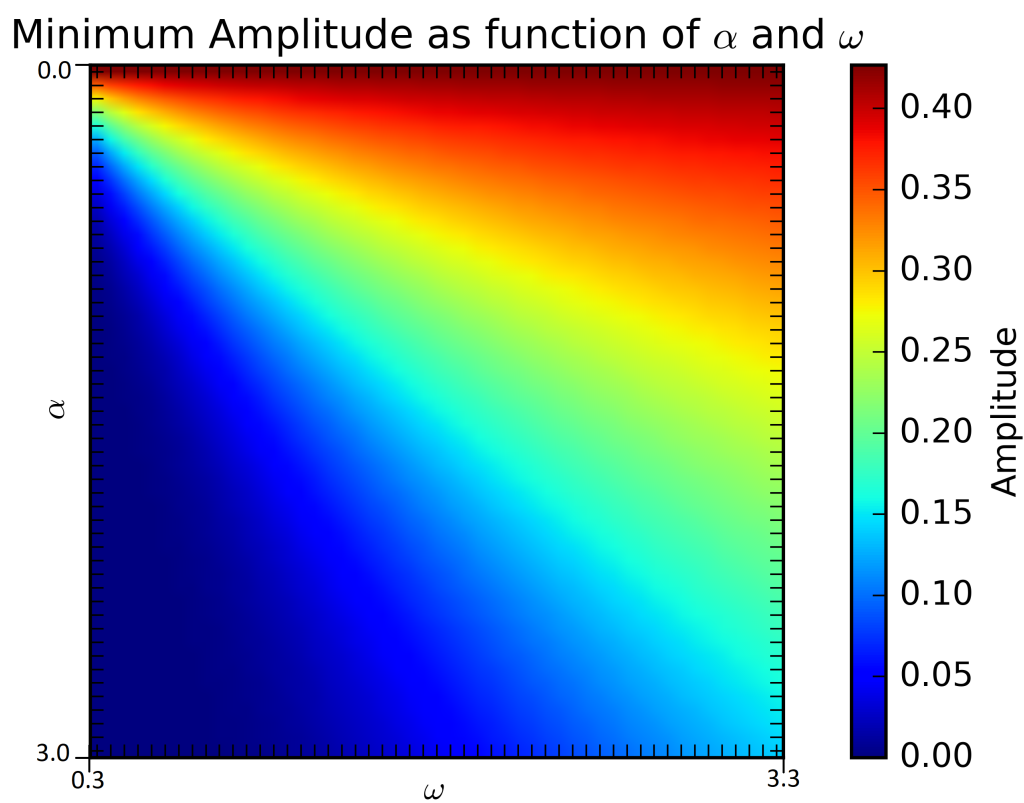


Figura 4.5: Mínimos da solução $u(t, x)$ como função de α e ω .

Capítulo 5

Conclusões

Nesse trabalho, buscamos estudar o efeito de variações ambientais e comportamentais de uma espécie sobre a dinâmica da população através de uma dependência explícita do tempo na equação que a descreve. O que podemos perceber é que a variação periódica da taxa de crescimento linear de modelos de crescimento logístico causa um efeito oscilatório forçado de mesmo período sobre a densidade populacional da espécie. Nesse modelo determinístico, a persistência ou não de uma espécie depende apenas do valor médio da sua taxa de reprodução sobre um período e não da forma como ela se distribui ao longo do tempo. Além disso, a média da população sobre um período de oscilação é constante independentemente da intensidade de oscilação que causa esse efeito, pois $r(t)$ e $K(t)$ são sincronizados, um efeito de diminuição aconteceria se as duas oscilações estivessem fora de fase.

No caso das oscilações de longo período, o fato que pode ser observado é que a variação da capacidade de suporte efetiva do ambiente é o que causa as oscilações no tamanho da população, enquanto que no caso de oscilações rápidas o efeito que se observa é uma medialização da taxa de nascimentos.

Os resultados dos estudos desse efeito através de métodos perturbativos indicam que a amplitude de oscilação da população é função de um parâmetro adimensional $\frac{\alpha}{\sqrt{r^2 + \omega^2}}$. Nos casos de oscilações muito intensas, os mínimos populacionais decaem exponencialmente com a intensidade da oscilação dependendo de um parâmetro adimensional $\frac{\alpha}{\omega}$.

O Método Variacional, apesar de pouco usado na dinâmica de populações devido à pouca presença de modelos vindos de lagrangianas, pode ser deduzido a partir do princípio de D'Alembert e mostra-se uma ferramenta muito útil no estudo de modelos ecológicos com espaço, descritos por equações diferenciais parciais que dificilmente possuem solução analítica. Utilizando o MV, obtemos resultados para o tamanho crítico de patch para o qual a população é capaz de persistir no ambiente, que depende da taxa de crescimento média, e que são similares aos resultados obtidos para uma taxa de crescimento constante. Nesse sentido, mostramos que o método variacional possui aplicações também em sistemas não-autônomos, expandindo ainda mais a classe de modelos que admitem o uso dessa ferramenta tão poderosa. Devido ao pouco controle do método variacional sobre a estimativa de erro da aproximação realizada, é necessário tomar o devido cuidado ao aplicá-lo, utilizando paralelamente de integrações numéricas para comparação.

As diversas aplicações do método variacional sugerem que o mesmo pode ser usado para estudos preliminares de modelos espacialmente estruturados, obtendo resultados de precisão satisfatória e permitindo, em casos mais simples, que expressões analíticas possam ser obtidas, o que facilita a análise dos parâmetros e sua relevância sobre o modelo de

estudo. O método é de fácil aplicação e uso, transformando o problema de solucionar uma equação diferencial parcial a diversas integrações e solução de equações diferenciais ordinárias, o que em geral é de menor complexidade, especialmente tratando-se de resolução computacional.

Entretanto, a complexidade das equações diferenciais ordinárias obtidas por esse método depende das formas funcionais escolhidas previamente para o *ansatz*, o que pode inviabilizar a obtenção de expressões analíticas, como no caso das aproximações de maior ordem para o crescimento logístico periódico, onde torna-se necessário a resolução de diversas equações não autônomas acopladas. Felizmente, em alguns casos específicos, somos capazes de utilizar outras técnicas, estendendo o número de dimensões do espaço de fase, o que permite uma análise de pontos fixos do sistema. Além disso, como em todo método variacional, a escolha de um conjunto de formas funcionais também determina a qualidade da aproximação obtida.

Perspectivas futuras de continuação desse trabalho podem resultar do estudo de variações periódicas mais gerais na capacidade de suporte $K(t)$ para o modelo com dinâmica espacial, assim como realizado por diferentes autores para o modelo de crescimento logístico sem espaço. Outra alternativa que pode ser produtiva e que complementaria esse trabalho é o estudo que efeitos estocásticos, em especial ruído demográfico e ruído ambiental, podem ter sobre esse sistema de crescimento logístico periódico, uma vez que oscilações intensas o suficiente da taxa de crescimento e capacidade de suporte, levam a população a números extremamente baixos, tornando-a suscetível a extinção devido ao ruído.

Referências Bibliográficas

- [1] Amarasekare, P. & Coutinho, R. (2014) Effects of temperature on intraspecific competition in ectotherms. *The American Naturalist*, 184, E50–E65.
- [2] Amarasekare P (2019) Effects of Climate Warming on Consumer-Resource Interactions: A Latitudinal Perspective. *Front. Ecol. Evol.* 7:146. doi: 10.3389/fevo.2019.00146
- [3] Bender, Carl M., Orszag, Steven A. (1999). *Advanced Mathematical Methods for Scientists and Engineers I: Asymptotic Methods and Perturbation Theory*. Springer-Verlag New York.
- [4] Cantrell, R. S. and Cosner, C. (2004). *Spatial ecology via reaction-diffusion equations*. John Wiley & Sons.
- [5] Cushing, J. M. (1986). Oscillatory population growth in periodic environments. *Theoretical Population Biology*, 30(3), 289–308. doi:10.1016/0040-5809(86)90038-9
- [6] Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D. J., Eigenbrod, F., Ford, A. T., Harrison, S. P., Jaeger, J. A., et al. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, 230:179–186.
- [7] Fahrig, L. (2007). Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional ecology*, 21(6):1003–1015.
- [8] Fisher, R. A. (1937). The wave of advance of advantageous genes. *Annals of eugenics*, 7(4):355–369.
- [9] Fletcher Jr, R. J., Didham, R. K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R. M., Rosindell, J., Holt, R. D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E. I., et al. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological conservation*, 226:9–15.
- [10] Forman, R. T. T. (1995). Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, 10(3), 133–142. doi:10.1007/bf00133027
- [11] Haderler, K. P. (2017). *Topics in Mathematical Biology*. Springer International Publishing.
- [12] Johnson, C. A., Coutinho, R. M., Berlin, E., Dolphin, K. E., Heyer, J., Kim, B., Leung, A., Sabellon J. L. & Amarasekare, P. (2015). Effects of temperature and resource variation on insect population dynamics: the bordered plant bug as a case study. *Functional Ecology*, 30(7), 1122–1131. doi:10.1111/1365-2435.12583
- [13] Kaup, D. & Malomed, B. A. (1995). The variational principle for nonlinear waves in dissipative systems. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 87(1-4):155–159.

- [14] Kolmogorov, A., Petrovskii, I. and Piskunov, N. (1937) Study of a Diffusion Equation That Is Related to the Growth of a Quality of Matter and Its Application to a Biological Problem. *Moscow University Mathematics Bulletin*, 1, 1-26.
- [15] Kot, M. (2001). *Elements of mathematical ecology*. Cambridge University Press.
- [16] Lotka, A.J. (1920). Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6, 410–415.
- [17] Lotka, A.J. (1920). Undamped oscillations derived from the law of mass action. *J. Amer. Chem. Soc.* 42, 1595–1599.
- [18] Lotka, A. J. (1925). *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- [19] Maciel, G. A., Mendes Coutinho, R., & André Kraenkel, R. (2018). Critical patch-size for two-sex populations. *Mathematical Biosciences*, 300, 138–144. doi:10.1016/j.mbs.2018.03.028
- [20] Maciel, G. A. & Frithjof Lutscher (2015) Allee effects and population spread in patchy landscapes, *Journal of Biological Dynamics*, 9:1, 109-123, DOI: 10.1080/17513758.2015.1027309
- [21] Maciel, G. A. & Kraenkel, R. A. (2014). How population loss through habitat boundaries determines the dynamics of a predator–prey system. *Ecological complexity*, 20:33–42.
- [22] Martinez-Garcia, R., Calabrese, J. M., Hernandez-Garcia, E., & Lopez, C. (2014). Minimal mechanisms for vegetation patterns in semiarid regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 372(2027), 20140068–20140068. doi:10.1098/rsta.2014.0068
- [23] Murray, J. D. (2003). *Mathematical biology: I. An Introduction. Mathematical Biology: II. Spatial Models and Biomedical Applications*.
- [24] Nasell, I. (2001). Extinction and Quasi-stationarity in the Verhulst Logistic Model. *Journal of Theoretical Biology*, 211(1), 11–27. doi:10.1006/jtbi.2001.2328
- [25] Newman, T. J., Ferdy, J.-B., & Quince, C. (2004). Extinction times and moment closure in the stochastic logistic process. *Theoretical Population Biology*, 65(2), 115–126. doi:10.1016/j.tpb.2003.10.003
- [26] Nowak, M. A. (2006). *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*. Harvard University Press
- [27] Ovaskainen, O., & Meerson, B. (2010). Stochastic models of population extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(11), 643–652. doi:10.1016/j.tree.2010.07.009
- [28] Rosenzweig M. L. and MacArthur R. H. (1963). Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist*, 97(895):209–223
- [29] Vance, R. R., & Coddington, E. A. (1989). A nonautonomous model of population growth. *Journal of Mathematical Biology*, 27(5), 491–506. doi:10.1007/bf00288430

- [30] Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Accad. Lincei 6, 31–113 Reprinted in: Opere matematiche, vol. 5, Accademia nazionale dei Lincei, Roma (1962)
- [31] Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. Nature 118, 558–560. Reprinted in L.A. Real, J.H. Brown (eds.) Foundations of Ecology, pp. 283–285. University of Chicago Press (1991)
- [32] Rosenzweig, M. L. (1971). Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. Science, 171(3969):385–387.