

Revista Eletrônica  
Paulista de Matemática

ISSN 2316-9664  
v. 23, n. 1, jul. 2023  
Artigo de Iniciação Científica

**Camila Mei**

Universidade Federal de São Paulo  
mei@unifesp.br

**Francielle Santo Pedro Simões**

Universidade Federal de São Paulo  
fsimoes@unifesp.br

## Modelos de Malthus e Verhulst e suas extensões: uma aplicação no crescimento populacional de lobos-guará

Malthus and Verhulst models and its extensions: an  
application in the population growth of maned wolves

### Resumo

Neste artigo, vamos explorar modelos populacionais gerados a partir dos modelos clássicos de Malthus e Verhulst. Estes modelos são geralmente modelados por equações diferenciais ordinárias e a taxa de crescimento populacional depende da densidade populacional. O intuito do trabalho é estudar como pequenas alterações na taxa de crescimento dos modelos clássicos de Malthus e Verhulst geram novos modelos. Como modelos muito complexos de equações diferenciais não tem solução analítica, vamos fazer um estudo qualitativo das soluções e observar semelhanças e principais características. Por fim, modelamos o crescimento populacional de lobos-guará.

**Palavras-chave:** Modelo de Malthus. Modelo de Verhulst. Dinâmica populacional. Análise qualitativa. Lobos-guará.

### Abstract

In this article, we will explore population models generated from the classic Malthus and Verhulst models. These models are usually modeled by ordinary differential equations and the population growth rate depends on the population density. The purpose of this work is to study how small changes in the growth rate of the classic Malthus and Verhulst models results in new models. As very complex models of differential equations do not have an analytical solution, we will make a qualitative study of the solutions and observe similarities and main characteristics. Finally, we model the population growth of maned wolves.

**Keywords:** Malthus model. Verhulst model. Population dynamics. Qualitative analysis. Maned wolves.



# 1 Introdução

Ao longo da história, o crescimento populacional e a capacidade de sustentação da Terra tem sido uma das principais preocupações da sociedade. Nesse contexto, a modelagem matemática pode nos ajudar na análise e na compreensão das transformações, suposições, simulações e consequências da relação entre o indivíduo e o meio em que vive. De forma geral, o cenário ambiental que vivemos é dinâmico e por isso, sofre drásticas mudanças devido às inovações tecnológicas como, por exemplo, controle de natalidade, doenças, fome e guerra. Assim, as expressões matemáticas nos permitem entender os processos demográficos, sendo que os modelos mais simples, embora sejam limitados e não incorporem algumas características biológicas, são importantes como ponto de partida (BRAUER; CASTILLO-CHAVES, c2012).

A partir de 1798, as teorias populacionais foram iniciadas pelo inglês Thomas Robert Malthus que através da publicação do seu livro "An Essay on the Principle of Population, as it Affects the Future Improvement of Society" apresentou uma visão conservadora diante dos problemas relacionados à expansão demográfica. Na visão de Malthus, a subsistência seria incapaz de acompanhar o desenvolvimento populacional, garantindo um sentimento pessimista em relação ao progresso da sociedade, uma vez que, os meios de sobrevivência cresceriam em progressão aritmética enquanto o crescimento da população se daria segundo progressão geométrica (BRAUER; CASTILLO-CHAVES, c2012; IANNELLI; PUGLIESE, 2014).

Posteriormente, o belga Pierre François Verhulst, em 1838, observou que existiam fatores limitantes no aumento populacional para quando uma população se tornasse muito grande. Por esse motivo, propôs que a tendência da população é crescer até um limite máximo sustentável e depois se estabilizar em decorrência da resistência ambiental como espaço, alimento e outros (DENTAMARO, 2019; MURRAY, 2002).

A seguir, estudaremos os modelos clássicos de Malthus e Verhulst e veremos que a taxa de crescimento de uma espécie é afetada por diversos fatores sendo, principalmente, natalidade, mortalidade e tempo. Para facilitar o entendimento apresentaremos os gráficos dos modelos e suas taxas de crescimento intrínseca. Nas figuras, os valores dos parâmetros foram escolhidos com o intuito de facilitar a visualização das curvas.

## 2 Modelos Clássicos

Iniciamos nossos estudos apresentando os modelos populacionais clássicos de Malthus e Verhulst.

### 2.1 Malthus

O modelo de Malthus, também conhecido como modelo exponencial, estabelece que a população cresce em progressão geométrica enquanto a produção de alimentos aumenta em progressão aritmética (veja Figura 1). Sendo assim, o modelo malthusiano funciona melhor para curtos períodos de tempo considerando populações grandes e homogêneas, sem movimento migratório e com recursos ilimitados (IANNELLI; PUGLIESE, 2014).

Com essas suposições em mente, a variação da população ao longo do tempo depende apenas da taxa de nascimento ( $\beta$ ) e da taxa de mortalidade ( $\mu$ ). Portanto, neste modelo, a taxa de crescimento populacional é representada pela seguinte Equação Diferencial Ordinária (EDO) (GOTELLI, c2008; IANNELLI; PUGLIESE, 2014)

$$\frac{dN}{dt} = r N, \quad (1)$$

sendo que  $r = \beta - \mu > 0$  é a taxa constante de crescimento per capita da população e  $r$  é independente da população  $N$ .

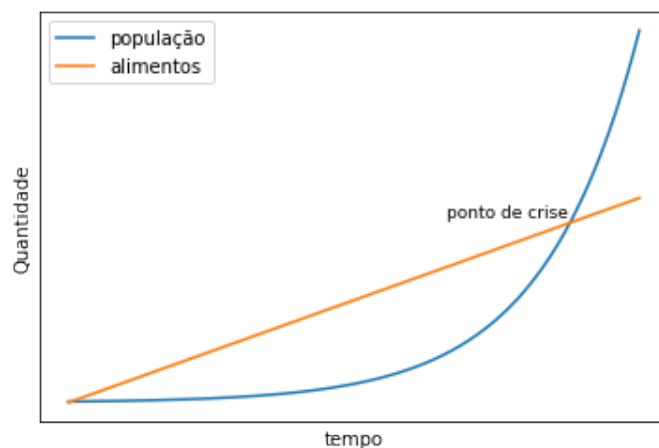


Figura 1: Teoria de Malthus.

Como já dissemos a taxa de crescimento  $r$  não varia no tempo, isto é,  $r$  é constante. Além disso, note que quando  $r > 0$  a população cresce, quando  $r < 0$  a população decresce e quando  $r = 0$  a população não varia, ou seja, permanece constante (veja Figura 2).

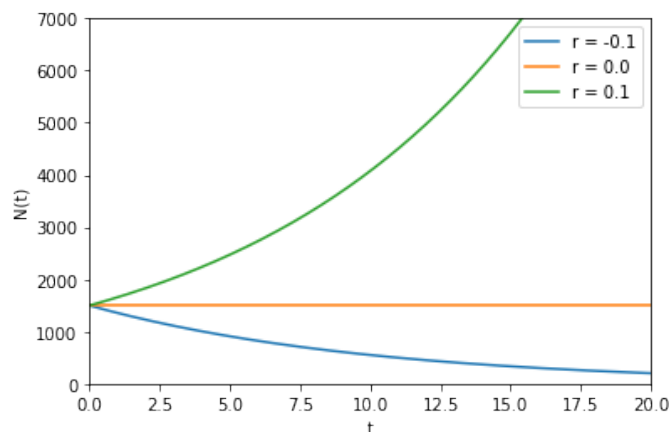


Figura 2: Modelo de Malthus para diferentes valores de  $r$  e condição inicial  $N(0) = 1500$ .

No caso da EDO (1), é possível encontrar a solução analítica aplicando o método das variáveis separáveis

$$\begin{aligned} \frac{dN}{N} &= r dt \\ \int \frac{dN}{N} &= \int r dt \\ \ln |N| &= r t + C \\ e^{\ln |N|} &= e^{rt+C} \\ N &= e^{rt} \bar{C}, \end{aligned}$$

sendo  $\bar{C} = e^C$  uma constante.

Considerando que a população inicial é  $N(0) = N_0$ , temos  $\bar{C} = N_0$  e, portanto, a população total no instante de tempo  $t$  é dada por

$$N(t) = N_0 e^{rt}. \quad (2)$$

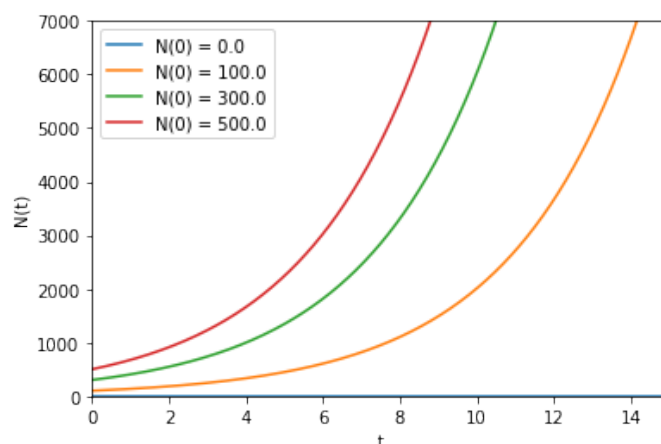


Figura 3: Curva de crescimento exponencial da população com  $r = 0,3$ .

A curva solução (2) pode ser vista na Figura 3 para diversos valores da condição inicial. A seguir, introduzimos um modelo que considera recursos finitos e definidos por uma capacidade de suporte do ecossistema.

## 2.2 Verhulst

O modelo de Verhulst, também conhecido como modelo logístico, assume que os recursos fornecidos tanto no crescimento quanto na reprodução são limitados e, por esse motivo, as taxas de natalidade e mortalidade dependem do tamanho da população (EDELSTEIN-KESHET, c2005; GOTELLI, c2008; IANNELLI; PUGLIESE, 2014). Basicamente, o efeito logístico implica que o aumento da população gera a diminuição da natalidade e o aumento da mortalidade, isto é,

$$\bar{\beta} = \beta - aN \quad \text{e} \quad \bar{\mu} = \mu + cN, \quad (3)$$

onde  $a$  e  $c$  são constantes positivas (GOTELLI, c2008).

Por conta disso, a população cresce até um limite máximo sustentável e em seguida tende a se estabilizar. Dessa forma,

$$\frac{dN}{dt} = [(\beta - \mu) - (a + c)N]N$$

e, denotando  $r = \beta - \mu$  e

$$K = \frac{\beta - \mu}{a + c},$$

obtemos o modelo proposto por Verhulst

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad (4)$$

sendo que  $K$  é a capacidade de suporte do meio e  $r$  é a taxa de crescimento per capita da população (GOTELLI, c2008).

É possível obter a solução analítica da EDO (4) por variáveis separáveis

$$\int \frac{dN}{N(1 - \frac{N}{K})} = \int r dt \quad (5)$$

aplicando o método das frações parciais no lado esquerdo da expressão (5), obtemos

$$\frac{1}{N(1 - \frac{N}{K})} = \frac{1}{N} + \frac{\frac{1}{K}}{(1 - \frac{N}{K})}.$$

Isso permite reescrever a equação (5) da seguinte forma

$$\begin{aligned} \int \left( \frac{1}{N} + \frac{1}{K - N} \right) dN &= \int r dt \\ \ln|N| - \ln|K - N| &= rt + C \\ \ln \left( \frac{N}{K - N} \right) &= rt + C \\ \frac{N}{K - N} &= e^{rt} \bar{C} \\ N &= \frac{K}{e^{-rt} \bar{C} + 1}. \end{aligned}$$

Supondo que a população inicial é  $N(0) = N_0$ , temos que  $e^C = \bar{C} = \frac{K - N_0}{N_0}$  e, portanto, a população total no instante de tempo  $t$  é dada por

$$N(t) = \frac{N_0 K}{K e^{-rt} - N_0 e^{-rt} + N_0}. \quad (6)$$

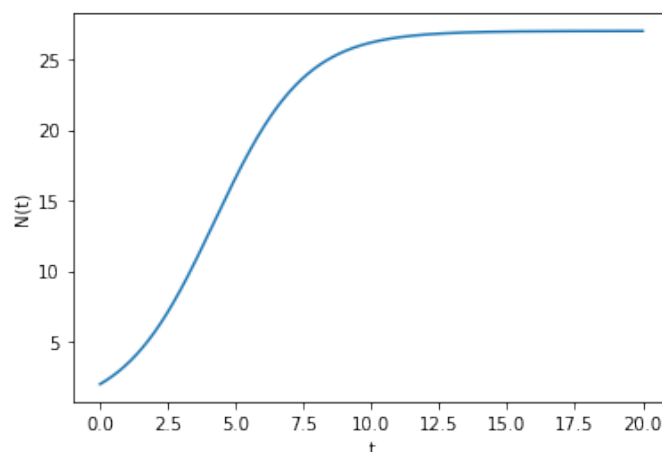


Figura 4: Curva de crescimento logístico da população com  $r = 0,6$ ,  $K = 27$  e  $N(0) = 2$ .

Na Figura 4 podemos ver o gráfico da curva solução (6). Note que no início a população cresce mais rapidamente (crescimento malthusiano). Depois o crescimento diminui e a curva se estabiliza no que chamamos de capacidade de suporte. A seguir, veremos algumas extensões dos modelos clássicos de Malthus e Verhulst.

### 3 Extensões dos Modelos Clássicos

No contexto geral, seja  $N$  uma população sem migração, a taxa de crescimento depende da densidade populacional, isto é

$$\frac{dN}{dt} = F(N), \quad (7)$$

sendo  $N = N(t)$  o total da população no instante de tempo  $t$  (EDELSTEIN-KESHET, c2005).

As extensões correspondem às modificações na função  $F(N)$  do modelo geral (7) com o objetivo de deixá-lo mais realista (IANNELLI; PUGLIESE, 2014). Por se tratarem de equações diferenciais ordinárias mais complexas, grande parte, não são possíveis de serem resolvidas analiticamente e por isso, o seu comportamento será observado por meio da análise qualitativa.

Os zeros da função  $F(N)$  são os pontos críticos de (7) e, portanto, são as únicas soluções constantes da EDO. Essas soluções são chamadas de **soluções de equilíbrio** (ou **estacionárias**).

No caso das soluções não constantes podemos analisar o crescimento ou decréscimo das mesmas através do estudo do sinal de  $\frac{dN}{dt} = F(N)$ . Se  $F(N) > 0$  significa que a solução é crescente e se  $F(N) < 0$  significa que a solução é decrescente. Já para analisar a concavidade e os pontos de inflexão da solução, basta analisar o sinal de  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$ , sendo  $N = N(t)$ . Se  $F'(N) > 0$  é côncava para cima e se  $F'(N) < 0$  é côncava para baixo.

Um campo de direções indica a forma aproximada de uma família de curvas solução de uma EDO. Isto ocorre pelo fato de que como  $N'(t) = F(t, N(t))$  em todos os pontos  $(t, N)$  da curva de qualquer função  $N = N(t)$  que satisfaça a equação diferencial, a inclinação da reta tangente à curva no ponto  $(t, N)$  é dada por  $F(t, N(t))$ . Com isso, podemos ter ideia do comportamento qualitativo das mesmas. Assim, com base nas informações do campo de direções podemos classificar a solução de equilíbrio em **estável**, **instável** ou **semi-estável** e, ainda, prever o comportamento a longo prazo da solução não constante.

A função  $F(N)$  pode ser uma função polinomial que muda de grau conforme o fenômeno. Quando isso ocorre,  $\frac{dN}{dt}|_{N=0} = F(0)$  precisa ser sempre igual a zero para evitar os casos de geração espontânea (EDELSTEIN-KESHET, c2005).

### 3.1 Competição Intraespecífica

A competição intraespecífica é caracterizada pela competição entre os indivíduos de uma mesma espécie (GOTELLI, c2008). Um exemplo disso é o princípio da equação logística, pois ela implica na diminuição do crescimento populacional à medida que a população aumenta devido a fatores como alimento, água, habitat, energia e entre outros (IANNELLI; PUGLIESE, 2014).

A equação geral de uma competição intraespecífica é dada por

$$\frac{dN}{dt} = Ng(N), \quad (8)$$

sendo que  $g(N)$  é a taxa de crescimento intrínseca da população.

A seguir, veremos alguns modelos onde  $g(N)$  é dado por uma função polinomial.

#### 3.1.1 Efeito logístico

O modelo de Verhulst, apresentado na Subseção 2.2, cuja equação é dada por

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right),$$

é um exemplo de competição intraespecífica. Note que, neste caso

$$g(N) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (9)$$

e  $F(N) = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$ .

O gráfico de (9) pode ser visto na Figura 5. Note que quanto maior a população, menor é a taxa de crescimento intrínseca.

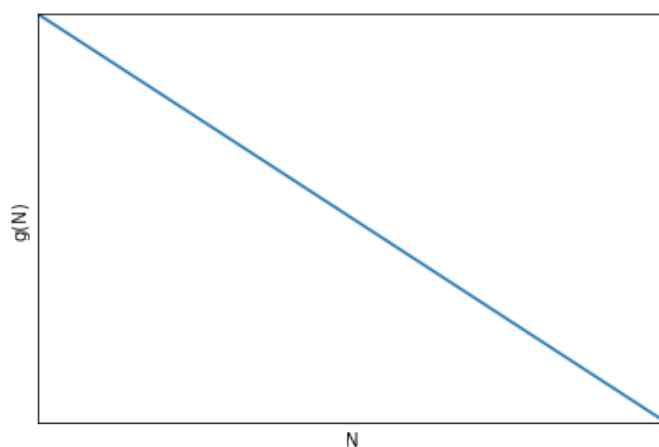


Figura 5: Taxa de crescimento intrínseca da população do modelo (4).

Façamos a análise qualitativa do modelo acima, começando pelas soluções de equilíbrio.

- $F(N) = 0$ , quando  $N = 0$  ou  $N = K$ .

A solução de equilíbrio  $N(t) = 0$ , também chamada de **solução trivial**.

Para as funções não triviais, vamos analisar o sinal de  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$ .

- $F(N) > 0$ , quando  $N > 0$  ou  $N < K$ ;
- $F(N) < 0$ , quando  $N < 0$  ou  $N > K$ .

Portanto, as soluções não constantes são crescentes quando  $0 < N < K$  e decrescente quando  $N < 0$  e  $N > K$ .

A segunda derivada de  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  é dada por

$$\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N) = rF(N) \left(1 - \frac{2N}{K}\right). \quad (10)$$

Assim,

- $F'(N) > 0$ , quando  $0 < N < \frac{K}{2}$  ou  $N > K$ ;
- $F'(N) < 0$ , caso contrário.

Portanto, as soluções não constantes são côncavas para cima nos intervalos  $0 < N < \frac{K}{2}$  e  $N > K$ , e o ponto  $N = \frac{K}{2}$  é ponto de inflexão.

Note que, na solução de equilíbrio  $N(t) = 0$ , o sinal de  $F(N)$  é positivo à direita e negativo à esquerda. Logo,  $N(t) = 0$  é um equilíbrio instável. Já na solução de equilíbrio  $N(t) = K$ , o sinal de  $F(N)$  é negativo à direita e positivo à esquerda. Portanto,  $N(t) = K$  é um equilíbrio estável. Um campo de direções para o modelo logístico é mostrado na Figura 6, onde é possível observar o comportamento das soluções não constantes do modelo logístico.

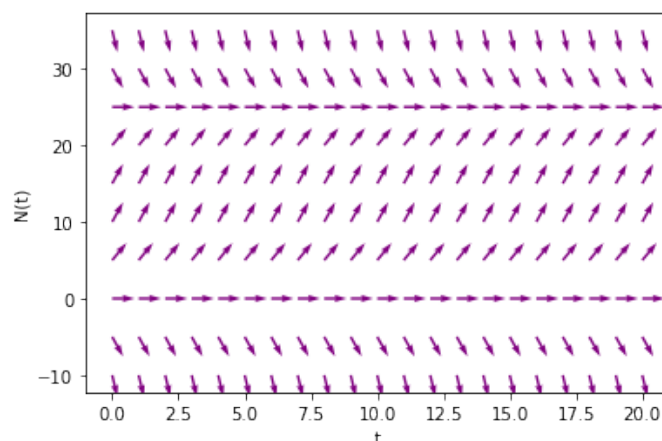


Figura 6: Campo de direções do modelo logístico com  $r = 0,3$  e  $K = 25$ .

O gráfico da curva solução do modelo logístico para diversas condições iniciais juntamente com o campo de direções está representada na Figura 7. O ponto vermelho na Figura 7 indica a coordenada  $\left(-\frac{\ln \frac{N_0}{K-N_0}}{r}, \frac{K}{2}\right)$  que representa o ponto de inflexão da curva logística quando  $N_0 < \frac{K}{2}$ . Note que



as soluções não constantes satisfazem as conclusões obtidas pelo estudo do sinal de  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$ .

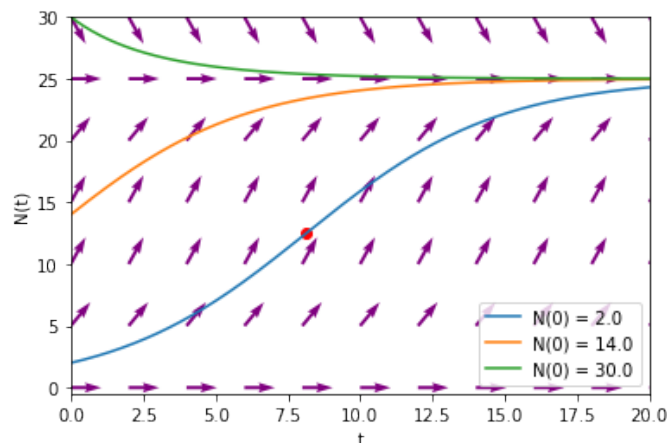


Figura 7: Modelo logístico com  $r = 0,3$  e  $K = 25$ .

### 3.1.2 $\theta$ -logístico

No caso anterior, vimos que  $g(N)$  se comporta linearmente. Entretanto, outra variação do efeito logístico é o modelo  $\theta$ -logístico que, por meio da adição de um expoente  $\theta$ , permite uma relação não linear entre a taxa de crescimento intrínseca e o tamanho da população. Esse modelo, por exemplo, pode analisar com mais precisão a dinâmica populacional de determinados insetos (MENESES, 2018). A equação do modelo é representada por

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^\theta \right), \quad (11)$$

onde  $\theta > 0$  e note que se  $\theta = 1$  voltamos novamente na equação de Verhulst. Assim,

$$g(N) = r \left( 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^\theta \right) \quad (12)$$

e  $F(N) = rN \left( 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^\theta \right)$ .

O gráfico de (12) pode ser observado na Figura 8. Veja que, nesse caso, a relação de linearidade foi removida ao consideramos um  $\theta = 0,3$ .

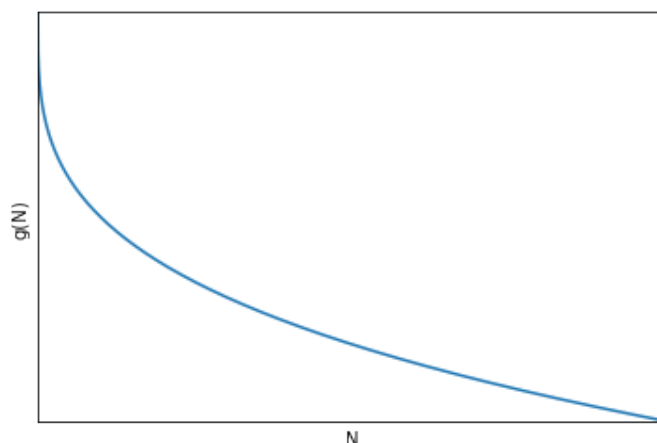


Figura 8: Taxa de crescimento intrínseca da população do modelo (11).

Façamos a análise qualitativa do modelo acima, começando pelas soluções de equilíbrio.

- $F(N) = 0$ , quando  $N = 0$  ou  $N = K$ .

Para as funções não triviais, vamos analisar o sinal de  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$ .

- $F(N) > 0$ , quando  $N > 0$  ou  $N < K$ ;
- $F(N) < 0$ , quando  $N < 0$  ou  $N > K$ .

Portanto, as soluções não constantes são crescentes quando  $0 < N < K$  e decrescente quando  $N < 0$  ou  $N > K$ .

A segunda derivada de  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  é dada por

$$\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N) = rF(N) \left[ 1 - \frac{N^\theta}{K^\theta} (1 + \theta) \right]. \quad (13)$$

Logo,

- $F'(N) > 0$ , quando  $0 < N < \frac{K}{\sqrt[1+\theta]{1+\theta}}$  ou  $N > K$ ;
- $F'(N) < 0$ , caso contrário.

Portanto, as soluções não constantes são côncavas para cima nos intervalos  $0 < N < \frac{K}{\sqrt[1+\theta]{1+\theta}}$  e  $N > K$ , e o ponto  $N = \frac{K}{\sqrt[1+\theta]{1+\theta}}$  é o ponto de inflexão.

Note que, na solução de equilíbrio  $N(t) = 0$ , o sinal de  $F(N)$  é positivo à direita e negativo à esquerda. Diante disso,  $N(t) = 0$  é um equilíbrio instável. Já na solução de equilíbrio  $N(t) = K$ , o sinal de  $F(N)$  é negativo à direita e positiva à esquerda. Isto posto,  $N(t) = K$  é um equilíbrio estável. Um campo de direções para o modelo  $\theta$ -logístico é mostrado na Figura 9, onde é possível observar o comportamento das soluções não constantes do modelo  $\theta$ -logístico.

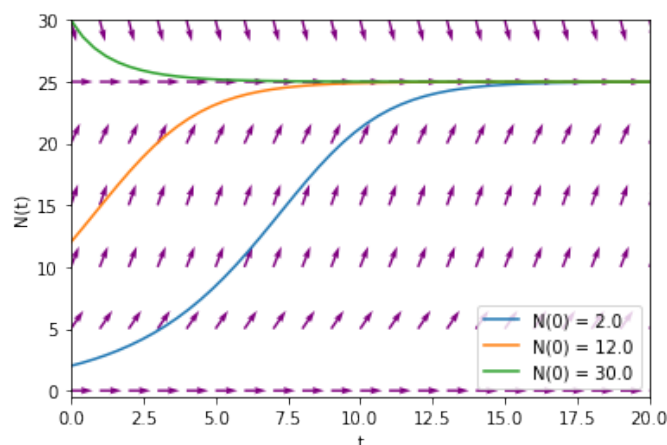


Figura 9: Modelo  $\theta$ -logístico com  $r = 0,3$ ,  $K = 25$  e  $\theta = 2$ .

O gráfico da curva solução do modelo  $\theta$ -logístico para diversos valores de  $\theta$  pode ser visto na Figura 10.

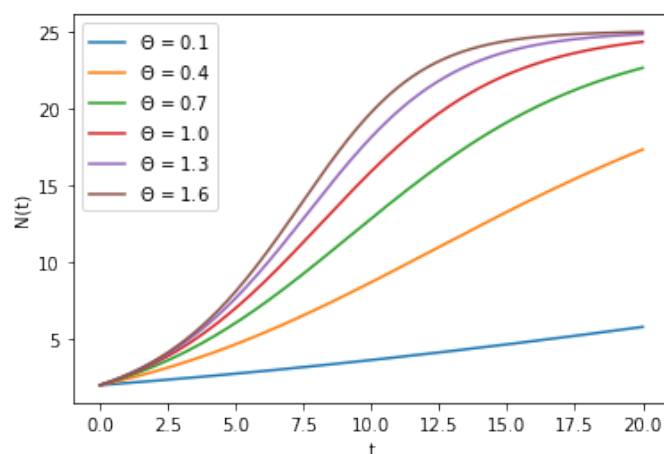


Figura 10: Modelo  $\theta$ -logístico com parâmetros  $r = 0,3$ ,  $K = 25$  e  $N(0) = 2$ .

A seguir, estudaremos o caso em que  $F(N)$  é dado por um polinômio de grau 3 ou equivalentemente,  $g(N)$  é dado por uma função de grau 2.

### 3.2 Efeito Allee

O efeito Allee considera que existe uma relação positiva entre o tamanho da população e a condição de vida, ou seja, à medida que um aumenta o outro também cresce. Geralmente, esse princípio serve para espécies que dependem da cooperação e da necessidade de interações sociais para sobreviverem (IANNELLI; PUGLIESE, 2014).

O efeito Allee pode ser classificado como forte ou fraco. No efeito fraco, a população cresce mais lentamente em baixas densidades. Enquanto no efeito forte, existe um ponto crítico do qual a população inicial precisa ultrapassar para ser capaz de sobreviver, caso contrário a população não é viável e será destinada à extinção (IANNELLI; PUGLIESE, 2014).

A equação diferencial do modelo de **efeito Allee forte** pode ser representada por

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( \frac{N}{T} - 1 \right) \left( 1 - \frac{N}{K} \right), \quad T < K \quad (14)$$

sendo que  $T$  é o tamanho mínimo para que a população seja viável e

$$g(N) = r \left( \frac{N}{T} - 1 \right) \left( 1 - \frac{N}{K} \right). \quad (15)$$

O gráfico de (15) pode ser visto na Figura 11.

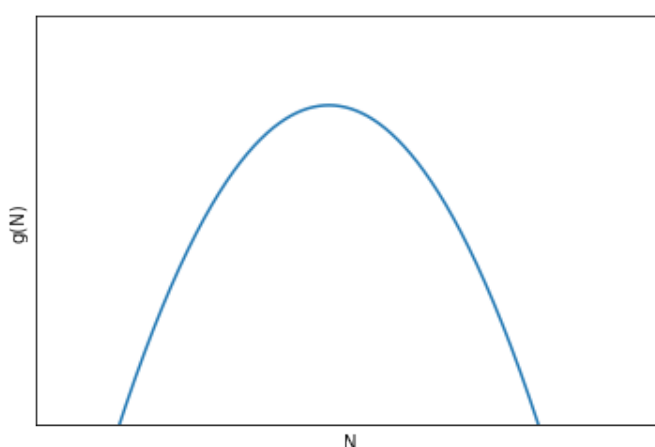


Figura 11: Taxa de crescimento intrínseca da população do modelo (14).

As funções  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$  são dadas por

$$\frac{dN}{dt} = F(N) = rN \left( \frac{N}{T} - 1 \right) \left( 1 - \frac{N}{K} \right) \quad (16)$$

e

$$\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N) = (F(N))^2 \left[ \frac{1}{N} + \frac{1}{N-T} - \frac{1}{K-N} \right]. \quad (17)$$

Façamos a análise qualitativa do modelo acima, começando pelas soluções de equilíbrio.

- $F(N) = 0$ , quando  $N = 0$  ou  $N = T$  ou  $N = K$ .

Para as funções não triviais, vamos analisar o sinal de  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$ .

- $F(N) > 0$ , quando  $N < 0$  ou  $T < N < K$ ;
- $F(N) < 0$ , quando  $0 < N < T$  ou  $N > K$ .

Portanto, as soluções não constantes são crescentes quando  $N < 0$  ou  $T < N < K$  e decrescente quando  $0 < N < T$  ou  $N > K$ .

- $F'(N) > 0$ , quando  $0 < N < N_1$  ou  $T < N < N_2$  ou  $N > K$ ;
- $F'(N) < 0$ , quando  $N < 0$  ou  $N_1 < N < T$  ou  $N_2 < N < K$ ;

sendo  $N_1 = \frac{(T+K) - \sqrt{T^2 - TK + K^2}}{3}$ ,  $N_2 = \frac{(T+K) + \sqrt{T^2 - TK + K^2}}{3}$  e  $N_1 < N_2$ . Portanto, as soluções não constantes são côncavas para cima nos intervalos  $0 < N < N_1$ ,  $T < N < N_2$  e  $N > K$ , e  $N_1$  e  $N_2$  são os pontos de inflexão.

Note que, na solução de equilíbrio  $N(t) = 0$ , o sinal de  $F(N)$  é positivo à esquerda e negativo à direita. Logo,  $N(t) = 0$  é um equilíbrio estável. Na solução de equilíbrio  $N(t) = T$  o sinal de  $F(N)$  é negativo à esquerda e positivo à direita, resultando em um equilíbrio instável. Já na solução de equilíbrio  $N(t) = K$ , o sinal de  $F(N)$  é negativo à direita e positivo à esquerda. Portanto,  $N(t) = K$  é um equilíbrio estável. Um campo de direções para um modelo com efeito Allee forte é mostrado na figura 12, onde é possível observar o comportamento das soluções não constantes do modelo com efeito Allee forte.

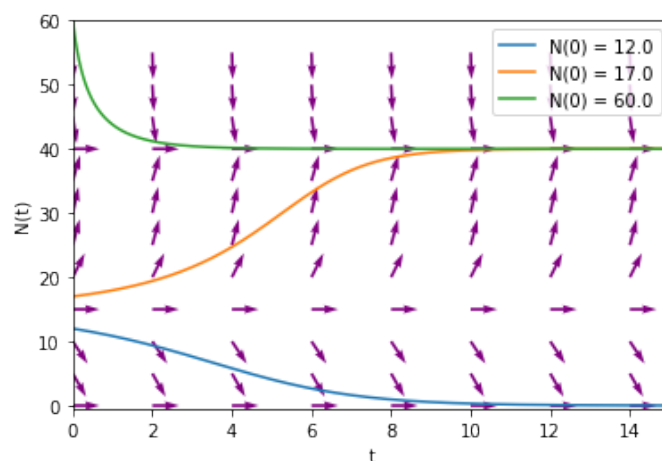


Figura 12: Efeito Allee forte com  $r = 0,6$ ,  $K = 40$  e  $T = 15$ .

A curva solução da EDO (14) pode ser vista na Figura 13 para diferentes valores de  $T$ .

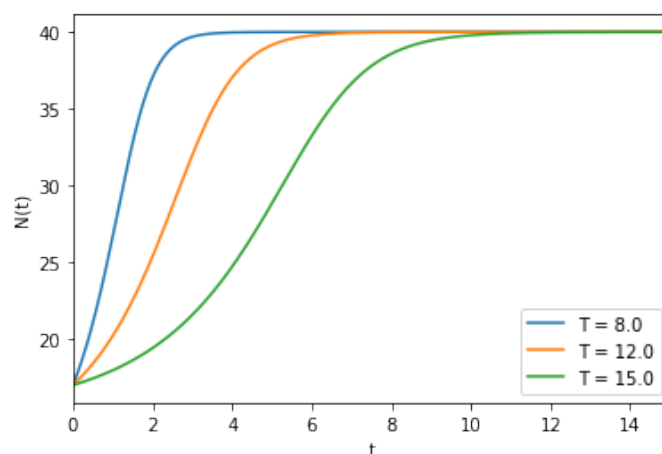


Figura 13: Efeito Allee forte com parâmetros  $r = 0,6$ ,  $K = 40$  e  $N(0) = 17$ .

O modelo com **efeito Allee fraco** é representado pela EDO abaixo

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( \frac{N}{T} + 1 \right) \left( 1 - \frac{N}{K} \right), \quad T < K \quad (18)$$

sendo que  $T$  é o tamanho mínimo para que a população seja viável e

$$g(N) = r \left( \frac{N}{T} + 1 \right) \left( 1 - \frac{N}{K} \right). \quad (19)$$

O gráfico de (19) pode ser visto na Figura 14.

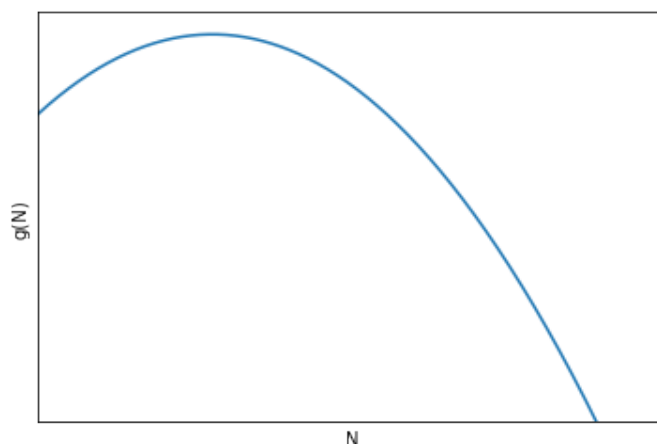


Figura 14: Taxa de crescimento intrínseca da população do modelo (18).

As funções  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$  são dadas por

$$\frac{dN}{dt} = F(N) = rN \left( \frac{N}{T} + 1 \right) \left( 1 - \frac{N}{K} \right), \quad (20)$$

e

$$\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N) = (F(N))^2 \left[ \frac{1}{N} + \frac{1}{N+T} - \frac{1}{K-N} \right]. \quad (21)$$

Façamos a análise qualitativa do modelo acima, começando pelas soluções de equilíbrio.

- $F(N) = 0$ , quando  $N = 0$  ou  $N = K$ .

Neste caso não consideramos  $N = -T$  pois, por se tratar de população, não faz sentido considerar um valor negativo. Para as funções não triviais, vamos analisar o sinal de  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$ .

- $F(N) > 0$ , quando  $0 < N < K$ ;
- $F(N) < 0$ , quando  $N < 0$  ou  $N > K$ .

Portanto, as soluções não constantes são crescentes quando  $0 < N < K$  e decrescente quando  $N < 0$  ou  $N > K$ .

- $F'(N) > 0$ , quando  $0 < N < N_2$  ou  $N > K$ ;
- $F'(N) < 0$ , quando  $N < 0$  ou  $N_2 < N < K$ ;

sendo  $N_1 = \frac{(K - T) - \sqrt{K^2 + TK + T^2}}{3}$ ,  $N_2 = \frac{(K - T) + \sqrt{K^2 + TK + T^2}}{3}$  e  $-T < N_1 < 0 < N_2 < K$ . Portanto, as soluções não constantes são côncavas para cima nos intervalos  $0 < N < N_2$  e  $N > K$ , e  $N_2$  é único ponto de inflexão viável.

Note que, na solução de equilíbrio  $N(t) = 0$ , o sinal de  $F(N)$  é negativo à esquerda e positivo à direita. Logo,  $N(t) = 0$  é um equilíbrio instável. Já na solução de equilíbrio  $N(t) = K$ , o sinal de  $F(N)$  é negativo à direita e positivo à esquerda. Portanto,  $N(t) = K$  é um equilíbrio estável. Um campo de direções para um modelo com efeito Allee fraco é mostrado na Figura 15, onde é possível observar o comportamento das soluções não constantes do modelo com efeito Allee forte.

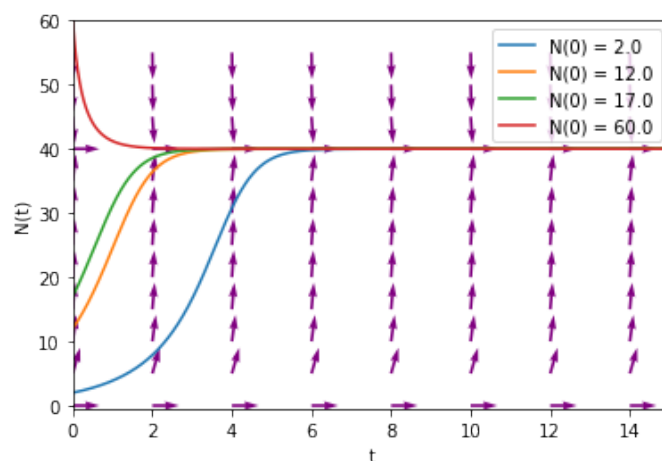


Figura 15: Efeito Allee fraco com  $r = 0,6$ ,  $K = 40$  e  $T = 15$ .

A curva solução da EDO (18) pode ser vista na Figura 16 para diferentes valores de  $T$ .

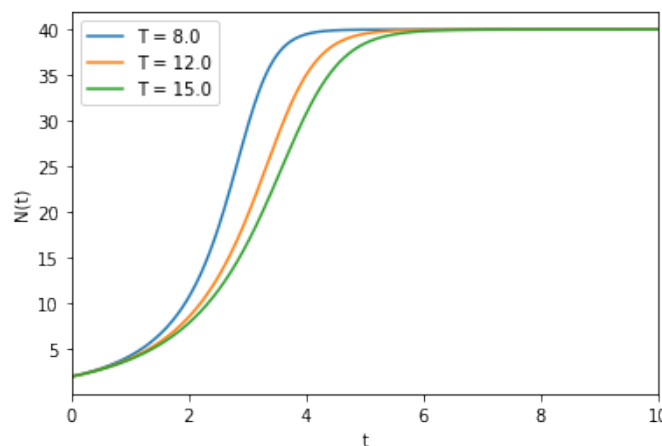


Figura 16: Efeito Allee fraco com parâmetros  $r = 0,6$ ,  $K = 40$  e  $N(0) = 2$ .

Na próxima subseção, veremos outros dois tipos de competição intraespecífica.

### 3.3 Competição de Concurso e de *Scramble*

A competição de concurso e de *scramble* são dois mecanismos de competição intraespecífica, na qual todos os indivíduos de uma mesma espécie compartilham dos mesmos recursos para sobrevivência e reprodução que são limitados (IANNELLI; PUGLIESE, 2014).

A competição de concurso é a competição que ocorre de forma direta, ou seja, há um vencedor e um perdedor, pois alguns indivíduos podem exercer dominância social sob outros com o objetivo de adquirir um melhor acesso aos recursos, já que a quantidade disponível não é suficiente para todos. Assim, aqueles que não conseguirem obter esses recursos não são capazes de se desenvolverem. Já a competição de *scramble* acontece de maneira indireta, uma vez que, os indivíduos compartilham igualmente os recursos, no momento que essa quantidade começa a ser insuficiente para todos, nenhum indivíduo vai garantir recursos necessários para a reprodução (IANNELLI; PUGLIESE, 2014; SCRAMBLE..., 2022).

O modelo de concurso é dado por

$$\frac{dN}{dt} = N \left( \frac{rK - \mu N}{K + N} \right), \quad (22)$$

onde  $K, \mu$  e  $r > 0$ , e a taxa de crescimento intraespecífica é dada por

$$g(N) = \left( \frac{rK - \mu N}{K + N} \right). \quad (23)$$

O gráfico de (23) pode ser visto na Figura 17.

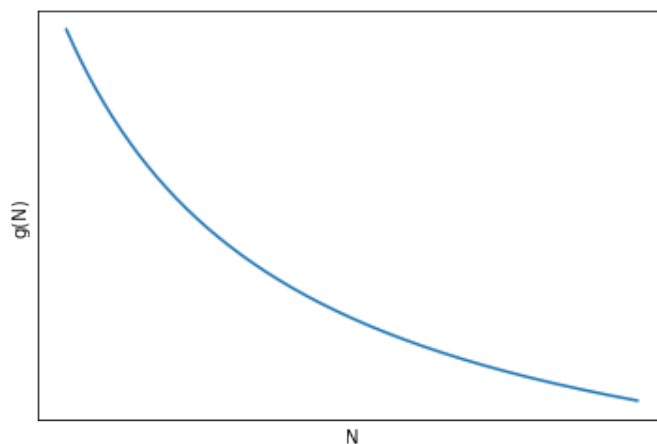


Figura 17: Taxa de crescimento intrínseca da população do modelo (22).

As funções  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$  são dadas por

$$\frac{dN}{dt} = F(N) = N \left( \frac{rK - \mu N}{K + N} \right) \quad (24)$$

e

$$\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N) = F(N) \left[ \frac{rK^2 + \mu N^2}{(K + N)^2} \right]. \quad (25)$$

Façamos a análise qualitativa do modelo acima, começando pelas soluções de equilíbrio.



- $F(N) = 0$ , quando  $N = 0$  ou  $N = \frac{rK}{\mu}$ .

Para as funções não triviais, vamos analisar o sinal de  $\frac{dN}{dt} = F(N)$ .

- $F(N) > 0$ , quando  $0 < N < \frac{rK}{\mu}$ ;
- $F(N) < 0$ , quando  $N < 0$  ou  $N > \frac{rK}{\mu}$ .

Portanto, as soluções não constantes são crescentes quando  $0 < N < \frac{rK}{\mu}$  e decrescente quando  $N < 0$  ou  $N > \frac{rK}{\mu}$ .

Note que, na solução de equilíbrio  $N(t) = 0$ , o sinal de  $F(N)$  é negativo à esquerda e positivo à direita. Logo,  $N(t) = 0$  é um equilíbrio instável. Já na solução de equilíbrio  $N(t) = \frac{rK}{\mu}$ , o sinal de  $F(N)$  é negativo à direita e positivo à esquerda. Portanto,  $N(t) = K$  é um equilíbrio estável. Um campo de direções para o modelo de concurso é mostrado na Figura 18, onde é possível observar o comportamento das soluções não constantes do modelo de concurso.

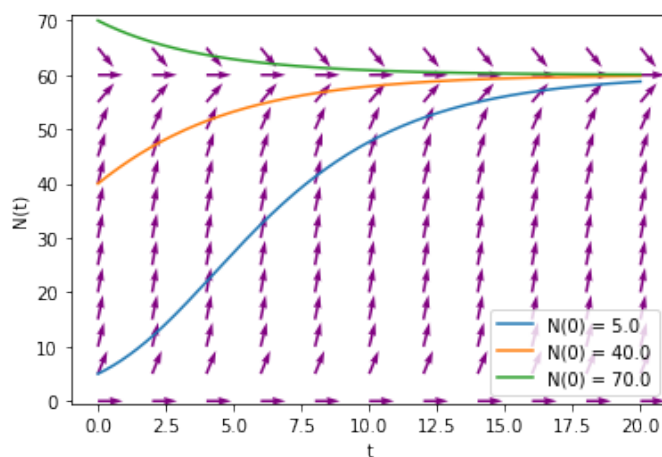


Figura 18: Modelo de concurso com  $r = 0,6$ ,  $K = 40$  e  $\mu = 0,4$ .

A curva solução da EDO (22) pode ver vista na Figura 19.

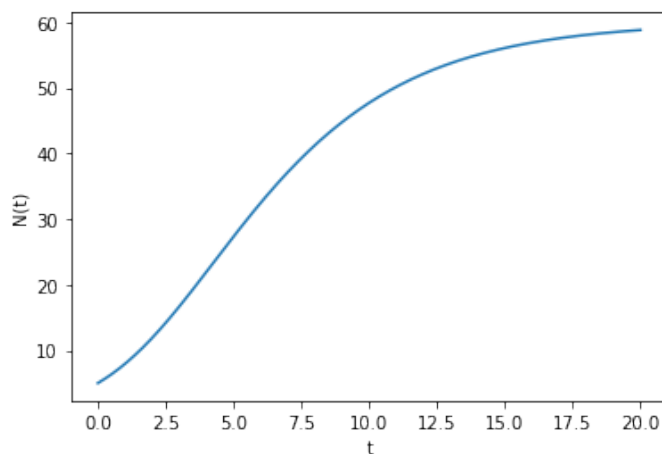


Figura 19: Curva solução da EDO (22) com  $N(0) = 5$ ,  $r = 0,6$ ,  $K = 40$  e  $\mu = 0,4$ .

Já o modelo de *scramble* é dado por

$$\frac{dN}{dt} = N \left( \beta e^{-vN} - \mu \right), \quad (26)$$

onde  $\beta, v$  e  $\mu > 0$ , e a taxa de crescimento intraespecífica é dada por

$$g(N) = \left( \beta e^{-vN} - \mu \right). \quad (27)$$

O gráfico de (27) pode ser visto na Figura 20.

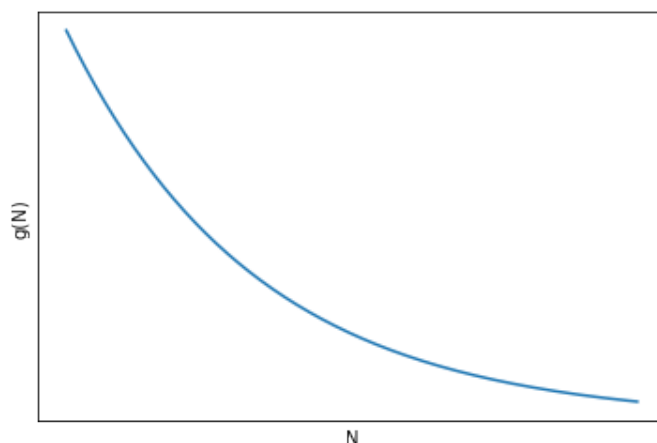


Figura 20: Taxa de crescimento intrínseca da população do modelo (26).

As funções  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$  são dadas por

$$\frac{dN}{dt} = F(N) = N \left( \beta e^{-vN} - \mu \right) \quad (28)$$

e

$$\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N) = F(N) \left[ \beta e^{-vN} (1 - Nv) - \mu \right]. \quad (29)$$

Façamos a análise qualitativa do modelo acima, começando pelas soluções de equilíbrio.

- $F(N) = 0$ , quando  $N = 0$  ou  $N = \frac{-\ln \frac{\mu}{\beta}}{v}$ .

Para as funções não triviais, vamos analisar o sinal de  $\frac{dN}{dt} = F(N)$ .

- $F(N) > 0$ , quando  $0 < N < \frac{-\ln \frac{\mu}{\beta}}{v}$ ;
- $F(N) < 0$ , quando  $N < 0$  ou  $N > \frac{-\ln \frac{\mu}{\beta}}{v}$ .

Portanto, as soluções não constantes são crescentes quando  $0 < N < \frac{-\ln \frac{\mu}{\beta}}{v}$  e decrescente quando

$$N < 0 \text{ ou } N > \frac{-\ln \frac{\mu}{\beta}}{v}.$$

Note que, na solução de equilíbrio  $N(t) = 0$ , o sinal de  $F(N)$  é negativo à esquerda e positivo à direita. Logo,  $N(t) = 0$  é um equilíbrio instável. Já na solução de equilíbrio  $N(t) = \frac{-\ln \frac{\mu}{\beta}}{v}$ , o sinal de  $F(N)$  é negativo à direita e positivo à esquerda. Portanto,  $N(t) = \frac{-\ln \frac{\mu}{\beta}}{v}$  é um equilíbrio estável. Um campo de direções para o modelo de concurso é mostrado na Figura 21, onde é possível observar o comportamento das soluções não constantes do modelo de scramble.

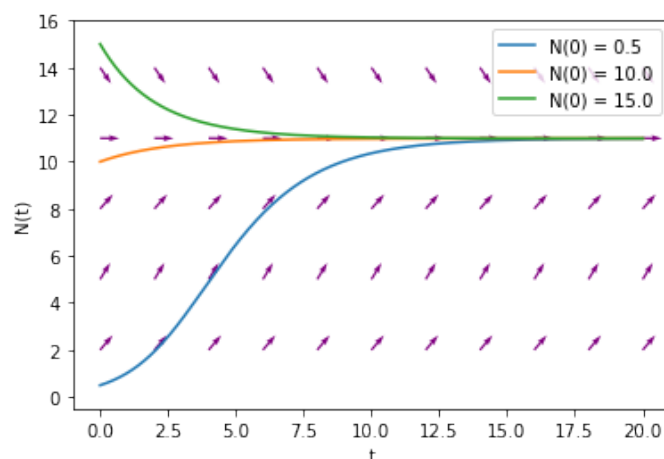


Figura 21: Modelo de concurso com  $\beta = 1, 2$ ,  $v = 0, 1$  e  $\mu = 0, 4$ .

A curva solução da EDO (26) pode ser vista na Figura 22.

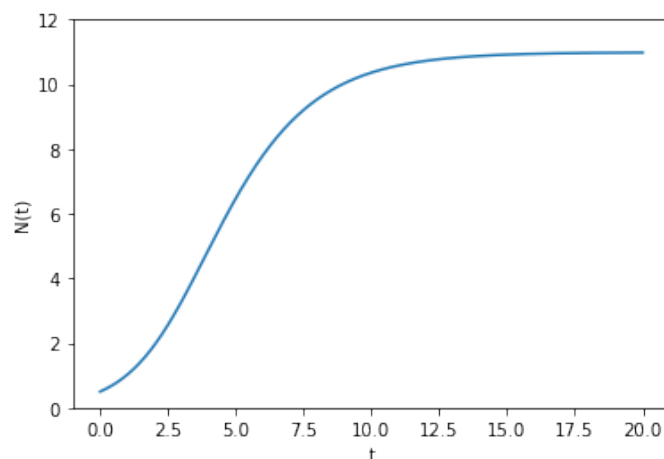


Figura 22: Curva solução da EDO (26) com  $N(0) = 0, 5$ ,  $\beta = 1, 2$ ,  $v = 0, 1$  e  $\mu = 0, 4$ .

A seguir veremos como interações do tipo presa-predador influenciam na dinâmica de crescimento de uma espécie.

### 3.4 Predação Generalista

As interações presa-predador influenciam na dinâmica de crescimento de uma espécie. No caso dos predadores, eles produzem mortalidade de uma forma direta, pois geram perdas de indivíduo. O predador generalista é aquele que se alimenta de várias presas de diferentes espécies, não dependendo exclusivamente de uma única presa para sobreviver, ou seja, possui uma ampla variedade de fontes de alimento. Por isso, podemos dizer que a densidade populacional de predadores é independente da abundância de presas (IANNELLI; PUGLIESE, 2014).

A equação diferencial do modelo de predação generalista é dada por

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - aP^*N, \quad (30)$$

sendo que  $r$  é a taxa de crescimento da população de presas,  $N$  é o número de presas,  $a$  é a taxa de ataque do predador e  $P^*$  é o número fixo de predadores. Além disso, assumimos que todo ataque termina com a morte da presa e assim, essa equação revela a redução da população de presas pelo efeito da predação. Neste caso,

$$g(N) = r \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - aP^*. \quad (31)$$

O gráfico de (31) pode ser visto na Figura 23.

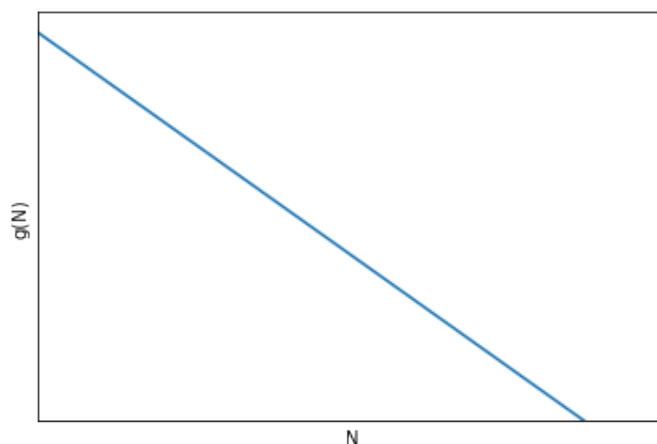


Figura 23: Taxa de crescimento intrínseca da população do modelo (30).

As funções  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$  são dadas por

$$\frac{dN}{dt} = F(N) = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - aP^*N, \quad (32)$$

e

$$\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N) = F(N) \left( \frac{rK - 2rN - aP^*K}{K} \right). \quad (33)$$

Façamos a análise qualitativa do modelo acima, começando pelas soluções de equilíbrio.

- $F(N) = 0$ , quando  $N = 0$  ou  $N = \frac{K}{r}(r - aP^*)$ .

Para as funções não triviais, vamos analisar o sinal de  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$

- $F(N) > 0$ , quando  $0 < N < \frac{K}{r}(r - aP^*)$ ;
- $F(N) < 0$ , quando  $N < 0$  ou  $N > \frac{K}{r}(r - aP^*)$ .

Portanto, as soluções não constantes são crescentes quando  $0 < N < \frac{K}{r}(r - aP^*)$  e decrescente quando  $N < 0$  ou  $N > \frac{K}{r}(r - aP^*)$ .

- $F'(N) > 0$ , quando  $0 < N < \frac{K}{2r}(r - aP^*)$  ou  $N > \frac{K}{r}(r - aP^*)$ ;
- $F'(N) < 0$ , quando  $N < 0$  ou  $\frac{K}{2r}(r - aP^*) < N < \frac{K}{r}(r - aP^*)$ .

Portanto, as soluções não constantes são côncavas para cima nos intervalos  $0 < N < \frac{K}{2r}(r - aP^*)$  e  $N > \frac{K}{r}(r - aP^*)$ , e o ponto  $N = \frac{K}{2r}(r - aP^*)$  é o ponto de inflexão.

Note que, na solução de equilíbrio  $N(t) = 0$ , o sinal de  $F(N)$  é positivo à direita e negativo à esquerda. Por esse motivo,  $N(t) = 0$  é um equilíbrio instável. Já na solução de equilíbrio  $N(t) = \frac{K}{r}(r - aP^*)$ , o sinal de  $F(N)$  é negativo à direita e positivo à esquerda. Assim,  $N(t) = \frac{K}{r}(r - aP^*)$  é um equilíbrio estável. Um campo de direções para o modelo de predação generalista é mostrado na Figura 24, onde é possível observar o comportamento das soluções não constantes do modelo de predação generalista.

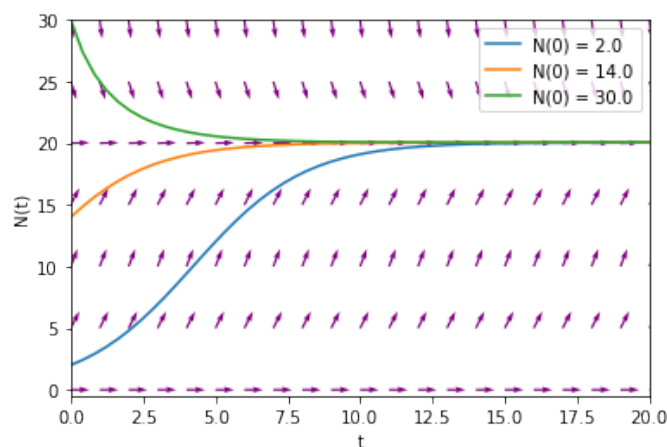


Figura 24: Modelo de predação generalista com  $r = 0,7$ ,  $K = 27$ ,  $a = 0,3$  e  $P = 0,6$ .

O gráfico da curva solução do modelo de predação generalista para diversas condições iniciais está representado na Figura 25.

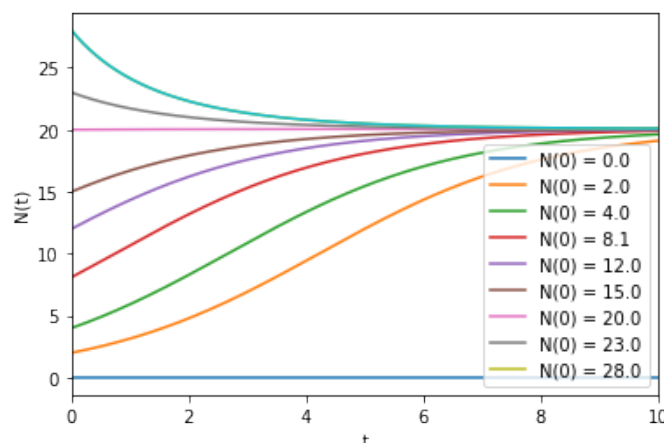


Figura 25: Modelo de predação generalista com parâmetros  $r = 0,7$ ,  $K = 27$ ,  $a = 0,3$  e  $P = 0,6$ .

Entretanto, vamos substituir a taxa de predação da EDO (30) por uma forma mais geral com o objetivo de adequar melhor a realidade. Normalmente, essa mudança traz referência a teoria de Holling que modela a taxa de predação, agora denotada por  $\pi$ , através de três funções diferentes (IANNELLI; PUGLIESE, 2014). Dessa forma, o modelo de predação com Holling é dado por

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - \pi(N)P^*, \quad (34)$$

sendo que  $\pi(N)$  o número de presas consumidas e  $N$  a densidade da população de presas.

O tipo I é considerado o mais simples e irreal, utilizado no modelo Lotka-Volterra, na qual o predador consome cada vez mais à medida que a densidade de presas aumenta (GOTELLI, 2008; IANNELLI; PUGLIESE, 2014). Sua equação é representada por

$$\pi(N) = aN. \quad (35)$$

O gráfico de (35) pode ser visto na Figura 26.

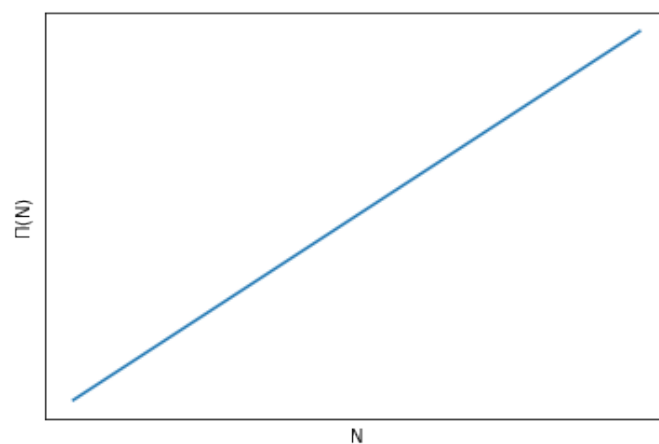


Figura 26: Resposta funcional do tipo I.

O tipo II é uma função hiperbólica, mais adequado para predadores especialistas, na qual leva em consideração a saciedade do predador e o tempo que ele precisa para processar o alimento que consome (RODRIGUES, 2017). Sua formulação matemática é dada por

$$\pi(N) = \frac{aN}{1 + a\tau N}, \quad (36)$$

sendo que  $\tau$  é o tempo de manuseio, gasto no processamento do alimento. O gráfico de (36) é mostrado na Figura 27.

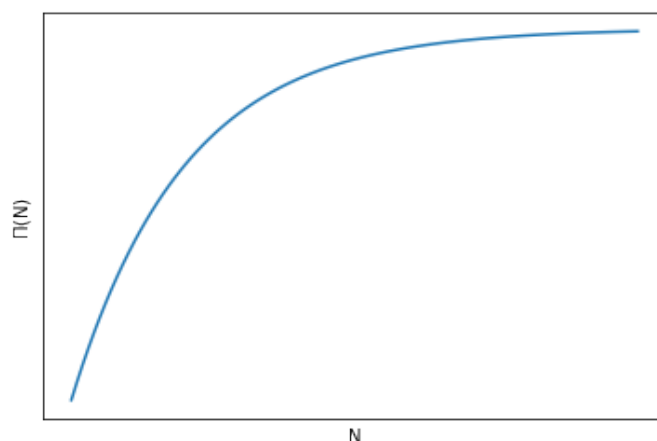


Figura 27: Resposta funcional do tipo II.

O tipo III é uma função sigmoideal, mais adequado para predadores generalistas, na qual é similar ao tipo II mas em baixa densidade de presas possui baixa eficiência de captura, já que os predadores possuem fontes de alimentos alternativas (RODRIGUES, 2017). Sua expressão matemática é dada por

$$\pi(N) = \frac{\alpha N^\theta}{v^\theta + N^\theta}, \quad (37)$$

com  $\theta > 1$ . O gráfico de (37) pode ser observado na Figura 28.

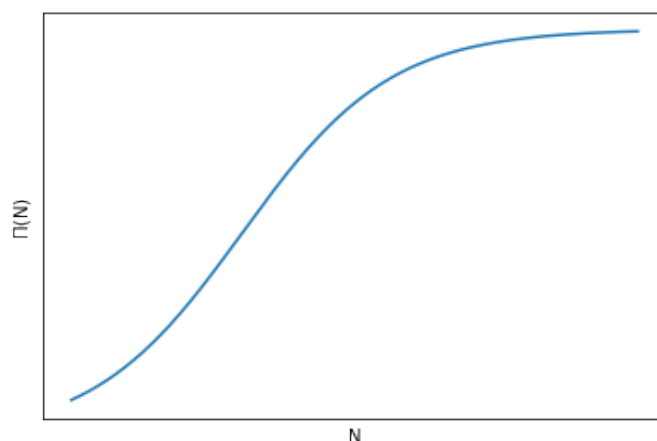


Figura 28: Resposta funcional do tipo III.

Desse modo, a resposta funcional possui um efeito bastante importante sobre a maneira como os predadores controlam suas presas (GOTELLI, 2008). A seguir veremos o modelo de colheita.

### 3.5 Colheita

A colheita é um tipo de predação feita pelo ser humano como, por exemplo, a pesca. Nesse caso, a modelagem matemática é importante para encontrar métodos de otimização da ação da pesca sem que aconteça o risco de extinção dos peixes (IANNELLI; PUGLIESE, 2014).

A equação diferencial do modelo de colheita pode ser representada por

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - hEN, \quad (38)$$

sendo que  $h$  é o retorno dos peixes colhidos,  $E$  é o esforço gasto e

$$g(N) = r \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - hE. \quad (39)$$

O gráfico de (39) pode ser observado na Figura 29.

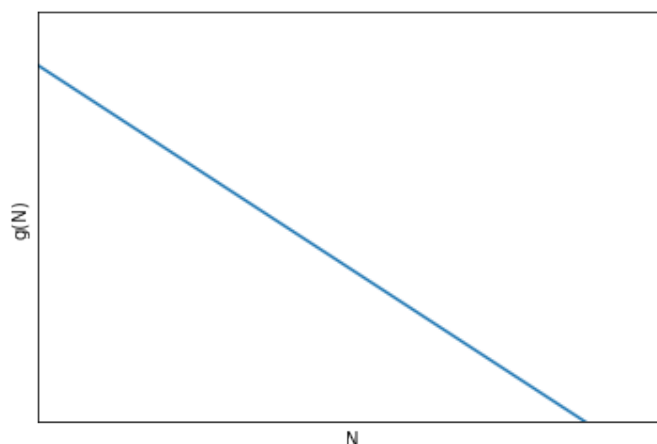


Figura 29: Taxa de crescimento intrínseca da população do modelo (38).

As funções  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$  são dadas por

$$\frac{dN}{dt} = F(N) = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - hEN, \quad (40)$$

e

$$\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N) = F(N) \left( \frac{rK - 2rN - hEK}{K} \right). \quad (41)$$

Façamos a análise qualitativa do modelo acima, começando pelas soluções de equilíbrio.

- $F(N) = 0$ , quando  $N = 0$  ou  $N = \frac{K}{r-hE}$ .

Para as funções não triviais, vamos analisar o sinal de  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$ .



- $F(N) > 0$ , quando  $0 < N < \frac{K}{r}(r - hE)$ ;
- $F(N) < 0$ , quando  $N < 0$  ou  $N > \frac{K}{r}(r - hE)$ .

Portanto, as soluções não constantes são crescentes quando  $0 < N < \frac{K}{r}(r - hE)$  e decrescente quando  $N < 0$  ou  $N > \frac{K}{r}(r - hE)$ .

- $F'(N) > 0$ , quando  $0 < N < \frac{K}{2r}(r - hE)$  ou  $N > \frac{K}{r}(r - hE)$ ;
- $F'(N) < 0$ , quando  $N < 0$  ou  $\frac{K}{2r}(r - hE) < N < \frac{K}{r}(r - hE)$ .

Portanto, as soluções não constantes são côncavas para cima nos intervalos  $0 < N < \frac{K}{2r}(r - hE)$  e  $N > \frac{K}{r}(r - hE)$ , e o ponto  $N = \frac{K}{2r}(r - hE)$  é o ponto de inflexão.

Note que, na solução de equilíbrio  $N(t) = 0$ , o sinal de  $F(N)$  é positivo à direita e negativo à esquerda. Por isso,  $N(t) = 0$  é um equilíbrio instável. Já na solução de equilíbrio  $N(t) = \frac{K}{r}(r - hE)$ , o sinal de  $F(N)$  é negativo à direita e positivo à esquerda. Logo,  $N(t) = \frac{K}{r}(r - hE)$  é um equilíbrio estável. Um campo de direções para o modelo de colheita é mostrado na Figura 30, onde é possível observar o comportamento das soluções não constantes do modelo de colheita.

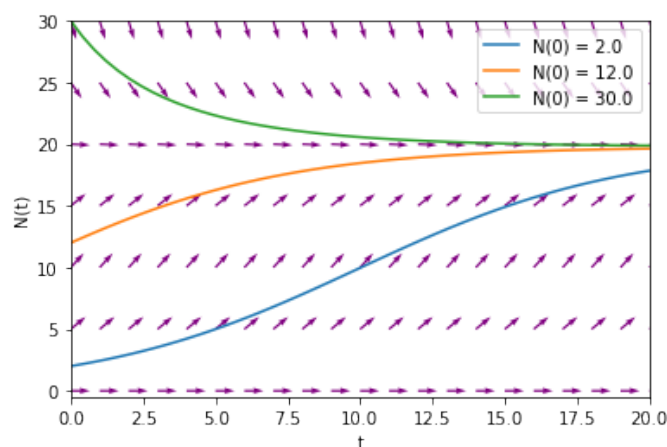


Figura 30: Modelo de colheita com  $r = 0,3$ ,  $K = 27$ ,  $h = 0,2$  e  $E = 0,4$ .

O gráfico da curva solução do modelo de colheita para diversas condições iniciais pode ser analisado na Figura 31.

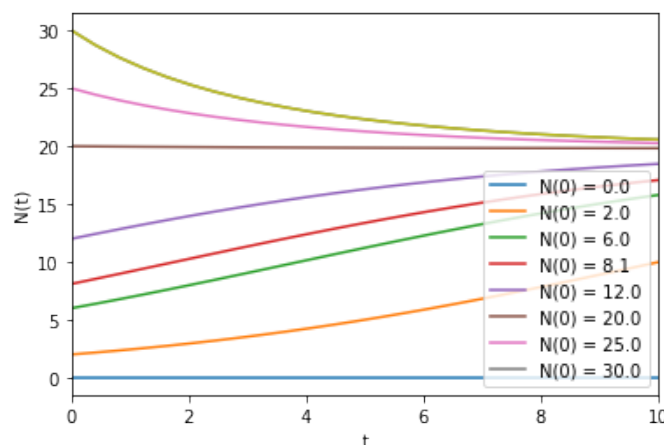


Figura 31: Modelo de colheita com parâmetros  $r = 0,3$ ,  $K = 27$ ,  $h = 0,2$  e  $E = 0,4$ .

Por fim, a seguir veremos uma aplicação por intermédio de uma população de lobo-guará.

## 4 Aplicação

O lobo-guará *Chrysocyon brachyurus* é considerado o maior canídeo da América do Sul e segundo a União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN), ele está classificado na categoria "quase ameaçado", ou seja, corre risco de extinção em um futuro próximo (VANSTREELS; PESSUTTI, 2010). Na Figura 32, podemos observar sua tendência populacional durante os anos de 1969 até 2006.

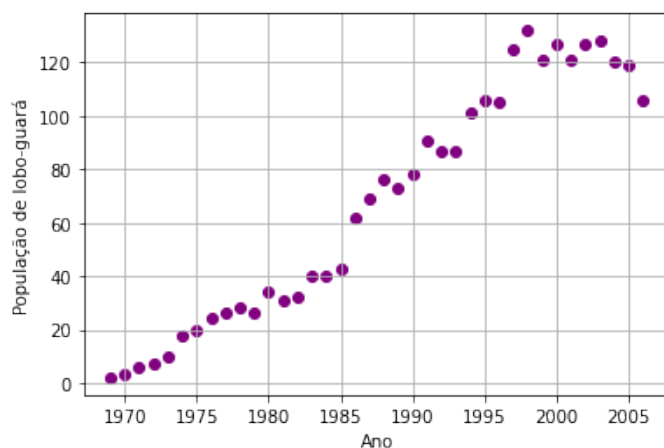


Figura 32: Diagrama de dispersão da população de lobo-guará *Chrysocyon brachyurus* no Brasil.

De acordo com a tendência observada na Figura 32, é razoável modelarmos o crescimento da população de lobos-guará pelo modelo logístico. Isto é,

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \\ N(t_0) = N_0 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} \frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r - \left(\frac{r}{K}\right) N \\ N(t_0) = N_0 \end{cases}. \quad (42)$$

Para simplificar, denotaremos as duas constantes a serem determinadas do lado direito da equação (42) por  $b = r$  e  $a = -\frac{r}{K}$ .

A técnica de derivação numérica escolhida para resolver o PVI (42) será o método das diferenças finitas, uma vez que ele se baseia na reformulação do problema contínuo em um problema discreto. Para obter  $\frac{1}{N(t_i)} \frac{dN(t_i)}{dt}$  em cada ano ( $t_i$ ), vamos utilizar o método das diferenças finitas da seguinte forma

$$\frac{1}{N(t_i)} \frac{dN(t_i)}{dt} = aN(t_i) + b \approx \frac{(g_i + h_i)}{2}, \quad (43)$$

onde  $g_i$  é o método das diferenças finitas "para frente" e  $h_i$  é o método das diferenças finitas "para trás". Na Tabela 1 podemos ver todos os cálculos envolvidos na obtenção de  $g_i$  e  $h_i$ .

Agora, utilizando o método dos mínimos quadrados nas colunas 2 e 5 da Tabela 1, encontramos os parâmetros  $a = -0,0023$  e  $b = 0,2653$ , e, equivalentemente,  $r = 0,2653$  e  $K = 115,3478$ . Por fim, substituímos os parâmetros  $r$  e  $K$  no PVI (42) e obtemos a seguinte solução

$$N(t) = \frac{115,3478}{56,6739 e^{-0,2653(t-1969)} + 1}. \quad (44)$$

O gráfico da curva solução de  $N(t)$  da equação (44) está representado na Figura 33. Podemos observar que os dados aplicados ao modelo (42) fornecem a curva solução (44). A curva indica que a população de lobos-guará poderá se estabilizar em aproximadamente 116 indivíduos.

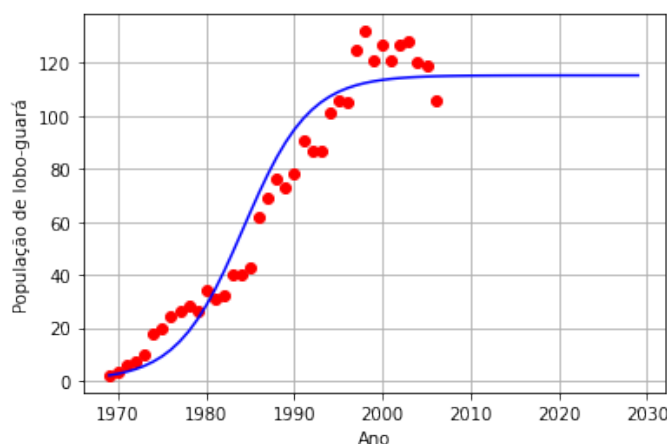


Figura 33: Curva de crescimento logístico da população de lobo-guará *Chrysocyon brachyurus*.

## 5 Considerações Finais

Neste artigo, vimos que ao modificarmos a função  $F(N)$  dos modelos clássicos geramos novos modelos de crescimentos populacionais. Estes, por se tratarem de modelos mais complexos, muitas vezes não são possíveis de serem resolvidos analiticamente e por isso, observamos seu comportamento por meio da análise qualitativa.

Através das funções  $\frac{dN}{dt} = F(N)$  e  $\frac{d^2N}{dt^2} = F'(N)$  encontramos as soluções de equilíbrio, os pontos de estabilidade e instabilidade, concavidade da solução, ponto de inflexão e capacidade de suporte dos novos modelos. Observamos que quando a taxa de crescimento populacional  $F(N)$  é

$t_i$	$N(t_i)$	$g_i = \frac{1}{N(t_i)} \frac{N(t_{i+1}) - N(t_i)}{t_{i+1} - t_i}$	$h_i = \frac{1}{N(t_i)} \frac{N(t_i) - N(t_{i-1})}{t_i - t_{i-1}}$	$\frac{g_i + h_i}{2}$
1969	2	0,5000	-	-
1970	3	1,0000	0,3333	0,6667
1971	6	0,1667	0,5000	0,3333
1972	7	0,4286	0,1429	0,2857
1973	10	0,8000	0,3000	0,5500
1974	18	0,1111	0,4444	0,2778
1975	20	0,2000	0,1000	0,1500
1976	24	0,0833	0,1667	0,1250
1977	26	0,0769	0,0769	0,0769
1978	28	-0,0714	0,0714	0,0000
1979	26	0,3077	-0,0769	0,1154
1980	34	-0,0882	0,2353	0,0735
1981	31	0,0323	-0,0968	-0,0323
1982	32	0,2500	0,0313	0,1406
1983	40	0,0000	0,2000	0,1000
1984	40	0,0750	0,0000	0,0375
1985	43	0,4419	0,0698	0,2558
1986	62	0,1129	0,3065	0,2097
1987	69	0,1014	0,1014	0,1014
1988	76	-0,0395	0,0921	0,0263
1989	73	0,0685	-0,0411	0,0137
1990	78	0,1667	0,0641	0,1154
1991	91	-0,0440	0,1429	0,0495
1992	87	0,0000	-0,0460	-0,0230
1993	87	0,1609	0,0000	0,0805
1994	101	0,0495	0,1386	0,0941
1995	106	-0,0094	0,0472	0,0189
1996	105	0,1905	-0,0095	0,0905
1997	125	0,0560	0,1600	0,1080
1998	132	-0,0833	0,0530	-0,0152
1999	121	0,0496	-0,0909	-0,0207
2000	127	-0,0472	0,0472	0,0000
2001	121	0,0496	0,0496	0,0000
2002	127	0,0079	0,0472	0,0276
2003	128	-0,0625	0,0078	-0,0273
2004	120	-0,0083	-0,0667	-0,0375
2005	119	-0,1092	-0,0084	-0,0588
2006	106	-	-0,1226	-

Tabela 1: Método das diferenças finitas



dada por uma função polinomial de grau 2, temos a competição intraespecífica, onde destacamos o efeito logístico, o qual descreve a relação de denso dependência entre o crescimento populacional e a limitação de recursos, e o efeito  $\theta$ -logístico, que descreve uma relação não linear entre a taxa de crescimento intrínseca da população e o seu tamanho. Quando a taxa de crescimento populacional  $F(N)$  é dada por uma função polinomial de grau 3, obtemos o efeito Allee que permite o aumento da natalidade e a diminuição da mortalidade à medida que a população cresce. A taxa de crescimento populacional  $F(N)$  não precisa ser necessariamente uma função polinomial, como é o caso dos modelos de competição de concurso e de *scramble*, sendo que a competição de concurso ocorre de forma direta, a de *scramble* acontece de maneira indireta. Neste trabalho também estudamos os modelos de predação generalista e de colheita, ambos referem-se às interações competitivas que envolvem a relação “presa e predador”, na qual uma parte envolvida sofre e a outra se beneficia. A principal diferença entre eles está no fato de que nos modelos de predação generalista, os predadores possuem mais do que uma fonte de alimento, enquanto nos modelos de colheita a predação feita pelo ser humano.

Os modelos de dinâmica populacional estudados neste trabalho, embora simples, fornecem informações importantes para tomada de decisão, antecipação de acontecimentos futuros, transformações no espaço geográfico, previsão do comportamento da população a longo prazo e, portanto, nessa perspectiva, facilita a obtenção de estimativas no que diz respeito ao indivíduo e o meio em que vive. Como exemplo disso, estudamos o crescimento da população de lobos-guará através do modelo logístico. Com os dados em mãos, ajustamos os parâmetros do modelo via método das diferenças finitas e pudemos observar um indício de estabilidade na população de lobos.

## 6 Bibliografia

BRAUER, F.; CASTILLO-CHAVES, C. **Mathematical models in population biology and epidemiology**. 2nd ed. New York: Springer, c2012.

DENTAMARO, A. A. **Estudo da evolução de modelos de crescimento populacional e métodos para obtenção de parâmetros**. 2019. 124 f. Dissertação (Mestrado em Matemática) - Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro, 2019.

EDELSTEIN-KESHET, L. **Mathematical models in biology**. Philadelphia: Society for Industrial and Applied Mathematics, c2005.

GOTELLI, N. J. **A primer of ecology**. 4th ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates, c2008.

IANNELLI, M.; PUGLIESE, A. **An introduction to mathematical population dynamics: along the trail of Volterra and Lotka**. Cham: Springer, 2014.

MENESES, A. C. **Transmissão de malária baseada na dinâmica da interação entre mosquitos selvagens e transgênicos usando a genética mendeliana e a técnica de reação em cadeia mutagênica**. 2018. 59 f. Dissertação (Mestrado em Ciências em Modelagem Matemática e Computacional) – Centro de Informática, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, 2018.



---

MURRAY, J. D. **Mathematical biology: an introduction**. 3rd ed. New York: Springer, 2002. v. 1.

NOVAKI, C. **Equações de diferenças na projeção de populações**. 2017. 72 f. Dissertação (Mestrado em Matemática em Rede Nacional) - Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Curitiba, 2017.

RODRIGUES, V. W. **Instabilidade difusiva em um modelo presa-predador generalista**. 2017. 91 f. Dissertação (Mestrado em Matemática) - Centro de Ciências Naturais e Exatas, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2017.

SANTOS, R. J. **Crescimento logístico da população do Brasil**. [Belo Horizonte]: UFMG, 2011. Apostila. Disponível em: <https://regijs.github.io/eqdif/popbrasil.pdf>. Acesso em: 08 mar. 2023

SCRAMBLE competition. *In*: WIKIPEDIA: the free encyclopedia. [San Francisco, CA: Wikimedia Foundation], 2022. Disponível em: [https://en.wikipedia.org/wiki/Scramble\\_competition](https://en.wikipedia.org/wiki/Scramble_competition). Acesso em: 09 jan. 2023.

VANSTREELS, R. E. T.; PESSUTTI, C. Analysis and discussion of maned wolf *Chrysocyon brachyurus* population trends in brazilian institutions: lessons from the brazilian studbook, 1969–2006. **International Zoo Yearbook**, London, v. 44, n. 1, p.121-135, 2010.