Modelos de Crescimento Populacional

Carlos Rauta
car.rauta@gmail.com

Nota de estudo sobre Dinâmica Populacional. Não há intenção de originalidade. Textos de diversos autores foram utilizados. A bibliografia utilizada para escrever esta nota pode ser vista no fim do material. Erros e omissões são de minha total responsabilidade.

Introdução

Quatro fatores governam a dinâmica de uma população: *nascimento*, *morte*, *emigração* e *imigração*. Incorporando esses fatores em uma expressão matemática, temos:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E \tag{1}$$

A equação (1) diz que o tamanho da população no próximo período de tempo (N_{t+1}) é igual ao tamanho da população atual (N_t) mais os nascimentos (B) e os imigrantes (I), menos as mortes (D) e os emigrantes (E). Para sabermos o quanto a população variou de um instante para outro basta subtraímos N_t aos dois lados da equação.

$$\begin{aligned} N_{t+1} - N_t &= N_t - N_t + B - D + I - E && (2) \\ \Delta N &= B - D + I - E && (3) \end{aligned}$$

Modelo de crescimento exponencial

Todo modelo é uma simplificação do que ocorre no mundo real. Para o modelo de crescimento exponencial vamos assumir que a população é **fechada**, ou seja, não há movimento de indivíduos entre populações. Se a população é fechada, tanto o I como o E serão iguais a zero. Sendo assim, temos:

$$\Delta N = B - D \tag{4}$$

Assumimos também que o crescimento da população é **contínuo**. Assim podemos modelar a equação (4) como uma equação diferencial:

$$\frac{dN}{dt} = B - D \tag{5}$$

Nosso foco agora é modelar de forma mais precisa as mortes e nascimentos da população. É natural supor que o numero de nascimentos dependerá do tamanho da população. Por exemplo, uma população de 10.000 piranhas produzirá muitos mais ovos que uma população de 100 piranhas. Dizemos que B é proporcional ao tamanho da população:

$$B = bN \tag{6}$$

E as mortes? Quanto maior a população, mais indivíduos morrem. Dizemos que D é proporcional ao tamanho da população:

$$D = gN \tag{7}$$

Substituindo as equações (6) e (7) na equação (5), temos:

$$\frac{dN}{dt} = (b - g)N \tag{8}$$

Fazemos $r = b - g$, a **taxa de crescimento instantânea**. Logo:

$$\frac{dN}{dt} = rN \tag{9}$$

O valor de r determina se uma população vai aumentar exponencialmente ($r > 0$), permanecer constante ($r = 0$) ou diminuir até a extinção ($r < 0$).

Até agora sabemos apenas a taxa de crescimento da população. E se quisermos saber o tamanho da população? Precisamos resolver a equação diferencial acima e para isso vamos usar o método da separação de variáveis.

Primeiramente, separamos as variáveis:

$$\frac{dN}{N} = rdt \tag{10}$$

Integramos em seguida ambos os lados da equação:

$$\begin{aligned}
\int \frac{dN}{N} &= \int rdt && (11)\\
ln|N| &= rt + C && (12)\\
|N| &= e^{rt+C} = e^{rt}e^{C} && (13)\\
N(t) &= Ae^{rt}, && (14)
\end{aligned}$$

onde $A = \pm e^{C}$.

Esta é a solução geral da equação diferencial. Frequentemente, em problemas biológicos não estamos interessados na solução geral visto que não existem infinitas soluções para uma certa situação ocorrida na Natureza. Assim, vamos assumir que a população no instante $t = 0$ é N_0 e descobrir o valor de A que satisfaz essa condição.

$$N_0 = Ae^{r0} \Longrightarrow A = N_0$$

Substituindo A em (14), temos:

$$N(t) = N_0 e^{rt} \tag{15}$$

Sabendo o tamanho inicial da população e a taxa intrínseca de crescimento, podemos usar a equação (15) para saber o tamanho da população no futuro.

Uma limitação do modelo de crescimento exponencial é que a população cresce ou decresce indefinidamente com taxa constante, não tendo em conta que os recursos para crescimento e reprodução são escassos.

Modelo de crescimento logístico

Nesta secção vamos assumir que os recursos para crescimento e reprodução são limitados. Vamos começar com uma equação ja familiar:

$$\frac{dN}{dt} = (b' - g')N \tag{16}$$

Vamos fazer com que b' e/ou g' varie em função da própria densidade populacional. Se a densidade subir acima de níveis aceitáveis pelo meio ambiente, a população diminui. Inversamente, quando a população está em níveis abaixo da capacidade de suporte do meio, a população aumenta.

A forma analítica mais simples de exprimir estas ideias é admitir que b' e g' são funções lineares, respectivamente, descrescente e crescente de N:

$$b' = b - aN \tag{17}$$

$$g' = g + cN \tag{18}$$

onde b' é a taxa de natalidade per capita, g' é a taxa de mortalidade per capita, e a, b, c e g são constantes.

Substituindo as equações (17) e (18) na equação (15), temos:

$$\frac{dN}{dt} = [(b - aN) - (g + cN)]N \tag{19}$$

Rearranjando os termos:

$$\frac{dN}{dt} = [(b - g) - (a + c)N]N \tag{20}$$

Em seguida, multiplicamos a equação (20) por $[(b-g)/(b-g)]$. Como esse termo é igual a 1, ele nao altera os termos, mas permite simplificar a equação:

$$\frac{dN}{dt} = [\frac{(b-g)}{(b-g)}][(b-g)-(a+c)N]N \quad (21)$$

$$\frac{dN}{dt} = [(b-g)][\frac{(b-g)}{(b-g)} - \frac{(a+c)}{(b-g)}N]N \quad (22)$$

Tratando $(b-g)$ como r, temos:

$$\frac{dN}{dt} = rN[1 - \frac{(a+c)}{(b-g)}N] \quad (23)$$

Como a, b, c e g são constantes, podemos definir uma nova constante K tal que:

$$K = \frac{b-g}{a+c} \quad (24)$$

A constante K é interpretada como **capacidade de suporte** do ambiente. K representa o tamanho populacional máximo suportável por uma variedade de recursos potencialmente limitantes, tais como espaço, alimento e abrigo. Substituindo K na equação (23) obtemos a equação diferencial do crescimento logístico:

$$\frac{dN}{dt} = rN(1 - \frac{N}{K}) \quad (25)$$

O termo entre parenteses representa a **porção não-utilizada da capacidade de suporte**. Por exemplo, suponha que uma área suporte 1000 animais ($K = 1000$) e ja há 175 animais ($N = 175$). A porção não-utilizada da capacidade de suporte é $[1 - (175/1000)] = 0,825$. A população está sublotada e está crescendo a 82,5% da taxa de crescimento exponencial. Em contrapartida, se a população estiver de estiver próxima de K (980), a porção não-utilizada da capacidade de suporte do ambiente é pequena: $[1 - (980/1000)] = 0,02$. Consequentemente, a população cresce bem devagar, a 2% da taxa de crescimento exponencial.

Quando é que a população para de crescer? Isso acontece quando $dN/dt = 0$ para todo instante t. Logo, as soluções procuradas são $N = 0$ e $N = K$.

Dizemos que são soluções de equilíbrio, já que não há variação ou mudança no valor de N quando t aumenta. Quando a população é menor que K, $\frac{dN}{dt} > 0$ e a população cresce em direção a K. Quando a população é maior que K, $\frac{dN}{dt} < 0$ e a população decresce em direção a K. A figura 1 ilustra graficamente o que foi dito.

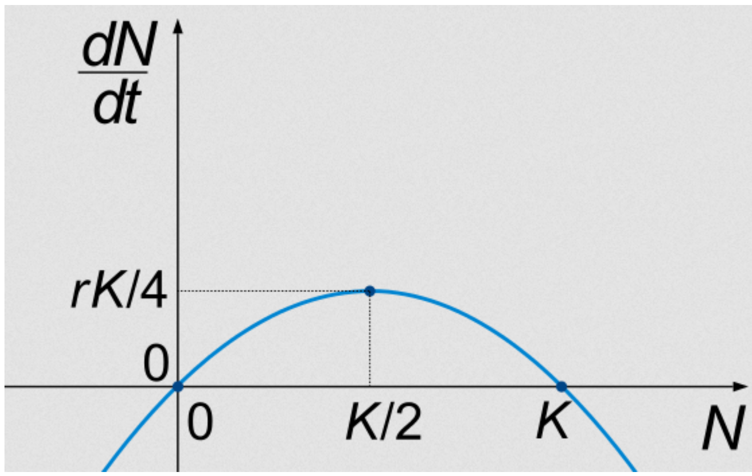

Figura 1: O gráfico mostra a relação entre dN/dt e N da equação logística. Fonte: Yapparina, 2015 - Wikimedia

Observe que a taxa de crescimento atinge o máximo quando $N = K/2$. É fácil mostrar isso. Para encontrar o máximo da função que relaciona dN/dt com N, temos que derivar a função, igualar a derivada a zero e verificar qual é o valor de N em que a derivada se anula. A derivada de $rN(1 - \frac{N}{K})$ em relação a N é $r(1 - \frac{2N}{K})$. Igualando a 0, temos

$$\begin{aligned} r(1 - \frac{2N}{K}) &= 0 \\ \frac{-2N}{K} &= -1 \\ N &= \frac{K}{2} \end{aligned}$$

Tal como no modelo de crescimento exponencial, podemos resolver a equação diferencial do crescimento logístico e obter o tamanho da população em função do tempo.

Primeiramente, separamos as variáveis:

$$\frac{dN}{N(1-\frac{N}{K})} = rdt \tag{26}$$

Em seguida integramos ambos os lados da equação:

$$\int \frac{dN}{N(1-\frac{N}{K})} = \int rdt \tag{27}$$

Para calcularmos a integral no lado esquerdo, escrevemos:

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

Usando frações parciais obtemos:

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

Isso nos permite reescrever a equação (27):

$$\begin{aligned}
\int \frac{1}{N} + \frac{1}{K-N} dN &= \int rdt \\
ln|N| - ln|K-N| &= rt + C \\
ln|\frac{K-N}{N}| &= -rt - C \\
|\frac{K-N}{N}| &= e^{-rt-C} = e^{-kt}e^{-C} \\
\frac{K-N}{N} &= Ae^{-kt}
\end{aligned}$$

onde $A = \pm e^{-C}$. Isolando N, temos;

$$N(t) = \frac{K}{1+Ae^{-rt}} \tag{28}$$

Esta é a solução geral da equação diferencial. Frequentemente, em problemas biológicos não estamos interessados na solução geral visto que não existem infinitas soluções para uma certa situação ocorrida na Natureza. Assim, vamos assumir que a população no instante $t = 0$ é N_0 e descobrir o valor de A que satisfaz essa condição.

$$N_0 = \frac{K}{1 + Ae^{-r0}} = \frac{K}{1 + A} \Longrightarrow A = \frac{K - N_0}{N_0}$$

Substituindo A em (28), temos:

$$N(t) = \frac{K}{1 + (\frac{K-N_0}{N_0})e^{-rt}} \tag{29}$$

Se $N > 0$ e se fizemos $t \to \infty$ podemos mostrar que K é a **solução assintoticamente estável** da equação (29):

$$\lim_{t\to\infty} \frac{K}{1 + (\frac{K-N_0}{N_0})e^{-rt}} = \lim_{t\to\infty} \frac{K}{1} = K$$

Por outro lado, a situação para a solução de equilíbrio $N = 0$ é bem diferente. Mesmo soluções que começam muito próximas de zero tendem a K quando $t \to \infty$. Dizemos que N = 0 é uma **solução de equilíbrio instável**. Isso significa que a única maneira de garantir que a solução permaneça próxima de zero é fazer com que seu valor inicial seja exatamente igual a zero.

O gráfico da equação (29) tem a forma característica de uma curva em S (Figura 2). Conforme previsto, quando o crescimento começa abaixo da capacidade de suporte, a trajetória de N tende a K. Acima da capacidade de suporte, a curva cai rapidamente para K.

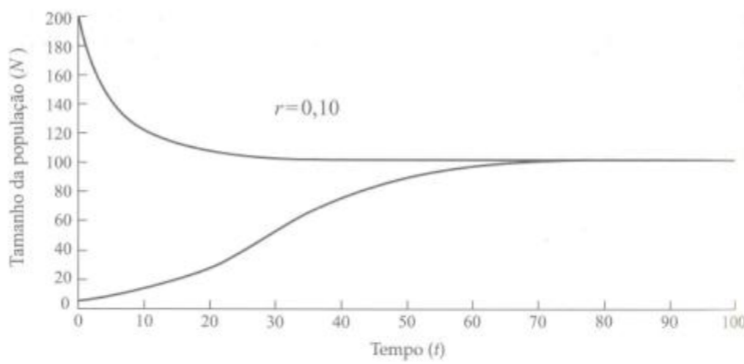

Figura 2: O gráfico mostra a relação entre N e o tempo t, onde $K = 100$ e a população é 5 ou 200. Fonte: Gotelli, 2009.

Modelo de Schaefer

Suponha que uma população pesqueira seja descrita pela equação logística e pescada numa taxa h, isto é,

$$\frac{dN}{dt} = rN(1 - \frac{N}{K}) - h \tag{30}$$

É razoável supor que a taxa h segundo a qual são pegos os peixes depende da população N: quanto mais peixes existirem, mais fácil será captura-los. Vamos supor então que a taxa segundo a qual os peixes são capturados é dada por qEN, em que E é o esforço de pesca e q é o coeficiente de capturabilidade, definido como a fração da população que é extraída por uma unidade de esforço. Para incluir esse efeito, a equação logística é substituída por

$$\frac{dN}{dt} = rN(1 - \frac{N}{K}) - qEN \tag{31}$$

Essa equação é conhecida como modelo de Schaefer, em homenagem ao biologista M. B. Schaefer, que a aplicou a populações de peixes.

A equação possui duas soluções de equilíbrio: $N = 0$ (solução instável) e

$$\begin{aligned} r(1 - \frac{N}{K}) - Eq &= 0 \\ 1 - \frac{N}{K} &= \frac{qE}{r} \end{aligned}$$

$$
\begin{aligned}
\frac{N}{K} &= 1 - \frac{qE}{r} \\
N &= K(1 - \frac{qE}{r})
\end{aligned}
$$

onde $E < \frac{r}{q}$. Se $E > \frac{r}{q}$, a população entra em extinção.

Chamamos de **rendimento máximo** R_m a taxa segundo a qual a população pesqueira pode ser explorada indefinidamente. É o produto do esforço de pesca com a população assintoticamente estável.

$$
R_m = EK(1 - \frac{qE}{r}) \tag{32}
$$

Para obter o esforço máximo do rendimento sustentável R_m temos que derivar a função acima em relação a E, igualar a zero e isolar E.

$$
\begin{aligned}
R'_m = K(1 - \frac{qE}{r}) + EK(-\frac{q}{r}) &= 0 \\
K(1 - \frac{qE}{r}) &= \frac{qEK}{r} \\
K(r - qE) &= qEK \\
rK - qEK &= qEK \\
2qEK &= rK \\
E &= \frac{r}{2q}
\end{aligned}
$$

Substituindo E na equação (32) obtemos o **rendimento máximo sustentável** R_{ms}:

$$
\begin{aligned}
R_{ms} &= \frac{r}{2q}K(1 - \frac{q\frac{r}{2q}}{r}) \\
&= \frac{r}{2q}K(1 - \frac{r}{2r}) \\
&= \frac{r}{2q}K(1 - \frac{1}{2}) \\
&= \frac{rK}{4q}
\end{aligned}
$$

A figura 3 mostra o gráfico do esforço vs rendimento sustentável. É uma curva parabólica com o R_{ms} no ponto $(\frac{r}{2q}, \frac{rK}{4q})$. É possível notar que o rendimento sustentável aumenta à medida que o esforço aumenta até o ponto do rendimento máximo sustentável R_{ms}. A partir daí, o rendimento sustentável começa a decrescer com o aumento do esforço.

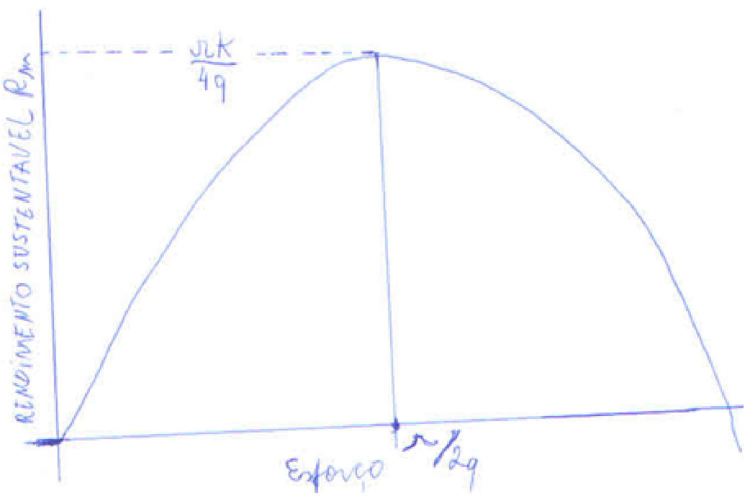

Figura 3: O gráfico mostra a relação entre R_m e o esforço E.

Bibliografia

GOTELLI, N. J. Ecologia. Editora Planta. Londrina, Brasil, 287pp, 2009.

BOYCE, William E.; DIPRIMA, Richard C. Equações diferenciais elementares e problemas de valores de contorno. 10 ed. Rio de Janeiro, LTD, 2017.

STEWART, James, Cálculo, Vol. 2, Editora Thomson, 5a. edição, 2006.

GOMES, Manuel Carmo. Módulo 13 - Crescimento com regulação em reprodutores contínuos. 20 f. Notas de aula.