**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE FÍSICA DE SÃO CARLOS**

Guilherme Martins Lopes

**Dinâmica populacional de engenheiros de ecossistemas
com a função de crescimento de Beverton-Holt**

São Carlos

2020

Guilherme Martins Lopes

**Dinâmica populacional de engenheiros de ecossistemas
com a função de crescimento de Beverton-Holt**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física do Instituto de Física de São Carlos da Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Mestre em Ciências.

Área de concentração: Física Aplicada
Opção: Física Biomolecular

Orientador: Prof. Dr. José Fernando Fontanari

Versão corrigida
(Versão original disponível na Unidade que aloja o Programa)

São Carlos
2020

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Lopes, Guilherme Martins

Dinâmica populacional de engenheiros de ecossistemas com a função de crescimento de Beverton-Holt / Guilherme Martins Lopes; orientador José Fernando Fontanari - versão corrigida -- São Carlos, 2020.

57 p.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Física Aplicada Biomolecular) -- Instituto de Física de São Carlos, Universidade de São Paulo, 2020.

1. Dinâmica de populações. 2. Engenheiros de ecossistemas. 3. Interação homemnatureza. 4. Sistemas dinâmicos discretos. 5. Modelo de Beverton-Holt. I. Fontanari, José Fernando, orient. II. Título.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todas as pessoas e acontecimentos que influenciaram minha vida, permitindo com que ela seja o que é hoje. Entre as pessoas que passaram pela a minha vida, estão aquelas que influenciaram de uma maneira única e merecem um agradecimento único.

A minha família, em especial minha mãe (Edna), tia (Eliana), tio (Aloísio), avó (Ana) e primos; aos meus vizinhos Nívia e Cláudio; aos meus amigos de Itabira como Maria Luisa, Camila Bretas e Vitor Martins; aos meus amigos da universidade como Gabriel Brognara, Jorge Augusto, Karen, Fernanda, Camila Tanimoto, Gui, Gabriel Cencic, Gabriel Soga, Marcos, João, Naidel, Carlos, Gabriela e Andressa; aos meus companheiros da Itera, como Tiago Spana e Dhiogo Correa; às irmãs rios, Amanda, Helena e Iasmin e aos meus professores/orientadores como José Fontanari, Reynaldo Pinto, Eduardo e Lidério.

Por último, agradeço ao Instituto de Física de São Carlos, pela oportunidade de realização do curso de mestrado e à CAPES pelo apoio financeiro.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de financiamento 001.

RESUMO

LOPES, G. M. **Dinâmica populacional de engenheiros de ecossistemas com a função de crescimento de Beverton-Holt**. 2020. 57p. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Instituto de Física de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos, 2020.

Superpopulação e degradação ambiental são os resultados observados da engenharia de ecossistemas humana que modificou profundamente a paisagem do nosso planeta. Apesar da preocupação antiga de que o crescimento populacional e econômico descontrolados podem ser insustentáveis, a perspectiva de um colapso social ainda permanece facciosa atualmente, conforme ilustrado pelas escassas ações governamentais para enfrentar as mudanças climáticas. Nesta dissertação, abordamos esta questão usando um modelo de dinâmica populacional dos engenheiros de ecossistemas de tempo discreto, que contrasta com a abordagem usual para modelar as interações homem-natureza que se baseia em modelos predador-presa onde os humanos são os predadores e a natureza é a presa. Em nosso modelo, o crescimento da população de engenheiros é modelado pela equação de Beverton-Holt com uma capacidade de suporte que é proporcional ao número de habitats utilizáveis. Esses habitats (por exemplo, fazendas) são os produtos do trabalho dos indivíduos nos habitats virgens (por exemplo, florestas nativas), daí a denominação engenheiros de ecossistemas para esses indivíduos. Os habitats feitos pelo homem decaem em habitats degradados, que eventualmente se regeneram em habitats virgens. Para recursos de regeneração lenta, descobrimos que a dinâmica é dominada por ciclos de prosperidade e colapso, nos quais a densidade de engenheiros atinge valores muito pequenos. No entanto, o aumento da eficiência dos engenheiros para explorar os recursos elimina os perigosos padrões oscilatórios de bonança e miséria, levando a oscilações mais suaves ou a um equilíbrio estável que balanceia o crescimento populacional e a disponibilidade de recursos, embora com um pico de densidade populacional muito menor do que na fase de prosperidade dos padrões oscilatórios de bonança e miséria.

Palavras-chave: Dinâmica de populações. Engenheiros de ecossistemas. Interação homem-natureza. Sistemas dinâmicos discretos. Modelo de Beverton-Holt.

ABSTRACT

LOPES, G. M.. Population dynamics of ecosystem engineers with the Beverton–Holt growth function .2020. 57p. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Instituto de Física de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos, 2020.

Overpopulation and environmental degradation are the observed outcomes of human's ecosystem engineering that has profoundly modified our planet's landscape. Despite the age-old concern that unchecked population and economic growth may be unsustainable, the prospect of societal collapse remains factious today, as illustrated by the meager governmental actions to tackle climate change. In this dissertation, we address this issue using a discrete-time population dynamics model of ecosystem engineers, which contrasts with the usual approach to modeling human-nature interactions that is based on predator-prey models where humans are the predators and nature is the prey. In our model, the growth of the population of engineers is modeled by the Beverton-Holt equation with a density-dependent carrying capacity that is proportional to the number of usable habitats. These habitats (e.g., farms) are the products of the work of the individuals on the virgin habitats (e.g., native forests), hence the denomination engineers of ecosystems to those individuals. The human-made habitats decay into degraded habitats, which eventually regenerate into virgin habitats. For slow regeneration resources, we find that the dynamics is dominated by rounds of prosperity and collapse, in which the population reaches vanishing small densities. However, increase of the efficiency of the engineers to explore the resources eliminates the dangerous oscillatory patterns of feast and famine and leads to more smooth oscilations or to a stable equilibrium that balances population growth and resource availability, although with a peak population density much smaller than that of the feast stage of the feast and famine oscillatory patterns.

Keywords: Population dynamics. Ecosystem engineers. Human-nature interaction. Discrete dynamical systems. Beverton-Holt model.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Ciclos limites para a densidade de engenheiros e e a fração de habitats virgens v que caracterizam o estado estacionário da dinâmica do modelo de Gurney & Lawton com os parâmetros $\alpha/r = 2$, $\delta/r = 1.5$, $\beta/r = 50$ e $\rho/r = 0.1$. O tempo reescalado é $\tau = rt$ 22
- Figura 2 – Evolução temporal da densidade de engenheiros e e da fração de habitats utilizáveis v para as taxas de crescimento $r = 1.2$ (painel esquerdo), $r = 1.8$ (painel central) e $r = 3$ (painel direito). Os outros parâmetros são $\alpha = 1$, $\delta = 0.4$ e $\rho = 0.8$. As curvas vermelhas representam e_t e as azuis, v_t 26
- Figura 3 – Diagrama de bifurcação mostrando o comportamento assintótico da densidade de engenheiros como função da taxa de crescimento natural r . Os parâmetros são $\alpha = 0.1$, $\delta = 0.01$ e $\rho = 0.005$. Os pontos no eixo y mostram os valores de e_t para $3000 < t \leq 3500$ 27
- Figura 4 – Regiões do espaço dos parâmetros (δ, α) onde os pontos fixos $e^* = 0$ e $e^* > 0$ são localmente estáveis para $\rho = 0.005$ e $r = 4$. O ponto fixo extinção é estável abaixo da reta azul $\delta = \alpha(r - 1)$ e todos os pontos fixos são instáveis na região C , onde as soluções assintóticas são curvas invariantes. 34
- Figura 5 – Evolução temporal da densidade de engenheiros e_t (curva vermelha) e da fração de habitats virgens v_t (curva azul) para a probabilidade de degradação $\delta = 0.1$ (painel esquerdo), $\delta = 0.3$ (painel central) e $\delta = 0.7$ (painel direito). Os outros parâmetros são $\alpha = 0.25$, $r = 4$ e $\rho = 0.005$ 35
- Figura 6 – Evolução temporal da densidade de engenheiros e_t (curva vermelha) e da fração de habitats virgens v_t (curva azul) para o parâmetro de eficiência $\alpha = 0.0505$ (painel esquerdo), $\alpha = 0.051$ (painel central) e $\alpha = 0.24$ (painel direito). Os outros parâmetros são $\delta = 0.15$, $r = 4$ e $\rho = 0.005$ 36
- Figura 7 – Regiões do espaço dos parâmetros (δ, α) onde os pontos fixos $e^* = 0$ e $e^* > 0$ são localmente estáveis para $\rho = 0.005$ e $r = 3$ (curva verde), $r = 4$ (curva vermelha) e $r = 5$ (curva preta). O ponto fixo extinção é estável abaixo da reta azul $\delta = \alpha(r - 1)$ e todos os pontos fixos são instáveis na região C , onde as soluções assintóticas são curvas invariantes. 37

Figura 8 – Regiões do espaço dos parâmetros (δ, α) onde os pontos fixos $e^* = 0$ e $e^* > 0$ são localmente estáveis para $\rho = 0.1$ e $r = 5$. O ponto fixo extinção é estável abaixo da reta azul $\delta = \alpha(r - 1)$ e todos os pontos fixos são instáveis na região C , onde as soluções assintóticas são curvas invariantes. A região B é a região de biestabilidade onde ambos pontos fixos $e^* = 0$ e $e^* > 0$ são localmente estáveis.	38
Figura 9 – Evolução temporal da densidade de engenheiros e_t (curva vermelha), da fração de habitats virgens v_t (curva azul) e da fração de habitats utilizáveis (curva magenta) para $\rho = 0$, $r = 1.5$, $\delta = 0.001$ e $\alpha = 0.01$. A dinâmica é atraída para o ponto fixo apocalíptico $v^* = e^* = h^* = 0$ e $d^* = 1$	39
Figura 10 – Período das soluções oscilatórias como função de δ para $r = 5$, $\rho = 0.005$ e $\alpha = 0.05, 0.2$ e 0.3 como indicado. As linhas tracejadas indicam uma possível descontinuidade.	40
Figura 11 – Amplitude das soluções oscilatórias como função de δ para $r = 5$, $\rho = 0.005$ e $\alpha = 0.05, 0.2$ e 0.3 como indicado. As linhas tracejadas indicam uma possível descontinuidade.	41
Figura 12 – Diagrama de bifurcação mostrando o comportamento assintótico da densidade de engenheiros como função da taxa de degradação por geração δ . Os parâmetros são $r = 5$, $\alpha = 0.2$ e $\rho = 0.005$	42
Figura 13 – Evolução temporal-espacial da densidade de engenheiros $e_{t,m}$ para os parâmetros $r = 4$, $\alpha = 0.25$, $\delta = 0.1$ e $\rho = 0.005$ e $\mu = 0.1$. O painel esquerdo mostra a evolução nos instantes iniciais e o painel direito mostra o regime estacionário caracterizado pelo ponto fixo $e^* = 0.12912$	56
Figura 14 – Evolução temporal-espacial da densidade de engenheiros $e_{t,m}$ para os parâmetros $r = 4$, $\alpha = 0.25$, $\delta = 0.3$ e $\rho = 0.005$ e $\mu = 0.1$. O painel esquerdo mostra a evolução nos instantes iniciais e o painel direito mostra o regime estacionário caracterizado por soluções oscilatórias de período $T = 250$ e amplitude $A = 0.50$	57

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	15
2	A DINÂMICA DE POPULAÇÕES DOS ENGENHEIROS DE ECOSISTEMAS	19
2.1	O modelo de Gurney & Lawton	19
2.1.1	Estados estacionários	21
2.2	Versão de tempo discreto com a equação de Ricker	23
2.2.1	Estados estacionários	25
3	EQUAÇÃO DE CRESCIMENTO DE BEVERTON-HOLT	29
3.1	Pontos fixos	30
3.1.1	Extinção	30
3.1.2	Sobrevivência	32
3.2	Regiões de estabilidade	34
3.3	Caracterização das soluções oscilatórias	39
4	CONCLUSÃO	43
	REFERÊNCIAS	45
	APÊNDICES	49
	APÊNDICE A – ANÁLISE DE ESTABILIDADE LOCAL	51
	APÊNDICE B – MAPAS ACOPLADOS UNIDIMENSIONAIS	55
B.0.1	Conceito	55
B.0.2	Resultados	56

1 INTRODUÇÃO

O crescimento populacional e o consequente aumento da degradação do meio ambiente não podem ser consideradas preocupações modernas, tendo sido expressas de forma explícita por Thomas Malthus ainda em 1798.¹ Curiosamente, como os influenciadores de nosso século que nos alertam sobre verdades inconvenientes, Malthus também acreditava que a educação do público sobre as consequências de uma explosão populacional poderia atenuar, ou até mesmo evitar, sua ocorrência. Seguindo uma abordagem mais quantitativa, na década de 1970, o Clube de Roma financiou um empreendimento massivo para modelar computacionalmente a interação entre os recursos naturais do planeta e a economia a fim de obter previsões detalhadas sobre possíveis cenários futurísticos.^{2, 3, 4} A complexidade dos modelos utilizados nessas simulações quase que rivaliza a complexidade do mundo real, tornando difícil separar ou mesmo entender os efeitos das centenas de parâmetros usados nos modelos.

Uma abordagem alternativa para tratar quantitativamente das preocupações expressas por Malthus, que será adotada nessa dissertação, é a utilização de modelos mínimos que relacionam o crescimento populacional ao consumo dos recursos finitos disponíveis no ambiente. Tipicamente, os trabalhos nessa linha seguem os modelos de predador-presa de Lotka-Volterra,^{5, 6, 7} onde o ser humano é visto como predador e os recursos naturais como presa.^{8, 9}

Apesar dos modelos tipo predador-presa conseguirem descrever adequadamente certos aspectos da interação humano-natureza,^{8, 9} eles não conseguem captar a complexidade dessa interação, uma vez que não se trata primariamente de uma relação de predação, mas sim de transformação. Essa relação de transformação é a essência do conceito revolucionário em ecologia e evolução conhecido como Construção de Nichos ou Engenharia de Ecossistemas.¹⁰ Engenheiros de ecossistemas são organismos que modificam seus habitats com o intuito aumentar suas chances de sobrevivência ou de otimizar a captação de elementos essenciais a sua sobrevivência.¹¹ Os castores são citados com frequência como exemplos de engenheiros de ecossistemas. De fato, esses animais cortam árvores, constroem barragens e criam lagoas, criando assim habitats mais seguros,^{12, 13} pois para os castores mover-se pela água é muito mais seguro que mover-se por terra.¹⁴

Embora a definição de engenheiros de ecossistemas aparente ser muito abrangente, ao ponto de todos os seres vivos poderem serem considerados engenheiros de ecossistemas,¹⁵ deve-se notar que o conceito é aplicado somente se a geração que modifica o ambiente consegue desfrutá-lo após as alterações.¹¹ As modificações feitas no ecossistema podem afetar tanto positivamente a geração atual, como negativamente as gerações futuras e as outras espécies. Assim, o estudo de engenheiros de ecossistemas é de suma importância

tanto em ecologia como em evolução.¹⁰

Conquanto a questão se castores e outros animais qualificam-se como engenheiros de ecossistemas seja ainda controversa,¹⁶ dificilmente alguém discutiria a afirmação de que os seres humanos são os supremos engenheiros de ecossistemas, que vêm modificando o planeta há alguns milênios a fim de torná-lo um ambiente mais hospitaleiro, com algumas consequências inesperadas bastante desagradáveis.¹⁷ Uma das consequências da engenharia de ecossistema, que parece ser onipresente na história das civilizações, é o colapso das sociedades humanas causado pela destruição do meio-ambiente e pela sobrepopulação, entre outros fatores.^{18, 19} Daí o interesse do público geral nessa questão e a necessidade de modelos matemáticos simples capazes de descrever o fenômeno do colapso.²⁰

A dinâmica de populações dos engenheiros de ecossistemas foi modelada matematicamente por Gurney e Lawton somente em meados da década de 1990,²¹ enquanto a dinâmica de sistemas predador-presa vem sendo estudada pelos matemáticos desde a década de 1920.⁵ A característica mais importante da dinâmica de populações dos engenheiros de ecossistemas para a modelagem de populações humanas que habitam áreas isoladas (ilhas, arquipélagos, continentes e planetas) é o fato do crescimento da população ser determinado pela disponibilidade de habitats utilizáveis (áreas desmatadas, por exemplo) que, por sua vez, são criados pelos engenheiros através da transformação, e consequente destruição, dos habitats virgens (florestas, por exemplo). Assim, sob o aspecto matemático, a dinâmica de populações dos engenheiros de ecossistemas envolve uma capacidade de suporte do ambiente que é dependente da densidade de engenheiros.²¹

O modelo de Gurney e Lawton considera a qualidade dos habitats como variáveis dinâmicas, além, é claro da densidade de engenheiros. Há três tipos distintos de habitats: virgens, utilizáveis e degradados. Como já mencionado, a transição entre habitats virgens e habitats utilizáveis ocorre devido a presença (e ação) dos engenheiros de ecossistemas. Os habitats utilizáveis tornam-se degradados com o uso (terra infértil, por exemplo) mas eventualmente recuperam-se tornando-se habitats virgens novamente.²¹ Tanto os habitats degradados como os virgens são impróprios para o crescimento da população de engenheiros. A essa altura podemos entender o porque da abordagem de engenharia de ecossistemas ser muito mais adequada para modelar a interação humano-natureza do que a dos sistemas predador-presa, embora ambas abordagens resultem em ciclos populacionais (e ambientais) que são reflexos do conflito de interesse entre as partes interagentes.²²

Mais detalhadamente, o modelo Gurney e Lawton modela a dinâmica dos engenheiros de ecossistemas utilizando uma formulação de tempo contínuo (ou seja, usando equações diferenciais) onde o crescimento da população é determinado pela equação logística.²³ A dinâmica apresenta três regimes de interesse, a saber, (i) extinção, caracterizado pela densidade de engenheiros nula, (ii) equilíbrio estável, caracterizado por uma densidade populacional estacionária não-nula, e (iii) ciclos populacionais onde a densidade populacional

e a disponibilidade dos três tipos de habitats variam periodicamente no tempo.²¹

Recentemente, uma formulação de tempo discreto para a dinâmica de populações dos engenheiros de ecossistemas foi proposta na literatura,²⁴ onde a equação de crescimento logística do modelo original foi substituída pela equação de Ricker.²⁵ O problema é que a forte não-linearidade dessa equação produz variações abruptas na densidade populacional que resulta numa dinâmica caótica de difícil interpretação biológica e sem correspondente no modelo original.²⁶ A justificativa para se introduzir a dinâmica de tempo discreto é puramente pragmática: é mais fácil iterar mapas numericamente do que resolver equações diferenciais. Isso é particularmente relevante se o objetivo for incluir uma dimensão espacial no modelo a fim de descrever a expansão da população em regiões inexploradas (colonização).^{20, 24} De todo modo, como já apontado, o interesse do público geral no fenômeno do colapso das civilizações requer modelos matemáticos que sejam facilmente compreendidos e implementados. Sob esse aspecto a modelagem da dinâmica via equações de diferenças ou mapas parece ser a escolha mais apropriada.²⁷

Entretanto, a presente formulação de tempo discreto²⁴ precisa ser modificada de modo a exibir um comportamento dinâmico mais próximo ao do modelo de tempo contínuo original. Esse é um dos objetivos desse trabalho que foi alcançado pela substituição da equação de crescimento de Ricker pela equação de Beverton-Holt²⁸ que apresenta uma não-linearidade mais fraca que a equação de Ricker. Resolvida essa questão, ou seja, eliminada a possibilidade de um regime caótico, passamos a explorar o espaço de parâmetros do modelo de engenheiros de ecossistema sempre com a perspectiva de entender como e por que a extinção da população ocorre.

O modelo de engenheiros de ecossistemas sugere que a sobrevivência da população depende de dois fatores independentes, a saber, a eficiência dos engenheiros em transformar os recursos naturais (habitats virgens) em bens utilizáveis (habitats utilizáveis) e o índice de crescimento da população por geração. A sobrevivência é garantida se o produto desses dois fatores for maior que o índice de degradação dos habitats utilizáveis por geração. Entretanto, a sobrevivência pode ser bem desafiadora quando a regeneração dos habitats degradados é muito lenta e, nesse caso, a dinâmica de populações exibe ciclos de prosperidade (alta densidade populacional) e colapso (baixíssima densidade populacional). Esse comportamento é análogo aos ciclos seculares de prosperidade e miséria descritos na história da humanidade.²⁹ Surpreendentemente, a análise do modelo sugere que o aumento da eficiência na exploração dos recursos, tal que poucos indivíduos consigam extrair ou produzir os bens necessários a sua sobrevivência, elimina esse cenário catastrófico de ciclos de miséria e prosperidade, fazendo com que ocorra uma acomodação gradual entre a densidade populacional e os recursos disponíveis. Essa situação descreve uma sociedade altamente desenvolvida tecnologicamente e, portanto, nossos resultados apoiam a visão dos desenvolvimentistas otimistas de que o progresso tecnológico pode evitar o colapso.³⁰

Naturalmente, a análise do modelo no caso em que os habitats degradados nunca se recuperam (recursos não-renováveis) prevê um cenário apocalíptico no longo prazo, onde o ecossistema é reduzido somente ao habitats degradados e a extinção da população de engenheiros é inevitável. É interessante que a população não é imediatamente afetada pelo desaparecimento dos habitats virgens, pois os habitats utilizáveis atuam como uma espécie de poupança que estende a sua sobrevivência bem além do ponto em que os recursos naturais se esgotaram. Esses resultados, que ilustram o potencial de contribuição de um modelo matemático simples para a discussão de temas de extrema importância para a sociedade, são resumidos na publicação ‘Influência do progresso tecnológico e renovabilidade na sustentabilidade de populações de engenheiros de ecossistemas’.³¹

O restante dessa dissertação é organizado da seguinte forma. No Capítulo 2 vamos apresentar uma breve revisão da dinâmica de população de engenheiros de ecossistemas descrevendo o modelo de tempo contínuo de Gurney & Lawton²¹ e o modelo de tempo discreto que usa a equação de crescimento de Ricker²⁴. No Capítulo 3 apresentamos e discutimos extensivamente o modelo de tempo discreto que usa a equação de crescimento de Beverton-Holt. Esse é o capítulo principal dessa dissertação. Finalmente, apresentamos nossos comentários finais no Capítulo 4.

2 A DINÂMICA DE POPULAÇÕES DOS ENGENHEIROS DE ECOSISTEMAS

Nesse capítulo vamos apresentar uma revisão dos dois principais modelos utilizados para descrever a dinâmica de populações dos engenheiros de ecossistemas. Começaremos com o modelo de tempo contínuo original proposto por Gurney & Lawton²¹ e, a seguir, trataremos da versão de tempo discreto desse modelo onde a equação de crescimento dos engenheiros é a equação de Ricker.²⁴

2.1 O modelo de Gurney & Lawton

A originalidade da proposta desse modelo está em oferecer equações para a dinâmica dos três tipos de habitats além, é claro, de uma equação para a dinâmica da população de engenheiros que depende da disponibilidade de habitats utilizáveis. Assim, o modelo utiliza quatro grandezas que variam com o tempo, a saber, o número médio de engenheiros $E = E(t)$, o número médio de habitats utilizáveis $H = H(t)$, o número médio de habitats degradados $D = D(t)$ e o número médio de habitats virgens $V = V(t)$. Por simplicidade de notação, no estudo do modelo de tempo contínuo vamos omitir a dependência dessas variáveis com o tempo t .

Vamos começar a descrição do modelo de Gurney & Lawton pela equação que governa o crescimento da população de engenheiros,

$$\frac{dE}{dt} = rE \left(1 - \frac{E}{H}\right) \quad (2.1)$$

onde $r > 0$ é a taxa de reprodução natural dos engenheiros. Essa é equação logística usual,²³ exceto pelo fato da capacidade de suporte H da população de engenheiros ser uma variável dinâmica, que depende implicitamente de E como veremos a seguir. Vale lembrar que a taxa de crescimento de E (ou seja, dE/dt) é positiva se $E < H$ e negativa se $E > H$. Daí a interpretação do termo H que aparece na equação (2.1) como uma capacidade de suporte. É claro que a condição de equilíbrio não trivial é obtida com $E = H$.

Consideremos agora a equação para o número médio de habitats utilizáveis H . A ideia brilhante dos autores do modelo foi fazer com que H dependa do trabalho ou ação dos engenheiros sobre os habitats virgens. Considerando também que, eventualmente, os habitats utilizáveis degradam-se, tornando-se inúteis para os engenheiros escrevemos

$$\frac{dH}{dt} = C(E)V - \delta H, \quad (2.2)$$

onde δ é a taxa de degradação dos habitats utilizáveis e a função $C(E)$ é a taxa com que habitats virgens que são transformados em habitats utilizáveis. Vamos escrever $C(E) = P(E)E$ de forma a deixar explícito que na ausência dos engenheiros (ou seja, para

$E = 0$), os habitats virgens permanecem inalterados. Assim a função $P(E)$ é interpretado como a taxa de transformação per capita de habitats virgens em utilizáveis. Nesse estágio já podemos ver que H varia com E o que torna a equação (2.1) muito mais complexa do que aparenta.

A dinâmica dos habitats virgens é bastante simples. Como vimos acima, esses habitats são transformados em utilizáveis a uma taxa $C(E)$ mas vamos também admitir que habitats degradados eventualmente recuperem-se e retornem a condição de habitats virgens. Esses processos resultam na equação

$$\frac{dV}{dt} = \rho D - C(E)V, \quad (2.3)$$

onde ρ é a taxa com que habitats degradados transformam-se em habitats virgens. Com isso já temos todas as informações para escrever a equação que governa o número médio de habitats degradados,

$$\frac{dD}{dt} = \delta H - \rho D. \quad (2.4)$$

Note que somando as equações (2.2), (2.3) e (2.4) obtemos $d(H + V + D)/dt = 0$, o que implica que o número total de habitats

$$T = D + H + V \quad (2.5)$$

é constante. Isso é muito interessante pois nos diz que os engenheiros de ecossistemas habitam um ecossistema fechado onde o ambiente não é criado ou destruído, exceto pelos engenheiros que não têm nenhum vínculo rígido limitando seu crescimento. Podemos então reescrever as equações do modelo de Gurney & Lawton em termos da densidade média de engenheiros $e = E/T$ e das frações médias de habitats $h = H/T$, $v = V/T$ e $d = D/T$,

$$\frac{de}{dt} = re \left(1 - \frac{e}{h}\right) \quad (2.6)$$

$$\frac{dh}{dt} = p(e)ev - \delta h \quad (2.7)$$

$$\frac{dv}{dt} = \rho(1 - h - v) - p(e)ev, \quad (2.8)$$

onde usamos $d = 1 - h - v$ e definimos $p(e) = P(E)T$. Por exemplo, se $P(E) = A + BE$ onde A e B são constantes então

$$p(e) = \alpha + \beta e, \quad (2.9)$$

onde $\alpha = AT$ e $\beta = BT^2$ também são constantes. Essa função é bem interessante pois $\beta = 0$ descreve a situação em que os engenheiros não cooperam na transformação dos habitats virgens, ou seja, a taxa de transformação per capita é a constante α . Já para $\beta > 0$ temos a situação cooperativa, onde o aumento da densidade de e implica no aumento da taxa de transformação per capita. Por outro lado, $\beta < 0$ descreve a situação de antagonismo onde o aumento da densidade de engenheiros reduz a eficiência da população.

A seguir vamos descrever sucintamente os principais resultados da análise do sistema de equações (2.6) - (2.8).

2.1.1 Estados estacionários

O passo inicial no estudo da dinâmica de populações é a determinação e análise da estabilidade local dos pontos fixos. O sistema de equações (2.6) - (2.8) tem duas classes de pontos fixos, obtidos resolvendo-se o sistema de equações algébricas resultante da condição $de/dt = dh/dt = dv/dt = 0$.

A primeira classe de ponto fixo corresponde ao estado de extinção e é caracterizada pela solução $e = e^* = 0$, $h = h^* = 0$ e $v = v^* = 1$. Esse ponto fixo é localmente estável (ou seja, a dinâmica retorna ao ponto fixo qualquer perturbação infinitesimal em torno dos valores e^* , h^* e v^*) se a condição $p(0) < \delta$ for satisfeita.²¹ Para a escolha (2.9) essa condição é escrita como $\alpha < \delta$, ou seja, se a taxa per capita de transformação de habitats virgens em utilizáveis for menor que a taxa de degradação dos habitats utilizáveis então a extinção é uma solução estável da dinâmica de população dos engenheiros de ecossistemas. Mas nada garante que não haja outro ponto fixo estável além do associado a extinção. Por exemplo, fazendo $\alpha = 0$ e $\beta > 0$ na equação (2.9) teremos que o ponto fixo da extinção será sempre estável, mas há outro ponto fixo estável que atrai a dinâmica quando a densidade inicial de engenheiros é suficientemente grande.²¹ A coexistência de dois pontos fixos estáveis é o que caracteriza o fenômeno da biestabilidade.³² Notemos que a necessidade de uma densidade alta para a sobrevivência da população caracteriza o efeito Allee,³³ no qual a população extingue-se quando a sua densidade fica abaixo de um determinado limiar.³⁴

A outra classe de ponto fixo corresponde ao estado de sobrevivência caracterizado pela solução $e = e^* = h^* > 0$ e $v^* < 1$. Mais explicitamente, encontramos

$$v^* = 1 - e^* (1 + \delta/\rho) \quad (2.10)$$

onde e^* é dado pela solução da equação

$$p(e^*) [1 - e^* (1 + \delta/\rho)] = \delta. \quad (2.11)$$

Para a escolha (2.9), a densidade de engenheiros no ponto fixo sobrevivência é dada pela solução da equação quadrática

$$\beta (1 + \delta/\rho) (e^*)^2 + [(1 + \delta/\rho) \alpha - \beta] e^* = \alpha - \delta \quad (2.12)$$

que para $e^* \ll 1$ resulta em

$$e^* \approx \frac{\alpha - \delta}{(1 + \delta/\rho) \alpha - \beta}. \quad (2.13)$$

Portanto, para $\beta < (1 + \delta/\rho) \alpha$ a densidade de engenheiros tende a zero continuamente à medida que α aproxima-se de δ indicando uma transição contínua entre os regimes

caracterizados pelo ponto fixo de sobrevivência e pelo ponto fixo de extinção. Já para $\beta > (1 + \delta/\rho)\alpha$, a equação (2.12) não admite solução com $e^* \ll 1$ e se houver uma transição entre esses dois regimes, a transição será descontínua.

Um ponto interessante a ser notado, que é comum também aos modelos de tempo discreto que estudaremos nessa dissertação, é que os pontos fixos não dependem da taxa de crescimento natural r . Isso óbvio pois quando fazemos $e = 0$ ou $e = h$ na equação (2.6), o valor de r torna-se irrelevante. Entretanto, r é importante para a estabilidade local dos pontos fixos, que não iremos tratar explicitamente no modelo de tempo contínuo. Aliás, nesse modelo o parâmetro r dá a escala dos outros parâmetros como podemos ver se reescalarmos o tempo $\tau = rt$ de modo que os outros parâmetros aparecem somente através das razões δ/r , ρ/r , α/r e β/r . Essa simplificação não acontece no modelo tempo discreto.

A análise da estabilidade local do ponto fixo da sobrevivência²¹ indica que a menor solução da equação quadrática (2.12) é sempre instável. Mais importante, mesmo no regime $\alpha > \delta$ onde o ponto fixo extinção é instável, valores grandes de β/r e valores pequenos de ρ/r fazem o ponto fixo de sobrevivência também instável. Isso significa que nesse regime de parâmetros o estado estacionário da dinâmica do modelo de Gurney & Lawton não é um ponto fixo. A figura 1 revela que o estado estacionário são ciclos limites onde a densidade de engenheiros e a fração de habitats virgens oscilam com uma diferença de fase de $1/4$ de ciclo como nos sistemas predador-presa.²²

Figura 1 – Ciclos limites para a densidade de engenheiros e e a fração de habitats virgens v que caracterizam o estado estacionário da dinâmica do modelo de Gurney & Lawton com os parâmetros $\alpha/r = 2$, $\delta/r = 1.5$, $\beta/r = 50$ e $\rho/r = 0.1$. O tempo reescalado é $\tau = rt$.

Fonte: Elaborada pelo autor.

Resumindo, o modelo de Gurney & Lawton prevê a extinção da população de

engenheiros caso a taxa per capita α de transformação de habitats virgens em utilizáveis seja menor que a taxa de degradação δ dos habitats utilizáveis e a densidade inicial da população seja pequena. No caso em que a taxa de recuperação ρ dos habitats degradados é baixa e a cooperatividade β dos engenheiros é alta, o estado estacionário da dinâmica são ciclos limites. É interessante que os ciclos são causados pela combinação de fatores externos (ρ pequeno) e internos (β grande) à população de engenheiros.

2.2 Versão de tempo discreto com a equação de Ricker

Como já mencionado, a justificativa para estudarmos uma variante de tempo discreto do modelo de Gurney & Lawton é puramente pragmática. Modelos de tempo discretos são muito mais fáceis de simular e, para tempos muito longos, são mais estáveis frente a propagação de erros de arredondamento numérico do que modelos de tempo contínuo. Embora existam organismos cuja reprodução seja sazonal^{35, 36} e, portanto, sua dinâmica populacional seja modelada por equações de diferenças ao invés de equações diferenciais, esse não é o caso dos engenheiros de ecossistemas. Nessa seção vamos revisar sucintamente a formulação e os principais resultados de uma versão de tempo discreto do modelo de Gurney & Lawton que utiliza a equação de Ricker²⁵ para descrever o crescimento da população de engenheiros.²⁴

Começamos avisando que usaremos a mesma notação para os parâmetros que determinam as transições entre os diferentes tipos de habitats (δ e ρ), embora esses parâmetros tenham interpretações distintas nos modelos de tempo contínuo e de tempo discreto. É necessário enfatizar também que a discretização do tempo em um modelo de tempo contínuo não é um processo direto e único como se poderia pensar a primeira vista.²³ Por exemplo, substituindo $dE/dt = (E_{t+\Delta t} - E_t)/\Delta t$ na equação (2.1) com $\Delta t = 1$ obtemos a equação

$$E_{t+1} = E_t \left(1 + r - r \frac{E_t}{H_t} \right), \quad (2.14)$$

que é claramente inadequada para descrever a variação da população de engenheiros pois sua iteração pode resultar em valores negativos para E_{t+1} .

Provavelmente, a equação de Ricker²⁵ seja a maneira mais popular de se discretizar a equação logística, resultando na equação de crescimento

$$E_{t+1} = E_t \exp \left[r \left(1 - \frac{E_t}{H_t} \right) \right] \quad (2.15)$$

onde E_t e H_t são o número médio de engenheiros e de habitats utilizáveis, respectivamente, na geração t . No caso de uma capacidade de suporte infinita ($H_t \rightarrow \infty$) temos $E_t = E_0 \exp(rt)$ que é o mesmo resultado obtido com a equação logística (2.1). Assim, podemos continuar interpretando r como sendo a taxa de crescimento natural da população de engenheiros. Vale a pena observar que a iteração da equação (2.15) sempre resulta em $E_{t+1} > 0$ se $E_t > 0$.

Agora vamos derivar a equação para o número médio de habitats utilizáveis na geração t . Seja $C(E_t) \in [0, 1]$ a probabilidade de que uma unidade de habitat virgem seja transformada em uma unidade de habitat utilizável em uma geração e $\delta \in [0, 1]$ a probabilidade de que uma unidade de habitat utilizável seja degradada transformando-se em uma unidade de habitat degradado em uma geração. Assim, o número médio de habitats utilizáveis na geração $t + 1$ é simplesmente

$$H_{t+1} = C(E_t)V_t + (1 - \delta)H_t. \quad (2.16)$$

Enfatizamos que agora $C(E_t)$ e δ não são taxas como no modelo de tempo contínuo: são probabilidades de que certas transformações ocorram em uma geração. Como veremos, a restrição $C(E_t) \in [0, 1]$ para qualquer $E_t \in (0, \infty)$ e a condição $C(0) = 0$ limitam bastante nossas escolhas para essa importante função.

A equação para o número médio de habitats virgens é derivada de forma semelhante se introduzirmos $\rho \in [0, 1]$ como sendo a probabilidade de que uma unidade de habitat degradado transforme-se em uma unidade de habitat virgem em uma geração. Daí

$$V_{t+1} = \rho D_t + [1 - C(E_t)] V_t. \quad (2.17)$$

Finalmente, escrevemos a equação para o número médio de habitats degradados como

$$D_{t+1} = \delta H_t + [1 - \rho] D_t. \quad (2.18)$$

Como no modelo de tempo contínuo, a soma das equações (2.16)-(2.18) resulta na identidade $H_{t+1} + V_{t+1} + D_{t+1} = H_t + V_t + D_t = T$ e, portanto, podemos introduzir novamente a densidade de engenheiros $e_t = E_t/T$ e as frações $h_t = H_t/T$, $v_t = V_t/T$ e $d_t = D_t/T$, de modo que $h_t + v_t + d_t = 1$ para qualquer geração t . Em termos dessas novas variáveis, o sistema de equações de diferenças para a versão de tempo discreto do modelo de Gurney & Lawton com a equação de Ricker é escrito como

$$e_{t+1} = e_t \exp \left[r \left(1 - \frac{e_t}{h_t} \right) \right] \quad (2.19)$$

$$h_{t+1} = c(e_t)v_t + (1 - \delta)h_t \quad (2.20)$$

$$v_{t+1} = \rho(1 - h_t - v_t) + [1 - c(e_t)] v_t, \quad (2.21)$$

onde usamos $d_t = 1 - h_t - v_t$ e definimos $c(e_t) = C(Te_t)$. Por exemplo, se $C(E_t) = 1 - \exp(-AE_t)$ onde A é uma constante temos

$$c(e_t) = 1 - \exp(-\alpha e_t) \quad (2.22)$$

onde $\alpha = AT$ é outra constante. Essa função satisfaz as condições $c(0) = 0$ e $0 \leq c(e_t) \leq 1$ e foi a escolha usada na variante de tempo discreto do modelo de Gurney & Lawton.²⁴ Naturalmente, $c(e)$ é uma medida da eficiência dos engenheiros em transformar habitats virgens em utilizáveis. Observe que para $e_t \ll 1$ a prescrição (2.22) reduz-se a $c(e_t) \approx 1$, de modo que a taxa per capita de transformação de habitats virgens é constante.

2.2.1 Estados estacionários

Na variante de tempo discreto, os pontos fixos do sistema de equações (2.19)-(2.21) são determinados pelas condições $e_{t+1} = e_t = e^*$, $h_{t+1} = h_t = h^*$ e $v_{t+1} = v_t = v^*$. Como no modelo de tempo contínuo discutidos na seção anterior, essas condições levam a duas classes de pontos fixos: o ponto fixo de extinção para o qual $e^* = h^* = 0$ e o ponto fixo de sobrevivência para o qual $e^* = h^* > 0$ que são dados pela solução da equação

$$\delta e^* = c(e^*) [1 - e^* (1 + \delta/\rho)]. \quad (2.23)$$

Uma vez que, por construção, $h^* \leq 1$ devemos mostrar que as soluções dessa equação satisfazem $e^* \leq 1$, já que de outro modo não poderíamos ter a igualdade $e^* = h^*$. Lembrando que $c(e^*) \leq 1$ escrevemos $\delta e^* \leq 1 - e^* (1 + \delta/\rho)$, ou seja, $e^* \leq 1 / (1 + \delta + \delta/\rho) \leq 1$ já que $\delta > 0$ e $\rho > 0$. Usando a prescrição (2.22) para a probabilidade $c(e^*)$ e supondo $e^* \ll 1$ obtemos

$$e^* \approx \frac{1 - \delta/\alpha}{1 + \delta/\rho} \quad (2.24)$$

e $v^* = \delta/\alpha$, indicando que o ponto fixo de sobrevivência é biologicamente aceitável (ou seja, $e^* > 0$ e $v^* < 1$) somente para $\delta < \alpha$. Com a prescrição (2.22), verifica-se numericamente que a equação (2.23) tem uma única solução.

Como esperado, a taxa de crescimento natural dos engenheiros r não influencia nos valores dos pontos fixos. Entretanto, esse parâmetro influencia muito a estabilidade local dos pontos fixos bem como a natureza dos estados estacionários mais complexos exibidos pelo modelo de tempo discreto.

A análise de estabilidade local do ponto fixo de extinção indica que esse ponto fixo é estável para $\alpha < \delta$.²⁴ Juntando esse resultado à equação (2.24) concluímos que ocorre uma transição contínua entre os regimes $e^* > 0$ e $e^* = 0$ em $\alpha = \delta$. Já a análise de estabilidade local do ponto fixo de sobrevivência é bem mais complexa (realizaremos explicitamente uma análise similar no Capítulo 3). Observa-se que o aumento de α e ρ , assim como a diminuição de δ contribuem para a estabilidade do ponto fixo de sobrevivência. No entanto, o parâmetro r determina isoladamente se esse ponto fixo é instável ($r > 2$) ou estável ($r < 1$).²⁴ Podemos apreciar esses resultados na figura 2 que mostra a evolução temporal da densidade de engenheiros e da fração de habitats virgens para vários valores de r na região em que o ponto fixo de extinção é instável.

A figura 2 ilustra a razão da discretização do modelo de Gurney & Lawton com a equação de Ricker ser inadequada. A forte não linearidade dessa equação produz ciclos com períodos relativamente curtos que não descrevem o comportamento observado no modelo de tempo contínuo. Isso ocorre pois um valor grande da razão e_t/h_t na equação 2.19 resulta numa densidade de engenheiros próxima a zero na próxima geração, que por sua vez produz uma densidade grande novamente (da ordem de $\exp(r)$) na geração seguinte

Figura 2 – Evolução temporal da densidade de engenheiros e e da fração de habitats utilizáveis v para as taxas de crescimento $r = 1.2$ (painel esquerdo), $r = 1.8$ (painel central) e $r = 3$ (painel direito). Os outros parâmetros são $\alpha = 1$, $\delta = 0.4$ e $\rho = 0.8$. As curvas vermelhas representam e_t e as azuis, v_t .

Fonte: Elaborada pelo autor.

e assim por diante. Para valores grandes de r , esse processo acaba tornando a dinâmica caótica, como ilustra o diagrama de bifurcação da figura 3. A cascata de bifurcações com duplicação de período observada não é surpresa já que é bem conhecido que a equação de Ricker leva ao caos através desse processo.²³

Os ciclos de período curto e o comportamento caótico exibido pelo modelo de tempo discreto com a equação de Ricker tornam essa abordagem inadequada para descrever o modelo de tempo contínuo de Gurney & Lawton. Lembramos que buscamos uma forma simples de obter os resultados desse modelo, que não envolva a solução numérica de equações diferenciais. Por outro lado, quando o modelo é generalizado para incluir o espaço, somente o regime caótico produz padrões espaciais não uniformes.²⁴ A seguir, vamos investigar se o uso de uma equação de crescimento com uma não-linearidade mais suave que a da equação de Ricker discutida nessa seção, a equação de Beverton-Holt²⁸, produz um modelo de tempo discreto com comportamento dinâmico mais próximo ao do modelo de tempo contínuo.

Figura 3 – Diagrama de bifurcação mostrando o comportamento assintótico da densidade de engenheiros como função da taxa de crescimento natural r . Os parâmetros são $\alpha = 0.1$, $\delta = 0.01$ e $\rho = 0.005$. Os pontos no eixo y mostram os valores de e_t para $3000 < t \leq 3500$.

Fonte: Elaborada pelo autor.

3 EQUAÇÃO DE CRESCIMENTO DE BEVERTON-HOLT

No capítulo anterior mostramos que a discretização do modelo de tempo contínuo de Gurney & Lawton permite várias escolhas para a equação de crescimento da população de engenheiros de ecossistemas. A escolha natural que usa a equação de Ricker produziu uma dinâmica bastante complexa mas, exceto pelos estados estacionários tipo ponto fixo, bem distinta daquela do modelo de tempo contínuo original.²⁴ Nesse capítulo vamos testar outra equação de crescimento, a equação de Beverton-Holt,²⁸ no modelo de tempo discreto.

O modelo que estudaremos aqui é praticamente o mesmo discutido no capítulo anterior, exceto que o número médio de engenheiros E obedece a equação²⁸

$$E_{t+1} = \frac{rE_t}{1 + E_t/H_t}, \quad (3.1)$$

onde r é taxa natural de crescimento dos engenheiros. No caso de uma capacidade de suporte infinita $H_t \rightarrow \infty$ temos $E_t/E_0 = r^t$ de modo que o crescimento da população de engenheiros ainda será exponencial. Naturalmente, a equação de crescimento 3.1 só é significativa para $r > 1$ de modo que vamos supor que essa condição seja sempre satisfeita em nossa análise. Os números médios de habitats utilizáveis H_t , virgens V_t e degradados D_t são dados pelas equações (2.16), (2.17) e (2.18), respectivamente, com o vínculo $H_t + V_t + D_t = T$. Podemos então reescrever as equações da dinâmica populacional dos engenheiros de ecossistemas em termos das densidades $e_t = E_t/T$, $h_t = H_t/T$, $v_t = V_t/T$ e $d_t = 1 - h_t - v_t$,

$$e_{t+1} = \frac{re_t}{1 + e_t/h_t} \quad (3.2)$$

$$h_{t+1} = c(e_t)v_t + (1 - \delta)h_t \quad (3.3)$$

$$v_{t+1} = \rho(1 - h_t - v_t) + [1 - c(e_t)]v_t. \quad (3.4)$$

Além da equação (3.2), nossa abordagem difere da apresentada no capítulo anterior pela prescrição da probabilidade de transformação dos habitats virgens em utilizáveis. Nesse capítulo usaremos

$$c(e_t) = \begin{cases} \alpha e_t + (1 - \alpha)e_t^2 & \text{if } e_t < 1. \\ 1 & \text{if } e_t \geq 1, \end{cases} \quad (3.5)$$

onde $\alpha \in [0, 1]$ é o parâmetro de eficiência que mede a competência dos engenheiros em transformar os recursos brutos do ambiente (habitats virgens) em bens úteis a sua sobrevivência (habitats utilizáveis). O intervalo de variação desse parâmetro garante que $c(e_t) \leq 1$, independente do valor de e_t . O caso $\alpha \ll 1$ descreve um cenário onde a exploração eficiente dos habitats virgens (ou seja, $c(e_t) \approx 1$) requer uma alta densidade de engenheiros. Nesse cenário *low-tech*, esperamos observar o efeito Allee no qual a população acaba por extinguir-se quando sua densidade fica abaixo de um certo limiar.^{33, 34}

A equação (3.5) implica que para $e_t > 1$ todos os habitats virgens são transformados em habitats utilizáveis em apenas uma geração. Como veremos a seguir, esse limiar arbitrário de densidade não introduz nenhum efeito espúrio nos nossos resultados, uma vez que $e_t < 1$ nas regiões de interesse, ou seja, nas regiões de transição entre comportamentos dinâmicos assintóticos distintos. Há duas razões para a escolha da prescrição (3.5) ao invés da prescrição (2.22). A primeira é que podemos resolver as equações do ponto fixo de sobrevivência analiticamente e a segunda, mais importante, é que podemos associar o limite $\alpha \ll 1$ com um cenário *low-tech* onde a exploração do ambiente requer a colaboração de muitos engenheiros e o limite $\alpha \approx 1$ com um cenário *high-tech* onde uma baixa densidade de engenheiros é capaz de transformar grandes quantidades de habitats virgens. Veremos que esses cenários resultam em diferentes conclusões acerca da sustentabilidade da população de engenheiros de ecossistemas.

Nas seções seguintes vamos realizar uma análise minuciosa dos estados estacionários da dinâmica do sistema de equações de diferenças (3.2)-(3.4). Em particular, vamos apresentar os detalhes da análise de estabilidade que foram omitidos na revisão sucinta dos estudos prévios da dinâmica de população dos engenheiros de ecossistemas.

3.1 Pontos fixos

Nesta seção vamos estudar os pontos fixos do sistema de equações de diferenças (3.2)-(3.4) que são dados pela condição $e_{t+1} = e_t = e^*$, $h_{t+1} = h_t = h^*$ e $v_{t+1} = v_t = v^*$. Conforme explicado no apêndice A, a estabilidade local dos pontos fixos é determinada pelos autovalores da matriz Jacobiana

$$\mathbf{J}_{e^*, v^*, h^*} = \begin{bmatrix} r/(1+x^*)^2 & r[x^*/(1+x^*)]^2 & 0 \\ v^*c'(e^*) & 1-\delta & c(e^*) \\ -v^*c'(e^*) & -\rho & 1-\rho-c(e^*) \end{bmatrix}, \quad (3.6)$$

onde introduzimos as notações

$$x^* = \frac{e^*}{h^*} \quad (3.7)$$

e

$$c'(e^*) = \left. \frac{dc(e_t)}{de_t} \right|_{e_t=e^*}, \quad (3.8)$$

que serão úteis na análise a seguir. Como nos modelos estudados no Capítulo 2, há duas classes de pontos fixos: extinção ($e^* = h^* = 0$ e $v^* = 1$) e sobrevivência ($e^* > 0$, $h^* > 0$ e $v^* < 1$). Vamos estudá-los separadamente nas seções seguintes.

3.1.1 Extinção

O aspecto técnico interessante acerca do ponto fixo $e^* = h^* = 0$ e $v^* = 1$ é a indeterminação do termo $x_t = e_t/h_t$ que aparece na equação de crescimento dos engenheiros, equação (3.2). Isso acontece para todos os modelos de engenheiros de ecossistemas

considerados e é a consequência de termos feito a capacidade de suporte variável. Uma forma de contornar essa indeterminação é escrever uma equação para x_t e então tomar o limite $e_t \rightarrow 0$ e $h_t \rightarrow 0$. Dividindo a equação (3.2) pela equação (3.3) obtemos

$$x_{t+1} = \frac{rx_t}{(1+x_t)[1-\delta+x_tv_t\hat{c}(e_t)]}, \quad (3.9)$$

onde

$$\hat{c}(e_t) = \frac{c(e_t)}{e_t}. \quad (3.10)$$

Assim, o ponto fixo, $x_{t+1} = x_t = x^*$ é dado pela solução da equação quadrática

$$\alpha(x^*)^2 + x^*(1-\delta+\alpha) + 1-\delta-r = 0, \quad (3.11)$$

onde usamos $\hat{c}(0) = \lim_{e^* \rightarrow 0} c(e^*)/e^* = \alpha$ com $c(e^*)$ dado pela equação (3.5). Como o discriminante dessa equação quadrática $\Delta = (1-\delta-\alpha)^2 + 4\alpha r$ é positivo, essa equação terá sempre duas soluções reais. Lembrando que $r > 1$ temos $1-\delta-r < 0$ e, portanto, a equação quadrática (3.11) tem sempre uma raiz positiva e uma raiz negativa, que iremos ignorar por ser não física. Outro resultado que será útil para a análise da estabilidade local do ponto fixo extinção vem de escrevermos a equação para x^* como

$$\frac{1+x^*}{r} [1-\delta+\alpha x^*] = 1, \quad (3.12)$$

de modo que se $(1+x^*)/r > 1$ então devemos ter $(1-\delta+\alpha x^*) < 1$ e vice-versa. Daí concluímos que $x^* > r-1$ implica em $\delta > \alpha(r-1)$ e $x^* < r-1$ implica em $\delta < \alpha(r-1)$.

A estabilidade local do ponto fixo extinção requer que os três autovalores da matriz Jacobiana

$$\mathbf{J}_{e^*=0} = \begin{bmatrix} r/(1+x^*)^2 & r[x^*/(1+x^*)]^2 & 0 \\ \alpha & 1-\delta & 0 \\ -\alpha & -\rho & 1-\rho \end{bmatrix} \quad (3.13)$$

tenham módulo menor que 1. Aqui x^* é a solução positiva da equação (3.11). O cálculo desses autovalores é muito simples e resulta em $\lambda_1 = r/(1+x^*)$, $\lambda_2 = r/(1+x^*)^2 - \alpha x^*$ e $\lambda_3 = 1-\rho$. A condição $|\lambda_1| < 1$ é satisfeita quando $x^* > r-1$, que é garantida para $\delta > \alpha(r-1)$, como vimos anteriormente. Já a condição $|\lambda_3| < 1$ é sempre satisfeita pois $\rho < 1$. A prova de que a condição $|\lambda_2| < 1$ é satisfeita sempre que $\lambda_1 < 1$ é um pouco mais complexa. Como $\alpha > 0$ e $x^* > 0$ podemos escrever $\lambda_2 < r/(1+x^*)^2 = \lambda_1/(1+x^*) < 1/(1+x^*) < 1$. Agora falta mostrar que $\lambda_2 > -1$. Para isso usamos a equação (3.12) para escrever $\alpha x^* = \lambda_1 - 1 + \delta$ de modo que $\lambda_2 = 1-\delta-x^*\lambda_1/(1+x^*) > 1-\delta-1 > -\delta > -1$.

Portanto, a estabilidade local do ponto fixo extinção é determinada apenas pela condição $|\lambda_1| < 1$, ou seja, esse ponto fixo é estável para

$$\delta > \alpha(r-1). \quad (3.14)$$

Isso implica que a probabilidade de degradação dos habitats utilizáveis deve ser maior que produto entre o parâmetro de eficiência na transformação de habitats virgens em usáveis (α) e a diferença entre a taxa de crescimento e a taxa basal ($r - 1$). É interessante notar que δ é limitado por ser uma probabilidade, mas nem α nem $r - 1$ são limitados, de modo que, em princípio, a extinção poderia ser evitada aumentando-se arbitrariamente a taxa de crescimento ou a eficiência da exploração dos habitats virgens.

Finalizamos o estudo do ponto fixo extinção chamando a atenção para um detalhe técnico interessante. Apesar da utilização da equação (3.9) para levantar a indeterminação da razão entre a densidade de engenheiros e a fração de habitats utilizáveis, a matriz Jacobiana foi calculada usando as variáveis originais do problema e_t , h_t e v_t como mostrado no apêndice (A). Se utilizarmos as variáveis e_t , x_t e v_t obteremos uma matriz Jacobiana levemente diferente, que apresenta os mesmos autovalores λ_1 e λ_3 da matriz (3.13), mas autovalor λ_2 distinto. Apesar disso, a única condição relevante para a estabilidade local do ponto fixo extinção permanece $\lambda_1 < 1$, de modo que a mudança de representação não altera nossas conclusões.

3.1.2 Sobrevivência

No ponto fixo de sobrevivência temos $e^* > 0$ de modo que $h^* = e^*/(r - 1)$ e $v^* = 1 - e^*\gamma/(r - 1)$ com e^* dado pela solução da equação

$$\delta e^* = c(e^*) [r - 1 - e^*\gamma], \quad (3.15)$$

onde introduzimos a notação $\gamma = (1 + \delta/\rho)$. É interessante notar que, diferentemente dos modelos estudados no capítulo anterior, a densidade de engenheiros de equilíbrio depende da taxa de reprodução natural $r > 1$. Como no caso da equação de Ricker, uma vez que $h^* \leq 1$ devemos mostrar que as soluções da equação (3.15) satisfazem $e^*/(r - 1) \leq 1$. A prova disso é análoga à apresentada no capítulo anterior: usando que $c(e^*) \leq 1$ escrevemos $\delta e^* \leq r - 1 - e^*(1 + \delta/\rho)$, ou seja, $e^*/(r - 1) \leq 1/(1 + \delta + \delta/\rho) \leq 1$ já que $\delta > 0$ e $\rho > 0$. Como a função $c(e)$ dada pela equação (3.5) é definida por partes, precisamos tratar os casos $e^* < 1$ e $e^* \geq 1$ separadamente.

Supondo que $e^* < 1$, reescrevemos a equação (3.15) como uma equação quadrática

$$(1 - \alpha)\gamma(e^*)^2 - e^*[(1 - \alpha)(r - 1) - \alpha\gamma] + \delta - \alpha(r - 1) = 0 \quad (3.16)$$

e a matriz Jacobina (3.6) como

$$J_{e^* < 1} = \begin{bmatrix} 1/r & (r - 1)^2/r & 0 \\ v^*c'(e^*) & 1 - \delta & c(e^*) \\ -v^*c'(e^*) & -\rho & 1 - \rho - c(e^*) \end{bmatrix}. \quad (3.17)$$

A equação característica, cujas raízes são os autovalores dessa matriz, é uma equação cúbica que verificamos ter sempre apenas uma solução real e, conseqüentemente, duas soluções

complexas conjugadas. Esse é um problema bastante simples de se resolver numericamente. Primeiramente obtemos os dois pontos críticos do polinômio cúbico característico (são os pontos onde a derivada se anula). Como a raiz real deve estar localizada entre esses dois pontos, podemos determiná-la facilmente usando o método de bisseção. Conhecida a raiz real, reduzimos a equação cúbica para uma equação quadrática. É interessante notar que não precisamos resolver explicitamente a equação quadrática resultante, pois estamos interessados apenas no módulo de suas raízes que é dado pela razão entre o coeficiente do termo independente e o coeficiente do termo quadrático. Apesar de simples, esse procedimento tem de ser realizado numericamente e os resultados apresentados na forma de gráficos mostrando as regiões de estabilidade dos pontos fixos, como veremos na próxima seção.

Consideremos agora o caso $e^* > 1$. Isso simplifica enormemente a equação (3.15) pois $c(e^*) = 1$, de modo que podemos escrever uma expressão explícita para a densidade de engenheiros

$$e^* = \frac{r - 1}{1 + \delta(1 + 1/\rho)} \quad (3.18)$$

que é válida para

$$\delta < \frac{r - 2}{1 + 1/\rho}. \quad (3.19)$$

Essa condição garante que $e^* > 1$. Nesse estágio podemos entender porque esse ponto fixo não é muito relevante para a nossa análise quando usamos valores de parâmetros realísticos. De fato, esperamos que a probabilidade de recuperação dos habitats degradados em uma geração seja muito pequena e usaremos o valor $\rho = 0.005$ na maior parte de nossa análise. Isso quer dizer que, em média, são necessárias 200 gerações para recuperar os habitats degradados. Se supusermos que sejam necessárias 5 gerações em média para que um habitat utilizável torne-se degradado temos $\delta = 0.2$. Daí a condição (3.19) resulta numa taxa de reprodução $r > 42$. O que quer dizer que, livre de qualquer restrição, a densidade de engenheiros aumentaria por um fator 42 a cada geração.

Para o ponto fixo (3.18) a matriz jacobiana (3.6) é reescrita como

$$J_{e^* > 1} = \begin{bmatrix} 1/r & (r - 1)^2 / r & 0 \\ 0 & 1 - \delta & 1 \\ 0 & -\rho & -\rho \end{bmatrix}. \quad (3.20)$$

Podemos ver que $\lambda_1 = 1/r$ sempre é uma raiz do polinômio característico e as demais raízes são dadas pela solução da equação quadrática $g(\lambda) = \lambda^2 - \lambda(1 - \rho - \delta) + \rho\delta = 0$. No caso de raízes complexas, temos $|\lambda_i|^2 = \rho\delta < 1$ para $i = 1, 2$. No caso de raízes reais, observamos que $g(1) > 0$ e $g(-1) > 0$ e que o ponto crítico de $g(\lambda)$ está entre $-1/2$ e $1/2$, de modo que podemos garantir que o módulo dessas raízes é menor que 1. Portanto, o ponto fixo (3.18) é sempre localmente estável.

3.2 Regiões de estabilidade

Como demonstrado no apêndice A a estabilidade local dos pontos fixos é determinada pela condição de que os módulos dos três autovalores da matriz Jacobiana sejam menores que 1, em modulo. Já provamos que o ponto fixo com $e^* \geq 1$ é sempre estável e que o ponto fixo extinção $e^* = 0$ é estável para $\delta > \alpha(r - 1)$. A dificuldade é determinar as regiões de estabilidade do ponto fixo sobrevivência $0 < e^* < 1$, que deve ser realizada numericamente seguindo o procedimento indicado na seção anterior. Vale lembrar que a condição $\delta < \alpha(r - 1)$ garante que a população de engenheiros não será extinta, mas não garante a estabilidade do ponto fixo sobrevivência. Ademais, esse ponto fixo pode muito bem ser localmente estável na região $\delta > \alpha(r - 1)$, o que corresponde a situação de biestabilidade.

A Figura 4 mostra as regiões de estabilidade dos pontos fixos no espaço dos parâmetros (δ, α) , mantidos fixos os valores de r e ρ . A reta azul delimita a estabilidade do ponto fixo extinção ($e^* = 0$) enquanto que a curva preta delimita a estabilidade do ponto fixo sobrevivência $e^* > 0$. Os pontos fixos são instáveis dentro da região C com formato de gota. Nessa região a dinâmica é atraída para curvas invariantes³⁷, que desempenham o mesmo papel dos ciclos limites na dinâmica de tempo contínuo. Portanto na região C as soluções assintóticas das equações de diferenças (3.2)-(3.4) exibem comportamento oscilatório. Nessa região, os autovalores complexos conjugados da matriz Jacobina 3.17 têm módulo maior que 1.

Figura 4 – Regiões do espaço dos parâmetros (δ, α) onde os pontos fixos $e^* = 0$ e $e^* > 0$ são localmente estáveis para $\rho = 0.005$ e $r = 4$. O ponto fixo extinção é estável abaixo da reta azul $\delta = \alpha(r - 1)$ e todos os pontos fixos são instáveis na região C , onde as soluções assintóticas são curvas invariantes.

Fonte: Elaborada pelo autor.

Para entendermos melhor o significado das linhas que separam as diversas regiões na figura 4 vamos examinar se a equação (3.16) admite uma solução com $e^* \ll 1$. Desprezando o termo de segunda ordem em e^* obtemos

$$e^* \approx \frac{\alpha(r-1) - \delta}{\alpha\gamma - (1-\alpha)(r-1)}, \quad (3.21)$$

de modo que a densidade de engenheiros anula-se continuamente sobre a linha $\alpha = \delta/(r-1)$ desde que o denominador na equação (3.21) seja positivo, ou seja, $\alpha\gamma - (1-\alpha)(r-1) > 0$. Para os parâmetros da figura 4, o numerador e denominador da equação (3.21) anulam-se simultaneamente no ponto $\delta = \delta_c \approx 0.202$ e $\alpha = \alpha_c \approx 0.067$, de modo que podemos dizer que ocorre uma transição contínua entre os regimes de sobrevivência e extinção para $\delta > \delta_c$. Já para $\delta < \delta_c$ a condição de estabilidade do ponto fixo extinção não dá nenhuma informação sobre o ponto fixo sobrevivência. Nesse sentido, chamamos a atenção para a pequena região de biestabilidade no caso de δ pequeno e $\alpha < \delta/3$.

Figura 5 – Evolução temporal da densidade de engenheiros e_t (curva vermelha) e da fração de habitats virgens v_t (curva azul) para a probabilidade de degradação $\delta = 0.1$ (painel esquerdo), $\delta = 0.3$ (painel central) e $\delta = 0.7$ (painel direito). Os outros parâmetros são $\alpha = 0.25$, $r = 4$ e $\rho = 0.005$.

Fonte: Elaborada pelo autor.

A figura 5 ilustra a evolução da densidade de engenheiros e da fração de habitats virgens para três regiões representativas da figura 4 com $\alpha = 0.25$ fixo, onde o ponto fixo extinção é instável (ou seja, $\delta < 0.75$), de modo que não precisamos nos preocupar com a dependência nas condições iniciais. A dependência temporal da fração de habitats utilizáveis h_t é muito similar a da densidade de engenheiros. O sistema de equações de diferenças (3.2)-(3.4) foi iterado usando precisão quádrupla devido aos valores muito pequenos de e_t , da ordem de 10^{-30} , observados nos painéis central e direito da figura 5. O painel esquerdo mostra a convergência oscilatória para o ponto fixo $e^* \approx 0.129$, $v^* \approx 0.096$ para $\delta = 0.1$ que é o efeito dos autovalores complexos da matriz Jacobiana (3.17). O painel central mostra a solução oscilatória do sistema de equações de diferenças para $\delta = 0.4$. Essas oscilações levam a valores extremamente pequenos da densidade de engenheiros e_t (da ordem de 10^{-10}),

mas como o ponto fixo extinção é instável, eventualmente a população de engenheiros recupera-se devido a abundância de habitats virgens que se regeneraram e permaneceram inexplorados pela falta de engenheiros. Temos assim um colapso populacional reversível. O painel direito para $\delta = 0.7$ mostra novamente a convergência para o ponto fixo sobrevivência $e^* \approx 0.0015$, $v^* \approx 0.929$ mas antes de chegar a esse ponto fixo a densidade de engenheiros alcança a valores da ordem de 10^{-30} . Como o ponto fixo $e^* = 0$ é instável para $\delta < 0.75$, eventualmente a população de engenheiros recupera-se e converge para o valor assintótico dado acima. O comportamento mostrado nos painéis central e direito da figura 5 ilustram a necessidade da abordagem de tempo discreto, uma vez que dificilmente conseguiríamos resolver equações diferenciais com a precisão necessária para escapar do ponto fixo extinção.

Um aspecto intrigante revelado na figura 4 é a transição entre o ponto fixo extinção $e^* = 0$ e as soluções oscilantes (curvas invariantes). A questão aqui é que os autovalores da matriz Jacobiana (3.13) são todos reais, portanto a natureza da transição de ponto fixo extinção para curva invariante é totalmente distinta da transição entre ponto fixo sobrevivência e curva invariante discutida acima. Para tentarmos entender o que está acontecendo, mostramos na figura 6 a evolução temporal da densidade de engenheiros e_t e da fração de habitats virgens v_t para $\delta = 0.15$ e três valores representativos de α . Para os parâmetros usados, o ponto fixo extinção torna-se estável para $\alpha < 0.05$. Os painéis esquerdo e central, que mostram os resultados para valores muito próximos ao ponto de estabilidade, $\alpha = 0.0505$ e $\alpha = 0.051$, respectivamente, revelam o que ocorre: o período das oscilações aumenta à medida que α diminui e diverge quando o ponto fixo extinção fica estável, de modo que $e^* = 0$ e $v^* = 1$ para sempre. Já o painel direito da figura 6 mostra que a equação de crescimento de Beverton-Holt é capaz de produzir oscilações suaves com diferença de fase de $1/4$ de ciclo entre engenheiros e habitats virgens que caracterizam os modelos de predador-presa.²²

Figura 6 – Evolução temporal da densidade de engenheiros e_t (curva vermelha) e da fração de habitats virgens v_t (curva azul) para o parâmetro de eficiência $\alpha = 0.0505$ (painel esquerdo), $\alpha = 0.051$ (painel central) e $\alpha = 0.24$ (painel direito). Os outros parâmetros são $\delta = 0.15$, $r = 4$ e $\rho = 0.005$.

Fonte: Elaborada pelo autor.

A figura 7 resume o efeito da taxa de crescimento natural r na estabilidade dos pontos fixos. A fim de mantermos fixa a área da região onde o ponto fixo extinção é estável usamos a variável reescalada $\delta/(r-1)$ como variável independente. Lembramos que a área da região de estabilidade do ponto fixo extinção é $1/2(r-1)$ e, portanto, o aumento de r diminui a possibilidade de extinção dos engenheiros. Entretanto, a figura 7 mostra que isso não se reflete no aumento da região de estabilidade do ponto fixo sobrevivência, pois há um aumento da região onde as curvas invariantes determinam o comportamento assintótico da dinâmica dos engenheiros de ecossistemas. Esse resultado é similar ao observado no modelo que usa a equação de crescimento de Ricker, onde o aumento de r leva a dinâmica ao caos através de duplicação do período dos ciclos, como ilustrado no diagrama de bifurcações da figura 3.

Figura 7 – Regiões do espaço dos parâmetros (δ, α) onde os pontos fixos $e^* = 0$ e $e^* > 0$ são localmente estáveis para $\rho = 0.005$ e $r = 3$ (curva verde), $r = 4$ (curva vermelha) e $r = 5$ (curva preta). O ponto fixo extinção é estável abaixo da reta azul $\delta = \alpha(r-1)$ e todos os pontos fixos são instáveis na região C , onde as soluções assintóticas são curvas invariantes.

Fonte: Elaborada pelo autor.

Já a figura 8 mostra as regiões de estabilidade para uma taxa de regeneração por geração bastante alta $\rho = 0.1$. Isso significa que, em média, um habitat degradado leva 10 gerações para se recuperar. Como esperado, observamos um aumento substancial da região de estabilidade do ponto fixo sobrevivência, refletida tanto pela diminuição da região dominada pelas curvas invariantes como pelo aumento da região de biestabilidade. Lembramos que nessa região ambos os pontos fixos são estáveis de modo que a condição inicial determina para qual deles a dinâmica convergirá.

Finalmente, vamos considerar o caso extremo em que os recursos naturais (habitats virgens) não são renováveis, ou seja, $\rho = 0$. Essa é uma situação educativa que leva a um ponto fixo que não discutimos anteriormente, a saber, $v^* = e^* = h^* = 0$ e $d^* = 1$, de

Figura 8 – Regiões do espaço dos parâmetros (δ, α) onde os pontos fixos $e^* = 0$ e $e^* > 0$ são localmente estáveis para $\rho = 0.1$ e $r = 5$. O ponto fixo extinção é estável abaixo da reta azul $\delta = \alpha(r - 1)$ e todos os pontos fixos são instáveis na região C , onde as soluções assintóticas são curvas invariantes. A região B é a região de biestabilidade onde ambos pontos fixos $e^* = 0$ e $e^* > 0$ são localmente estáveis.

Fonte: Elaborada pelo autor.

modo que apenas habitats degradados permanecem no ecossistema. Esse ponto fixo, que denominaremos de apocalíptico, existe e é estável apenas para $\rho = 0$ e $\delta > 0$. Trata-se de um resultado pior que a extinção $e^* = h^* = d^* = 0$ e $v^* = 1$ pois todo o ecossistema, e não apenas os engenheiros, é destruído. A figura 9 mostra a evolução temporal da densidade de engenheiros e_t e das frações de habitats virgens v_t e utilizáveis h_t . O aspecto interessante ilustrado nessa figura é que a densidade de engenheiros atinge o seu máximo próximo ao momento em que os habitats virgens desaparecem e permanece alta por um longo tempo até que os efeitos da perda irreversível desses habitats sejam sentidos. Isso acontece porque os habitats utilizáveis introduzem um atraso na influência dos habitats virgens no crescimento da população de engenheiros, o que não acontece nos modelos do tipo predador-presa. Assim, os habitats utilizáveis podem ser pensados como uma espécie de reserva (riqueza) que os engenheiros acumulam para utilizar quando os recursos naturais são escassos ou inexistentes.⁹

Para concluir, vale a pena mencionar uma hipótese implícita em todos os modelos da dinâmica de populações de engenheiros de ecossistemas considerados nesta dissertação. Embora tenha sido dito que os habitats virgens necessitem da ação dos engenheiros para serem transformados em habitats utilizáveis, o fato é que é necessário supor a existência de uma fração não nula de habitats utilizáveis já na geração inicial. De outra forma, a única solução possível do sistema de equações de diferenças (3.2)-(3.4) é o ponto fixo extinção. De fato, se fizermos $h_0 = 0$ e $e_0 > 0$ obteremos $h_1 > 0$ e $e_1 = 0$ o que leva a $e_2 = e_3 = \dots = e^* = 0$. Assim, quando iteramos as equações de diferenças sempre

Figura 9 – Evolução temporal da densidade de engenheiros e_t (curva vermelha), da fração de habitats virgens v_t (curva azul) e da fração de habitats utilizáveis (curva magenta) para $\rho = 0$, $r = 1.5$, $\delta = 0.001$ e $\alpha = 0.01$. A dinâmica é atraída para o ponto fixo apocalíptico $v^* = e^* = h^* = 0$ e $d^* = 1$.

Fonte: Elaborada pelo autor.

começamos com $e_0 = h_0 > 0$. Naturalmente, no presente contexto esse não é um problema sério. Afinal, se vamos supor a existência de uma população de engenheiros na geração inicial podemos muito bem supor também um certo número de habitats utilizáveis. O problema torna-se interessante no contexto espacial em que os engenheiros colonizam habitats virgens.²⁰ Nesse caso, o que acontece é que os primeiros colonizadores são extintos, pois não há habitats utilizáveis para eles, mas ainda assim conseguem produzir habitats utilizáveis para a próxima onda de colonizadores. Esse cenário lembra o provérbio alemão antigo sobre o destino dos migrantes ‘*Der ersten den Tod, der zweiten die Not, der dritten das Brot*’ cuja tradução livre é ‘Para a primeira geração, a morte; para a segunda, a miséria; para a terceira, o pão’. Vamos discutir brevemente a versão espacial desse modelo no apêndice B. Como já mencionado, talvez pela ausência de caos, os estados estacionários da versão espacial são todos homogêneos no espaço e, portanto, não trazem nenhuma informação nova em relação ao modelo não-espacial estudado aqui.

3.3 Caracterização das soluções oscilatórias

O estudo apresentado nas seções anteriores é bastante padrão em dinâmica de populações: primeiro determina-se os pontos fixos e então suas regiões de estabilidade no espaço de parâmetros do modelo.^{23, 27} Assim, é realizado um estudo completo (em geral, analítico) da dependência dos pontos fixos com os parâmetros do modelo. Entretanto, tipicamente a única informação fornecida sobre as soluções oscilatórias (curvas invariantes) é que elas devem existir nas regiões onde todos os pontos fixos são localmente instáveis. Nessa

seção vamos tentar ir além do usual e caracterizar as soluções oscilatórias determinando como suas amplitudes e períodos dependem dos parâmetros do modelo.

As figuras 10 e 11 mostram como o período T e a amplitude A , respectivamente, das soluções oscilatórias variam com a taxa de degradação por geração δ . Para calcularmos essas grandezas iteramos as equações de diferenças (3.2)-(3.4) por 9×10^5 gerações, garantindo assim que a dinâmica esteja no regime estacionário. Identificamos todos os pontos de máximos de e_t nas 4×10^4 gerações imediatamente anteriores ao término da iteração e verificamos se os valores das variáveis de e_t , h_t e v_t calculadas nesses pontos diferem por um valor menor que 10^{-6} . Em caso afirmativo, podemos usar o número de gerações entre dois máximos consecutivos como estimativa do período. Já a amplitude é definida como a diferença entre o maior e o menor valor de e_t em um período. Como os períodos observados na figura 10 são bem menores que 4×10^4 gerações, esse procedimento é bastante confiável. Ademais, verificamos que nossas estimativas de T são compatíveis com as obtidas usando a transformada rápida de Fourier.

Figura 10 – Período das soluções oscilatórias como função de δ para $r = 5$, $\rho = 0.005$ e $\alpha = 0.05, 0.2$ e 0.3 como indicado. As linhas tracejadas indicam uma possível descontinuidade.

Fonte: Elaborada pelo autor.

A dependência do período das soluções oscilatórias com a probabilidade de degradação δ mostrada na figura 10 é bastante instrutiva. Nessa dissertação definimos o período das soluções tipo pontos fixo como sendo $T = 1$. Consideremos primeiramente os resultados para $\alpha = 0.05$. Nesse caso, à medida que δ aumenta, o estado estacionário passa do ponto fixo sobrevivência para as soluções oscilatórias e então para o ponto fixo extinção. Na seção anterior já havíamos argumentado que a transição entre as soluções oscilatórias e o ponto fixo extinção é explicada pela divergência do período das oscilações (veja painéis esquerdo e central da figura 6), o que é confirmado agora pelos resultados da

figura 10. Para $\alpha = 0.2$ e $\alpha = 0.3$, as transições ocorrem entre as soluções oscilatórias e os pontos fixos sobrevivência. Utilizamos linhas tracejadas próximo às regiões de transição para indicar uma possível descontinuidade, mas enfatizamos que nossa precisão numérica não é suficiente para garantir se a transição é contínua ou não. Entretanto, conjecturamos que essas transições sejam todas descontínuas e que o período das soluções oscilatórias no ponto de transição seja dado pelo período das oscilações amortecidas da convergência ao ponto fixo sobrevivência na proximidade da transição (veja painel esquerdo da figura 5).

Figura 11 – Amplitude das soluções oscilatórias como função de δ para $r = 5$, $\rho = 0.005$ e $\alpha = 0.05, 0.2$ e 0.3 como indicado. As linhas tracejadas indicam uma possível descontinuidade.

Fonte: Elaborada pelo autor.

Finalmente, a figura 11 mostra a dependência da amplitude A das soluções oscilatórias com a probabilidade de degradação δ . Como na figura anterior, usamos a linha tracejada para indicar uma possível descontinuidade que não pode ser demonstrada devido a imprecisão da estimativa do período próximo às regiões de transição. Ainda, definimos a amplitude dos pontos fixos com $A = 0$. Ao contrário de nossa conjectura sobre a descontinuidade do período no ponto de transição, agora conjecturamos que as transições entre o ponto fixo sobrevivência e as soluções oscilatórias são todas contínuas com respeito a amplitude A . Isso é bastante claro nas transições observadas na figura 11 para $\alpha = 0.2, 0.3$ e δ grande.

O diagrama de bifurcação mostrado na figura 12 nos ajuda a entender melhor as soluções oscilatórias. Uma vez que as soluções são periódicas e o tempo é discreto as ‘linhas’ verticais na região de existência dessas soluções não são contínuas. Para cada valor de δ há 2×10^3 pontos indicando os valores da densidade de engenheiros e_t no regime assintótico, ou seja, para $4.8 \times 10^4 < t < 5 \times 10^4$. Desse modo, quanto menor a amplitude das oscilações, maior é a densidade de pontos. Vale notar a alta densidade de pontos

para $e_t \ll 1$ que é consequência do enorme número de gerações em que a população de engenheiros sobrevive com densidades muito próximas a zero como ilustrados nas figuras 5 e 6.

Figura 12 – Diagrama de bifurcação mostrando o comportamento assintótico da densidade de engenheiros como função da taxa de degradação por geração δ . Os parâmetros são $r = 5$, $\alpha = 0.2$ e $\rho = 0.005$.

Fonte: Elaborada pelo autor.

4 CONCLUSÃO

A formulação da dinâmica populacional de engenheiros de ecossistemas proposta nesta dissertação, com o tempo discretizado em gerações que não se sobrepõem, claramente não se aplica aos humanos, que são o objeto motivador deste trabalho.¹⁷ No entanto, como já mencionado, nossa abordagem é puramente pragmática, uma vez que é muito mais fácil e menos sujeito a erros iterar fórmulas de recorrência do que resolver numericamente equação diferenciais.²⁷ Isso é particularmente importante nos modelos de interação homem-natureza pois existem regiões de colapsos reversíveis onde a densidade dos engenheiros é muito próxima de zero e os períodos das soluções oscilatórias são excessivamente longos. A formulação de tempo discreto com a função de crescimento de Beverton-Holt apresenta soluções que não exibem flutuações rápidas e são suaves na escala de umas poucas gerações, ao contrário das soluções obtidas com a função de crescimento de Ricker.²⁴ Assim há uma grande similaridade qualitativa entre nossa abordagem de tempo discreto e a abordagem original de tempo contínuo.²¹ Além disso, a abordagem de tempo discreto pode ser facilmente estendida para descrever problemas com dependência espacial, como mostrado no apêndice B.

Similarmente às conclusões obtidas com modelos de tempo contínuo tipo predador-presa,^{8, 9} encontramos que um dos parâmetros chaves que determinam o comportamento de longo prazo da dinâmica populacional dos engenheiros de ecossistemas é a taxa de regeneração ρ por geração dos habitats degradados. Ciclos de prosperidade e colapso ocorrem caso os habitats degradados tenham uma taxa lenta de regeneração. No caso extremo onde os recursos não são renováveis (ou seja, $\rho = 0$), o resultado da dinâmica é o colapso irreversível de todo o ecossistema. No outro extremo, quando os habitats degradados recuperam-se rapidamente em habitats virgens, as soluções oscilatórias desaparecem e os pontos fixos sobrevivência (densidade de engenheiros não nula) e extinção (densidade de engenheiros nula) nunca são simultaneamente instáveis.

A análise de estabilidade local do ponto fixo extinção dá uma condição muito simples para a sobrevivência da população, a saber, o produto do parâmetro que mede a taxa de crescimento efetiva da população (ou seja, $r - 1$) e o parâmetro que mede a eficiência da transformação de habitats virgens em habitats utilizáveis (ou seja, α) deve ser maior que a taxa de degradação por geração de habitats utilizáveis: $\alpha(r - 1) > \delta$. Se essa condição for satisfeita, o ponto fixo extinção é instável e, portanto, a densidade de engenheiros não pode ser nula. Assim, o aumento da eficácia dos engenheiros para explorar os habitats virgens ou o aumento de sua taxa de crescimento efetivo intrínseco garantirão a sobrevivência da população, independentemente da taxa de regeneração $\rho > 0$ dos habitats degradados. Entretanto, as características dos estados estacionários para r grande e α

grande são completamente distintas.

De fato, por um lado, o aumento de r favorece soluções oscilatórias caracterizadas por longos intervalos de tempo nos quais a densidade de engenheiros é muito próxima a zero, levando aos chamados colapsos reversíveis. Esses colapsos são reversíveis porque ocorrem em regiões dos parâmetros do modelo onde o ponto fixo extinção é instável. Esse cenário é esperado já que um valor alto de r produz uma alta densidade de engenheiros, que, segundo a prescrição (3.5), pode transformar todos os habitats virgens em uma única geração, produzindo assim o padrão oscilatório de bonança e miséria ilustrado nos painéis esquerdo e central da figura 6.

Por outro lado, o aumento de α favorece o ponto fixo sobrevivência e leva a um balanço estável entre população e recursos. Em nosso modelo, um valor pequeno de α corresponde a uma sociedade de baixa tecnologia onde a exploração de habitats virgens requer uma densidade alta de indivíduos. Curiosamente, o modelo prevê que as melhorias tecnológicas que permitem a uma pequena população explorar com eficiência os recursos naturais disponíveis, uma situação modelada pelo aumento de α enquanto mantém todos os outros parâmetros fixos, podem eliminar os colapsos reversíveis. Entretanto, como ilustrado na figura 6, o pico de densidade populacional das oscilações para α grande é muito menor do que o pico observado na fase de prosperidade dos padrões oscilatórios de bonança e miséria.

Esse resultado é especialmente interessante porque expressa, em parte, o argumento apresentado pelos otimistas do crescimento de que o progresso tecnológico pode reduzir o impacto do esgotamento de recursos e evitar o colapso ambiental e econômico.³⁰ Dizemos que nossos resultados expressam essa posição apenas em parte pois a evasão dos colapsos reversíveis através do aumento de α leva naturalmente a uma diminuição da densidade populacional. Isso acontece porque nosso modelo não leva em conta o paradoxo de Jevons que acontece quando o progresso tecnológico aumenta a eficiência com que um recurso é extraído (ou um habitat virgem é transformado) mas esse aumento é ofuscado pelo aumento da demanda.³⁸ No nosso modelo, o aumento da demanda equivale a considerar que a taxa de crescimento r da população aumenta, o que provavelmente invalidaria nossa conclusão sobre o efeito benéfico do progresso tecnológico. De todo modo, essa discussão destaca a vantagem da abordagem dos engenheiros do ecossistema sobre a abordagem predador-presa tradicional para modelar os aspectos ecológicos e econômicos da dinâmica humano-natureza.

REFERÊNCIAS

- 1 MALTHUS, T. *An essay on the theory of population*. Oxford: Oxford University Press, 1798.
- 2 MEADOWS, D.; MEADOWS, D.; RANDERS, J.; BEHRENS, W. *The limits to growth: a report for the club of Rome's project on the predicament of mankind*. New York: Universe Books, 1972.
- 3 MEADOWS, D.; RANDERS, J.; MEADOWS, D. *Limits to growth: the 30-year update*. Vermont: Chelsea Green Publishing, 2004.
- 4 RANDERS, J. *2052: a global forecast for the next forty years*. Vermont: Chelsea Green Publishing, 2012.
- 5 LOTKA, A. Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 6, n. 7, p. 410–415, 1920.
- 6 PEARL, R.; REED, L. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 6, n. 6, p. 275–288, 1920.
- 7 VOLTERRA, V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, v. 118, p. 558–560, 1926. DOI: 10.1038/118558a0.
- 8 BRANDER, J. A.; TAYLOR, M. S. The simple economics of easter island: a Ricardo-Malthus model of renewable resource use. *American Economic Review*, v. 88, n. 1, p. 119–138, 1998.
- 9 MOTESHARREI, S.; RIVAS, J.; KALNAY, E. Human and nature dynamics (handy): modeling in- equality and use of resources in the collapse or sustainability of societies. *Ecological Economics*, v. 101, p. 90–102, 2014. DOI: 10.1016/j.ecolecon.2014.02.014.
- 10 ODLING-SMEE, F. J.; LALAND, K. N.; FELDMAN, M. W. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003.
- 11 JONES, C.; LAWTON, J.; SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, v. 69, p. 373–386, 1994. DOI: 10.2307/3545850.
- 12 WRIGHT, J.; GURNEY, W.; JONES, C. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers. *Oikos*, v. 105, n. 2, p. 336–348, 2004.
- 13 RAYNAUD, X.; JONES, C.; BAROT, S. Ecosystem engineering, environmental decay and environmental states of landscapes. *Oikos*, v. 122, n. 4, p. 591–600, 2013.
- 14 DAWKINS, R. *The extended phenotype*. Oxford, UK: Oxford University Press, 1982.
- 15 REICHMAN, O.; SEABLOOM, E. Ecosystem engineering: a trivialized concept? *Trends in Ecology & Evolution*, v. 17, n. 7, p. 308, 2002.
- 16 WRIGHT, J. P.; JONES, C. G. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges. *Bioscience*, v. 56, n. 3, p. 203–209, 2006.

- 17 SMITH, B. The ultimate ecosystem engineers. *Science*, v. 315, n. 5820, p. 1797–1798, 2007.
- 18 TAINTER, J. A. *The collapse of complex societies*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1990.
- 19 DIAMOND, J. *Collapse: how societies choose to fail or succeed*. New York: Penguin Books, 2005.
- 20 FONTANARI, J. F. The collapse of ecosystem engineer populations. *Mathematics*, v. 6, n. 1, p. 9, 2018.
- 21 GURNEY, W.; LAWTON, J. The population dynamics of ecosystem engineers. *Oikos*, v. 76, n. 2, p. 273–283, 1996.
- 22 TURCHIN, P. Evolution in population dynamics. *Nature*, v. 424, p. 257–258, 2003. DOI: 10.1038/424257a.
- 23 MURRAY, J. D. *Mathematical biology I: an introduction*. 3rd. ed. New York: Springer, 2003.
- 24 FRANCO, C.; FONTANARI, J. F. The spatial dynamics of ecosystem engineers. *Mathematical Biosciences*, v. 122, p. 76–85, 2017. DOI: 10.1016/j.mbs.2017.08.002.
- 25 RICKER, W. E. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, v. 11, n. 5, p. 559–623, 1954.
- 26 BERRYMAN, A.; MILLSTEIN, J. Are ecological systems chaotic – and if not, why not? *Trends in Ecology & Evolution*, v. 4, n. 1, p. 26–28, 1989.
- 27 ALLMAN, E. S.; RHODES, J. A. *Mathematical models in biology: an introduction*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2004.
- 28 BEVERTON, R.; HOLT, S. *On the dynamics of exploited fish populations*. Caldwell, NJ: Blackburn Press, 1993.
- 29 TURCHIN, P. *Historical dynamics: why states rise and fall*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2003.
- 30 ATKISSON, A. *Believing Cassandra: how to be an optimist in a pessimist's world*. New York: Earthscan/Routledge, 2010.
- 31 LOPES, G. M.; FONTANARI, J. F. Influence of technological progress and renewability on the sustainability of ecosystem engineers populations. *Mathematical Biosciences and Engineering*, v. 16, n. 5, p. 3450–3464, 2019.
- 32 STROGATZ, S. *Nonlinear dynamics and chaos: with applications to physics, biology, chemistry, and engineering*. Boulder: Westview Press, 2001.
- 33 ALLEE, W. C. Animal aggregations. *The Quarterly Review of Biology*, v. 2, p. 367–398, 1927.
- 34 DRAKE, J. M.; KRAMER, A. M. Allee effects. *Nature Education Knowledge*, v. 3, p. 2, 2011. DOI: 10.1016/j.apm.2020.06.074.

-
- 35 HASSELL, M. P.; COMINS, H. N.; MAY, R. M. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, v. 353, p. 255–258, 1991. DOI: 10.1038/353255a0.
- 36 COMINS, H. N.; HASSELL, M. P.; MAY, R. M. The spatial dynamics of host-parasitoid systems. *Journal of Animal Ecology*, v. 61, n. 3, p. 735–748, 1992.
- 37 KUZNETSOV, Y. A. *Elements of applied bifurcation theory*. New York: Springer, 2004.
- 38 POLIMENI, J. M.; MAYUMI, K.; GIAMPIETRO, M.; ALCOTT, B. *The Jevons paradox and the myth of resource efficiency improvements*. New York: Earthscan/Routledge, 2015.
- 39 KANEKO, K. Overview of coupled map lattices. *Chaos*, v. 2, n. 3, p. 279–282, 1992.
- 40 RODRIGUES, L. A. D.; MISTRO, D.; PETROVSKII, S. Pattern formation, long-term transients, and the Turing–Hopf bifurcation in a space- and time-discrete predator–prey system. *Bulletin of Mathematical Biology*, v. 73, p. 1812–1840, 2011. DOI: 10.1007/s11538-010-9593-5.
- 41 MISTRO, D.; RODRIGUES, L.; PETROVSKII, S. Spatiotemporal complexity of biological invasion in a space- and time-discrete predator-prey system with the strong Allee effect. *Ecological Complexity*, v. 9, p. 26–28, 2012. DOI: 10.1016/j.ecocom.2011.11.004.

Apêndices

APÊNDICE A – ANÁLISE DE ESTABILIDADE LOCAL

Nesse apêndice vamos mostrar como os autovalores da matriz Jacobiana (3.6) determinam a estabilidade local dos pontos fixos do sistema de equações de diferenças (3.2)-(3.4). Começamos reescrevendo esse sistema como

$$e_{t+1} = f_e(e_t, h_t, v_t) \quad (\text{A.1})$$

$$h_{t+1} = f_h(e_t, h_t, v_t) \quad (\text{A.2})$$

$$v_{t+1} = f_v(e_t, h_t, v_t) \quad (\text{A.3})$$

onde

$$f_e(e_t, h_t, v_t) = \frac{re_t}{1 + e_t/h_t} \quad (\text{A.4})$$

$$f_h(e_t, h_t, v_t) = c(e_t)v_t + (1 - \delta)h_t \quad (\text{A.5})$$

$$f_v(e_t, h_t, v_t) = \rho(1 - h_t - v_t) + [1 - c(e_t)]v_t. \quad (\text{A.6})$$

No ponto fixo temos $e^* = f_e(e^*, h^*, v^*)$, $h^* = f_h(e^*, h^*, v^*)$ e $v^* = f_v(e^*, h^*, v^*)$. Expandindo as funções introduzidas acima em torno do ponto fixo e mantendo a ordem mais baixa nos parâmetros de expansão $\Delta_e^t = (e_t - e^*)$, $\Delta_h^t = (h_t - h^*)$ e $\Delta_v^t = (v_t - v^*)$ obtemos

$$f_e(e_t, h_t, v_t) \approx f_e(e^*, h^*, v^*) + \left. \frac{\partial f_e}{\partial e_t} \right|_* \Delta_e^t + \left. \frac{\partial f_e}{\partial h_t} \right|_* \Delta_h^t + \left. \frac{\partial f_e}{\partial v_t} \right|_* \Delta_v^t \quad (\text{A.7})$$

$$f_h(e_t, h_t, v_t) \approx f_h(e^*, h^*, v^*) + \left. \frac{\partial f_h}{\partial e_t} \right|_* \Delta_e^t + \left. \frac{\partial f_h}{\partial h_t} \right|_* \Delta_h^t + \left. \frac{\partial f_h}{\partial v_t} \right|_* \Delta_v^t \quad (\text{A.8})$$

$$f_v(e_t, h_t, v_t) \approx f_v(e^*, h^*, v^*) + \left. \frac{\partial f_v}{\partial e_t} \right|_* \Delta_e^t + \left. \frac{\partial f_v}{\partial h_t} \right|_* \Delta_h^t + \left. \frac{\partial f_v}{\partial v_t} \right|_* \Delta_v^t, \quad (\text{A.9})$$

onde, por exemplo, a notação $\left. \frac{\partial f_e}{\partial e_t} \right|_*$ significa que a derivada parcial é calculada no ponto fixo $e_t = e^*$, $h_t = h^*$ e $v_t = v^*$.

A seguir escrevemos $e_{t+1} = e_{t+1} - e^* + e^* = \Delta_e^{t+1} + e^*$, $h_{t+1} = \Delta_h^{t+1} + h^*$ e $v_{t+1} = \Delta_v^{t+1} + v^*$ de modo que ficamos com o sistema de equações de diferenças linear

$$\Delta_e^{t+1} = \left. \frac{\partial f_e}{\partial e_t} \right|_* \Delta_e^t + \left. \frac{\partial f_e}{\partial h_t} \right|_* \Delta_h^t + \left. \frac{\partial f_e}{\partial v_t} \right|_* \Delta_v^t \quad (\text{A.10})$$

$$\Delta_h^{t+1} = \left. \frac{\partial f_h}{\partial e_t} \right|_* \Delta_e^t + \left. \frac{\partial f_h}{\partial h_t} \right|_* \Delta_h^t + \left. \frac{\partial f_h}{\partial v_t} \right|_* \Delta_v^t \quad (\text{A.11})$$

$$\Delta_v^{t+1} = \left. \frac{\partial f_v}{\partial e_t} \right|_* \Delta_e^t + \left. \frac{\partial f_v}{\partial h_t} \right|_* \Delta_h^t + \left. \frac{\partial f_v}{\partial v_t} \right|_* \Delta_v^t, \quad (\text{A.12})$$

que pode ser escrito na forma matricial

$$\Delta^{t+1} = \mathbf{J}_{e^*, v^*, h^*} \Delta^t \quad (\text{A.13})$$

onde Δ^t é o vetor coluna cujas componentes são Δ_e^t , Δ_h^t e Δ_v^t e $\mathbf{J}_{e^*,v^*,h^*}$ é a matriz Jacobiana

$$\mathbf{J}_{e^*,v^*,h^*} = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_e}{\partial e_t} |^* & \frac{\partial f_e}{\partial h_t} |^* & \frac{\partial f_e}{\partial v_t} |^* \\ \frac{\partial f_h}{\partial e_t} |^* & \frac{\partial f_h}{\partial h_t} |^* & \frac{\partial f_h}{\partial v_t} |^* \\ \frac{\partial f_v}{\partial e_t} |^* & \frac{\partial f_v}{\partial h_t} |^* & \frac{\partial f_v}{\partial v_t} |^* \end{bmatrix}. \quad (\text{A.14})$$

O ponto fixo será localmente estável se a iteração desse sistema linear sempre levar a $\Delta^t \rightarrow \mathbf{0}$ para $t \rightarrow \infty$. Veremos agora como os autovalores de $\mathbf{J}_{e^*,v^*,h^*}$ determinam o comportamento assintótico do sistema linear. Supondo que $\mathbf{J} = \mathbf{J}_{e^*,v^*,h^*}$ seja diagonalizável escrevemos $\mathbf{J} = \mathbf{P}\mathbf{\Lambda}\mathbf{P}^{-1}$ onde

$$\mathbf{\Lambda} = \begin{bmatrix} \lambda_1 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda_2 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3 \end{bmatrix} \quad (\text{A.15})$$

é a matriz diagonal cujos elementos são os autovalores de $\mathbf{J}$ e

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} u_1 & \nu_1 & w_1 \\ u_2 & \nu_2 & w_2 \\ u_3 & \nu_3 & w_3 \end{bmatrix} \quad (\text{A.16})$$

é a matriz cujas colunas são os autovetores de $\mathbf{J}$. Com isso reescrevemos o sistema linear [A.13](#) como

$$\mathbf{P}^{-1}\Delta^{t+1} = \mathbf{\Lambda}\mathbf{P}^{-1}\Delta^t. \quad (\text{A.17})$$

Fazendo a mudança de variável $\mathbf{Y}^t = \mathbf{P}^{-1}\Delta^t$ obtemos

$$\mathbf{Y}^{t+1} = \mathbf{\Lambda}\mathbf{Y}^t \quad (\text{A.18})$$

que podemos escrever explicitamente em termos das componentes

$$y_e^{t+1} = \lambda_1 y_e^t \quad (\text{A.19})$$

$$y_h^{t+1} = \lambda_2 y_h^t \quad (\text{A.20})$$

$$y_v^{t+1} = \lambda_3 y_v^t \quad (\text{A.21})$$

resultando em

$$y_e^t = (\lambda_1)^t c_1 \quad (\text{A.22})$$

$$y_h^t = (\lambda_2)^t c_2 \quad (\text{A.23})$$

$$y_v^t = (\lambda_3)^t c_3 \quad (\text{A.24})$$

onde c_1, c_2 e c_3 são constantes. Podemos agora retornar as variáveis originais $\Delta^t = \mathbf{P}\mathbf{Y}^t$, ou seja,

$$\begin{bmatrix} \Delta_e^t \\ \Delta_h^t \\ \Delta_v^t \end{bmatrix} = c_1(\lambda_1)^t \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \\ u_3 \end{bmatrix} + c_2(\lambda_2)^t \begin{bmatrix} \nu_1 \\ \nu_2 \\ \nu_3 \end{bmatrix} + c_3(\lambda_3)^t \begin{bmatrix} w_1 \\ w_2 \\ w_3 \end{bmatrix}. \quad (\text{A.25})$$

Vamos supor sem perda de generalidade que os autovalores sejam complexos, ou seja, $\lambda_j = |\lambda_j| \exp(i\theta_j)$ para $j = 1, 2, 3$. Então é claro que $\Delta^t \rightarrow \mathbf{0}$ para $t \rightarrow \infty$ se e somente se $|\lambda_j| < 1$ para $j = 1, 2, 3$. Essa é a condição de estabilidade local dos pontos fixos do sistema de equações de diferenças (3.2)-(3.4).

APÊNDICE B – MAPAS ACOPLADOS UNIDIMENSIONAIS

Os modelos apresentados nos Capítulos 2 e 3 não levam em conta a dependência espacial das variáveis que determinam a densidade de engenheiros e_t e as frações dos três tipos de habitats h_t , v_t e d_t . A modelagem via mapas acoplados³⁹ é a forma mais comum de se introduzir o espaço em sistemas discretos temporais e, embora tenha sido introduzida para modelar osciladores acoplados em física, é muito popular na modelagem de dinâmica de populações.^{36, 40, 41} A introdução da dependência espacial pode resultar em mudanças drásticas na dinâmica de sistemas de tempo e espaço discretos e, em alguns casos, até mesmo eliminar o comportamento caótico.²⁴ Nesse apêndice vamos introduzir a dependência espacial no modelo estudado no Capítulo 3, onde a equação de Beverton-Holt determina o crescimento da população de engenheiros.

B.0.1 Conceito

A abordagem via mapas acoplados³⁹ consiste em representar o ecossistema (ou seja, engenheiros e habitats) como uma rede composta de N sítios onde cada sítio possui sua própria dinâmica temporal que independe dos demais sítios da rede. A evolução do ecossistema, representado agora pela rede de sítios acoplados, consiste em duas fases: reação e dispersão. Na fase de reação, as variáveis de cada sítio são atualizadas dependendo unicamente da geração anterior daquele sítio. Em seguida, na fase de dispersão, uma fração da população de engenheiros de cada sítio migra para os sítios adjacentes, completando assim a evolução do ecossistema. A probabilidade de que um engenheiro migre é dada pelo parâmetro de difusão $\mu \in [0, 1]$. Naturalmente, embora cada sítio $m = 1, \dots, N$ seja caracterizado pela sua própria densidade de engenheiros $e_{t,m}$ e frações de habitats utilizáveis $h_{t,m}$ e virgens $v_{t,m}$, apenas os engenheiros podem migrar.

Vamos considerar uma rede formada por N sítios onde as variáveis de cada sítio obedecem as equações

$$e_{t+1,m} = \frac{re'_{t,m}}{1 + e'_{t,m}/h_{t,m}} \quad (\text{B.1})$$

$$h_{t+1,m} = (1 - \delta)h_{t,m} + c(e'_{t,m})v_{t,m} \quad (\text{B.2})$$

$$v_{t+1,m} = \rho(1 - v_{t,m} - h_{t,m}) + [1 - c(e'_{t,m})]v_{t,m}, \quad (\text{B.3})$$

com

$$e'_{t,m} = (1 - \mu)e_{t,m} + \mu \sum_{n \in \Phi_m} e_{t,n}/K_n \quad (\text{B.4})$$

onde K_n é o número de vizinhos do sítio n e Φ_m compreende todos os sítios que são vizinhos ao sítio m . Note que ao escrevermos (B.4) estamos supondo que os engenheiros que habitam o sítio n tenham a mesma probabilidade para migrar para qualquer um dos

sítios vizinhos ao sítio n .²⁰ Em outras palavras, a equação (B.4) nos diz que, imediatamente após a fase de difusão, a população de engenheiros no sítio m é dada pelos engenheiros que estavam no sítio m mas não migraram mais os engenheiros que estavam nos sítios vizinhos ao sítio m e decidiram migrar para o sítio m . Os parâmetros ρ , δ e r , assim como a função $c(e_{t,m})$, continuam tendo a mesma interpretação apresentadas nos Capítulos 2 e 3.

O número de vizinhos de um sítio depende da rede que escolhermos. A rede mais simples, que vamos utilizar nesse apêndice, coloca os sítios sobre um círculo de modo que cada sítio tenha exatamente dois vizinhos. Isso é equivalente a organizar os sítios numa reta e impor condições periódicas de contorno. Assim, $\Phi_m = \{m-1, m+1\}$ para $1 < m < N$, $\Phi_1 = \{N, 2\}$ e $\Phi_N = \{N-1, 1\}$. A seguir vamos investigar a dinâmica do sistema de mapas acoplados (B.1)-(B.4) usando essa organização espacial dos sítios. Nesse caso a equação (B.4) é reescrita como

$$e'_{t,m} = (1 - \mu)e_{t,m} + \frac{\mu}{2}(e_{t,m-1} + e_{t,m+1}) \quad (\text{B.5})$$

com a convenção $e_{t,0} = e_{t,N}$ e $e_{t,N+1} = e_{t,0}$.

B.0.2 Resultados

As figuras 13 e 14 mostram a evolução temporal da fração de habitats virgens dos sítios individuais em uma rede com $N = 21$ sítios para alguns dos parâmetros usados na figura 5, de forma a facilitar a comparação entre a dinâmica dos mapas acoplados e dinâmica local discutida nos capítulos anteriores.

Figura 13 – Evolução temporal-espacial da densidade de engenheiros $e_{t,m}$ para os parâmetros $r = 4$, $\alpha = 0.25$, $\delta = 0.1$ e $\rho = 0.005$ e $\mu = 0.1$. O painel esquerdo mostra a evolução nos instantes iniciais e o painel direito mostra o regime estacionário caracterizado pelo ponto fixo $e^* = 0.12912$.

Fonte: Elaborada pelo autor.

Figura 14 – Evolução temporal-espacial da densidade de engenheiros $e_{t,m}$ para os parâmetros $r = 4$, $\alpha = 0.25$, $\delta = 0.3$ e $\rho = 0.005$ e $\mu = 0.1$. O painel esquerdo mostra a evolução nos instantes iniciais e o painel direito mostra o regime estacionário caracterizado por soluções oscilatórias de período $T = 250$ e amplitude $A = 0.50$.

Fonte: Elaborada pelo autor.

Conforme pode ser observado, quando os parâmetros escolhidos resultam em estabilidade local dos pontos fixos na dinâmica local, a dinâmica de mapas acopladas também exibe estabilidade levando a um estado estacionário uniforme no tempo e no espaço onde $\lim_{t \rightarrow \infty} e_{t,m} = e^*$ independe do sítio m (figura 13). Em contra-partida, quando os parâmetros escolhidos levam a dinâmica local às soluções oscilatórias, o sistema de mapas acoplados também apresenta oscilações mas permanece espacialmente uniforme (figura 14). Devemos notar que, na hipótese de uniformidade espacial $e_{t,m} = e_t$, a equação (B.5) implica em $e'_{t,m} = e_{t,m} = e_t$ de modo que os períodos e amplitudes das soluções oscilatórias em cada sítio são exatamente os mesmos da dinâmica local.

Naturalmente, o interesse em considerar variáveis com dependência espacial é a possibilidade de se encontrar soluções estacionárias espacialmente heterogêneas, o que representaria uma espécie de auto-organização espacial dos engenheiros de ecossistemas. Infelizmente, isso não acontece com a equação de crescimento de Beverton-Holt e por isso relegamos essa discussão a esse apêndice.