

NE449 - Tópicos Especiais em Ecologia II

Introdução aos Modelos Matemáticos em Ecologia

Marcus A. M. de Aguiar
Instituto de Física, Universidade Estadual de Campinas

Capítulo 3—Aplicações à Biologia de Populações

Tópicos 3.1 a 3.6

3.1 — Crescimento dependente da densidade na dinâmica de uma espécie

Vamos começar estendendo três exemplos de populações onde a taxa de crescimento depende de forma não-linear do número de indivíduos presentes. Esses problemas assumem a forma geral

$$N_{t+1} = f(N_t)$$

onde $f(N)$ é uma função não-linear que pode também conter parâmetros específicos da espécie.

(1) Modelo de Varley, Gradwell e Hassell (1973):

$$N_{t+1} = (\lambda N_t) \left(\frac{1}{\alpha} \right) N_t^{-b}$$

λ = taxa de reprodução; λN_t = prole na geração $t+1$

$$\lambda \frac{1}{\alpha} N_t^{-b} \leq 1 \quad \text{ou} \quad N_t \geq \frac{1}{\alpha^{1/b}} \quad .$$

O ponto de equilíbrio ocorre quando $N_{t+1} = N_t \equiv \bar{N}$ e é dado por

$$\bar{N} = \frac{\lambda}{\alpha} \bar{N}^{1-b}, \quad \text{ou} \quad \bar{N} = \left(\frac{1}{\alpha} \right)^{1/b} \quad .$$

A estabilidade desse ponto é determinada pela derivada de

$$f(N) = \frac{\lambda}{\alpha} N^{1-b} .$$

Para $f(x) = ax^k$, $\frac{df}{dx} = kax^{k-1}$. Assim

$$\frac{df}{dN} = \left(\frac{\lambda}{\alpha}\right)(1-b)N^{-b}$$

$$\frac{df}{dN} \Big|_{\bar{N}} = \left(\frac{\lambda}{\alpha}\right)(1-b)\left(\frac{\lambda}{\alpha}\right)^{-1} = 1-b.$$

Estabilidade ocorre se

$$-1 < 1-b < 1$$

ou se:

$$-1 < 1-b \quad \rightarrow \quad b < 2$$

$$1-b < 1 \quad \rightarrow \quad b > 0$$

e obtemos

$$\boxed{0 < b < 2} .$$

Veja que para $b=0$, $N_{t+1} = (\lambda/\alpha)N_t$ e só existe estabilidade no caso especial onde $\lambda = \alpha$. Para $b=2$, $N_{t+1} = \left(\frac{\lambda}{\alpha}\right)\frac{1}{N_t}$ e temos um comportamento ondulatório.

Teste esse caso com uma calculadora.

(2) Modelo de May (1975):

$$N_{t+1} = N_t \exp\{r(1 - N_t/K)\} .$$

com $r, K > 0$. Veja que a taxa de reprodução é

$$\lambda = \exp\{r(1 - N_t/K)\} \quad .$$

O ponto de equilíbrio ocorre quando

$$\bar{N} = K = \text{capacidade suporte}$$

além do ponto *trivial* $\bar{N} = 0$. A derivada da função

$$f(x) = x \exp\left\{r\left(1 - \frac{x}{K}\right)\right\}$$

$$\begin{aligned} \frac{df}{dx} &= \exp\left\{r\left(1 - \frac{x}{K}\right)\right\} + x\left(\frac{-r}{K}\right)\exp\left\{r\left(1 - \frac{x}{K}\right)\right\} \\ &= \left(1 - \frac{rx}{K}\right)\exp\left\{r\left(1 - \frac{x}{K}\right)\right\} \end{aligned}$$

Assim vemos que

$$\left.\frac{df}{dN}\right|_{N=0} = e^r > 1 \quad \Rightarrow \quad N_t = 0 \quad \text{é instável.}$$

$$\left.\frac{df}{dN}\right|_{N=K} = 1 - r \quad \Rightarrow \quad \text{estável se } -1 < 1 - r < 1$$

ou

$$0 < r < 2$$

O que acontece se $r > 2$? Faça uma simulação no seu computador.

(3) Modelo de Hassell (1975):

$$N_{t+1} = \lambda N_t (1 + a N_t)^b$$

Aqui também a taxa de reprodução efetiva é

$$\frac{\lambda}{(1 + a N_t)^b}$$

e diminui quando N_t aumenta. Veja que o fator de decrescimento $\frac{1}{(1+aN_t)^b}$ é importante quando $N_t \geq 1/a$. O ponto de equilíbrio é dado por

$$\bar{N} = \lambda \bar{N} (1 + a\bar{N})^{-b}; \quad \boxed{\bar{N} = 0}$$

ou

$$(1 + a\bar{N}) = \lambda^{1/b} \quad \rightarrow \quad \boxed{\bar{N} = \frac{\lambda^{1/b} - 1}{a}}$$

Chamando $f(x) = \lambda x (1 + ax)^{-b}$

$$\begin{aligned} \frac{df}{dx} &= \lambda (1 + ax)^{-b} + \lambda x (-b) (1 + ax)^{-b-1} (a) \\ &= \lambda (1 + ax)^{-b-1} [(1 + ax) - abx] \\ &= \lambda (1 + ax)^{-b-1} [1 + ax(1 - b)] \end{aligned}$$

Assim $\left. \frac{df}{dN} \right|_{\bar{N}=0} = \lambda$. O ponto fixo $\bar{N} = 0$ será instável para $\lambda > 1$.

Para $\bar{N} = (1 - \lambda^{1/b})/a$ obtemos $(1 + a\bar{N}) = \lambda^{1/b}$ e

$$\begin{aligned} \left. \frac{df}{dN} \right|_{\bar{N}} &= \lambda \lambda^{-\frac{(1+b)}{b}} \left[1 + a(1-b) \frac{(\lambda^{1/b} - 1)}{a} \right] \\ &= \lambda^{-1/b} [1 + (1-b)(\lambda^{1/b} - 1)] = \lambda^{-1/b} + (1-b)(1 - \lambda^{1/b}) \end{aligned}$$

Para entender o comportamento desse ponto de equilíbrio, vamos considerar três casos, sempre com $\lambda > 1$.

(i) $b = 1$; $\frac{df}{dN} = \lambda^{-1} < 1$. Nesse caso \bar{N} é estável para todos os valores de $\lambda > 1$.

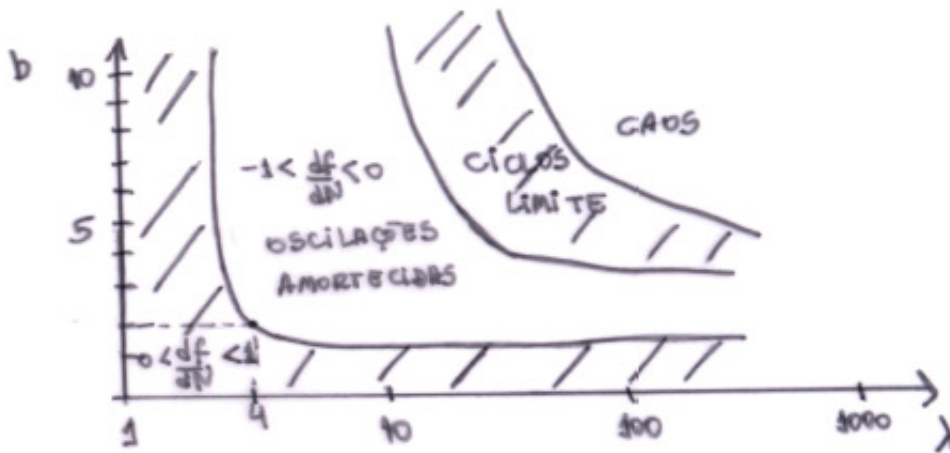
(ii) $b = 1/2$; $\frac{df}{dN} = \lambda^{-2} [1 + 0.5(\lambda^2 - 1)] = \lambda^2 + 0.5(1 - \lambda^{-2}) = 0.5(1 + \lambda^{-2})$

que fica sempre entre 1 e 0.5 para todo $\lambda > 1$, mantendo \bar{N} estável também.

(iii) $b = 2$; $\frac{df}{dN} = \lambda^{-1/2} - (1 - \lambda^{-1/2}) = -1 + 2\lambda^{-1/2}$

que vale 1 quando $\lambda = 1$. No entanto, quando $\lambda = 4$, $\frac{df}{dN} = 0$ e $\frac{df}{dN} < 0$ para $\lambda > 4$, representando estabilidade com oscilações.

Para $b > 2$ outros fenômenos ocorrem. No plano $b - \lambda$ temos o seguinte diagrama:



Dados empíricos mostram que a maioria das espécies pesquisadas cai nas regras estáveis onde não há oscilações, embora algumas oscilem de forma mais evidente. Veja o livro da Leah Edelstein-Keshet para mais detalhes e referências.

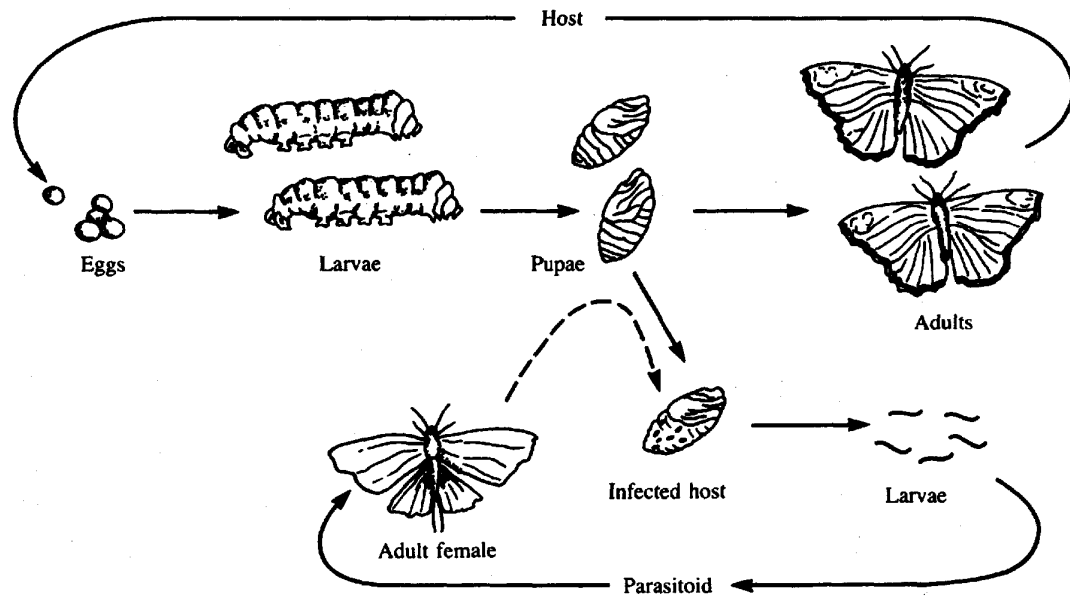
Exercícios:

- (a) Mostre que é possível “se livrar” do parâmetro K no modelo (2) definindo $n_t = n_t/K$.
- (b) Idem para o modelo (3): definindo $n_t = a n_t$ podemos nos livrar de a .

Isso mostra que os parâmetros K e a não são fundamentais, mas servem apenas como uma escala.

3.2 — Interações entre duas espécies: hospedeiros e parasitóides

Vamos agora considerar equações não-lineares descrevendo a interação predatória de parasitóides sobre seus hospedeiros. O ciclo de vida desses insetos é representado esquematicamente na figura abaixo:



As fêmeas parasitóides adultas botam seus ovos nas pupas dos hospedeiros, matando-as e fazendo eclodir suas larvas. Essa dinâmica pode ser representada com as seguintes hipóteses:

- 1) Hospedeiros parasitados dão origem à próxima geração de parasitóides
- 2) Hospedeiros não-parasitados dão origem à próxima geração de hospedeiros
- 3) A fração de hospedeiros parasitados depende da taxa de encontro entre as duas espécies, que pode depender da densidade de indivíduos.

Vamos então definir:

N_t = densidade de hospedeiros na geração t

P_t = densidade de parasitóides na geração t

$f = f(N_t, P_t)$ = fração de hospedeiros não-parasitados

λ = taxa de reprodução dos hospedeiros

c = número de ovos depositados por parasitóides por hospedeiro

Então:

$$N_{t+1} = [\text{número de hospedeiros em } t] \times [\text{fração não parasitada}] \\ \times [\text{taxa de reprodução}]$$

$$P_{t+1} = [\text{número de hospedeiros em } t] \times [\text{fração parasitada}] \\ \times [\text{número de ovos por hospedeiro}]$$

ou

$$N_{t+1} = \lambda N_t f(N_t, P_t) \\ P_{t+1} = c N_t (1 - f(N_t, P_t))$$

3.3 — O modelo de Nicholson-Bailey

Faremos agora duas hipóteses adicionais para completar as equações da seção 3.2:

- 4) Os encontros ocorrem de forma aleatória e independente uns dos outros, sendo proporcional às densidades de hospedeiros e parasitóides:

$$N_e = a N_t P_t$$

onde a representa a eficiência de busca do parasitóide.

- 5) Apenas o primeiro encontro é significativo e resulta no parasitismo da pupa. Encontros posteriores não alteram o estado da pupa.

Assim, o número médio de encontros por hospedeiro é

$$\mu = \frac{N_e}{N_t} = a P_t$$

No apêndice mostramos que a probabilidade de não haver encontros, que dá a fração de hospedeiros não parasitados é

$$f(N_t, P_t) = e^{-u} = e^{-aP_t}$$

Nossas equações ficam:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= \lambda N_t e^{-aP_t} \\ P_{t+1} &= c N_t (1 - e^{-aP_t}) \end{aligned}$$

Vamos então analisar esse modelo.

SOLUÇÃO DE EQUILÍBRIO

Fazendo

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t = \bar{N} \\ P_{t+1} &= P_t = \bar{P} \end{aligned}$$

vemos que $\bar{N} = \bar{P} = 0$ é solução, mas é trivial. Então

$$\begin{aligned} \bar{N} &= \lambda \bar{N} e^{-a\bar{P}} \rightarrow 1 = \lambda e^{-a\bar{P}} \\ e^{-a\bar{P}} &= \lambda^{-1} \\ -a\bar{P} &= -\ln \lambda \rightarrow \boxed{\bar{P} = \frac{\ln \lambda}{a}} \end{aligned}$$

e vemos que $\lambda > 1$, senão $\ln \lambda < 0$. A outra equação fica

$$\begin{aligned} \bar{P} &= c \bar{N} (1 - e^{-a\bar{P}}) \\ \bar{P} &= c \bar{N} (1 - \lambda^{-1}) = \frac{c}{\lambda} (\lambda - 1) \bar{N} \\ \bar{N} &= \frac{\lambda \bar{P}}{c(\lambda - 1)} \rightarrow \boxed{\bar{N} = \frac{\lambda \ln \lambda}{ac(\lambda - 1)}} \end{aligned}$$

ESTABILIDADE — Seja

$$F(N, P) = \lambda N e^{-aP}$$
$$G(N, P) = cN(1 - e^{-aP})$$

Então

$$\frac{\partial F}{\partial N} = \lambda e^{-aP}$$
$$\frac{\partial F}{\partial P} = -a\lambda e^{-aP}$$
$$\frac{\partial G}{\partial N} = c(1 - e^{-aP})$$
$$\frac{\partial G}{\partial P} = cNae^{-aP}$$

Calculando em \bar{P} e \bar{N} vemos que $e^{-a\bar{P}} = \lambda^{-1}$:

$$\left. \frac{\partial F}{\partial N} \right|_{\bar{N}, \bar{P}} = 1 \equiv a_{11}$$

$$\left. \frac{\partial F}{\partial P} \right|_{\bar{N}, \bar{P}} = -a\bar{N} = \frac{-\lambda \ln \lambda}{c(\lambda - 1)} \equiv a_{12}$$

$$\left. \frac{\partial G}{\partial N} \right|_{\bar{N}, \bar{P}} = c(1 - \lambda^{-1}) = \frac{c}{\lambda}(\lambda - 1) \equiv a_{21}$$

$$\left. \frac{\partial G}{\partial P} \right|_{\bar{N}, \bar{P}} = \frac{ca\bar{N}}{\lambda} = \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} \equiv a_{22}$$

e a matriz Jacobiana fica

$$\begin{pmatrix} 1 & -\lambda \ln \lambda / c(\lambda - 1) \\ \frac{c}{\lambda} & \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} \end{pmatrix}$$

Assim,

$$\beta = a_{11} + a_{22} = 1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}$$

$$\gamma = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} + \ln \lambda = \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}$$

A condição de estabilidade é

$$2 > 1 + \gamma > |\beta|$$

e, em particular, $\gamma < 1$. No entanto vamos mostrar que $\gamma > 1$. Para isso definimos

$$S(\lambda) = \lambda - 1 - \lambda \ln \lambda$$

Veja que $S(1) = 0$ e

$$S'(\lambda) = 1 - \ln \lambda - 1 = -\ln \lambda < 0$$

Então $S(\lambda)$ começa em 0 e só diminui, ou seja,

$$S(\lambda) = \lambda - 1 - \lambda \ln \lambda < 0 \quad \text{ou}$$

$$\lambda - 1 < \lambda \ln \lambda \quad \text{e}$$

$$\frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} = \gamma > 1 \quad .$$

Isso mostra que \bar{N}, \bar{P} é instável para todo $\lambda > 1$, e todos os valores de a e c !

A figura 3.3 do livro mostra comparação entre a previsão do modelo e um caso experimental que parece concordar com esse modelo.

Apêndice — A distribuição de Poisson

No problema de parasitóides e hospedeiros precisamos calcular a probabilidade de que o hospedeiro escape dos parasitas. Vamos supor que encontros entre hospedeiros e parasitóides sejam aleatórios e independentes. Então, se o parasitóide tenta encontrar um hospedeiro N vezes, a chance de obter sucesso em n deles é dada pela binomial:

$$P_N(n) = \frac{N!}{(N-n)!n!} P^n (1-P)^{N-n}$$

onde P é a probabilidade de sucesso em 1 tentativa. O número de sucessos é

$$\lambda = N p$$

e podemos re-escrever essa equação trocando P por λ/N :

$$P_\lambda(n) = \frac{N!}{(N-n)!n!} \left(\frac{\lambda}{N}\right)^n \left(1 - \frac{\lambda}{N}\right)^{N-n} .$$

Se N é grande (mas p é pequeno, de forma que $Np = \lambda$ é intermediário) podemos aproximar:

$$\begin{aligned} P_\lambda(n) &= \frac{N(N-1)(N-2)\dots(N-n+1)}{n!} \left(\frac{\lambda}{N}\right)^n \left(1 - \frac{\lambda}{N}\right)^{N-n} \\ &= \frac{N(N-1)\dots(N-n+1)}{N^n} \left(\frac{\lambda^n}{n!}\right) \left(1 - \frac{\lambda}{N}\right)^{N-n} \end{aligned}$$

Se N é grande, $N(N-1)\dots(N-n+1) \approx N^n$ e

$$P_\lambda(n) \approx \left(\frac{\lambda^n}{n!}\right) \left(1 - \frac{\lambda}{N}\right)^N$$

Além disso, para N grande $(1 - \lambda/N)^N \approx e^{-\lambda}$ e obtemos

$$P_\lambda(n) = \frac{\lambda^n}{n!} e^{-\lambda}$$

que é a distribuição de Poisson. Ela dá a probabilidade ocorrer n encontros dado que a média de encontros que ocorrem é λ .

A probabilidade de zero encontros, ou seja, a probabilidade do hospedeiro escapar, é

$$P_\lambda(0) = e^{-\lambda} \quad .$$

3.4 — Modificações do modelo de Nicholson-Bailey

O fato do modelo original de Nicholson-Bailey ser instável para todos os valores dos parâmetros não é razoável. Uma das maneiras de limitar o crescimento ilimitado das populações é introduzir uma capacidade suporte K para os hospedeiros, substituindo

$$\lambda \rightarrow \exp\left\{r\left(1 - \frac{N}{K}\right)\right\}$$

de forma que $\lambda \approx e^r > 1$ se $N \ll K$, mas $\lambda \approx 1$ quando $N \approx K$. As novas equações ficam

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t e^{r(1-N_t/K)-aP_t} \\ P_{t+1} &= N_t \left(1 - e^{-aP_t}\right) \end{aligned}$$

onde usamos $c = 1$ por simplicidade.

Soluções de Equilíbrio

$$\bar{N} = \bar{N} e^{r(1-\bar{N}/K)-a\bar{P}} \rightarrow r(1-\bar{N}/K) = a\bar{P}$$

$$\bar{P} = \bar{N} (1 - e^{-a\bar{P}}) \rightarrow \bar{N} = \frac{\bar{P}}{1 - e^{-a\bar{P}}}$$

Substituindo \bar{N} na primeira equação obtemos

$$r - \frac{r\bar{P}/K}{1 - e^{-a\bar{P}}} = a\bar{P}$$

que é uma equação *transcendental*, que não pode ser resolvida explicitamente.

Esse problema foi estudado por Beddington (1975) que definiu

$$q = \bar{N}/K$$

que dá a razão entre a população de hospedeiros na presença de predadores, \bar{N} , e a população máxima quando estão isolados, K . Com isso temos

$$\bar{P} = \frac{r}{a}(1 - q)$$

$$\bar{N} = \frac{\bar{P}}{1 - e^{-a\bar{P}}}$$

Dados os valores de K , r e q calculamos $\bar{N} = qK$. Usando as equações acima calculamos

$$\bar{P} = \bar{N}(1 - e^{-r(1-q)})$$

e

$$a = \frac{\bar{r}}{\bar{P}}(1 - q)$$

ou seja, trocamos o parâmetro a por q .

PROVA

Da primeira equação temos

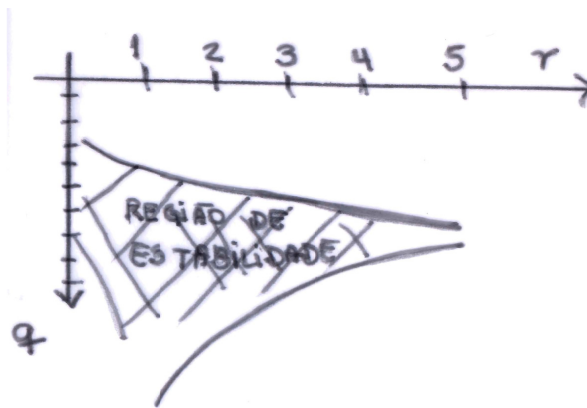
$$a\bar{P} = r(1 - q)$$

Da segunda equação

$$\bar{P} = \bar{N}(1 - e^{-a\bar{P}}) = \bar{N}(1 - e^{-r(1-q)})$$

Infelizmente as equações modificadas são muito complicadas para serem estudadas analiticamente e vamos fazer um estudo numérico usando o computador.

Para K fixo a estabilidade do ponto fixo \bar{N}, \bar{P} depende de r e q :



Veremos na aula os seguintes exemplos:

a) $r = 0.5, q = 0.4, K = 14.47, \bar{N} = 5.788, \bar{P} = 1.5, a = 0.2$

b) $r = 2.0, q = 0.4, K = 21.47, \bar{N} = 8.588, \bar{P} = 6.0, a = 0.2$

c) $r = 2.2, q = 0.4, K = 22.51, \bar{N} = 9.0, \bar{P} = 6.6, a = 0.2$

Outros fatores que podem estabilizar a população são:

1) Eficiência dos parasitóides. Podemos trocar

$$e^{-(aP_i)} \rightarrow e^{-(aP_i)^{1-m}} \text{ com } m < 1 .$$

Isso aumenta a fração de hospedeiros que escapa do parasitismo. Veja que para $m \approx 1$ essa fração tende a 1.

2) Refúgio. Supomos que uma parcela E dos hospedeiros máximos, K , podem se refugiar. Então

$$\frac{KE}{N_t} = \text{fração que pode se refugiar}$$

$$1 - \frac{KE}{N_t} = \text{fração vulnerável}$$

Exemplo $K = 100$, $E = 0.1$, de forma que $KE = 10 =$ número de indivíduos que podem se refugiar. Se $N = K = 100$, $KE/N = 0.1$ e 10% da população estará protegida. Se $N = 50$, $\frac{KE}{N} = 0.2$ e 20% da população está protegida, pois são 10 em 50.

Agora a fração de hospedeiros não-parasitados muda de

$$e^{-aP_t} \rightarrow \underbrace{\frac{EK}{N}}_{\text{parte nos refúgios}} + \underbrace{\left(1 - \frac{EK}{N}\right)e^{-aP_t}}_{\text{parte sujeita ao parasitismo}}$$

Assim, as novas equações ficam

$$N_{t+1} = N_t e^{-r(1-N_t/K)} \left[\frac{EK}{N_t} + \left(1 - \frac{EK}{N_t}\right) e^{-aP_t} \right]$$

e

$$P_{t+1} = (N_t - EK)(1 - e^{-aP_t}),$$

pois apenas a população $N_t \left(1 - \frac{EK}{N_t}\right) = N_t - EK$ está sujeito ao parasitismo.

Exercício Refaça as simulações da página ?? com $E = 0.1$ e compare os resultados.

3.5 — Modelo para Interações Plantas-Herbívoros

Nesta seção vamos estudar o problema do consumo de plantas por herbívoros de uma forma bem geral, para ilustrar a metodologia do processo de modelagem.

As hipóteses principais são:

- (1) As gerações são discretas.
- (2) A fecundidade dos herbívoros depende da quantidade de vegetação disponível e também do número de herbívoros que vão competir por esses recursos.
- (3) A quantidade de vegetação depende da população de herbívoros.

Chamando

v_n = biomassa de vegetação na geração n

h_n = número de herbívoros na geração n

podemos escrever

$$v_{n+1} = F(v_n, h_n)$$

$$h_{n+1} = G(v_n, h_n) \quad .$$

O ponto de equilíbrio é determinado por

$$\bar{v} = F(\bar{v}, \bar{h})$$

$$\bar{h} = G(\bar{v}, \bar{h}) \quad .$$

1 — Re-escala das Equações

Uma vez determinado o ponto de equilíbrio (\bar{v}, \bar{h}) é conveniente medir as populações nessas unidades. Definimos

$$v_n^* = \frac{v_n}{v}$$

$$h_n^* = \frac{h_n}{h}$$

de forma que, nessas variáveis o ponto de equilíbrio é (1, 1).

Exemplo

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= \alpha x_n y_n^\beta \\ y_{n+1} &= \gamma \frac{y_n}{\delta + x_n} \end{aligned}$$

O ponto de equilíbrio é $y_n = \alpha^{-1/\beta}$, $\bar{x} = \gamma - \delta$.

Definimos $x_n^* = \frac{x_n}{\gamma - \delta}$, $y_n^* = y_n \alpha^{1/\beta}$. Assim

$$x_{n+1}^* = \frac{x_{n+1}}{\gamma - \delta} = \frac{\alpha x_n y_n^\beta}{\gamma - \delta} = \alpha x_n^* y_n^\beta = x_n^* ???$$

$$\begin{aligned} y_{n+1}^* &= y_{n+1} \alpha^{1/\beta} = \frac{\gamma y_n \alpha^{1/\beta}}{\delta + x_n} = \frac{\gamma y_n^*}{\delta + x_n^* (\gamma - \delta)} \\ &= \frac{y_n^*}{\delta/\gamma + x_n^* (1 - \delta/\gamma)} = \frac{y_n^*}{\varepsilon + x_n^* (1 - \varepsilon)} \end{aligned}$$

Reduzimos a análise de três parâmetros (α , β e γ) para apenas dois, β e $\varepsilon = \frac{\delta}{\gamma}$.

As equações re-escaladas ficam

$$\begin{aligned} v_{n+1}^* &= F^*(v_n^*, h_n^*) \\ h_{n+1}^* &= G^*(v_n^*, h_n^*) \end{aligned}$$

Vamos assumir então que a re-escala foi feita e omitir os “* ”.

2. Condições sobre F e G

Vamos supor que, no equilíbrio, $\bar{v} = \bar{h} = 1$, tenhamos

(a) $\frac{\partial F}{\partial h} < 0$, pois a vegetação diminui com o aumento dos herbívoros

$\frac{\partial F}{\partial v} > 0$, a vegetação aumenta na próxima geração se for grande agora

(b) vamos escrever a equação para h como

$$h_{n+1} = G(v_n, h_n) = h_n R(v_n, h_n)$$

tal que R é o número de filhos *per capita*. Vamos ainda supor que R depende da disponibilidade de alimento, ou seja, de

$$x = \frac{h}{v} = \text{número de herbívoros por unidade de vegetação}$$

e que

$$\frac{\partial R}{\partial x} < 0$$

pois o número de filhos diminui se houver muitos herbívoros ou pouca vegetação.

Temos as seguintes relações:

$$\frac{\partial G}{\partial v} = h \frac{\partial R}{\partial v} = h \frac{\partial R}{\partial x} \frac{\partial x}{\partial v} = h \frac{\partial R}{\partial x} \left(-\frac{h}{v^2} \right) = -\frac{h^2}{v^2} \frac{\partial R}{\partial x}$$

$$\frac{\partial G}{\partial h} = R + h \frac{\partial R}{\partial h} = R + h \frac{\partial R}{\partial x} \frac{\partial x}{\partial h} = R + \frac{h}{v} \frac{\partial R}{\partial x}$$

Além disso, no ponto de equilíbrio $\bar{h} = \bar{v} = 1$ temos

$$\bar{h} = \bar{h} R(\bar{h}/\bar{v}) \rightarrow R(1) = 1$$

$$\left. \frac{\partial G}{\partial v} \right|_{\bar{v}, \bar{h}} = -R'(1)$$

$$\frac{\partial G}{\partial h} \Big|_{\bar{v}, \bar{h}} = 1 + R'(1)$$

onde $R' = \partial R / \partial x$. Veja também que $F(1,1) = 1$.

Podemos então escrever

$$\frac{\partial F}{\partial v} \Big|_{\bar{v}, \bar{h}} \equiv \nu > 0$$

$$\frac{\partial F}{\partial h} \Big|_{\bar{v}, \bar{h}} \equiv -\mu < 0$$

$$\frac{\partial R}{\partial x} \Big|_{x=1} \equiv -\varepsilon < 0$$

O Jacobiano calculado em $\bar{v} = \bar{h} = 1$ fica

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial F}{\partial v} & \frac{\partial F}{\partial h} \\ \frac{\partial G}{\partial v} & \frac{\partial G}{\partial h} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \nu & -\mu \\ \varepsilon & 1 - \varepsilon \end{pmatrix}$$

e seus auto-valores, que determinam a estabilidade do ponto de equilíbrio são

$$\det \begin{vmatrix} \nu - \lambda & -\mu \\ \varepsilon & 1 - \varepsilon - \lambda \end{vmatrix} \equiv 0$$

ou

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \gamma = 0$$

com

$$\begin{aligned} \beta &= \nu + 1 - \varepsilon \\ \gamma &= \nu(1 - \varepsilon) + \mu\varepsilon \end{aligned}$$

Teremos estabilidade se

$$|\beta| < 1 + \gamma < 2 \quad .$$

Podemos ganhar bastante informação se analisarmos essas condições em detalhe. Para ilustrar o procedimento considere as seguintes desigualdades:

$$(a) \quad \beta > 2 \rightarrow v + 1 - \varepsilon < 2 \quad \text{ou}$$

$$\boxed{v - \varepsilon < 1}$$

$$(b) \quad \beta < 1 + \gamma \rightarrow v + 1 - \varepsilon < 1 + v - v\varepsilon + \mu\varepsilon, \quad \text{ou}$$

$$-\varepsilon < \varepsilon(\mu - v) \quad \text{ou ainda}$$

$$\boxed{v - \mu < 1}$$

Subtraindo essas duas equações obtemos

$$-\varepsilon + \mu < 0 \quad \text{ou} \quad \boxed{\mu < \varepsilon} \quad .$$

Recuperando o significado desses parâmetros vemos que

$$-\frac{\partial F}{\partial h} < \frac{\partial G}{\partial v}$$

O declínio em vegetação devido a um aumento no número de herbívoros < O aumento da população de herbívoros devido a um aumento da vegetação.

o que faz bastante sentido!

3.6 — Genética de Populações

Considere uma população diplóide com N indivíduos. Focamos agora em um único gene que pode aparecer na população com dois alelos, A e a .

Supomos que os genótipos são todos igualmente bons e que o acasalamento é aleatório.

Seja

$$p = \text{frequência do alelo } A = \frac{\# \text{ total de alelos } A}{2N}$$

$$q = \text{frequência do alelo } a = \frac{\# \text{ total de alelos } a}{2N}$$

com $p + q = 1$. Além disso

$$\mu = \text{frequência do genótipo } AA$$

$$v = \text{frequência do genótipo } aA$$

$$\varpi = \text{frequência do genótipo } aa$$

com $\mu + v + \varpi = 1$. Vemos que

$$p = \frac{2\mu N + vN}{2N} = \mu + \frac{v}{2}$$

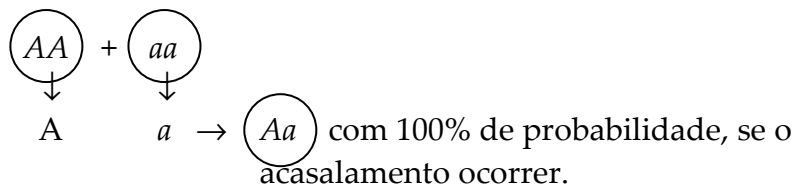
$$q = \frac{2\varpi N + vN}{2N} = \varpi + \frac{v}{2}$$

Construímos agora uma *tabela de acasalamento*, listando os genótipos possíveis dos pais, as frequências com que aquele acasalamento ocorre, e a frequência dos diferentes genótipos possíveis dos filhos:

Pais	Frequência do acasalamento	Frequência do genótipo dos filhos		
		AA	Aa	aa
AA x AA	μ^2	μ^2	0	0
AA x Aa	$2\mu v$	μv	μv	0
AA x aa	$2\mu \varpi$	0	$2\mu \varpi$	0
Aa x Aa	v^2	$v^2/4$	$v^2/2$	$v^2/4$
Aa x aa	$2v \varpi$	0	$v \varpi$	$v \varpi$

aa x aa	ϖ^2	0	0	ϖ^2
	Total	$\mu^2 + \mu v + v^2/4$	$\mu v + 2\mu\varpi + v\varpi + v^2/2$	$\varpi^2 + v\varpi + v^2/4$

Por exemplo, para $AA \times aa$, podemos escolher um pai AA (probabilidade μ) e uma mãe aa (probabilidade ϖ) ou vice-versa. A probabilidade total é então $2\mu\varpi$. Os filhos gerados serão



Então, dadas as proporções μ_n, v_n, ϖ_n na n -ésima geração, teremos

$$\begin{cases} \mu_{n+1} = \mu_n^2 + \mu_n v_n + v_n^2/4 \\ v_{n+1} = \mu_n v_n + 2\mu_n \varpi_n + v_n^2/2 + v_n \varpi_n \\ \varpi_{n+1} = v_n^2/2 + v_n \varpi_n + \varpi_n^2 \end{cases}$$

Essas equações levam à famosa lei de Hardy-Weinberg que diz que as frequências alélicas não mudam sob essas condições aleatórias e neutras (sem seleção), *i.e.*,

$$\begin{aligned} p_{n+1} &= p_n \\ q_{n+1} &= q_n \end{aligned}$$

Para ver isso, primeiro vemos que

$$\begin{aligned} \mu_{n+1} + v_{n+1} + \varpi_{n+1} &= \mu_n^2 + v_n^2 + \varpi_n^2 + 2\mu_n v_n + 2\mu_n \varpi_n + 2v_n \varpi_n \\ &= (\mu_n + v_n + \varpi_n)^2 = 1 \end{aligned}$$

Podemos então escrever $\varpi_n = 1 - \mu_n - v_n$ e eliminar ϖ_n . Obtemos,

$$\mu_{n+1} = \mu_n^2 + \mu_n v_n + v_n^2/4 = (\mu_n + v_n/2)^2$$

$$v_{n+1} = 2(\mu_n + v_n/2)[1 - (\mu_n + v_n/2)]$$

onde já simplificamos bastante a equação para v_{n+1} . Somando metade da segunda equação à primeira vemos que

$$\mu_{n+1} + v_{n+1}/2 = \mu_n + v_n/2$$

ou

$$p_{n+1} = p_n$$

como

$$q_{n+1} = 1 - p_{n+1} = 1 - p_n = q_n \rightarrow q_{n+1} = q_n .$$