



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM MATEMÁTICA

LARISSA SANTOS MACHADO

**Modelagem de Sistemas Estruturados Etariamente com Equações Acopladas: Uma
Aplicação Numérica à Ecologia**

Recife

2021

LARISSA SANTOS MACHADO

**Modelagem de Sistemas Estruturados Etariamente com Equações Acopladas: Uma
Aplicação Numérica à Ecologia**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação
em Matemática da Universidade Federal de Per-
nambuco, como requisito parcial para obtenção
do título de Doutorado em Matemática.

Área de Concentração: Análise

Orientador: César Augusto Rodrigues Castilho

Recife

2021

Catálogo na fonte
Bibliotecária Mônica Uchôa, CRB4-1010

M149m Machado, Larissa Santos.
Modelagem de sistemas estruturados etariamente com equações acopladas: uma aplicação numérica à ecologia / Larissa Santos Machado. – 2021.
154 f.: il., fig., tab.

Orientador: César Augusto Rodrigues Castilho.
Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Ciências Exatas e da Natureza. Programa de Pós-graduação em Matemática, Recife, 2021.
Inclui referências, apêndices e anexos.

1. Modelos populacionais. 2. Dependência etária. 3. Equações acopladas. 4. Fases de vida. 5. Rana temporária. I. Castilho, César Augusto Rodrigues (Orientador). II. Título.

515 CDD (23. ed.)

UFPE - CCEN 2022 – 05

LARISSA SANTOS MACHADO

MODELAGEM DE SISTEMAS ESTRUTURADOS ETARIAMENTE COM EQUAÇÕES ACOPLADAS: UMA APLICAÇÃO NUMÉRICA À ECOLOGIA

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação do Departamento de Matemática da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutorado em Matemática.

Aprovado em: 29/11/2021

BANCA EXAMINADORA

Participação via Videoconferência

Prof. Dr. César Augusto Rodrigues Castilho (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Participação via Videoconferência

Prof. Dr. Eduardo Shirlippe Goes Leandro (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Participação via Videoconferência

Prof. Dr. Fernando Antônio Nóbrega Santos (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Participação via Videoconferência

Prof. Dr. Diego Araujo de Souza (Examinador Externo)
Universidad de Sevilla

Participação via Videoconferência

Prof. Dr. Claudio Tadeu Cristino (Examinador Externo)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Dedico à minha mãe Aldenora que ainda sofre do coração.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pela vida, força e coragem.

A toda minha família, em especial a minha mãe Aldenora e minha irmã Layanne, cheguei até aqui por vocês.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Matemática (PPGDMat) por todo conhecimento transmitido ao longo desses seis anos de pós.

Ao meu orientador César Castilho por todos ensinamentos matemáticos e de vida, pela generosidade, compreensão e respeito.

Ao professor Hildeberto Cabral também pelos ensinamentos, incentivo e ajuda a ingressar na pós-graduação; além dos professores que encontrei no DMAI da UFS agradeço imensamente por todo conhecimento passado e tudo que aprendi: AdeCarlos Carvalho, Joedson Santos, Arlúcio Viana, Alan Almeida, Wagner Ferreira, Ricardo Nicasso, Rafael Almeida, Halley Gomes, Murilo Sampaio, Karly Alvarenga e Teresa Etcheverria.

A João Gondim e outros colegas do programa pelas pequenas e grandes ajudas e contribuições ao longo desse período.

Aos amigos e colegas do tempo de graduação (tempo bom!), em especial a Danielle Menezes por todas as conversas, risadas, preocupações e carinho.

A Athaise por ser minha companhia nas horas boas e ruins, por toda ajuda e paciência.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelos recursos fornecidos para o desenvolvimento deste estudo.

A todos que participaram direta ou indiretamente desta conquista!

Muito obrigada a todos por tudo!

RESUMO

Ferramentas matemáticas, como a modelagem, são constantemente utilizadas no estudo da demografia humana. Mesmo que os sistemas estruturados etariamente tenham sido escritos primeiramente para esta área, as ideias e formas empregadas contribuem bastante para o estudo e compreensão de outras populações biológicas, sendo simples ou complexas. A idade é um parâmetro importantíssimo na estruturação de uma população. O presente estudo visa modelar sistemas populacionais com dependência etária cuja população é dividida em fases ou estágios de vida. Nesta abordagem, a dinâmica de uma faixa etária é acoplada à dinâmica da fase etária posterior gerando um sistema de equações diferenciais parciais acopladas pelas condições iniciais. Conceitos muito trabalhados na demografia humana, como taxas de fertilidade, mortalidade e natalidade, são incorporados aos sistemas e por método numérico três dos modelos estudados são representados e têm seus códigos escritos no software MATLAB a fim de encontrar uma solução aproximada para cada modelo quando aplicados a dados de uma espécie de anfíbio anuro: a *Rana temporaria*. Os gráficos de distribuição etária e temporal obtidos no programa, em cada fase de vida da espécie, são comparados com dados da literatura. Os modelos aplicados a *R. temporaria* foram um modelo linear com taxas vitais constantes, um modelo linear com taxa de fertilidade adulta periódica no tempo e um modelo não-linear com um termo logístico na fase adulta. Na parte teórica do trabalho, foi obtida existência, unicidade, positividade e regularidade das soluções de cada modelo e, na aplicação numérica, comparando os resultados obtidos com os dados de vida da *R. temporaria*, o modelo logístico foi o mais condizente com a realidade da população.

Palavras-chaves: modelos populacionais; dependência etária; equações acopladas; fases de vida; *Rana temporaria*.

ABSTRACT

Mathematical tools like modeling are constantly used in the study of human demography. Even though age-structured systems were first written for this area, the ideas and forms used greatly contribute to the study and understanding of other biological populations, whether simple or complex. Age is a very important parameter in the structuring of a population. This study aims to model population systems with age dependence whose population is divided into life stages. In this approach, the dynamics of an age group is coupled to the dynamics of the later age phase, generating a system of partial differential equations coupled by the initial conditions. Concepts that have been worked on in human demography, such as fertility, mortality and birth rates, are incorporated into the systems and, by numerical method, three of the studied models are represented and have their codes written in the MATLAB software in order to find an approximate solution for each model when applicable to data from a species of anuran amphibian: the *Rana temporaria*. The age and temporal distribution graphs obtained in the program, at each life stage of the species, are compared with literature data. The models applied to *R. temporaria* were a linear model with constant vital rates, a linear model with time-periodic adult fertility rate and a nonlinear model with a logistic term in the adult phase. In the theoretical part of the work, the existence, uniqueness, positivity and regularity of the solutions of each model were obtained and, in the numerical application, the results were compared with the life data of *R. temporaria*, the logistic model was the most consistent with the reality of the population.

Keywords: population models; age dependence; coupled equations; life stages; *Rana temporaria*.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Ciclo de vida do <i>Polystoma integerrimum</i> . Setas azuis indicam o ciclo de vida de desenvolvimento normal e setas vermelhas indicam o ciclo de desenvolvimento progenético/neotênico.	94
Figura 2 – Distribuição populacional da fase embrionária com respeito ao tempo e idade.	97
Figura 3 – Distribuição populacional da fase larval com respeito ao tempo e idade.	98
Figura 4 – Distribuição populacional da fase juvenil com respeito ao tempo e idade.	99
Figura 5 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito ao tempo e idade.	100
Figura 6 – Distribuição populacional da fase embrionária com respeito ao tempo. .	101
Figura 7 – Distribuição populacional da fase embrionária com respeito à idade. . .	101
Figura 8 – Distribuição populacional da fase larval com respeito ao tempo. . . .	102
Figura 9 – Distribuição populacional da fase larval com respeito à idade.	102
Figura 10 – Distribuição populacional da fase juvenil com respeito ao tempo. . . .	103
Figura 11 – Distribuição populacional da fase juvenil com respeito à idade.	103
Figura 12 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito ao tempo. . . .	104
Figura 13 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito à idade.	104
Figura 14 – Integração da equação diferencial parcial de primeira ordem ao longo das retas características $t - a = const.$	106
Figura 15 – Distribuição populacional da fase embrionária com respeito ao tempo e idade.	108
Figura 16 – Distribuição populacional da fase larval com respeito ao tempo e idade.	109
Figura 17 – Distribuição populacional da fase juvenil com respeito ao tempo e idade.	110
Figura 18 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito ao tempo e idade.	111
Figura 19 – Distribuição populacional da fase embrionária com respeito ao tempo. .	112
Figura 20 – Distribuição populacional da fase embrionária com respeito à idade. . .	112
Figura 21 – Distribuição populacional da fase larval com respeito ao tempo. . . .	113
Figura 22 – Distribuição populacional da fase larval com respeito à idade.	113
Figura 23 – Distribuição populacional da fase juvenil com respeito ao tempo. . . .	114
Figura 24 – Distribuição populacional da fase juvenil com respeito à idade.	114
Figura 25 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito ao tempo. . . .	115

Figura 26 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito à idade.	115
Figura 27 – Taxa de mortalidade da fase embrionária com respeito à idade.	116
Figura 28 – Taxa de mortalidade da fase larval com respeito à idade.	116
Figura 29 – Taxa de mortalidade da fase juvenil com respeito à idade.	117
Figura 30 – Taxa de mortalidade da fase adulta com respeito à idade.	117
Figura 31 – Taxa de fertilidade da fase adulta com respeito ao tempo e idade, res- pectivamente, sendo periódica em t	118
Figura 32 – Taxa de fertilidade da fase adulta com respeito ao tempo.	119
Figura 33 – Taxa de fertilidade da fase adulta com respeito à idade.	119
Figura 34 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito ao tempo e idade.	123
Figura 35 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito ao tempo.	124
Figura 36 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito à idade.	124
Figura 37 – Taxa de mortalidade da fase adulta.	125
Figura 38 – Taxa de mortalidade da fase adulta no decorrer do tempo.	126
Figura 39 – Taxa de mortalidade da fase adulta no decorrer da idade.	126

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Parâmetros do sistema de equações do parasita.	82
Tabela 2 – Dados referentes a <i>Rana temporaria</i> com suas respectivas referências. .	95

LISTA DE SÍMBOLOS

- $\mathbb{N}, \mathbb{R}$: respectivamente, os conjuntos dos números naturais e reais.
- $\mathbb{N}_+, \mathbb{R}_+$: respectivamente, os conjuntos dos números naturais e reais não negativos.
- $\mathbb{R}^n$: o espaço Euclidiano n -dimensional.
- $\mathbb{R}_+^n$: o cone de vetores em $\mathbb{R}^n$ com coordenadas não negativas.
- $L^\infty(0, a_\dagger), L^\infty(\mathbb{R}_+), L^\infty(0, a_{i\dagger}), L^\infty((0, a_{i\dagger}) \times [0, T]), L^\infty((0, a_{i\dagger}) \times \mathbb{R}_+)$: respectivamente, o espaço de Banach de todas as funções reais mensuráveis, essencialmente limitadas em $(0, a_\dagger), \mathbb{R}_+, (0, a_{i\dagger}), (0, a_{i\dagger}) \times [0, T]$ e $(0, a_{i\dagger}) \times \mathbb{R}_+$, para $T > 0$ e $i = 1, \dots, N$; a norma é denotada por $\|\cdot\|_\infty$.
- $L^1(0, a_\dagger), L^1(0, T), L^1(\mathbb{R}_+), L^1(0, a_{i\dagger}), L^1(\mathbb{R}_+ \times [0, a_{N\dagger}))$: respectivamente, o espaço de Banach de todas as funções reais mensuráveis, integráveis em $(0, a_\dagger), (0, T), \mathbb{R}_+, (0, a_{i\dagger})$ e $\mathbb{R}_+ \times [0, a_{N\dagger})$, para $T > 0$ e $i = 1, \dots, N$; a norma é denotada por $\|\cdot\|_1$.
- $L^1_{loc}(0, a_\dagger), L^1_{loc}(0, a_{N\dagger})$: respectivamente, o espaço de todas as funções reais mensuráveis, integráveis em qualquer intervalo fechado contido em $[0, a_\dagger)$ e $[0, a_{N\dagger})$.
- $C([0, T])$: o espaço de Banach de todas as funções reais contínuas no intervalo $[0, T]$, para $T > 0$; a norma é denotada por $\|f\|_C$.
- $C(0, \mathbb{R}_+)$: o espaço de todas as funções reais contínuas em $\mathbb{R}_+$.
- $C([0, T], \mathbb{R}_+^n), C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+^n)$: respectivamente, o espaço de todas as funções reais contínuas no intervalo $[0, T]$ e em $\mathbb{R}_+$, tomando valores em $\mathbb{R}_+^n, \forall n$.
- $C(\mathbb{R}_+^n, L^\infty(0, a_\dagger))$: o espaço de todas as funções contínuas definidas em $\mathbb{R}_+^n$, tomando valores em $L^\infty(0, a_\dagger)$.
- $C(\mathbb{R}_+, L^\infty(\mathbb{R}_+))$: o espaço de todas as funções contínuas definidas em $\mathbb{R}_+$, tomando valores em $L^\infty(0, a_\dagger)$. Consideramos a norma: $\|f(t, \cdot)\|_\infty$ para $t \in \mathbb{R}_+$.

$C([0, T], L^1(0, a_{\dagger}))$, $C([0, T], L^1(0, a_{i\dagger}))$: respectiv., o espaço de todas as funções contínuas definidas em $[0, T]$, tomando valores em $L^1(0, a_{\dagger})$ e $L^1(0, a_{i\dagger})$, para $T > 0$ e $i = 1, \dots, N$. Consideramos a norma: $\|f(t, \cdot)\|_1$ para $t \in [0, T]$.

$C(\mathbb{R}_+^n, L^1(0, a_{\dagger}))$, $C(\mathbb{R}_+^n, L^1(0, a_{N\dagger}))$: respectiv., o espaço de todas as funções contínuas definidas em $\mathbb{R}_+^n$, tomando valores em $L^1(0, a_{\dagger})$ e $L^1(0, a_{N\dagger})$.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	15
2	UMA INTRODUÇÃO AOS MODELOS POPULACIONAIS	18
2.1	OS MODELOS DE MALTHUS E VERHULST	18
2.2	OS MODELOS DE SHARPE-LOTKA E M'KENDRICK	21
2.3	ELEMENTOS BÁSICOS DE UMA DESCRIÇÃO POPULACIONAL	22
2.4	O MODELO LINEAR CLÁSSICO	25
2.5	O MODELO DE GURTIN-MACCAMY E A ECOLOGIA	27
3	MODELOS POPULACIONAIS DE DEPENDÊNCIA ETÁRIA E EQUAÇÕES ACOPLADAS	29
3.1	MODELO LINEAR	29
3.1.1	O Modelo	29
3.1.2	Existência, unicidade e positividade	33
3.1.3	Regularidade	39
3.2	MODELO NÃO-LINEAR	43
3.2.1	O Modelo	43
3.2.2	Existência, unicidade e positividade	49
3.2.3	Regularidade	54
3.3	ANALISANDO CASOS	56
3.3.1	Caso 1: A fertilidade β_N é periódica em t	56
3.3.1.1	A Existência de solução	58
3.3.1.2	Regularidade	59
3.3.2	Caso 2: O último estágio de vida tem uma dinâmica não-linear	62
3.3.2.1	A Existência de solução	65
3.3.2.2	Regularidade	73
3.3.3	Caso 3: Considerando os casos 1 e 2	74
3.3.3.1	A Existência de solução	77
3.3.3.2	Regularidade	78
3.3.4	Caso 4: Um termo logístico inserido na última fase	79
3.4	UMA DINÂMICA HOSPEDEIRO-PARASITA	81

4	MÉTODO NUMÉRICO PARA AS MODELAGENS POPULACIONAIS E UMA APLICAÇÃO À POPULAÇÃO DE <i>Rana temporaria</i>	87
4.1	MÉTODO NUMÉRICO PARA AS MODELAGENS POPULACIONAIS . . .	87
4.2	A POPULAÇÃO DE <i>Rana temporaria</i>	89
4.3	MODELO 1: DINÂMICA LINEAR COM TAXAS VITAIS CONSTANTES . .	94
4.3.1	Resultado	97
4.3.2	Discussão	105
4.4	MODELO 2: DINÂMICA LINEAR COM TAXA DE FERTILIDADE PERIÓDICA	107
4.4.1	Resultado	108
4.4.2	Discussão	120
4.5	MODELO 3: DINÂMICA NÃO-LINEAR COM TERMO LOGÍSTICO	122
4.5.1	Resultado	123
4.5.2	Discussão	127
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	128
	REFERÊNCIAS	129
	APÊNDICE A – PROGRAMAS NUMÉRICOS	133
	ANEXO A – CONCEITOS BÁSICOS PARA A TEORIA	150

1 INTRODUÇÃO

Desde o início do século XX presenciamos um crescimento do desejo de se obter mais informações a respeito da dinâmica, comportamento, distribuição e composição das populações biológicas como as de animais, plantas, microrganismos e, a mais referenciada, a humana. Nisto se baseia a *Dinâmica Populacional*, uma área da ciência que explica a evolução dos organismos vivos de certa região conforme o tempo.

A introdução de métodos matemáticos nos estudos populacionais se tornou bastante efetiva nos últimos anos, de forma implícita ou explícita. Em estudos assim, características das populações podem ser analisadas: o crescimento; a influência da estrutura etária nas taxas de mortalidade e natalidade; a propagação de fenômenos contagiosos, doenças; a dinâmica de interação entre muitas populações, o que se tornou bem útil nos estudos atuais de sistemas ecológicos; etc. Então, as teorias e práticas matemáticas acabam fornecendo ferramentas sistêmicas ou técnicas para analisarmos problemas populacionais (HOPPENSTAEDT, 1975).

Os modelos matemáticos, sendo representações abstratas de sistemas reais, constituem uma dessas ferramentas de análise. Para Burch (2003, p. 266), “um modelo é qualquer representação abstrata de alguma parte do mundo real, construído com o propósito de compreensão, explicação, previsão ou controle”. Podem ser de três tipos: físicos, visuais e teóricos; onde “os modelos teóricos podem ser expressos em linguagem comum, sistemas lógicos formais, matemáticos ou código de computador” (BURCH, 2003, p. 266).

Um dos primeiros e principais modelos para dinâmicas populacionais foi feito por Thomas Malthus, no fim do século XVIII. Malthus sugeriu que a população humana tinha um crescimento natural exponencial. Este modelo influenciou bastante os estudos em diversos ramos das ciências, sendo fundamental no trabalho de Darwin sobre seleção natural. Nos modelos que se seguiram, adaptações mais realistas ao trabalho de Malthus foram feitas. Destaques para os trabalhos de Verhulst (1838) que considerou características autolimitantes nas populações e o trabalho de Lotka (1922) que incorporou à teoria uma dependência etária (ver (HOPPENSTAEDT, 1975)). O que todos esses modelos têm em comum é a linearidade de suas equações. Segundo Webb (1985), os estudos teóricos não-lineares são mais recentes, principalmente os que envolvem dependência etária, e a importância destes é que permitem inserir nas análises os efeitos de aglomeração, competi-

ção, limitação de recursos, interação da população etc. “A inclusão de não-linearidades nas equações de modelos populacionais com dependência etária aumenta consideravelmente sua dificuldade matemática, porém aumenta também sua confiabilidade para descrição física e predição do comportamento” (WEBB, 1985, p. iii). Estudos com modelos não-lineares foram desenvolvidos por Gurtin e MacCamy (1974), Lee (1974), May (1975) e outros (RORRES, 1976).

A análise destes fatores adicionais em uma população, que a teoria não-linear nos fornece, contribui bastante nos estudos da ciência ecológica. Estudos ecológicos, segundo Gotelli (2008), são baseados em medir a distribuição e abundância de populações na natureza, sendo assim, a matemática e estatística acabam sendo responsáveis por fornecerem ferramentas para esta medição, tornando-a mais clara e objetiva. Testar previsões, distinguir os padrões que vemos na natureza, diferenciar os mecanismos que causam esses padrões são algumas das contribuições que os modelos inseridos à ecologia nos possibilitam, sempre se atentando ao fato de que é importante criar modelos ecológicos simples com variáveis que possam ser obtidas na natureza e que resultem em soluções matemáticas também simples. Apesar dos modelos nos auxiliarem, eles não são uma representação concreta e a natureza não necessariamente seguirá as regras do modelo por mais coerentes e lógicas que sejam. É preciso sermos capazes de identificar os pontos onde os modelos passam a se afastar da realidade ((GOTELLI, 2008)).

Com base nesta aplicabilidade dos modelos matemáticos no estudo de populações é que este trabalho se desenvolveu. Os modelos, lineares e não-lineares, são baseados na teoria de Sharpe-Lotka, ou seja, na *Teoria das Equações de Renovação* de Volterra que pertencem a uma classe de equações integrais da forma

$$u(t) = g(t) + \int_0^t f(x)u(t-x) dx,$$

onde $f(t)$ e $g(t)$ são funções não-negativas. Como afirma Feller (1941), as equações de Volterra aparecem sob diferentes formas na teoria da população e em diversos outros estudos onde, em cada caso, é necessário criar condições precisas que validem os modelos trabalhados. Neste estudo, além de considerarmos *condições básicas* para desenvolver cada modelo trabalhado, vamos estruturar todos os termos e equações etariamente, pois a idade é um dos parâmetros mais naturais e importantes na estruturação de uma população; idades diferentes correspondem a capacidades de reprodução, sobrevivência e comportamentos diferentes. Em áreas como a ecologia, a idade tem um papel importantíssimo (IANNELLI,

1995).

Neste trabalho, modelos lineares e não-lineares com estrutura etária são desenvolvidos na presença de taxas totais de nascimento que se influenciam, ou seja, consideramos uma população dividida em fases/estágios de vida; por exemplo: se a população for ovípara, então algumas fases de vida podem ser a embrionária (quando os ovos postos pela espécie estão fecundados, interna ou externamente, na água ou terra, e ali o embrião se desenvolve), a larval ou juvenil (após a eclosão dos ovos) e a adulta; e tomando uma equação para cada estágio de vida, estudamos como uma fase influencia a geração e a distribuição da outra conforme dois parâmetros: a idade e o tempo. É com essa ideia de equações acopladas que variações de modelos lineares e não-lineares são estudadas, seja fazendo mudanças nas taxas de fertilidade e mortalidade, introduzindo periodicidade, inserindo termos logísticos e outras. Por fim, uma aplicação numérica de alguns dos modelos estudados é feita com dados da população anfíbia de *Rana temporária*, por meio do método numérico IER (método Implicit Euler-Riemman) no software MATLAB.

Assim sendo, no Capítulo 2, temos um apanhado dos principais modelos matemáticos trabalhados e seus autores; um resumo dos elementos básicos necessários para descrevermos uma população e como os modelos foram introduzidos no estudo da ciência ecológica. No Capítulo 3 é desenvolvida toda a parte teórica dos sistemas estruturados etariamente com população dividida em fases e equações acopladas, onde nas duas seções finais estão presentes os casos ou variações feitas dos modelos. Já o Capítulo 4 apresenta a aplicação numérica, citada no parágrafo acima, de alguns modelos desenvolvidos com enfoque em um pequeno grupo populacional de *R. temporaria*. Foram três modelos desenvolvidos para esta população cujos códigos computacionais para a obtenção da solução aproximada dos sistemas, em cada caso, estão expostos nos Apêndices A.1, A.2 e A.3. No Anexo A se encontram alguns conceitos básicos utilizados na parte de teórica do primeiro capítulo.

Os objetivos deste estudo correspondem a desenvolver modelos lineares e não-lineares de equações acopladas e dependência etária, diversificando ou inserindo características naturais presentes nas populações a fim de chegar o mais próximo possível da realidade, representar numericamente esses modelos e verificar a aplicabilidade dos sistemas numéricos obtidos.

2 UMA INTRODUÇÃO AOS MODELOS POPULACIONAIS

É de fundamental importância conhecer e quantificar o crescimento de uma população. No intuito de se descrever a dinâmica de uma dada população, ou conjunto de populações é que a dinâmica populacional se relaciona com vários outros campos da ciência: matemática, física, demografia, ecologia, genética, epidemiologia e química entre outros. É nessa interação que os modelos matemáticos surgem dando uma enorme contribuição para a modelagem de fenômenos populacionais. Conforme Dilão (2006), existiriam basicamente duas estratégias principais de modelagem: 1) considerar o tempo como um parâmetro contínuo usando técnicas de equações diferenciais ordinárias e diferenciais parciais; 2) considerar o tempo como um parâmetro discreto. Esta abordagem sendo mais relacionada aos dados censitários de uma população específica.

Dentre as áreas da dinâmica populacional a mais desenvolvida é a *Demografia*: área responsável pelo estudo da população humana com base no seu crescimento, decaimento, sua fertilidade e mortalidade, além do seu impacto nos componentes econômico e político da sociedade. Desde os anos antes de Cristo podemos encontrar dados que remetem à medição e mortalidade da população da época, e tempos depois, em 1570, o surgimento da primeira fórmula matemática em demografia atribuída a Girolamo Cardano que trabalhou a expectativa de vida como sendo uma função linear decrescente da idade. O primeiro trabalho importante em demografia foi escrito por John Graunt, em 1662, que coletou um notável número de mortes, na cidade de Londres, em diversos grupos etários após a peste. Graunt reuniu a quantia de mortos com o número de sobrevivente para cada idade exata e descreveu-os em uma tabela que ficou conhecida como a *Tábua de Mortalidade de Graunt*, se tornando assim um precursor na construção de *tábuas de mortalidade* ou *tábuas de vida* (IMPAGLIAZZO, 1985; SMITH; KEYFITZ, 2013).

2.1 OS MODELOS DE MALTHUS E VERHULST

O primeiro e mais simples modelo matemático de dinâmica populacional foi apresentado por T.R. Malthus em seu livro *An Essay on the Principle of Population*, 1798. Nesse modelo, Malthus afirmava que o crescimento contínuo da população de forma exponencial era incompatível com a disponibilidade de recursos que cresciam de forma linear, ou

seja, a partir de determinado momento o tamanho da população superaria a quantidade de recursos disponíveis levando assim à pobreza. Esse trabalho foi considerado um dos mais influentes para a época e chegou a influenciar também o estudo de Charles Darwin (HOPPENSTAEDT, 1975). Matematicamente, o modelo malthusiano propôs que sendo $P(t)$ o número total de indivíduos de uma *população simples* no tempo t , a seguinte equação diferencial é satisfeita:

$$P'(t) = \alpha P(t), \quad t > 0,$$

isto é, o crescimento populacional é governado pela equação acima, onde $\alpha = \beta - \mu$ é chamado de parâmetro malthusiano e corresponde à diferença de duas taxas per capita constantes:

β = taxa per capita de fertilidade ou de produção de recém-nascidos,

μ = taxa per capita de mortalidade,

as quais são devidas à população estar sujeita a algumas *suposições fenomenológicas*:

- a população é considerada *homogênea*: todos os indivíduos são idênticos;
- a população é *isolada*: não existe imigração e emigração;
- o habitat é *invariante*: a quantidade de recurso é ilimitada e a condição de vida não é influenciada por fatores externos;
- a população é *muito grande*: efeitos estocásticos e flutuações podem ser desconsiderados.

Embora essas suposições se apliquem a situações idealizadas, o modelo fornece uma boa descrição de dados para o caso de organismos simples como células e bactérias e mesmo organismos mais complexos, quando a população invade ou coloniza um novo habitat. A solução para a equação diferencial acima é

$$P(t) = P(0) e^{\alpha t}, \quad t \geq 0.$$

O comportamento da solução depende do valor de α : $\alpha > 0$ (crescimento exponencial), $\alpha = 0$ (estado constante) e $\alpha < 0$ (decaimento exponencial) (ANITA, 2000; IANNELLI; PUGLIESE, 2014).

As suposições que Malthus trabalhou tornaram seu modelo muito limitado. Notando essas limitações e inspirado por ideias que surgiam na época a respeito do crescimento

exponencial da população, foi que P.F. Verhulst publicou seu trabalho *Note on the law of population growth* (1838) cujo modelo apresentado estendia o de Malthus e defendia a ideia de que a população não poderia crescer geometricamente por um longo período de tempo devido à crescente dificuldade de encontrar alimentos. Segundo seu modelo, o aumento da população é limitado por sua fertilidade e pelo tamanho do país, ficando a população cada vez mais perto de um estado estacionário. Verhulst propôs a seguinte equação diferencial para uma população $P(t)$ no tempo t :

$$\frac{dP}{dt} = \alpha P \cdot \left(1 - \frac{P}{K}\right), \quad t > 0,$$

onde o parâmetro K é a capacidade de suporte do ambiente. Comparando o tamanho de P com K temos:

- $P < K \Rightarrow (1 - P/K) > 0$ logo $dP/dt > 0$ (crescimento exponencial),
- $P = K \Rightarrow (1 - P/K) = 0$ logo $dP/dt = 0$ (crescimento nulo),
- $P > K \Rightarrow (1 - P/K) < 0$ logo $dP/dt < 0$ (decaimento populacional).

A solução para o modelo de Verhulst, conhecido depois como *modelo logístico*, é da forma:

$$P(t) = \frac{P(0) e^{\alpha t}}{1 + P(0)(e^{\alpha t} - 1)/K}, \quad t > 0,$$

que tende a constante K quando $t \rightarrow +\infty$ (ANITA, 2000; BACAER, 2011).

Uma variável de grande importância que não foi considerada pelo modelo de Verhulst é a *idade*. Desconsiderar uma estrutura etária nos limita a uma abordagem simples dos problemas, ao invés de uma abordagem mais adequada e realista. Uma das melhorias mais importantes nos modelos contínuos seguintes foi a introdução de uma distribuição etária na população. Muitas variáveis se relacionam e dependem da idade, pois diferentes idades estão associadas a diferentes capacidades reprodutivas, de sobrevivência e diferente influência social e econômica. Por exemplo, um grupo de crianças em idade escolar desempenha um papel diferente de um grupo de idosos: o primeiro tem um impacto no planejamento educacional, enquanto o outro na previdência social e ambos nos cuidados de saúde. A descrição da estrutura etária de uma população teve início com a demografia humana, mas, hoje, muitas áreas são influenciadas por essa descrição como a epidemiologia, a ecologia, o crescimento celular etc (IANNELLI; MILNER, 2017).

2.2 OS MODELOS DE SHARPE-LOTKA E M'KENDRICK

Dentre os parâmetros trabalhados em um modelo populacional com dependência etária, os mais importantes são as taxas vitais: a mortalidade e a fertilidade. A *taxa de mortalidade etária específica* deriva dos dados presentes na *tábua de vida*¹ da população que, de forma simplificada, para ser construída primeiro escolhemos um *coorte*, ou seja, um grupo de indivíduos que nascem ao mesmo tempo, denotamos por l_0 (este termo é chamado de *raiz*) e construímos as colunas da tabela registrando, a partir de l_0 , o número de indivíduos que permanecem vivos na idade i (l_i) (IANNELLI; MILNER, 2017). Assim, as colunas da tábua de vida indicam os termos:

$$\Pi_i = \frac{l_i}{l_0} = \text{probabilidade de sobrevivência na idade } i \text{ de um indivíduo aleatoriamente escolhido no coorte tomado,}$$

$$d_i = l_i - l_{i+\Delta a} = \text{número de mortes com idade entre } i \text{ e } i + \Delta a,$$

$$q_i = \frac{d_i}{l_i} = \text{probabilidade de morrer com idade entre } i \text{ e } i + \Delta a,$$

$$p_i = 1 - q_i = \text{probabilidade de sobreviver um intervalo etário após a idade } i,$$

onde Δa é o comprimento do intervalo etário. Já a *fertilidade etária específica* é um parâmetro de grande atenção que depende de vários fatores. Estudos vêm mostrando que a fertilidade tem mudado continuamente ao longo do tempo, sendo influenciada por fatores culturais e sociológicos, no caso da fertilidade humana, pela poluição do habitat, pelas mudanças climáticas e por sua dependência etária, a qual se dá por meio de uma função que representa o número médio de recém-nascidos que um indivíduo produz durante um intervalo unitário de idade. Para a maioria das espécies animais, a fertilidade varia sazonalmente por meio de combinações de fatores ambientais como clima, temperatura, chuva, ciclos lunares/solares, exibindo um comportamento próximo ao periódico; então, para essas espécies trabalhamos com modelos cujos coeficientes são periódicos no tempo, ou seja, nestes casos admitimos para um dado período $T > 0$ que

$$\beta(a, t) = \beta(a, t + T) \quad \text{e/ou} \quad \mu(a, t) = \mu(a, t + T),$$

¹ Para conhecer, aprofundar ou ver exemplos de tábuas de vida, temos (KEYFITZ, 1977), (SMITH; KEYFITZ, 2013) e os próprios (IANNELLI; MILNER, 2017) os quais também podemos estudar outros parâmetros para as modelagens populacionais como migração, mudanças de habitat etc.

(IANNELLI; MILNER, 2017). O primeiro trabalho voltado ao problema de taxas vitais dependente do tempo foi apresentado por H. Langhaar ², em 1972, o qual afirmou que a teoria torna-se mais realística se a mortalidade individual e a reprodução são representadas por funções de duas variáveis, idade e tempo.

Os primeiros modelos contínuos com estrutura etária a se tornarem mais evidentes datam de 1911 quando F.R. Sharpe e A. Lotka publicaram o artigo *A Problem in Age-Distribution* ³ em que consideraram a dependência etária da fertilidade em um modelo demográfico. Anos depois, em 1926, A.G. M'Kendrick publicou o artigo *Applications of Mathematics to Medical Problems* ⁴ que continha várias ideias novas. Ele introduziu um modelo contínuo epidemiológico que levou em consideração o aspecto estocástico da infecção e recuperação; além disso, enfatizou a conexão entre o estudo das propriedades básicas da solução do modelo linear e as *equações de renovação*, pertencentes à teoria das *equações integrais de Volterra* (ANITA, 2000; BACAER, 2011).

2.3 ELEMENTOS BÁSICOS DE UMA DESCRIÇÃO POPULACIONAL

Considerando um modelo populacional contínuo no tempo com estrutura etária, veremos, seguindo Iannelli e Milner (2017), os *elementos básicos* para a descrição de uma população, para os modelos desenvolvidos neste trabalho.

A função

$$p(a, t), \quad a \in [0, a_+], \quad t \geq 0,$$

conhecida como função *densidade etária* no tempo t , descreve a evolução de uma população, onde a_+ denota a *idade máxima* que os indivíduos da população podem atingir, a qual assumimos aqui ser finita. Assim, a integral definida

$$\int_{a_1}^{a_2} p(a, t) da$$

fornece o número de indivíduos que têm idade no intervalo $[a_1, a_2]$ no tempo t . Então,

$$P(t) = \int_0^{a_+} p(a, t) da$$

² Em (LANGHAAR, 1972).

³ Em (SHARPE; LOTKA, 1911) ou (SHARPE; LOTKA, 2013).

⁴ Em (M'KENDRICK, 1926).

representa a *população total* no tempo t . Da mesma forma, podemos representar o tamanho de alguns grupos/estágios dessa população, por exemplo

$$J(t) = \int_0^{a^*} p(a, t) da, \quad A(t) = \int_{a^*}^{a^\dagger} p(a, t) da,$$

como sendo o tamanho de *jovens* e *adultos*, respectivamente; e a^* denotando a idade de *maturação*.

A respeito da *fertilidade* e *mortalidade* considerando ambas dependentes do tempo t , fato que pode ocorrer devido a mudanças externas nas condições de vida da população ou a outros fatores, temos

$$\beta(a, t) = \text{fertilidade etária específica no tempo } t,$$

definida como sendo o número de recém-nascidos gerados por indivíduos cuja idade está no intervalo etário $[a, a + da]$ durante o intervalo de tempo $[t, t + dt]$. Então,

$$\int_{a_1}^{a_2} \beta(a, t) p(a, t) da$$

corresponde ao número de recém-nascidos gerados por indivíduos cuja idade está no intervalo $[a_1, a_2]$ durante o intervalo de tempo $[t, t + dt]$. Assim, podemos considerar

$$B(t) = \int_a^{a^\dagger} \beta(a, t) p(a, t) da$$

a *taxa total de nascimentos* que fornece o número total de recém-nascidos durante o intervalo $[t, t + dt]$.

De forma similar, temos

$$\mu(a, t) = \text{mortalidade etária específica no tempo } t,$$

onde a *taxa total de mortes*

$$D(t) = \int_a^{a^\dagger} \mu(a, t) p(a, t) da,$$

nos fornece o número total de mortes durante o intervalo $[t, t + dt]$.

Claramente, β e μ são funções não-negativas. Uma outra função significativa que provém de β e μ é

$$\Pi(a, t, x) = e^{-\int_0^x \mu(a-\sigma, t-\sigma) d\sigma}$$

definida para $x \in [0, a \wedge t]$, com $a \wedge t = \min\{a, t\}$, pode ser interpretada como a probabilidade de que um indivíduo de idade $a - x$ no tempo $t - x$ sobreviverá até o momento t com idade a .

Para taxas vitais independentes do tempo, temos $\beta(a)$ e $\mu(a)$, dependendo somente da idade e satisfazendo as definições anteriores, em que fazendo $x = a$ na última equação, obtemos

$$\Pi(a) = e^{-\int_0^a \mu(\sigma) d\sigma}, \quad a \in [0, a_{\dagger}],$$

a função *probabilidade de sobrevivência*, ou seja, a probabilidade de um recém-nascido sobreviver até a idade a . Para tal, temos $\Pi(a_{\dagger}) = 0$.

Dois importantes resultados são obtidos relacionando a fertilidade e a probabilidade de sobrevivência. O primeiro, a função

$$K(a) = \beta(a)\Pi(a), \quad a \in [0, a_{\dagger}],$$

conhecida como *função maternidade*, resume a dinâmica nascimento-morte da população. O segundo, o parâmetro

$$R = \int_0^{a_{\dagger}} \beta(a)\Pi(a) da,$$

conhecido como o *número de reprodução*, fornece o número médio de recém-nascidos que se espera que um indivíduo da população produza durante sua vida. Este parâmetro é de extrema importância para o estudo do comportamento assintótico da população.

Por último, temos a *expectativa de vida* representada por

$$L = \int_0^{a_{\dagger}} \Pi(a) da,$$

que corresponde ao valor médio de duração de vida de um indivíduo. Pode ser melhor entendida ao notarmos que $\mu(a)\Pi(a) da$ é a densidade de probabilidade de um indivíduo sobreviver até a idade a e morrer em uma idade $[a, a + da]$. De fato, notando que

$$\Pi'(a) = [\mu(0) - \mu(a)]e^{-\int_0^a \mu(\sigma) d\sigma} = -\mu(a)\Pi(a)$$

e integrando a densidade no intervalo $[0, a_{\dagger}]$ para uma idade a qualquer neste intervalo, temos então

$$\begin{aligned} \int_0^{a_{\dagger}} a\mu(a)\Pi(a) da &= -\int_0^{a_{\dagger}} a\Pi'(a) da = -a\Pi(a)|_0^{a_{\dagger}} + \int_0^{a_{\dagger}} \Pi(a) da \\ &= \int_0^{a_{\dagger}} \Pi(a) da = L, \end{aligned}$$

onde $\Pi(a_{\dagger}) = 0$.

Com os elementos básicos apresentados acima, a descrição de uma dinâmica populacional se torna completa quando formulamos equações que regulam a dinâmica populacional e aplicamos os conceitos vistos. Um sistema já formalizado e conhecido é o modelo de equações de Lotka-M'Kendrick que analisaremos a seguir.

2.4 O MODELO LINEAR CLÁSSICO

Como expõe Iannelli e Milner (2017), seja $p(a, t)$ a densidade etária de uma população sob as suposições fenomenológicas apresentadas na Seção (2.1), com taxas vitais não dependentes do tempo: $\beta(a)$ e $\mu(a)$; e tendo $B(t)$ como a taxa total de nascimentos. O desenvolvimento seguinte surge como uma consequência do equilíbrio de nascimentos e mortes de $p(a, t)$ ao longo do tempo. Considere a função

$$N(a, t) = \int_0^a p(\sigma, t) d\sigma,$$

que representa o número de indivíduos que no tempo t tem idade menor ou igual a a . Assim, dado $h > 0$

$$\begin{aligned} N(a + h, t + h) &= N(a, t) + \int_t^{t+h} B(s) ds \\ &\quad - \int_0^h \int_0^{a+s} \mu(\sigma) p(\sigma, t + s) d\sigma ds, \end{aligned} \quad (2.1)$$

isto é, o número de indivíduos que no tempo $t + h$ tem idade menor ou igual a $a + h$, para qualquer $h > 0$, é igual ao número de indivíduos que no tempo t tem idade menor ou igual a a mais a quantidade de recém-nascidos no intervalo de tempo $[t, t + h]$, menos o número de indivíduos e de recém-nascidos que morreram no mesmo intervalo $[t, t + h]$.

Derivando a equação (2.1) com respeito a h e fazendo $h = 0$ temos

$$\begin{aligned} p(a + h, t + h) + \int_0^{a+h} \frac{d}{dh} p(\sigma, t + h) d\sigma &= B(t + h) - \int_0^{a+h} \mu(\sigma) p(\sigma, t + h) d\sigma \\ p(a, t) + \int_0^a p_t(\sigma, t) d\sigma &= B(t) - \int_0^a \mu(\sigma) p(\sigma, t) d\sigma. \end{aligned}$$

Por um lado, derivando a equação acima com respeito a a temos

$$p_t(a, t) + p_a(a, t) + \mu(a)p(a, t) = 0. \quad (2.2)$$

Por outro, fazendo $a = 0$ na mesma equação temos

$$p(0, t) = B(t) \quad (2.3)$$

A distribuição etária inicial da população é representada por

$$p(a, 0) = p^0(a) \quad (2.4)$$

Chegamos ao seguinte sistema:

$$\begin{cases} 1) & p_t(a, t) + p_a(a, t) + \mu(a)p(a, t) = 0 \\ 2) & p(0, t) = \int_a^{a_+} \beta(a, t)p(a, t) da = B(t) \\ 3) & p(a, 0) = p^0(a), \end{cases} \quad (2.5)$$

para $a \in [0, a_+]$ e $t > 0$.

As equações (2.2) – (2.4) que formam o sistema acima constituem o modelo linear clássico da dinâmica populacional com dependência etária, ou seja, o *modelo de Lotka-M'Kendrick*, em que a população está sob condições fenomenológicas específicas: indivíduos demograficamente idênticos, população isolada, com habitat invariante e recursos ilimitados. Com o modelo estruturado, é de extrema importância que algumas *condições básicas* devam ser consideradas a respeito das taxas vitas β e μ para que sejam biologicamente significativas, isto é, estejam coerentes com a realidade biológica da população e permitam um tratamento matemático de (2.5). São elas:

$$\beta \in L^\infty(0, a_+), \quad 0 \leq \beta(a) \leq \beta^+ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_+], \quad (2.6)$$

$$\mu \in L^1_{loc}([0, a_+)), \quad \mu(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_+], \quad (2.7)$$

$$\int_0^{a_+} \mu(\sigma) d\sigma = +\infty, \quad (2.8)$$

$$p^0 \in L^1(0, a_+), \quad p^0(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_+]. \quad (2.9)$$

Onde *q.t.p.* (quase todo ponto) significa que a condição vale em todo o conjunto a menos de um subconjunto de medida nula (Anexo A). A condição (2.8) é suficiente e necessária para que a equação probabilidade de sobrevivência

$$\Pi(a) = e^{-\int_0^a \mu(\sigma) d\sigma}, \quad a \in [0, a_+]$$

se torne identicamente nula na idade máxima a_+ e assim evitar a imortalidade.

O desenvolvimento do sistema (2.5) para obtenção de sua solução e propriedades deriva da teoria das equações de renovação, mais especificamente, das equações de convolução linear de Volterra de segundo tipo ⁵.

⁵ Ver (FELLER, 1941) e (SMITH; THIEME, 2011)

A solução para (2.5) é dada pela fórmula

$$p(a, t) = \begin{cases} p^0(a-t) \frac{\Pi(a)}{\Pi(a-t)} & \text{se } a \geq t, \\ B(t-a)\Pi(a) & \text{se } a < t. \end{cases}$$

A equação de Volterra para a taxa total de nascimentos B é

$$B(t) = F(t) + \int_0^t K(t-s)B(s) ds,$$

com

$$\begin{cases} K(t) = \beta(t)\Pi(t) & \text{e} \\ F(t) = \int_t^{a_+} \beta(a) \frac{\Pi(a)}{\Pi(a-t)} p^0(a-t) da = \int_0^\infty \beta(a+t) \frac{\Pi(a+t)}{\Pi(a)} p_i^0(a) da, \end{cases}$$

onde $t \geq 0$ e as funções β , Π e p^0 são zero fora do intervalo $[0, a_+]$.

O processo para obtenção da solução e suas propriedades são abordados em (ANITA, 2000), (ANITA; ARNAUTU; CAPASSO, 2011), (IANNELLI; MILNER, 2017) e (IMPAGLIAZZO, 1985).

2.5 O MODELO DE GURTIN-MACCAMY E A ECOLOGIA

Para que os modelos populacionais correspondam a situações reais, algumas condições de dependência devem ser atribuídas em seus parâmetros ou taxas vitais, como vimos no modelo de Verhulst (Seção (2.1)). Por exemplos, efeitos de superlotação e limitação de recursos são suficientes para fazerem com que as taxas de fertilidade e mortalidade dependam do número total da população

$$P(t) = \int_0^{a_+} p(a, t) da,$$

em que a mortalidade aparece como uma função crescente de $P(t)$ e a fertilidade como uma função decrescente de $P(t)$. A necessidade de um modelo mais realístico levou M.E. Gurtin e R.C. MacCamy ⁶, em 1974, a apresentarem a teoria de modelos não-lineares contínuos com dependência etária. A equação que rege a dinâmica populacional para este modelo é

$$p_t(a, t) + p_a(a, t) + \mu(a, t, P(t))p(a, t) = 0, \quad a \in [0, a_+], \quad t > 0,$$

⁶ Em (GURTIN; MACCAMY, 1974).

onde o processo de nascimento é dado pela condição

$$p(0, t) = \int_a^{a^\dagger} \beta(a, t, P(t)) p(a, t) da, \quad t > 0,$$

e a condição inicial continua sendo

$$p(a, 0) = p^0(a), \quad a \geq 0.$$

As taxas vitais são funções não-negativas de três variáveis independentes. O método aplicado para obtenção de solução é análogo ao do caso linear clássico, que é aplicar a integração por características para converter o problema em um sistema de equações integrais de Volterra e para este caso as equações seriam não-lineares (ANITA, 2000; WEBB, 1985).

Com o desenvolvimento dos modelos populacionais não-lineares foi possível tornar a modelagem no contexto ecológico mais adequada e necessária. Apesar dos primeiros modelos envolvendo estrutura etária terem sido desenvolvidos para a demografia humana, os mesmos conceitos, métodos e ideias aplicados a eles podem ser usados para modelar populações naturais, desde organismos simples até comunidades de mamíferos. De fato, a demografia humana é apenas mais um dentre os modelos biológicos e a construção de ferramentas como a tábua de vida para análise de mecanismos de reprodução, fertilidade e mortalidade, em muitos estudos ecológicos, é similar aos da demografia humana. Com o uso de modelos não-lineares, além da superlotação e limitação de recursos, podemos também considerar dentre outros os efeitos negativos que a aglomeração pode acarretar, o efeito positivo da cooperação entre indivíduos (efeito Allee), a interação entre jovens-adultos, o canibalismo etc (IANNELLI; MILNER, 2017).

No próximo capítulo, descreveremos o modelo geral não-linear descrito por Iannelli (1995) e Iannelli e Milner (2017), com suas propriedades e provas, a fim de servir como base para o nosso modelo que será desenvolvido na Seção 3.3.2. Também no capítulo seguinte, desenvolveremos um modelo do tipo linear em que a população é dividida em estágios de vida e as taxas totais de nascimento de cada estágio dependem uma da outra.

3 MODELOS POPULACIONAIS DE DEPENDÊNCIA ETÁRIA E EQUAÇÕES ACOPLADAS

Neste capítulo, desenvolvemos alguns modelos de dependência etária baseados nos modelos clássicos descritos no capítulo anterior, porém a novidade é a introdução de classes etárias separadas representando diferentes estágios de vida da espécie em questão. Por exemplo, se a população biológica trabalhada for da classe *Amphibia*, as fases em que podemos dividir a população são: ovo, larval, juvenil e adulta. Vimos na Seção (2.1) que a importância de dividirmos uma população em estágios dessa forma é a possibilidade de modelarmos diferentes comportamentos ecológicos para os diferentes estágios, visto os variados comportamentos biológicos ao longo da evolução de uma determinada espécie. Baseado nisso, vamos representar cada estágio de vida por um índice e fazer as equações em cada estágio depender uma da outra, de forma a acoplar o sistema de fases de vida.

Neste trabalho desenvolvemos e caracterizamos os seguintes modelos: um modelo linear de N fases, um modelo não-linear de fase única, um modelo com taxa de fertilidade adulta periódica em t , um outro modelo combinando estágios de vida lineares e não-lineares e um último modelo com um termo não-linear logístico inserido também na fase adulta. Em cada modelo estudado, verificamos a existência, unicidade, positividade e regularidade de sua solução, na última seção o exemplo de uma dinâmica hospedeiro-parasita será apresentado.

3.1 MODELO LINEAR

A seguir desenvolvemos um sistema linear estruturado etariamente com taxas vitais independentes do tempo. Temos $\beta(a)$ e $\mu(a)$ com $a \in [0, a_+]$ conforme os elementos básicos na Seção (2.3). A teoria das equações integrais de Volterra e o método de integração por características são bem utilizados para demonstrarmos a existência de solução deste sistema.

3.1.1 O Modelo

Considere uma determinada população dividida em fases de vida, com densidade etária para cada fase representada por p_i , onde cada i corresponde a uma fase de vida dessa

população: ovo, larval, juvenil, adulta etc. Suponhamos que são N fases e assumimos a seguinte dinâmica para a população:

$$\left\{ \begin{array}{ll} I) & p_{it}(a, t) + p_{ia}(a, t) + \mu_i(a)p_i(a, t) = 0 \quad i = 1, \dots, N, \\ II) & p_1(0, t) = \int_0^{a_{N\dagger}} \beta_N(\sigma)p_N(\sigma, t) d\sigma = B_N(t), \\ III) & p_i(0, t) = \int_0^{a_{i-1\dagger}} \beta_{i-1}(\sigma)p_{i-1}(\sigma, t) d\sigma = B_{i-1}(t) \quad i = 2, \dots, N, \\ IV) & p_i(a, 0) = p_i^0(a) \quad i = 1, \dots, N, \end{array} \right. \quad (P1)$$

onde os $a_{i\dagger}$ são as idades finais de cada fase e $a_{i\dagger} < +\infty$, para todo i . Notemos que este sistema é similar ao 2.5, obtendo as três equações para cada fase i , porém as equações em (II) e (III), da forma como estão definidas, significam que a população da fase final ($i = N$) gera a população da fase inicial ($i = 1$), a da fase inicial ($i = 1$) gera a população da fase dois ($i = 2$), a da fase dois gera a da fase três e assim sucessivamente até a fase ($i = N - 1$) gerar a última fase ($i = N$). Ou seja, temos uma dinâmica cíclica em uma das condições iniciais do problema.

Os termos em (P1), conhecidos como *condições básicas* para o problema, são definidos da seguinte forma, para $i = 1, \dots, N$:

$$\beta_i \in L^\infty(0, a_{i\dagger}), \quad 0 \leq \beta_i(a) \leq \beta_i^+ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i\dagger}], \quad (3.1)$$

$$\mu_i \in L^1_{loc}([0, a_{i\dagger})), \quad \mu_i(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i\dagger}], \quad (3.2)$$

$$\int_0^{a_{i\dagger}} \mu_i(\sigma) d\sigma = +\infty, \quad (3.3)$$

$$p_i^0 \in L^1(0, a_{i\dagger}), \quad p_i^0(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i\dagger}]. \quad (3.4)$$

Onde $\beta_i^+ \in \mathbb{R}_+$, para todo i , e são constantes que limitam as funções fertilidade β_i . Definindo também a função *probabilidade de sobrevivência* por:

$$\Pi_i(a) = e^{-\int_0^a \mu_i(\sigma) d\sigma} \quad a \in [0, a_{i\dagger}], \quad i = 1, \dots, N. \quad (3.5)$$

Vamos, por meio de integração por características, obter as *equações de renovação* para o problema acima. Considere

$$q_i(a, t) = e^{\int_0^a \mu_i(\sigma) d\sigma} p_i(a, t) = \frac{p_i(a, t)}{\Pi_i(a)}. \quad (3.6)$$

Reescrevendo o sistema (P1) temos

$$\left\{ \begin{array}{ll} I) & q_{it}(a, t) + q_{ia}(a, t) = 0 \quad i = 1, \dots, N, \\ II) & q_1(0, t) = B_N(t), \\ III) & q_i(0, t) = B_{i-1}(t) \quad i = 2, \dots, N, \\ IV) & q_i(a, 0) = q_i^0(a) := e^{\int_0^a \mu_i(\sigma) d\sigma} p_i^0(a) \quad i = 1, \dots, N. \end{array} \right. \quad (3.7)$$

Resolvendo o sistema acima, vemos que q_i é da forma

$$q_i(a, t) = \phi_i(a - t), \quad i = 1, \dots, N,$$

com ϕ_i dada pelas condições de contorno do sistema (3.7), então temos como solução:

$$\begin{aligned} q_1(a, t) &= \begin{cases} q_1^0(a - t) & \text{se } a \geq t, \\ B_N(t - a) & \text{se } a < t, \end{cases} \\ q_i(a, t) &= \begin{cases} q_i^0(a - t) & \text{se } a \geq t, \\ B_{i-1}(t - a) & \text{se } a < t, \end{cases} \quad i = 2, \dots, N. \end{aligned}$$

Por (3.6) obtemos as seguintes equações para $p_i(a, t)$:

$$\begin{aligned} p_1(a, t) &= \begin{cases} p_1^0(a - t) \frac{\Pi_1(a)}{\Pi_1(a - t)} & \text{se } a \geq t, \\ B_N(t - a) \Pi_1(a) & \text{se } a < t, \end{cases} \\ p_i(a, t) &= \begin{cases} p_i^0(a - t) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a - t)} & \text{se } a \geq t, \\ B_{i-1}(t - a) \Pi_i(a) & \text{se } a < t, \end{cases} \quad i = 2, \dots, N. \end{aligned} \quad (3.8)$$

Assim, substituindo (3.8) em (P1.II) e (P1.III) obtemos as seguintes *equações de renovação*: para $t \leq a_{i+}$,

$$\begin{aligned} B_1(t) &= \int_0^{a_{1+}} \beta_1(a) p_1(a, t) da \\ &= \int_0^t \beta_1(a) \Pi_1(a) B_N(t - a) da + \int_t^{a_{1+}} \beta_1(a) \frac{\Pi_1(a)}{\Pi_1(a - t)} p_1^0(a - t) da, \\ B_2(t) &= \int_0^{a_{2+}} \beta_2(a) p_2(a, t) da \\ &= \int_0^t \beta_2(a) \Pi_2(a) B_1(t - a) da + \int_t^{a_{2+}} \beta_2(a) \frac{\Pi_2(a)}{\Pi_2(a - t)} p_2^0(a - t) da, \\ &\vdots \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
B_N(t) &= \int_0^{a_{N^\dagger}} \beta_N(a) p_N(a, t) da \\
&= \int_0^t \beta_N(a) \Pi_N(a) B_{N-1}(t-a) da + \int_t^{a_{N^\dagger}} \beta_N(a) \frac{\Pi_N(a)}{\Pi_N(a-t)} p_N^0(a-t) da.
\end{aligned}$$

Já para $t > a_{i^\dagger}$,

$$\begin{aligned}
B_1(t) &= \int_0^{a_{1^\dagger}} \beta_1(a) \Pi_1(a) B_N(t-a) da, \\
B_2(t) &= \int_0^{a_{2^\dagger}} \beta_2(a) \Pi_2(a) B_1(t-a) da, \\
&\vdots \\
B_N(t) &= \int_0^{a_{N^\dagger}} \beta_N(a) \Pi_N(a) B_{N-1}(t-a) da.
\end{aligned}$$

Reescrevendo as equações acima, temos o sistema

$$\begin{cases} B_1(t) = F_1(t) + \int_0^t K_1(t-s) B_N(s) ds \\ B_i(t) = F_i(t) + \int_0^t K_i(t-s) B_{i-1}(s) ds \quad i = 2, \dots, N, \end{cases} \quad (3.9)$$

com

$$\begin{cases} K_i(t) = \beta_i(t) \Pi_i(t) & \text{e} \\ F_i(t) = \int_t^{a_{i^\dagger}} \beta_i(a) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)} p_i^0(a-t) da = \int_0^\infty \beta_i(a+t) \frac{\Pi_i(a+t)}{\Pi_i(a)} p_i^0(a) da, \end{cases} \quad (3.10)$$

para todo $i = 1, \dots, N$, onde $t \geq 0$ e as funções β_i , Π_i e p_i^0 se anulam fora do intervalo $[0, a_{i^\dagger}]$.

A seguinte proposição traz algumas propriedades das equações de renovação conforme propriedades de (3.10).

Proposição 3.1. *Suponha que as condições básicas (3.1) – (3.4) sejam satisfeitas, então:*

- as funções K_i , para $i = 1, \dots, N$, pertencem a $L^\infty(\mathbb{R}_+)$ e

$$0 \leq K_i(t) \leq \beta_i^+ \quad q.t.p., \quad K_i(t) = 0 \quad \text{para } t > a_{i^\dagger}, \quad (3.11)$$

- as funções F_i , para $i = 1, \dots, N$, são contínuas em $\mathbb{R}_+$ e

$$0 \leq F_i(t) \leq \beta_i^+ \|p_i^0\|_1, \quad F_i(t) = 0 \quad \text{para } t > a_{i^\dagger}. \quad (3.12)$$

Demonstração. As afirmações (3.11) e (3.12) seguem diretamente das condições (3.1) – (3.4) e de suas definições em (3.10). Resta-nos provar a continuidade das F_i . Para tal, considere $t_0 \geq 0$, temos então:

$$F_i(t) = \int_t^\infty \beta_i(a) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)} [p_i^0(a-t) - p_i^0(a-t_0)] da + \int_t^\infty \beta_i(a) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)} p_i^0(a-t_0) da,$$

onde

$$\begin{aligned} & \left| \int_t^\infty \beta_i(a) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)} [p_i^0(a-t) - p_i^0(a-t_0)] da \right| \\ & \leq \beta^+ \int_{-\infty}^\infty |p_i^0(a-t) - p_i^0(a-t_0)| da \rightarrow 0 \end{aligned} \quad (3.13)$$

quando $t \rightarrow t_0$, devido à condição 3.1, a $p_i^0 \in L^1(\mathbb{R}_+)$ e $\frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)} = e^{-\int_{a-t}^a \mu_i(\sigma) d\sigma} \leq 1$. Assim,

$$\lim_{t \rightarrow t_0} F_i(t) = \int_{t_0}^\infty \beta_i(a) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t_0)} p_i^0(a-t_0) da = F_i(t_0).$$

Assim, para qualquer $i = 1, \dots, N$, as funções F_i são contínuas, conforme o Teorema da Convergência Dominada de Lebesgue, presente no Anexo A, Definição A.6. $\square$

Com esse resultado, vamos determinar, na próxima seção, a existência e unicidade para as equações de renovação e alguns resultados consequentes para o problema (P1).

3.1.2 Existência, unicidade e positividade

A partir da continuidade das funções F_i , vamos estudar as equações (3.9) baseando-se nas propriedades dessas funções F_i e também das K_i . Primeiro, definimos o que é uma solução para (3.9) e depois vamos ao teorema que caracteriza as equações de renovação.

Definição 3.1. *Uma solução para o sistema (3.9) é um conjunto de funções B_i em $C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R})$, para $i = 1, \dots, N$, que satisfaz (3.9).*

Teorema 3.2. *Supondo válidas as condições básicas (3.1) – (3.4), o sistema de equações de renovação (3.9) tem solução única no sentido da Definição 3.1 que satisfaz:*

$$\begin{aligned} 0 & \leq B_1(t) \leq \beta_1^+ \|p_1^0\|_1 e^{t\beta_1^+ \|B_N\|_C}, \\ 0 & \leq B_i(t) \leq \beta_i^+ \|p_i^0\|_1 e^{t\beta_i^+ \|B_{i-1}\|_C}, \quad i = 2, \dots, N. \end{aligned} \quad (3.14)$$

Com $\|B_i\|_C = \max_{t \in [0, T]} |B_i(t)|$, para todo $i = 1, \dots, N$.

Demonstração. Considere as iterações de Picard definidas por

$$\begin{cases} B_1^{k+1}(t) = F_1(t) + \int_0^t K_1(t-s) B_N^k(s) ds, \\ B_i^{k+1}(t) = F_i(t) + \int_0^t K_i(t-s) B_{i-1}^k(s) ds \quad i = 2, \dots, N, \end{cases} \quad (3.15)$$

iniciadas por $B_i^0(t) = 0$, em $\mathbb{R}_+$, $\forall i = 1, \dots, N$ e para $t \geq 0$.

A existência de solução e as desigualdades em (3.14) seguem a partir da convergência das sequências de iteradas (3.15). Sendo assim, vamos primeiro provar que essas sequências $\{B_i^k\}_{k \geq 0}$, para $i = 1, \dots, N$, são não-negativas e contínuas e depois provar que são convergentes.

De fato, por indução, para $k = 0$, temos as $\{B_i^1\}$ não-negativas e contínuas, pois todas as F_i também o são, em $\mathbb{R}_+$, para $i = 1, \dots, N$. Agora, suponha que as $\{B_i^k\}_{k \geq 0}$ sejam não-negativas e contínuas, temos $\{B_i^{k+1}\}_{k \geq 0}$ também sendo contínuas e não-negativas pois, mesmo que as funções K_i não sejam contínuas, pela Proposição 3.1 e Teorema da Convergência Dominada de Lebesgue

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow t_0} \int_0^t K_1(s) B_N^k(t-s) ds &= \int_0^{t_0} K_1(s) B_N^k(t_0-s) ds \\ \lim_{t \rightarrow t_0} \int_0^t K_i(s) B_{i-1}^k(t-s) ds &= \int_0^{t_0} K_i(s) B_{i-1}^k(t_0-s) ds \quad i = 2, \dots, N, \end{aligned}$$

as equações $\{B_i^k\}_{k \geq 0}$, para $i = 1, \dots, N$, são contínuas.

Agora, para provar a convergência das sequências (3.15) tomemos $T > 0$ qualquer e $t \in [0, T]$. Temos que as sequências de funções $\{B_i^k(t)\}_{k \geq 0}$, para $i = 1, \dots, N$, pertencem a $C([0, T])$ e, além disso, para $i = 1$

$$\begin{aligned} |B_1^{k+1}(t) - B_1^k(t)| &\leq \int_0^t K_1(t-s_1) |B_N^k(s_1) - B_N^{k-1}(s_1)| ds_1 \\ &\leq \beta_1^+ \int_0^t \int_0^{s_1} K_N(s_1-s_2) |B_{N-1}^{k-1}(s_2) - B_{N-1}^{k-2}(s_2)| ds_2 ds_1 \\ &\leq \beta_1^+ \beta_N^+ \beta_{N-1}^+ \int_0^t \int_0^{s_1} \int_0^{s_2} |B_{N-2}^{k-2}(s_3) - B_{N-2}^{k-3}(s_3)| ds_3 ds_2 ds_1 \\ &\vdots \\ &\leq \beta_1^+ \beta_N^+ \dots \beta_{N-(k-2)}^+ \int_0^t \int_0^{s_1} \dots \int_0^{s_{k-1}} |B_{N-(k-1)}^1(s_k) - B_{N-(k-1)}^0(s_k)| ds_k \dots ds_2 ds_1 \\ &\leq (\beta^+)^k \frac{T^k}{k!} \|B_{N-(k-1)}^1 - B_{N-(k-1)}^0\|_C; \quad \beta^+ = \max \{\beta_1^+, \beta_N^+, \dots, \beta_{N-(k-2)}^+\}. \end{aligned}$$

Para $i = 2, \dots, N$

$$\begin{aligned} |B_i^{k+1}(t) - B_i^k(t)| &\leq \int_0^t K_i(t-s_1) |B_{i-1}^k(s_1) - B_{i-1}^{k-1}(s_1)| ds_1 \\ &\leq \beta_i^+ \int_0^t \int_0^{s_1} K_{i-1}(s_1-s_2) |B_{i-2}^{k-1}(s_2) - B_{i-2}^{k-2}(s_2)| ds_2 ds_1 \\ &\leq \beta_i^+ \beta_{i-1}^+ \beta_{i-2}^+ \int_0^t \int_0^{s_1} \int_0^{s_2} |B_{i-3}^{k-2}(s_3) - B_{i-3}^{k-3}(s_3)| ds_3 ds_2 ds_1 \\ &\vdots \\ &\leq \beta_i^+ \beta_{i-1}^+ \dots \beta_{i-(k-1)}^+ \int_0^t \int_0^{s_1} \dots \int_0^{s_{k-1}} |B_{i-k}^1(s_k) - B_{i-k}^0(s_k)| ds_k \dots ds_2 ds_1 \\ &\leq (\beta^+)^k \frac{T^k}{k!} \|B_{i-k}^1 - B_{i-k}^0\|_C; \quad \beta^+ = \max \{\beta_i^+, \beta_{i-1}^+, \dots, \beta_{i-(k-1)}^+\}. \end{aligned}$$

Essas estimativas nos dizem que a série $\sum_{k=1}^{\infty} (B_i^k(t) - B_i^{k-1}(t))$, para qualquer $i = 1, \dots, N$, é absolutamente e uniformemente convergente para $t \in [0, T]$. Assim, cada sequência

$$B_i^l(t) = \sum_{k=1}^n (B_i^k(t) - B_i^{k-1}(t))$$

converge uniformemente em $[0, T]$ para funções B_i não-negativas e contínuas. Fazendo $k \rightarrow \infty$ em (3.15) temos $B_i^k \rightarrow B_i \forall k \geq 0$ e $i = 1, \dots, N$. Dessa forma, o conjunto de funções B_i satisfaz o sistema (3.9) no intervalo $[0, T]$.

Para a unicidade dessas B_i , suponha que $\overline{B}_i$ são funções contínuas quaisquer também satisfazendo (3.9) em $[0, T]$, para $i = 1, \dots, N$. Assim, $\forall t \in [0, T]$

$$\begin{aligned} |B_1(t) - \overline{B}_1(t)| &\leq \beta_1^+ \int_0^t |B_N(s) - \overline{B}_N(s)| ds \quad \text{e} \\ |B_i(t) - \overline{B}_i(t)| &\leq \beta_i^+ \int_0^t |B_{i-1}(s) - \overline{B}_{i-1}(s)| ds \quad i = 2, \dots, N, \end{aligned}$$

pelo Lema de Gronwall, presente no Anexo A, temos $B_i(t) \equiv \overline{B}_i(t)$ em $[0, T]$ para todo $i = 1, \dots, N$. Como $T > 0$ é arbitrário e devido à unicidade das soluções já estabelecida, podemos estender as funções satisfazendo (3.9) definidas em $[0, T]$ a funções satisfazendo (3.9) definidas agora em um intervalo $[0, \tilde{T}]$ em que $T < \tilde{T}$. Assim, obtemos um conjunto de funções contínuas satisfazendo (3.9) em todo $\mathbb{R}_+$.

Por fim, resta-nos obter a estimativa (3.14). Observando esta estimativa, a partir de (3.9) e da Proposição 3.1, temos

$$\begin{aligned} B_1(t) &\leq \beta_1^+ \|p_1^0\|_1 + \beta_1^+ \int_0^t B_N(s) ds, \\ B_i(t) &\leq \beta_i^+ \|p_i^0\|_1 + \beta_i^+ \int_0^t B_{i-1}(s) ds \quad i = 2, \dots, N. \end{aligned}$$

Pelo Lema de Gronwall, obtemos (3.14):

$$\begin{aligned} 0 \leq B_1(t) &\leq \beta_1^+ \|p_1^0\|_1 e^{\beta_1^+ \left(\int_0^t B_N(s) ds \right)} = \beta_1^+ \|p_1^0\|_1 e^{t \beta_1^+ \|B_N\|_C}, \\ 0 \leq B_i(t) &\leq \beta_i^+ \|p_i^0\|_1 e^{\beta_i^+ \left(\int_0^t B_{i-1}(s) ds \right)} = \beta_i^+ \|p_i^0\|_1 e^{t \beta_i^+ \|B_{i-1}\|_C}, \quad i = 2, \dots, N, \end{aligned}$$

onde $\|B_i\|_C = \max_{t \in [0, T]} |B_i(t)|$, para todo $i = 1, \dots, N$. □

Conhecendo a caracterização das equações B_i como solução única do sistema (3.9), para cada estágio i de vida de determinada espécie, podemos consequentemente obter resultados similares para as funções densidade-etária p_i a partir das equações (3.8), e também obter importantes condições para estabelecer a regularidade das soluções de (P1). De fato, temos o seguinte teorema:

Teorema 3.3. *Suponha que as condições básicas (3.1) – (3.4) sejam satisfeitas e que as funções p_i sejam as definidas em (3.8), onde as B_i são soluções para (3.9) – (3.10). Então o conjunto de funções p_i , para $i = 1, \dots, N$, é solução única para o problema (P1) no seguinte sentido:*

$$\left\{ \begin{array}{l} 1) \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} [p_i(a+h, t+h) - p_i(a, t)] = -\mu_i(a)p_i(a, t) \\ \quad \text{q.t.p. em } [0, a_{i\dagger}] \times \mathbb{R}_+, \\ 2) p_i(a, t) \text{ é contínua para } (a, t) \in [0, a_{i\dagger}] \times [0, T], \text{ com } a < t, \\ \quad \text{e satisfaz (P1.II) ou (P1.III) para } t > 0, \\ 3) p_i(a, 0) = p_i^0(a) \quad \text{q.t.p. em } [0, a_{i\dagger}]. \end{array} \right. \quad (3.16)$$

Além disso, para $a \in [0, a_{i\dagger}]$ e $t \in [0, T]$, temos

$$p_i \in C([0, T], L^1(0, a_{i\dagger})), \quad p_i(a, t) \geq 0 \quad \text{q.t.p. em } [0, a_{i\dagger}] \times \mathbb{R}_+, \quad (3.17)$$

para $i = 1, \dots, N$,

$$\left\{ \begin{array}{l} \|p_1(\cdot, t)\|_1 \leq \frac{\|p_N^0\|_1}{\|B_{N-1}\|_C} \left(e^{t\beta_N^+ \|B_{N-1}\|_C} - 1 \right) + \|p_1^0\|_1, \\ \|p_i(\cdot, t)\|_1 \leq \frac{\|p_{i-1}^0\|_1}{\|B_{i-2}\|_C} \left(e^{t\beta_{i-1}^+ \|B_{i-2}\|_C} - 1 \right) + \|p_i^0\|_1, \quad i = 2, \dots, N. \end{array} \right. \quad (3.18)$$

Demonstração. (3.16 (1)) é obtida calculando diretamente o limite das funções p_i , isto é, as equações $p_1(a, t)$ e $p_i(a, t)$ para $i = 2, \dots, N$, sabendo que

$$\lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} [\Pi_i(a+h) - \Pi_i(a)] = -\mu_i(a)\Pi_i(a);$$

(3.16 (2)) e (3.16 (3)) seguem a partir das propriedades de B_i afirmadas no Teorema 3.2 e da verificação direta nas equações (3.8);

(3.18) segue de (3.14) pois, pelas equações (3.8), temos:

$$\begin{aligned} \|p_1(\cdot, t)\|_1 &= \int_0^\infty B_N(t-a)\Pi_1(a) da + \int_0^\infty \frac{\Pi_1(a+t)}{\Pi_1(a)} p_1^0(a) da \\ &\leq \int_0^t \beta_N^+ e^{\beta_N^+ (t-a) \|B_{N-1}\|_C} \|p_N^0\|_1 da + \int_0^\infty p_1^0 da \\ &= \frac{\|p_N^0\|_1}{\|B_{N-1}\|_C} \left(e^{t\beta_N^+ \|B_{N-1}\|_C} - 1 \right) + \|p_1^0\|_1, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\|p_i(\cdot, t)\|_1 &= \int_0^\infty B_{i-1}(t-a)\Pi_i(a) da + \int_0^\infty \frac{\Pi_i(a+t)}{\Pi_i(a)} p_i^0(a) da \\
&\leq \int_0^t \beta_{i-1}^+ e^{\beta_{i-1}^+(t-a)\|B_{i-2}\|_C} \|p_{i-1}^0\|_1 da + \int_0^\infty p_i^0 da \\
&= \frac{\|p_{i-1}^0\|_1}{\|B_{i-2}\|_C} \left(e^{t\beta_{i-1}^+\|B_{i-2}\|_C} - 1 \right) + \|p_i^0\|_1, \quad \text{para } i = 2, \dots, N;
\end{aligned}$$

(3.17) segue a partir de (3.18) verificando diretamente; de fato, para um dado $p_i^0 \in L^1(0, a_{i+})$, seja $(p_i^0)_n$ uma sequência tal que:

$$(p_i^0)_n \in L^1(0, a_{i+}) \quad \text{e} \quad \lim_{n \rightarrow +\infty} \|(p_i^0)_n - p_i^0\|_1 = 0, \quad \text{para todo } i = 1, \dots, N,$$

e seja $(p_i)_n$ solução para (P1) associada à condição inicial $(p_i^0)_n$. Então $(p_i)_n \in C([0, T], L^1(0, a_{i+}))$ e, por (3.18) e linearidade, temos:

$$\begin{aligned}
\|(p_1)_n(\cdot, t) - p_1(\cdot, t)\|_1 &\leq \frac{\|(p_N^0)_n - p_N^0\|_1}{\|B_{N-1}\|_C} \left(e^{t\beta_N^+\|B_{N-1}\|_C} - 1 \right) + \|(p_1^0)_n - p_1^0\|_1 \longrightarrow 0, \\
\|(p_i)_n(\cdot, t) - p_i(\cdot, t)\|_1 &\leq \frac{\|(p_{i-1}^0)_n - p_{i-1}^0\|_1}{\|B_{i-2}\|_C} \left(e^{t\beta_{i-1}^+\|B_{i-2}\|_C} - 1 \right) + \|(p_i^0)_n - p_i^0\|_1 \longrightarrow 0,
\end{aligned}$$

para $i = 2, \dots, N$. Isto é, p_i é o limite da sequência $(p_i)_n$ no espaço $C([0, T], L^1(0, a_{i+}))$, (3.17) é válido para qualquer $i = 1, \dots, N$.

Com respeito à unicidade, como as soluções para (P1) devem ser da forma (3.8) com B_i satisfazendo (3.9) – (3.11), a unicidade de B_i no Teorema 3.2 garante a unicidade das soluções p_i acima, para qualquer $i = 1, \dots, N$. $\square$

O teorema acima nos mostra que as soluções p_i possuem uma relação de continuidade com as densidades iniciais $p_i^0 \in L^1(0, a_{i+})$, fazendo com que as p_i possuam certa regularidade mesmo que essas densidades iniciais não sejam regulares, é o que vamos observar nos próximos resultados. A longo prazo o comportamento das soluções p_i é regido pelas condições iniciais do problema, então é essencial criar suposições adicionais que tornem as taxas de natalidade B_i e as densidades p_i^0 mais regulares. Olhando para as soluções p_i em $a = a_{i+}$, para $t > a_{i+}$ em (3.8), o comportamento das soluções é dirigido pelos fatores $\Pi_i(a)$ e isso implica que é preciso que as soluções satisfaçam $p_i(\cdot, t)/\Pi_i(\cdot) \in L^\infty(0, a_{i+})$ para qualquer $t > a_{i+}$ (IANNELLI; MILNER, 2017). Agora, em todo $t \in (0, +\infty)$, o corolário abaixo, derivado do Teorema 3.3, nos dá condições para que essa afirmação seja satisfeita.

Corolário 3.4. *Suponha que as condições básicas (3.1) – (3.4) sejam satisfeitas e assuma que as densidades p_i^0 satisfaçam*

$$\frac{p_i^0(\cdot)}{\Pi_i(\cdot)} \in L^\infty(0, a_{i+}), \quad i = 1, \dots, N. \quad (3.19)$$

Então, as soluções p_i para o problema (P1) são tais que

$$\frac{p_i(\cdot, t)}{\Pi_i(\cdot)} \in L^\infty(0, a_{i\uparrow}), \quad i = 1, \dots, N, \quad (3.20)$$

vale para todo $t \geq 0$. E, por consequência, as soluções eventualmente satisfazem a condição

$$\mu_i(\cdot) p_i(\cdot, t) \in L^1(0, a_{i\uparrow}), \quad \forall t \geq 0. \quad (3.21)$$

Demonstração. Suponha que $\frac{p_i^0(a)}{\Pi_i(a)} \in L^\infty(0, a_{i\uparrow})$ para todo $i = 1, \dots, N$ e $a \in [0, a_{i\uparrow}]$. Pelas equações (3.8), para $t \leq a$ temos

$$\frac{p_i(a, t)}{\Pi_i(a)} = \frac{p_i^0(a - t)}{\Pi_i(a - t)} \in L^\infty(0, a_{i\uparrow}), \quad \text{para todo } i = 1, \dots, N,$$

e para $t > a$ temos

$$\begin{aligned} \frac{p_1(a, t)}{\Pi_1(a)} &= B_N(t - a) < C_1, \\ \frac{p_i(a, t)}{\Pi_i(a)} &= B_{i-1}(t - a) < C_i \quad i = 2, \dots, N, \end{aligned}$$

para constantes $C_i > 0$ a partir do Teorema 3.2. Assim $\frac{p_i(a, t)}{\Pi_i(a)}$ é essencialmente limitada para qualquer $i = 1, \dots, N$ e $a \in [0, a_{i\uparrow}]$, então

$$\frac{p_i(\cdot, t)}{\Pi_i(\cdot)} \in L^\infty(0, a_{i\uparrow}), \quad i = 1, \dots, N,$$

é válida. Consequentemente, esta condição implica (3.21), pois para $a \in [0, a_{i\uparrow}]$

$$\begin{aligned} \int_0^{a_{i\uparrow}} \mu_i(a) p_i(a, t) da &= \int_0^{a_{i\uparrow}} \mu_i(a) \Pi_i(a) \left(\frac{p_i(a, t)}{\Pi_i(a)} \right) da \\ &\leq \left\| \frac{p_i(\cdot, t)}{\Pi_i(\cdot)} \right\|_\infty \int_0^{a_{i\uparrow}} \mu_i(a) \Pi_i(a) da \\ &= - \left\| \frac{p_i(\cdot, t)}{\Pi_i(\cdot)} \right\|_\infty \int_0^{a_{i\uparrow}} \Pi_i'(a) da \\ &= - \left\| \frac{p_i(\cdot, t)}{\Pi_i(\cdot)} \right\|_\infty (\Pi_i(a_{i\uparrow}) - \Pi_i(0)) = \left\| \frac{p_i(\cdot, t)}{\Pi_i(\cdot)} \right\|_\infty, \quad \forall t \geq 0, \end{aligned}$$

já que consideramos $\Pi_i(a_{i\uparrow}) = 0$ e, por sua equação, $\Pi_i(0) = 1$, para todo i . $\square$

Observação 3.5. As densidades etárias iniciais $p_i^0(a)$, para $i = 1, \dots, N$, também satisfazem

$$\mu_i(\cdot) p_i^0(\cdot) \in L^1(0, a_{i\uparrow}).$$

Isso nos diz que as densidades etárias que não satisfazem a condição (3.20) são artificiais, pois todo processo de nascimento e morte eventualmente molda a densidade etária da população de uma forma que satisfaça naturalmente essa condição (IANNELLI; MILNER, 2017).

3.1.3 Regularidade

Vamos agora discutir as suposições adicionais que garantem a regularidade das taxas de nascimento B_i e, então, das soluções p_i do problema (P1), isto é, ao longo do tempo quais condições e termos são necessários trabalharmos para que as B_i mantenham certa regularidade. Partimos para nosso primeiro resultado:

Proposição 3.6. *Suponha que as condições básicas (3.1) – (3.4) sejam satisfeitas, assim como a condição (3.19). Se as*

$$\beta_i \text{ são absolutamente contínuas, } i = 1, \dots, N, \quad (3.22)$$

então as funções F_i são continuamente diferenciáveis, para $i = 1, \dots, N$. Se, em vez disso, as

$$p_i^0 \text{ são absolutamente contínuas, } i = 1, \dots, N, \quad (3.23)$$

então as F_i são absolutamente contínuas e $F'_i(\cdot) + p_i^0(0)K(\cdot)$ são contínuas, para $i = 1, \dots, N$.

Demonstração. Suponha que (3.19) seja válida, então as funções K_i , com $i = 1, \dots, N$, são absolutamente contínuas (e, portanto, uniformemente contínuas), por se tratarem de um produto de duas funções absolutamente contínuas definidas em um intervalo fechado limitado, com

$$K'_i(t) = \beta'_i(t)\Pi_i(t) + \beta_i(t)\Pi'_i(t) = \beta'_i(t)\Pi_i(t) - \beta_i(t)\mu_i(t)\Pi_i(t), \quad q.t.p. \text{ em } \mathbb{R}_+.$$

Agora, a fim de provarmos que as F_i , para $i = 1, \dots, N$, são continuamente diferenciáveis, devido às funções K_i serem absolutamente contínuas podemos tomar sequências $\{(f_i)_n\}_{n \geq 1}$ de funções continuamente diferenciáveis tais que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} (f_i)_n = K_i \quad \text{uniformemente em } \mathbb{R}_+ \quad \text{e} \quad \lim_{n \rightarrow \infty} (f_i)'_n = K'_i \quad \text{em } L^1(\mathbb{R}_+).$$

Para $t \geq 0$, $n \geq 1$ e $i = 1, \dots, N$, seja

$$(F_i)_n(t) = \int_0^\infty (f_i)_n(a+t) \frac{p_i^0(a)}{\Pi_i(a)} da.$$

Temos que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} (F_i)_n(t) = \int_0^\infty \lim_{n \rightarrow \infty} (f_i)_n(a+t) \frac{p_i^0(a)}{\Pi_i(a)} da = \int_0^\infty K_i(a+t) \frac{p_i^0(a)}{\Pi_i(a)} da = F_i(t),$$

onde o limite também é uniforme em $\mathbb{R}_+$. Além disso, como

$$(F_i)'_n(t) = \int_0^\infty (f_i)'_n(a+t) \frac{p_i^0(a)}{\Pi_i(a)} da \quad i = 1, \dots, N,$$

e observando que

$$\left| \int_0^\infty [(f_i)'_n(a+t) - K'_i(a+t)] \frac{p_i^0(a)}{\Pi_i(a)} da \right| \leq \left\| \frac{p_i^0}{\Pi_i} \right\|_\infty \int_0^\infty |(f_i)'_n(a) - K'_i(a)| da \rightarrow 0,$$

segue que as sequências $\{(F_i)'_n\}_{n \geq 1}$ convergem uniformemente para

$$\begin{aligned} F'_i(t) &= \int_0^\infty K'_i(a+t) \frac{p_i^0(a)}{\Pi_i(a)} da \\ &= \int_0^\infty [\beta'_i(a+t)\Pi_i(a+t) - \beta_i(a+t)\mu_i(a+t)\Pi_i(a+t)] \frac{p_i^0(a)}{\Pi_i(a)} da, \end{aligned}$$

isto é, as derivadas $F'_i(t)$ são contínuas, já que são limite uniforme de sequências de funções contínuas. Logo, as funções F_i , para qualquer $i = 1, \dots, N$, são continuamente diferenciáveis.

Supondo agora que (3.23) é válida, procedemos de forma similar considerando sequências $\{(f_i)_n\}_{n \geq 1}$ de funções continuamente diferenciáveis tais que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} (f_i)_n = f_i = \frac{p_i^0}{\Pi_i} \quad \text{uniformemente em } \mathbb{R}_+ \quad \text{e} \quad \lim_{n \rightarrow \infty} (f_i)'_n = f'_i \quad \text{em } L^1(\mathbb{R}_+).$$

E, então, para $t \geq 0$, $n \geq 1$ e $i = 1, \dots, N$, considerando as sequências $\{(F_i)_n\}$ como sendo

$$(F_i)_n(t) = \int_0^\infty K_i(a+t)(f_i)_n(a) da,$$

temos $|(F_i)_n - F_i| \rightarrow 0$ uniformemente quando $n \rightarrow \infty$ e observando que as $(F_i)_n(t)$ podem ser escritas como

$$(F_i)_n(t) = \int_t^\infty K_i(a)(f_i)_n(a-t) da \quad i = 1, \dots, N,$$

obtemos

$$(F_i)'_n(t) = -K_i(t)(f_i)_n(0) - \int_t^\infty K_i(a)(f_i)'_n(a-t) da$$

convergindo uniformemente para

$$\begin{aligned} F'_i(t) &= -K_i(t)f_i(0) - \int_t^\infty K_i(a)f'_i(a-t) da, \\ &= -\beta_i(t)\Pi_i(t)f_i(0) - \int_t^\infty K_i(a) \left[\frac{(p_i^0)'(a-t)\Pi_i(a-t) - p_i^0(a-t)\mu_i(a-t)\Pi_i(a-t)}{\Pi_i^2(a-t)} \right] da, \\ &= -p_i^0(0)\beta_i(t)\Pi_i(t) - \int_t^\infty \beta_i(a) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)} (p_i^0)'(a) da - \int_t^\infty \beta_i(a)\Pi_i(a)\mu_i(a-t)f_i(a-t) da, \end{aligned}$$

$$\Rightarrow F'_i(t) + p_i^0(0)K_i(t) = - \int_t^\infty \beta_i(a) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)} (p_i^0)'(a) da - \int_t^\infty \beta_i(a) \Pi_i(a) \mu_i(a-t) f_i(a-t) da,$$

com $t > 0$. Assim, as expressões $F'_i(\cdot) + p_i^0(0)K_i(\cdot)$ são contínuas e as F_i continuamente diferenciáveis, logo, absolutamente contínuas para qualquer $i = 1, \dots, N$. $\square$

Com esse resultado podemos então obter a diferenciabilidade das funções B_i .

Teorema 3.7. *Suponha que as condições básicas sejam válidas, assim como as condições (3.19) e (3.22). Então, as soluções B_i para (3.9) são continuamente diferenciáveis.*

Demonstração. Como (3.22) é válida, as funções K_i , para $i = 1, \dots, N$, são absolutamente contínuas e, então, a partir de (3.9) e da Proposição 3.6, vemos que as B_i são continuamente diferenciáveis, pois são contínuas, como já vimos, e

$$\begin{cases} B'_1(t) = F'_1(t) + K_1(0)B_N(t) + \int_0^t K'_1(t-s)B_N(s) ds \\ B'_i(t) = F'_i(t) + K_i(0)B_{i-1}(t) + \int_0^t K'_i(t-s)B_{i-1}(s) ds \quad i = 2, \dots, N, \end{cases}$$

as derivadas existem e também são contínuas em $\mathbb{R}_+$. $\square$

A partir das equações (3.8) e do resultado anterior, podemos obter a diferenciabilidade de p_i pela derivada direcional simples na direção característica $(1, 1)$.

Corolário 3.8. *Suponha que as condições básicas valem, assim como as condições (3.19) e (3.22). Então, as derivadas parciais p_{it} e p_{ia} das soluções para (P1) existem q.t.p. em $[0, a_{i+}] \times [0, \infty)$ para $t > a$.*

Demonstração. Seja $t > a$. Pelas equações (3.8) temos

$$p_{1a}(a, t) = \left[B_N(t-a)\mu_1(a) - \frac{d}{da}B_N(t-a) \right] \Pi_1(a) \quad p_{1t}(a, t) = \frac{d}{dt}B_N(t-a)\Pi_1(a),$$

e para $i = 2, \dots, N$

$$p_{ia}(a, t) = \left[B_{i-1}(t-a)\mu_i(a) - \frac{d}{da}B_{i-1}(t-a) \right] \Pi_i(a) \quad p_{it}(a, t) = \frac{d}{dt}B_{i-1}(t-a)\Pi_i(a),$$

que, pela continuidade e diferenciabilidade de B_i no Teorema 3.7, podemos afirmar que as derivadas parciais de p_i existem em $[0, a_{i+}] \times [0, \infty]$ para $t > a$ e qualquer $i = 1, \dots, N$. $\square$

Agora, para a condição (3.23) no lugar de (3.22) temos o seguinte resultado.

Teorema 3.9. *Suponha que as condições básicas valem, assim como as condições (3.19) e (3.23). Se, além disso, a seguinte condição de compatibilidade entre as densidades iniciais p_i^0 e as funções fertilidade β_i vale:*

$$p_i^0(0) = \int_0^\infty \beta_i(a)p_i^0(a) da, \quad i = 1, \dots, N, \quad (3.24)$$

então as soluções B_i para (3.9) são continuamente diferenciáveis.

Demonstração. Consideremos as sequências de Picard em (3.15). Pela Proposição (3.6) (e consequente Teorema (3.7)), as funções B_i^k são continuamente diferenciáveis para todo $k \geq 0$ e $i = 1, \dots, N$. Fazendo $V_i^k = (B_i^k)'$ para $k \geq 0$, temos

$$\begin{cases} V_1^{k+1}(t) = F_1'(t) + K_1(t)p_N^0(0) + \int_0^t K_1(s)V_N^k(t-s) ds \\ V_i^{k+1}(t) = F_i'(t) + K_i(t)p_{i-1}^0(0) + \int_0^t K_i(s)V_{i-1}^k(t-s) ds \quad i = 2, \dots, N, \end{cases}$$

onde por (3.24) é válido que $B_i^k(0) = F_i(0) = p_i^0(0)$ para $i = 1, \dots, N$, isto é, a taxa total de nascimento no tempo $t = 0$ estão de acordo com a densidade populacional inicial para $a = t = 0$. Seguindo o procedimento da prova do Teorema (3.2), vemos que, em qualquer intervalo $[0, T]$, a sequência $\{V_i^k\}$ converge uniformemente para $V_i \in C(\mathbb{R}_+)$, para cada $i = 1, \dots, N$, que é solução do sistema

$$\begin{cases} V_1(t) = F_1'(t) + K_1(t)p_N^0(0) + \int_0^t K_1(s)V_N(t-s) ds \\ V_i(t) = F_i'(t) + K_i(t)p_{i-1}^0(0) + \int_0^t K_i(s)V_{i-1}(t-s) ds \quad i = 2, \dots, N, \end{cases}$$

provando que B_i é continuamente diferenciável com $B_i' = V_i$, para $i = 1, \dots, N$. $\square$

Da mesma forma, usamos este resultado em (3.8) para obtermos a diferenciabilidade das equações p_i .

Teorema 3.10. *Suponha que as afirmações do Teorema (3.9) sejam válidas. Então, as soluções p_i para o problema (P1) são contínuas e suas derivadas parciais p_{it} e p_{ia} existem q.t.p. em $[0, a_{i+}] \times [0, \infty)$ para $i = 1, \dots, N$.*

Demonstração. Com a condição (3.23) e a continuidade e diferenciabilidade de B_i obtidas no teorema anterior, obtemos a continuidade das soluções p_i observando suas fórmulas

em (3.8) e, além disso,

$$p_{1a}(a, t) = \begin{cases} \left[\frac{d}{da} p_1^0(a-t) + p_1^0(a-t)\mu_1(a) - p_1^0(a-t)\mu_1(a-t) \right] \frac{\Pi_1(a)}{\Pi_1(a-t)}, & \text{se } a \geq t, \\ \left[B_N(t-a)\mu_1(a) - \frac{d}{da} B_N(t-a) \right] \Pi_1(a), & \text{se } a < t, \end{cases}$$

$$p_{1t}(a, t) = \begin{cases} \left[p_1^0(a-t)\mu_1(a-t) - \frac{d}{dt} p_1^0(a-t) \right] \frac{\Pi_1(a)}{\Pi_1(a-t)}, & \text{se } a \geq t, \\ \frac{d}{dt} B_N(t-a)\Pi_1(a), & \text{se } a < t, \end{cases}$$

e para $i = 2, \dots, N$

$$p_{ia}(a, t) = \begin{cases} \left[\frac{d}{da} p_i^0(a-t) + p_i^0(a-t)\mu_i(a) - p_i^0(a-t)\mu_i(a-t) \right] \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)}, & \text{se } a \geq t, \\ \left[B_{i-1}(t-a)\mu_i(a) - \frac{d}{da} B_{i-1}(t-a) \right] \Pi_i(a), & \text{se } a < t, \end{cases}$$

$$p_{it}(a, t) = \begin{cases} \left[p_i^0(a-t)\mu_i(a-t) - \frac{d}{dt} p_i^0(a-t) \right] \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)}, & \text{se } a \geq t, \\ \frac{d}{dt} B_{i-1}(t-a)\Pi_i(a), & \text{se } a < t. \end{cases}$$

As derivadas parciais de p_i existem *q.t.p.* em $[0, a_{i+}] \times [0, \infty)$, para $i = 1, \dots, N$. $\square$

Finalizados os resultados e propriedades para nosso modelo linear, vamos agora desenvolver algo similar para um modelo não-linear.

3.2 MODELO NÃO-LINEAR

Como foi mencionado na Seção (2.5), vamos descrever aqui o modelo não-linear geral presente no trabalho de Iannelli e Milner (2017), com alguns detalhes mostrados em Iannelli (1995), para dar embasamento aos modelos não-lineares descritos na Seção (3.3.2), mantendo a mesma ideia de uma população em que as leis de nascimento se comportam de forma acoplada.

3.2.1 O Modelo

Consideremos uma população simples em que a fertilidade e mortalidade dependem, além da idade, de um conjunto de n variáveis chamadas *tamanho* que corresponde a diferentes modos de pesar a distribuição etária da população, isto é, *tamanho* pode representar

a população total $P(t)$, subpopulações de jovens $J(t)$ e adultos $A(t)$, ou também outros grupos etários da população. Assim, as variáveis *tamanho* são dadas por:

$$S_j(t) = \int_0^{a_+} \gamma_j(a) p(a, t) da, \quad 1 \leq j \leq n.$$

Assumamos que as taxas de fertilidade $\beta(\cdot)$ e mortalidade $\mu(\cdot)$ da população em determinada idade são funções de $n + 1$ variáveis:

$$\beta(\cdot, S_1(t), \dots, S_n(t)), \quad \mu(\cdot, S_1(t), \dots, S_n(t)),$$

definidas em $[0, a_+] \times \mathbb{R}_+^n$.

Denotemos por $p(a, t)$ tal população, temos o seguinte problema não-linear:

$$\begin{cases} I) & p_t(a, t) + p_a(a, t) + \mu(a, S_1(t), \dots, S_n(t))p(a, t) = 0, \\ II) & p(0, t) = \int_0^{a_+} \beta(\sigma, S_1(t), \dots, S_n(t))p(\sigma, t) d\sigma, \\ III) & p(a, 0) = p^0(a), \\ IV) & S_j(t) = \int_0^{a_+} \gamma_j(\sigma)p(\sigma, t) d\sigma, \quad 1 \leq j \leq n. \end{cases} \quad (P2)$$

Para este problema, as taxas vitais e outros termos têm como *condições básicas*:

$$\beta \in C(\mathbb{R}_+^n, L^\infty(0, a_+)), \quad \text{com} \quad (3.25)$$

$$0 \leq \beta(a, x_1, \dots, x_n) \leq \beta^+ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_+] \times \mathbb{R}_+^n,$$

$$\gamma_j \in L^\infty(0, a_+) \quad \text{e} \quad 0 \leq \gamma_j(a) \leq \gamma^+ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_+]. \quad (3.26)$$

Com $\beta^+, \gamma^+ \in \mathbb{R}_+$ constantes que limitam as funções β e γ_j , respectivamente. Para $\mu(a, x_1, \dots, x_n)$, assumimos:

$$\mu(a, x_1, \dots, x_n) = \mu_0(a) + \mathcal{M}(a, x_1, \dots, x_n), \quad \text{onde} \quad (3.27)$$

$$\mu_0 \in L_{loc}^1([0, a_+)), \quad \mu_0(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_+], \quad \int_0^{a_+} \mu_0(\sigma) d\sigma = +\infty \text{ e} \quad (3.28)$$

$$\mathcal{M} \in C(\mathbb{R}_+^n, L^1(0, a_+)), \quad \text{com}$$

$$\mathcal{M}(a, x_1, \dots, x_n) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_+] \times \mathbb{R}_+^n \quad \text{e} \quad (3.29)$$

$$\mathcal{M}(a, 0, \dots, 0) = 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_+].$$

Segundo Iannelli e Milner (2017), observando as condições (3.25) – (3.29), se tomarmos valores fixos de x_j , $1 \leq j \leq n$, as taxas β e μ satisfazem as afirmações do caso linear.

Além disso, (3.28) é a mesma condição para μ_0 do caso linear quando todas as variáveis *tamanho* se anulam, ou seja, quando não há uma resposta por parte da população às taxas vitais. Assim, μ_0 age como uma mortalidade própria e $\mathcal{M}$ modela as variações do efeito das variáveis *tamanho* S_j . Também referente a μ_0 temos

$$\Pi_0(a) = e^{-\int_0^a \mu_0(\sigma) d\sigma},$$

a probabilidade de sobrevivência na ausência de uma resposta (feedback) pela população.

Além das condições básicas, assumimos também que as taxas vitais são funções Lipschitz contínuas com respeito a x_j em conjuntos limitados e uniformemente contínuas em $a \in [0, a_+]$: para todo $M > 0$ existe uma constante $H(M) > 0$ tal que, se $|x_j| \leq M$ e $|\bar{x}_j| \leq M$ para $1 \leq j \leq n$, então

$$|\beta(a, x_1, \dots, x_n) - \beta(a, \bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n)| \leq H(M) \sum_{j=1}^n |x_j - \bar{x}_j|, \quad (3.30)$$

$$|\mathcal{M}(a, x_1, \dots, x_n) - \mathcal{M}(a, \bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n)| \leq H(M) \sum_{j=1}^n |x_j - \bar{x}_j|. \quad (3.31)$$

Por fim, como no caso linear, temos

$$p^0 \in L^1(0, a_+), \quad p^0(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_+]. \quad (3.32)$$

Para encontrarmos uma solução para o problema (P2), vamos, como na seção anterior, transformá-lo em um sistema de equações integrais com $n + 1$ variáveis: $B, S_1, \dots, S_n$, onde $B(t) = p(0, t)$, para $t \geq 0$. Por meio da integração de (P2.I) ao longo de características, considerando as variáveis mencionadas, sejam p solução de (P2), (a_0, t_0) um ponto qualquer em $[0, a_+] \times \mathbb{R}_+$ e $\bar{p}(h), \bar{\mu}(h)$ funções definidas por

$$\bar{p}(h) = p(a_0 + h, t_0 + h), \quad \bar{\mu}(h) = \mu(a_0 + h, S(t_0 + h)), \quad (3.33)$$

onde $S \equiv (S_1, \dots, S_n) \in C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+^n)$ é a função vetor de tamanhos. De (P2.I) e (3.33) temos a EDO

$$\frac{d\bar{p}}{dh} + \bar{\mu}(h)\bar{p} = 0 \quad (3.34)$$

cuja solução é

$$p(a_0 + h, t_0 + h) = p(a_0, t_0) e^{-\int_0^h \bar{\mu}(\sigma) d\sigma}, \quad (3.35)$$

que fornece os valores de p em todos os pontos da característica por meio de (a_0, t_0) em termos de valores de $p(a_0, t_0)$. Em particular, pelas condições de contorno (P2.II) e (P2.III) e fazendo em (3.35) $(a_0, t_0) = (a - t, 0)$ e $h = t$ temos

$$p(a, t) = p^0(a - t)e^{-\int_0^t \mu(a-t+\sigma, S(\sigma)) d\sigma} \quad \text{para } a \geq t.$$

Da mesma forma, fazendo também $(a_0, t_0) = (a - t, 0)$ e $h = t$ temos

$$p(a, t) = B(t - a)e^{-\int_0^t \mu(\sigma, S(t-a+\sigma)) d\sigma} \quad \text{para } a < t.$$

Assim, obtemos a seguinte equação para $p(a, t)$:

$$p(a, t) = \begin{cases} p^0(a - t)\Pi(a, t, t; S), & \text{se } a \geq t, \\ B(t - a)\Pi(a, t, a; S), & \text{se } a < t. \end{cases} \quad (3.36)$$

onde $(a, t) \in [0, a_{\dagger}] \times \mathbb{R}_+$ e

$$\Pi(a, t, x; S) = e^{-\int_0^x \mu(a-\sigma, S(t-\sigma)) d\sigma}, \quad (3.37)$$

é a função probabilidade de sobrevivência da população, para $(a, t, x; S) \in D_{\Pi} = \{a \in [0, a_{\dagger}], t \in \mathbb{R}, x \in [0, a \wedge t]\}$, em que $a \wedge t = \min\{a, t\}$.

A equação de renovação $B(t)$ para este modelo é obtida e verificada da mesma maneira que no modelo linear, substituindo (3.36) em (P2.II) e (P2.IV): para $t \leq a_{\dagger}$,

$$\begin{aligned} B(t) &= \int_0^{a_{\dagger}} \beta(a; S)p(a, t) da \\ &= \int_0^t \beta(a; S)\Pi(a, t, a; S)B(t - a) da + \int_t^{a_{\dagger}} \beta(a; S)\Pi(a, t, t; S)p^0(a - t) da, \\ S_j(t) &= \int_0^{a_{\dagger}} \gamma_j(a)p(a, t) da \\ &= \int_0^t \gamma_j(a)\Pi(a, t, a; S)B(t - a) da + \int_t^{a_{\dagger}} \gamma_j(a)\Pi(a, t, t; S)p^0(a - t) da, \quad 1 \leq j \leq n. \end{aligned}$$

Já para $t > a_{\dagger}$,

$$\begin{aligned} B(t) &= \int_0^{a_{\dagger}} \beta(a; S)\Pi(a, t, a; S)B(t - a) da. \\ S_j(t) &= \int_0^{a_{\dagger}} \gamma_j(a)\Pi(a, t, a; S)B(t - a) da, \quad 1 \leq j \leq n. \end{aligned}$$

Reescrevendo as equações acima, temos o sistema

$$\begin{cases} B(t) = F(t; S) + \int_0^t K(t, t - \sigma; S)B(\sigma) d\sigma, \\ S_j(t) = G_j(t; S) + \int_0^t H_j(t, t - \sigma; S)B(\sigma) d\sigma \quad 1 \leq j \leq n, \end{cases} \quad (3.38)$$

onde

$$\begin{cases} K(t, \sigma; S) = \beta(\sigma, S(t))\Pi(\sigma, t, \sigma; S), \\ H_j(t, \sigma; S) = \gamma_j(\sigma)\Pi(\sigma, t, \sigma; S), \quad 1 \leq j \leq n, \end{cases} \quad (3.39)$$

$$\begin{cases} F(t; S) = \int_t^\infty \beta(a, S(t))\Pi(a, t, t; S)p^0(a-t) da, \\ G_j(t; S) = \int_t^\infty \gamma_j(a)\Pi(a, t, t; S)p^0(a-t) da \quad 1 \leq j \leq n, \end{cases} \quad (3.40)$$

para $t \geq 0$ e $\sigma \geq 0$ onde as funções β , Π e p^0 se anulam fora do intervalo $[0, a_+]$. Na seguinte proposição, vemos as propriedades das funções-núcleo K e H e das funções F e G .

Proposição 3.11. *Suponha que as condições básicas (3.25) – (3.31) sejam satisfeitas. Então, para qualquer $S \in C([0, T], \mathbb{R}_+^n)$, temos*

- 1) a função Π definida em (3.37) é contínua em D_Π ;
- 2) os núcleos K e H_j ($1 \leq i \leq n$) definidos em (3.39) são não-negativos e pertencem a $C(\mathbb{R}_+; L^\infty(\mathbb{R}_+))$;
- 3) as funções F e G_j ($1 \leq j \leq n$) definidas em (3.40) são não-negativas e pertencem a $C(\mathbb{R}_+)$.

Demonstração. A continuidade das funções nas três afirmações são obtidas a partir da aplicação do Teorema da Convergência Dominada. Então, para (1), observemos que

$$\Pi(a, t, x; S) = \frac{\Pi_0(a)}{\Pi(a-x)} e^{-\int_{a-x}^a \mathcal{M}(\sigma, S(t-a+\sigma)) d\sigma}.$$

De fato, considerando a equação do caso linear para $\Pi(a-x)$:

$$\Pi(a-x) = e^{-\int_0^{a-x} \mu_0(\sigma) d\sigma}$$

temos

$$\begin{aligned} \frac{\Pi_0(a)}{\Pi(a-x)} e^{-\int_{a-x}^a \mathcal{M}(\sigma, S(t-a+\sigma)) d\sigma} &= e^{-\int_{a-x}^a \mu_0(\sigma) d\sigma} e^{-\int_{a-x}^a \mathcal{M}(\sigma, S(t-a+\sigma)) d\sigma} \\ &= e^{-\int_{a-x}^a \mu_0(\sigma) + \mathcal{M}(\sigma, S(t-a+\sigma)) d\sigma} \\ &= e^{-\int_{a-x}^a \mu(\sigma, S(t-a+\sigma)) d\sigma} \\ &= e^{-\int_0^x \mu(a-\sigma, S(t-\sigma)) d\sigma} \\ &= \Pi(a, t, x; S) \leq e^{-\int_{a-x}^a \mathcal{M}(\sigma, S(t-a+\sigma)) d\sigma}. \end{aligned}$$

Pelas propriedades de $\mathcal{M}$ em (3.29) e (3.31), $\forall a \in [0, a_+]$ e $\forall t \in \mathbb{R}_+$, com o Teorema da Convergência Dominada, $\Pi(a, t, x; S)$ é contínua em todo seu domínio D_Π .

Para (2), notemos que dado qualquer $S \in C([0, T], \mathbb{R}_+^n)$ podemos tomar M tal que $S_j(t) \leq M$ para $1 \leq j \leq n$ e $t \in [0, T]$, então para $t, t_0 \in [0, T]$

$$|\beta(a, S_1(t), \dots, S_n(t)) - \beta(a, S_1(t_0), \dots, S_n(t_0))| \leq H(M) \sum_{j=1}^n |S_j(t) - S_j(t_0)|$$

como (3.30), ou seja, β é Lipschitz contínua com respeito a $S_j(t)$ e como $\Pi(a, t, x; S)$ também é contínua por 1), temos

$$\begin{aligned} K(t, \sigma; S) &= \beta(\sigma, S(t))\Pi(\sigma, t, \sigma; S) \quad \text{e} \\ H_j(t, \sigma; S) &= \gamma_j(\sigma)\Pi(\sigma, t, \sigma; S) \quad 1 \leq j \leq n \end{aligned}$$

contínuas e claramente não-negativas, já que β, Π e γ_j são.

Para (3), a continuidade das funções segue da mesma forma que o caso linear. De fato, considerando $t_0 \geq 0$, temos

$$\begin{aligned} F(t; S) &= \int_t^\infty \beta(a, S(t))\Pi(a, t, t; S)[p^0(a-t) - p^0(a-t_0)] da \\ &\quad + \int_t^\infty \beta(a, S(t))\Pi(a, t, t; S)p^0(a-t_0) da, \end{aligned}$$

onde

$$\begin{aligned} &\left| \int_t^\infty \beta(a, S(t))\Pi(a, t, t; S)[p^0(a-t) - p^0(a-t_0)] da \right| \\ &\leq \beta^+ \int_{-\infty}^\infty |p^0(a-t) - p^0(a-t_0)| da \longrightarrow 0 \end{aligned}$$

quando $t \rightarrow t_0$, com $\beta(\cdot, \cdot)$ limitada e $\Pi(a, t, t; S) \leq 1$. Assim,

$$\lim_{t \rightarrow t_0} F(t; S) = \int_{t_0}^\infty \beta(a, S(t_0))\Pi(a, t_0, t_0; S)p^0(a-t_0) da = F(t_0; S),$$

$F(t; S)$ é contínua em $\mathbb{R}_+$. O mesmo é feito para G_j . Logo, ambas as funções pertencem a $C(\mathbb{R}_+)$ e claramente são não-negativas a partir das condições básicas introduzidas. $\square$

Antes de partimos para a existência da solução do sistema (3.38), vamos considerar mais algumas estimativas: as suposições (3.28) – (3.31) implicam que para todo $T \geq 0$ e $S, \bar{S} \in C([0, T]; \mathbb{R}^n)$ tais que $S_j(t), \bar{S}_j(t) \leq M$, para $1 \leq j \leq n$ e $t \in [0, T]$, temos as seguintes estimativas

$$|\beta(a, S(t)) - \beta(a, \bar{S}(t))| \leq H(M) \sum_{j=1}^n |S_j(t) - \bar{S}_j(t)|, \quad (3.42)$$

$$|\Pi(a, t, x; S) - \Pi(a, t, x; \bar{S})| \leq H(M) \sum_{j=1}^n \int_{t-x}^t |S_j(\sigma) - \bar{S}_j(\sigma)| d\sigma. \quad (3.43)$$

Essas estimativas serão úteis para provarmos a existência e unicidade da solução do problema no sentido da seguinte definição.

Definição 3.2. *A solução para o problema (3.38) é um conjunto de funções $B \in C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$, $S_j \in C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$, com $1 \leq j \leq n$, satisfazendo (3.38).*

3.2.2 Existência, unicidade e positividade

Consideremos que as condições básicas (3.25) – (3.31) valem. A prova da existência de solução para o sistema (3.38) segue a mesma abordagem do caso linear, então, escrevendo o seguinte processo iterativo:

$$\begin{cases} S_j^{k+1}(t) = G_j(t; S^k) + \int_0^t H_j(t, t - \sigma; S^k) B^k(\sigma) d\sigma, & 1 \leq j \leq n, \\ B^{k+1}(t) = F(t; S^{k+1}) + \int_0^t K(t, t - \sigma; S^{k+1}) B^k(\sigma) d\sigma. \end{cases} \quad (3.44)$$

iniciado por

$$B^0(t) \equiv 0, \quad S_j^0(t) \equiv 0 \quad \text{para } 1 \leq j \leq n, \quad (3.45)$$

vamos provar a continuidade e convergência dessas iterações.

Para a convergência, consideremos uma função $\xi^k(t)$, que representa a distância entre duas iteradas consecutivas, dada por

$$\xi^k(t) = |B^k(t) - B^{k-1}(t)| + \sum_{j=1}^n |S_j^k(t) - S_j^{k-1}(t)|, \quad \text{para } t \geq 0. \quad (3.46)$$

Temos o seguinte lema:

Lema 3.12. *Suponha que as condições básicas (3.25) – (3.32) sejam válidas e que B^0 e S_j^0 , com $1 \leq j \leq n$, satisfaçam (3.45). Então, as iteradas $\{B^k\}_{k \geq 0}$ e $\{S_j^k\}_{k \geq 0}$, definidas em (3.44), são contínuas e satisfazem*

$$0 \leq B^k(t) \leq \beta^+ e^{\beta^+ t} \|p^0\|_1, \quad 0 \leq S_j^k(t) \leq \gamma^+ e^{\beta^+ a_j} \|p^0\|_1, \quad (3.47)$$

e

$$\xi^{k+1}(t) \leq \mathcal{C}(M)(1+t) \int_0^t \xi^k(\sigma) d\sigma, \quad (3.48)$$

onde $M > e^{\beta^+ T} \|p^0\|_1$ e $\mathcal{C}(M)$ depende somente de M .

Demonstração. Por indução em k e pela Proposição 3.11, vemos que as iteradas são de fato contínuas. Também por indução em k , provamos as desigualdades (3.47): para $k = 0$, (3.47) é satisfeita; supondo que (3.47) vale, para todo $t \geq 0$ temos

$$\begin{aligned} 0 \leq S_j^{k+1}(t) &= \int_0^t H_j(t, t - \sigma; S^k) B^k(\sigma) d\sigma + G_j(t; S^k) \\ &\leq \int_0^{a^\dagger} \gamma^+ \beta^+ e^{\beta^+ \sigma} \|p^0\|_1 d\sigma + \gamma^+ \|p^0\|_1 \\ &= \left[\beta^+ \int_0^{a^\dagger} e^{\beta^+ \sigma} d\sigma + 1 \right] \gamma^+ \|p^0\|_1 = \gamma^+ e^{\beta^+ a^\dagger} \|p^0\|_1 \end{aligned}$$

e, da mesma forma,

$$\begin{aligned} 0 \leq B^{k+1}(t) &= \int_0^t K(t, t - \sigma; S^{k+1}) B^k(\sigma) d\sigma + F(t; S^{k+1}) \\ &\leq \int_0^t \beta^+ \beta^+ e^{\beta^+ \sigma} \|p^0\|_1 d\sigma + \beta^+ \|p^0\|_1 \\ &= \left[\beta^+ \int_0^t e^{\beta^+ \sigma} d\sigma + 1 \right] \beta^+ \|p^0\|_1 = \beta^+ e^{\beta^+ t} \|p^0\|_1, \end{aligned}$$

isto é, (3.47) é válida para qualquer $k \geq 0$.

Quanto a (3.48), a partir da primeira equação em (3.44) temos

$$\begin{aligned} |S_j^{k+1}(t) - S_j^k(t)| &\leq |G_j(t; S^k) - G_j(t; S^{k-1})| \\ &\quad + \int_0^t |H_j(t, t - \sigma; S^k) B^k(\sigma) - H_j(t, t - \sigma; S^{k-1}) B^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\ &\leq \int_0^\infty |\gamma_j(a + t) \Pi(a + t, t, t; S^k) p^0(a) - \gamma_j(a + t) \Pi(a + t, t, t; S^{k-1}) p^0(a)| da + \\ &\quad \int_0^t |\gamma_j(t - \sigma) \Pi(t - \sigma, t, t - \sigma; S^k) B^k(\sigma) - \gamma_j(t - \sigma) \Pi(t - \sigma, t, t - \sigma; S^{k-1}) B^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\ &\leq \gamma^+ \int_0^\infty |\Pi(a + t, t, t; S^k) - \Pi(a + t, t, t; S^{k-1})| p^0(a) da + \\ &\quad \gamma^+ \int_0^t |\Pi(t - \sigma, t, t - \sigma; S^k) - \Pi(t - \sigma, t, t - \sigma; S^{k-1})| B^k(\sigma) d\sigma + \\ &\quad \gamma^+ \int_0^t |B^k(\sigma) - B^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\ &\leq \gamma^+ \|p^0\|_1 H(M) \sum_{j=1}^n \int_0^t |S_j^k(\sigma) - S_j^{k-1}(\sigma)| d\sigma + \\ &\quad \gamma^+ H(M) \beta^+ \sum_{j=1}^n \int_0^t e^{\sigma \beta^+} \int_0^t |S_j^k(r) - S_j^{k-1}(r)| dr d\sigma + \gamma^+ \int_0^t |B^k(\sigma) - B^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\ &\leq 2H(M) \gamma^+ \|p^0\|_1 e^{T\beta^+} \sum_{j=1}^n \int_0^t |S_j^k(\sigma) - S_j^{k-1}(\sigma)| d\sigma + \gamma^+ \int_0^t |B^k(\sigma) - B^{k-1}(\sigma)| d\sigma \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&\leq \gamma^+(1 + 2H(M)\|p^0\|_1 e^{T\beta^+}) \int_0^t \left(|B^k(\sigma) - B^{k-1}(\sigma)| + \sum_{j=1}^n |S_j^k(\sigma) - S_j^{k-1}(\sigma)| \right) d\sigma \\
&\leq \gamma^+(1 + 2H(M)M) \int_0^t \xi^k(\sigma) d\sigma, \quad \text{para } M > e^{T\beta^+} \|p^0\|_1, \\
&\leq \mathcal{C}_1(M) \int_0^t \xi^k(\sigma) d\sigma, \tag{3.49}
\end{aligned}$$

onde $\mathcal{C}_1(M) = \gamma^+(1 + 2H(M)M)$ é a constante escolhida na afirmação do lema, com γ^+ sendo a constante da condição (3.26). Da mesma forma, a partir da segunda equação em (3.44), temos

$$\begin{aligned}
&\left| B^{k+1}(t) - B^k(t) \right| \leq |F(t; S^{k+1}) - F(t; S^k)| \\
&\quad + \int_0^t |K(t, t - \sigma; S^{k+1})B^k(\sigma) - K(t, t - \sigma; S^k)B^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\
&\leq \int_t^\infty |\beta(a, S^{k+1}(t))\Pi(a, t, t; S^{k+1})p^0(a - t) - \beta(a, S^k(t))\Pi(a, t, t; S^k)p^0(a - t)| da + \\
&\quad \int_0^t |\beta(\sigma, S^{k+1}(t))\Pi(\sigma, t, \sigma; S^{k+1})B^k(t - \sigma) - \beta(\sigma, S^k(t))\Pi(\sigma, t, \sigma; S^k)B^{k-1}(t - \sigma)| d\sigma \\
&\leq \int_0^\infty |\beta(a + t, S^{k+1}(t)) - \beta(a + t, S^k(t))|p^0(a) da + \\
&\quad \beta^+ \int_0^\infty |\Pi(a + t, t, t; S^{k+1}) - \Pi(a + t, t, t; S^k)|p^0(a) da + \\
&\quad \int_0^t |\beta(\sigma, S^{k+1}(t)) - \beta(\sigma, S^k(t))|B^k(t - \sigma) d\sigma + \\
&\quad \beta^+ \int_0^t |\Pi(\sigma, t, \sigma; S^{k+1}) - \Pi(\sigma, t, \sigma; S^k)|B^k(t - \sigma) d\sigma + \beta^+ \int_0^t |B^k(\sigma) - B^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\
&\leq H(M)\|p^0\|_1 \sum_{j=1}^n |S_j^{k+1}(t) - S_j^k(t)| + \beta^+ H(M)\|p^0\|_1 \sum_{j=1}^n \int_0^t |S_j^{k+1}(\sigma) - S_j^k(\sigma)| d\sigma + \\
&\quad \beta^+ H(M)\|p^0\|_1 \int_0^t e^{\sigma\beta^+} d\sigma \sum_{j=1}^n |S_j^{k+1}(\sigma) - S_j^k(\sigma)| + \\
&\quad \beta^{+2} H(M)\|p^0\|_1 \sum_{j=1}^n \int_0^t e^{\sigma\beta^+} \int_0^\sigma |S_j^{k+1}(r) - S_j^k(r)| dr d\sigma + \\
&\quad \beta^+ \int_0^t |B^k(\sigma) - B^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\
&\leq H(M)\|p^0\|_1 (1 + \beta^+) \sum_{j=1}^n \left(|S_j^{k+1}(t) - S_j^k(t)| + \int_0^t |S_j^{k+1}(\sigma) - S_j^k(\sigma)| d\sigma \right) + \\
&\quad H(M)\|p^0\|_1 (1 + \beta^+) e^{T\beta^+} \sum_{j=1}^n \left(|S_j^{k+1}(t) - S_j^k(t)| + \int_0^t |S_j^{k+1}(\sigma) - S_j^k(\sigma)| d\sigma \right) + \\
&\quad \beta^+ \int_0^t |B^k(\sigma) - B^{k-1}(\sigma)| d\sigma
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&\leq 2H(M)\|p^0\|_1(1+\beta^+)e^{T\beta^+}\sum_{j=1}^n\left(|S_j^{k+1}(t)-S_j^k(t)|+\int_0^t|S_j^{k+1}(\sigma)-S_j^k(\sigma)|d\sigma\right)+ \\
&\quad \beta^+\int_0^t|B^k(\sigma)-B^{k-1}(\sigma)|d\sigma \\
&\leq 2H(M)(1+\beta^+)M\sum_{j=1}^n\left(|S_j^{k+1}(t)-S_j^k(t)|+\int_0^t|S_j^{k+1}(\sigma)-S_j^k(\sigma)|d\sigma\right)+ \\
&\quad \beta^+\int_0^t|B^k(\sigma)-B^{k-1}(\sigma)|d\sigma, \quad \text{para } M > e^{T\beta^+}\|p^0\|_1, \\
&\leq \beta^+\int_0^t|B^k(\sigma)-B^{k-1}(\sigma)|d\sigma \\
&\quad + \mathcal{C}_2(M)\sum_{j=1}^n\left(|S_j^{k+1}(t)-S_j^k(t)|+\int_0^t|S_j^{k+1}(\sigma)-S_j^k(\sigma)|d\sigma\right), \tag{3.50}
\end{aligned}$$

com $\mathcal{C}_2(M) = 2H(M)(1+\beta^+)M$ e β^+ sendo a constante da condição (3.25). Então, substituindo (3.49) no último termo dessa desigualdade (3.50), obtemos (3.48). $\square$

No próximo teorema vamos, então, provar a existência e unicidade de solução para (3.38) conforme Definição 3.2.

Teorema 3.13. *Sejam as condições básicas (3.25) – (3.31) válidas. Então, para qualquer p^0 satisfazendo (3.32), o sistema (3.38) tem solução única no sentido da Definição 3.2.*

Demonstração. Dados p^0 satisfazendo (3.32), $T > 0$ qualquer e $M > \|p^0\|_1 e^{\beta^+ T}$, consideremos a iteração (3.44) iniciada por (3.45). Fazendo $L = \mathcal{C}(M)(1+T)$, a desigualdade (3.48) nos diz que as sequências de funções contínuas $\{B^k(t)\}_{k \geq 0}$ e $\{S_j^k(t)\}_{k \geq 0}$, como estão em (3.46), satisfazem

$$\xi^k(t) \leq L \int_0^t \xi_{k-1}(s) ds, \quad t \in [0, T],$$

para todo $k \geq 0$. Essa desigualdade implica que

$$\begin{aligned}
\xi^k(t) &\leq L \int_0^t \xi^{k-1}(s_1) ds_1 \\
&\leq L^2 \int_0^t \int_0^{s_1} \xi^{k-2}(s_2) ds_2 ds_1 \\
&\leq L^k \int_0^t \int_0^{s_1} \cdots \int_0^{s_{k-1}} \xi^0(s_k) ds_k \cdots ds_2 ds_1 \leq L^k \frac{t^k}{k!} \|\xi^0\|_C
\end{aligned}$$

para qualquer inteiro $k \geq 0$. Isto é, a série

$$\sum_{k=1}^{\infty} \xi^k(t)$$

é uniformemente convergente em $[0, T]$, já que cada sequência $\xi_l(t) = \sum_{k=1}^l \xi^k(t)$ é uniformemente convergente em $[0, T]$. Assim, temos que a sequência

$$B^l(t) = \sum_{k=1}^l (B^k(t) - B^{k-1}(t)), \quad l \geq 1,$$

converge uniformemente em $[0, T]$ a uma função não-negativa B . Similarmente, a sequência

$$S_j^l(t) = \sum_{k=1}^l (S_j^k(t) - S_j^{k-1}(t)), \quad l \geq 1,$$

também converge uniformemente a uma função não-negativa S_j , para $1 \leq j \leq n$.

Então, fazendo $l \rightarrow \infty$, vemos por (3.44) que

$$B = \lim_{l \rightarrow \infty} B^l, \quad S_j = \lim_{l \rightarrow \infty} S_j^l \quad 1 \leq j \leq n,$$

satisfazem (3.38).

Quanto à unicidade do conjunto de funções $\{B, S_1, \dots, S_n\}$, suponhamos que existam dois conjuntos de soluções $\{\tilde{B}, \tilde{S}_1, \dots, \tilde{S}_n\}$ e $\{\bar{B}, \bar{S}_1, \dots, \bar{S}_n\}$ satisfazendo o sistema (3.38), por definição temos

$$\xi(t) = |\tilde{B}(t) - \bar{B}(t)| + \sum_{j=1}^n |\tilde{S}_j(t) - \bar{S}_j(t)|$$

e seguindo a prova do Lema 3.12, chegamos a relação

$$\xi(t) \leq L \int_0^t \xi(s) ds, \quad t \in [0, T],$$

onde $L = \mathcal{C}(M)(1 + T)$ e a constante M é tomada de forma que $\tilde{S}_j(t), \bar{S}_j(t) < M$ para $t \in [0, T]$ e $1 \leq j \leq n$. Pelo Lema de Gronwall, $\xi \equiv 0$ e então $\tilde{B} \equiv \bar{B}$ e $\tilde{S}_j \equiv \bar{S}_j$.

Por fim, já que $T > 0$ é arbitrário, concluímos a prova usando a unicidade da solução já estabelecida, pois as funções satisfazendo (3.38) no intervalo $[0, T]$ podem ser vistas como extensões dessas mesmas funções satisfazendo (3.38) em um intervalo $[0, T_1]$ com $T_1 < T$. Obtemos, então, uma solução em todo o $\mathbb{R}_+$. $\square$

Com o resultado do Teorema 3.13 podemos agora trabalhar o problema inicial (P2) a partir da fórmula (3.36). De fato, temos

Teorema 3.14. *Suponha que as condições básicas (3.25)–(3.32) sejam satisfeitas. Então, a função p definida em (3.36), onde o conjunto $\{B, S_1, \dots, S_n\}$ satisfaz (3.38)–(3.40), é*

solução única para o problema (P2) no seguinte sentido:

$$\left\{ \begin{array}{l} 1) \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} [p(a+h, t+h) - p(a, t)] = -\mu(a, S_1(t), \dots, S_n(t))p(a, t) \\ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_+] \times \mathbb{R}_+, \\ 2) p(a, t) \text{ é contínua para } a < t \text{ e satisfaz (P2.II) para } t > 0, \\ 3) p(\cdot, 0) = p^0(\cdot) \quad q.t.p. \text{ em } (0, a_+). \end{array} \right. \quad (3.51)$$

Além disso,

$$p(\cdot, t) \in C([0, T], L^1(0, a_+)), \quad p(a, t) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_+] \times \mathbb{R}_+, \quad (3.52)$$

$$\|p(\cdot, t)\|_1 \leq e^{t\beta^+} \|p^0\|_1, \quad t \geq 0. \quad (3.53)$$

Demonstração. A prova de (3.51) e (3.52) é obtida diretamente a partir das suposições (3.25) – (3.32) e dos resultados provados anteriormente, levando em conta a continuidade de Π . Já para (3.53) temos:

$$\begin{aligned} \|p(\cdot, t)\|_1 &= \int_0^t B(t-a)\Pi(a, t, a; S) da + \int_0^\infty p^0(a)\Pi(a+t, t, t; S) da \\ &\leq \left(\beta^+ \int_0^t e^{\beta^+(t-a)} da + 1 \right) \|p^0\|_1 = e^{\beta^+ t} \|p^0\|_1. \end{aligned}$$

Quanto a unicidade, como a solução para (P2) deve ser da forma (3.36) com B satisfazendo (3.38) – (3.40), a unicidade de B no Teorema 3.13 garante a unicidade da solução p acima. $\square$

Para finalizar esta seção, vamos estudar a regularidade da solução. Partimos do mesmo princípio do caso linear, fazendo suposições ou na taxa de natalidade β ou na densidade inicial p^0 .

3.2.3 Regularidade

Vamos provar o seguinte resultado:

Proposição 3.15. *Suponha que as condições básicas (3.25) – (3.32) sejam satisfeitas seja $\{B, S_1, \dots, S_n\}$ solução para (3.38) fornecida pelo Teorema 3.13. , além disso, que*

$$\begin{array}{l} 1) \quad \gamma_j, \ 1 \leq j \leq n, \text{ é absolutamente contínua em } [0, a_+], \\ 2) \quad \beta \text{ é continuamente diferenciável em } [0, a_+] \times \mathbb{R}_+^n, \\ 3) \quad \frac{p^0}{\Pi_0} \in L^\infty(0, a_+). \end{array} \quad (3.54)$$

Então, B e S_j ($1 \leq j \leq n$) são continuamente diferenciáveis.

Demonstração. Olhemos para (3.38). Notemos que a equação de S_j pode ser escrita da seguinte forma:

$$S_j(t) = \int_0^t f(t-a)g(t,a)B(a) da + \int_t^\infty f(t+a)h(t,a)\frac{p^0(a)}{\Pi_0(a)} da,$$

para $1 \leq j \leq n$, usando o fato de que $\Pi(a, t, x; S) = \frac{\Pi_0(a)}{\Pi(a-x)} e^{-\int_{a-x}^a \mathcal{M}(\sigma, S(t-a+\sigma)) d\sigma}$, onde

$$\begin{aligned} f(a) &= \gamma_j(a)\Pi_0(a), \\ g(t, a) &= e^{-\int_a^t \mathcal{M}(\tau-a, S(\tau)) d\tau}, \\ h(t, a) &= e^{-\int_0^t \mathcal{M}(\tau+a, S(\tau)) d\tau}. \end{aligned}$$

Pelas hipóteses do enunciado e resultados já vistos, temos que $f(a)$ é absolutamente contínua; $g(t, a)$ e $h(t, a)$ são contínuas, absolutamente contínuas com respeito a t e suas derivadas parciais

$$\begin{aligned} g_t(t, a) &= -\mathcal{M}(t-a, S(t))e^{-\int_a^t \mathcal{M}(\tau-a, S(\tau)) d\tau}, \\ h_t(t, a) &= -\mathcal{M}(t+a, S(t))e^{-\int_a^t \mathcal{M}(\tau+a, S(\tau)) d\tau}, \end{aligned}$$

são uniformemente limitadas. Assim, usando os mesmos argumentos trabalhados na prova da Proposição 3.6, que, neste caso, consiste em tomar sequências de funções continuamente diferenciáveis convergindo uniformemente para $g(t, a)$ e $h(t, a)$ e a derivada das sequências convergindo para $g_t(t, a)$ e $h_t(t, a)$, concluímos que S'_j é contínua e portanto S_j é continuamente diferenciável para todo $j = 1, \dots, n$.

O mesmo pode ser feito para B : sua equação em (3.38) é escrita da forma

$$B(t) = \int_0^t \tilde{f}(t-a)\tilde{g}(t,a)B(a) da + \int_t^\infty \tilde{f}(t+a)\tilde{h}(t,a)\frac{p^0(a)}{\Pi_0(a)} da$$

onde

$$\begin{aligned} \tilde{f}(a) &= \Pi_0(a), \\ \tilde{g}(t, a) &= \beta(t-a, S_1(t), \dots, S_n(t))g(t, a), \\ \tilde{h}(t, a) &= \beta(t+a, S_1(t), \dots, S_n(t))h(t, a). \end{aligned}$$

Vemos que $\tilde{f}$, $\tilde{g}$ e $\tilde{h}$ têm as mesmas propriedades de f , g e h , respectivamente. Logo, B também é continuamente diferenciável. $\square$

Assim como no caso linear, podemos assumir uma condição sobre a densidade inicial p^0 e obter um resultado similar ao anterior. Com isso, a regularidade da solução de (3.38) fornece a regularidade da solução $p(a, t)$ para o problema (P2) através da equação (3.36).

3.3 ANALISANDO CASOS

Com as propriedades de existência, unicidade, positividade e regularidade dos sistemas (P1) e (P2) estudadas, vamos então aplicar essas duas dinâmicas em quatro casos obtidos a partir da variação ou combinação desses sistemas. No primeiro caso, vamos supor que apenas no último estágio de vida da população, a taxa de fertilidade depende do tempo e essa dependência é periódica. No segundo caso, trabalhamos os primeiros estágios com uma dinâmica linear e o último recebendo uma não-linear. O terceiro caso corresponde a uma junção do primeiro com o segundo. Já o quarto, também no último estágio, inserimos um termo não-linear logístico na última fase do sistema.

3.3.1 Caso 1: A fertilidade β_N é periódica em t

O caso 1 se desenvolve supondo que em (P1) a taxa de fertilidade do último estágio de vida, β_N , é uma função T -periódica em t , isto é, a população se reproduz uma vez por ano em um período específico. Assim, além de depender de um fator etário a , temos β_N também dependente de t periódico: $\beta_N(a, t) = \beta_N(a, t + T)$. Com isso, reescrevendo (P1), temos o seguinte problema:

$$\left\{ \begin{array}{ll} I) & p_{it}(a, t) + p_{ia}(a, t) + \mu_i(a)p_i(a, t) = 0 \quad i = 1, \dots, N, \\ II) & p_1(0, t) = \int_0^{a_{N+}} \beta_N(\sigma, t)p_N(\sigma, t) d\sigma = B_N(t), \\ III) & p_i(0, t) = \int_0^{a_{i-1+}} \beta_{i-1}(\sigma)p_{i-1}(\sigma, t) d\sigma = B_{i-1}(t) \quad i = 2, \dots, N, \\ IV) & p_i(a, 0) = p_i^0(a) \quad i = 1, \dots, N. \end{array} \right. \quad (P3)$$

com β_N agora periódica. Reescrevendo as condições básicas (3.5) – (3.4) para este problema, temos:

$$\beta_i \in L^\infty(0, a_{i+}), \quad 0 \leq \beta_i(a) \leq \beta_i^+ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i+}], \quad i = 1, \dots, N-1, \quad (3.55)$$

$$\beta_N \in L^\infty((0, a_{N+}) \times \mathbb{R}_+), \quad 0 \leq \beta_N(a, t + T) \leq \beta_N^+ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{N+}] \times \mathbb{R}_+,$$

$$\mu_i \in L_{loc}^1([0, a_{i+})), \quad \mu_i(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i+}], \quad i = 1, \dots, N, \quad (3.56)$$

$$\int_0^{a_{i+}} \mu_i(\sigma) d\sigma = +\infty \quad i = 1, \dots, N, \quad (3.57)$$

$$p_i^0 \in L^1(0, a_{i+}), \quad p_i^0(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i+}], \quad i = 1, \dots, N. \quad (3.58)$$

Cujas equações de probabilidade de sobrevivência são

$$\Pi_i(a) = e^{-\int_0^a \mu_i(\sigma) d\sigma}, \quad a \in [0, a_{i+}], \quad i = 1, \dots, N. \quad (3.59)$$

O sistema de equações para $p_i(a, t)$ é o mesmo que em (3.8):

$$p_1(a, t) = \begin{cases} p_1^0(a-t) \frac{\Pi_1(a)}{\Pi_1(a-t)} & \text{se } a \geq t, \\ B_N(t-a) \Pi_1(a) & \text{se } a < t, \end{cases} \quad (3.60)$$

$$p_i(a, t) = \begin{cases} p_i^0(a-t) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)} & \text{se } a \geq t, \\ B_{i-1}(t-a) \Pi_i(a) & \text{se } a < t, \end{cases} \quad i = 2, \dots, N,$$

As equações de renovação B_i agora se tornam

$$\begin{cases} B_1(t) = F_1(t) + \int_0^t K_1(t-s) B_N(s) ds \\ B_i(t) = F_i(t) + \int_0^t K_i(t-s) B_{i-1}(s) ds & i = 2, \dots, N-1 \\ B_N(t) = F_N(t) + \int_0^t K_N(t-s) B_{N-1}(s) ds & t \in \mathbb{R}_+, \end{cases} \quad (3.61)$$

com

$$\begin{cases} K_i(t) = \beta_i(t) \Pi_i(t) & i = 1, \dots, N-1, \\ K_N(t, a) = \beta_N(a, t) \Pi_N(t) & (t, a) \in \mathbb{R}_+ \times [0, a_{N+}], \quad a < t, \end{cases} \quad (3.62)$$

$$\begin{cases} F_i(t) = \int_0^\infty \beta_i(a+t) \frac{\Pi_i(a+t)}{\Pi_i(a)} p_i^0(a) da & i = 1, \dots, N-1, \\ F_N(t) = \int_0^\infty \beta_N(a+t, t) \frac{\Pi_N(a+t)}{\Pi_N(a)} p_N^0(a) da & t \in \mathbb{R}_+, \end{cases} \quad (3.63)$$

onde Π_i , p_i^0 e β_i , para qualquer $i = 1, \dots, N$, se anulam fora dos seus respectivos intervalos de domínio. As equações (3.62) e (3.63) possuem as seguintes propriedades:

Proposição 3.16. *Suponha que as condições básicas (3.55) – (3.58) sejam satisfeitas, então:*

1) as funções K_i , para $i = 1, \dots, N-1$, pertencem a $L^\infty(\mathbb{R}_+)$ e

$$0 \leq K_i(t) \leq \beta_i^+ \quad q.t.p., \quad K_i(t) = 0 \quad \text{para } t > a_{i+}, \quad (3.64)$$

2) a função K_N pertence a $L^\infty(\mathbb{R}_+ \times [0, a_{N\dagger}))$ e

$$0 \leq K_N(t, a) \leq \beta_N^+ \quad q.t.p., \quad K_N(t, a) = 0 \quad \text{para } (t, a) \notin \mathbb{R}_+ \times [0, a_{N\dagger}], \quad (3.65)$$

3) as funções F_i , para $i = 1, \dots, N$, são contínuas em $\mathbb{R}_+$ e

$$0 \leq F_i(t) \leq \beta_i^+ \|p_i^0\|_1, \quad F_i(t) = 0 \quad \text{para } t > a_{i\dagger}. \quad (3.66)$$

Demonstração. A prova é similar a da Proposição 3.1: as afirmações nos itens (1), (2) e as desigualdades (3.64), (3.65) e (3.66) são obtidos a partir das condições básicas (3.55) – (3.58); quanto a continuidade de F_i , para os primeiros $N - 1$ estágios, onde as β_i não são periódicas, a prova é a mesma e para β_N , basta na prova substituímos $\beta_N(a)$ por $\beta_N(a, t)$ que obtemos o mesmo resultado para F_i , em todo $i = 1, \dots, N$. $\square$

Com esse resultado, partimos para a existência de solução do problema (3.61) que é bastante similar ao modelo linear do início.

3.3.1.1 A Existência de solução

Definição 3.3. Uma solução para o sistema (3.61) é um conjunto de funções B_i em $C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$, para $i = 1, \dots, N$, que satisfaz (3.61).

Teorema 3.17. Supondo válidas as condições básicas (3.55) – (3.58), as equações de renovação (3.61) têm solução única no sentido da Definição 3.3 que satisfaz as seguintes desigualdades:

$$\begin{aligned} 0 \leq B_1(t) &\leq \beta_1^+ \|p_1^0\|_1 e^{t\beta_1^+ \|B_N\|_C}, \\ 0 \leq B_i(t) &\leq \beta_i^+ \|p_i^0\|_1 e^{t\beta_i^+ \|B_{i-1}\|_C}, \quad i = 2, \dots, N. \end{aligned} \quad (3.67)$$

Demonstração. Considerando as seguintes iterações de Picard

$$\begin{cases} B_1^{k+1}(t) = F_1(t) + \int_0^t K_1(t-s) B_N^k(s) ds \\ B_i^{k+1}(t) = F_i(t) + \int_0^t K_i(t-s) B_{i-1}^k(s) ds & i = 2, \dots, N-1 \\ B_N^{k+1}(t) = F_N(t) + \int_0^t K_N(t-s) B_{N-1}^k(s) ds & t \in (0, \tilde{T}), \end{cases} \quad (3.68)$$

iniciadas por $B_i^0(t) = 0$, para $i = 1, \dots, N$ e $t \geq 0$. A prova segue conforme a do Teorema 3.2, onde todas as iteradas são não-negativas, contínuas e convergentes, em um intervalo

$(0, \tilde{T})$, para funções B_i não-negativas e contínuas satisfazendo (3.61). A prova da unicidade e das desigualdades (3.67) são obtidas da mesma maneira. Dessa forma, a solução $\{B_i\}$ para (3.61) existe, é única e satisfaz (3.67) para todo $t \in \mathbb{R}_+$. $\square$

Com a existência das B_i para (3.61), garantimos a existência de $p_i(a, t)$ para o problema (P3) através de suas equações (3.60) conforme o seguinte teorema similar ao Teorema 3.3:

Teorema 3.18. *Suponha que as condições básicas (3.55) – (3.58) sejam satisfeitas e que as funções p_i sejam as definidas em (3.60), onde as B_i são soluções para (3.61) – (3.63). Então o conjunto de funções p_i , para $i = 1, \dots, N$, é solução única para (P3) no seguinte sentido:*

$$\left\{ \begin{array}{l} 1) \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} [p_i(a+h, t+h) - p_i(a, t)] = -\mu_i(a)p_i(a, t) \\ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i\dagger}] \times \mathbb{R}_+, \\ 2) p_i(a, t) \text{ é contínua para } (a, t) \in [0, a_{i\dagger}] \times [0, \tilde{T}], \text{ com } a < t, \\ \quad e \text{ satisfaz (P3.II) ou (P3.III) para } t > 0, \\ 3) p_i(a, 0) = p_i^0(a) \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i\dagger}]. \end{array} \right. \quad (3.69)$$

Além disso, para $a \in [0, a_{i\dagger}]$ e $t \in [0, \tilde{T}]$, temos

$$\begin{aligned} p_i &\in C([0, \tilde{T}], L^1(0, a_{i\dagger})), \quad p_i(a, t) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i\dagger}] \times \mathbb{R}_+, \\ &\text{para } i = 1, \dots, N, \end{aligned} \quad (3.70)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \|p_1(\cdot, t)\|_1 \leq \frac{\|p_N^0\|_1}{\|B_{N-1}\|_C} \left(e^{t\beta_N^+ \|B_{N-1}\|_C} - 1 \right) + \|p_1^0\|_1, \\ \|p_i(\cdot, t)\|_1 \leq \frac{\|p_{i-1}^0\|_1}{\|B_{i-2}\|_C} \left(e^{t\beta_{i-1}^+ \|B_{i-2}\|_C} - 1 \right) + \|p_i^0\|_1, \quad i = 2, \dots, N. \end{array} \right.$$

Partimos, agora, para a regularidade dessas funções.

3.3.1.2 Regularidade

Considerando as afirmações presentes no final da Seção 3.1.2 que dão condições para obtermos a regularidade das soluções B_i , e conseqüentemente das p_i , vamos descrever um resultado similar à Proposição 3.6 para chegarmos à regularidade dessas soluções agora tendo em vista o problema (P3).

Proposição 3.19. *Suponha que as condições básicas (3.55) – (3.58) sejam satisfeitas, assim como a condição (3.19). Se as*

$$\beta_i \text{ são absolutamente contínuas, para } i = 1, \dots, N, \quad (3.71)$$

em seus respectivos domínios, então as F_i são continuamente diferenciáveis, para $i = 1, \dots, N$. Se, em vez disso, as

$$p_i^0 \text{ são absolutamente contínuas, para } i = 1, \dots, N, \quad (3.72)$$

então as F_i são absolutamente contínuas e

$$\begin{aligned} F'_i(\cdot) + p_i^0(0)K_i(\cdot) & \text{ para } i = 1, \dots, N-1, \\ F'_N(\cdot) + p_N^0(0)K_N(t, \cdot), \end{aligned}$$

também são contínuas.

Demonstração. Seguindo a prova da Proposição (3.6), temos:

$$\begin{aligned} K'_i(t) &= \beta'_i(t)\Pi_i(t) - \beta_i(t)\mu_i(t)\Pi_i(t), \quad \text{para } i = 1, \dots, N-1, \quad q.t.p. \text{ em } \mathbb{R}_+, \quad e \\ K_{Nt}(t, a) &= \beta_{Nt}(a, t)\Pi_N(t) - \beta_N(a, t)\mu_N(t)\Pi_N(t), \quad q.t.p. \text{ em } \mathbb{R}_+. \end{aligned}$$

Tomando sequências $\{(f_i)_n\}_{n \geq 1}$ e $\{(f_N)_n\}_{n \geq 1}$, para $i = 1, \dots, N-1$, de funções continuamente diferenciáveis tais que

$$\begin{aligned} \lim_{n \rightarrow \infty} (f_i)_n &= K_i \quad \text{uniformemente em } \mathbb{R}_+ \quad e \quad \lim_{n \rightarrow \infty} (f_i)'_n = K'_i \quad \text{em } L^1(\mathbb{R}_+), \quad e \\ \lim_{n \rightarrow \infty} (f_N)_n &= K_N \quad \text{uniformemente em } \mathbb{R}_+ \quad e \quad \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\partial}{\partial t} (f_N)_n = K_{Nt} \quad \text{em } L^1(\mathbb{R}_+ \times [0, a_{N+})). \end{aligned}$$

Para $t \geq 0$ e $n \geq 1$, considerando

$$\begin{aligned} (F_i)_n(t) &= \int_0^\infty (f_i)_n(a+t) \frac{p_i^0(a)}{\Pi_i(a)} da \quad \text{para } i = 1, \dots, N-1 \quad e \\ (F_N)_n(t) &= \int_0^\infty (f_N)_n(t, a+t) \frac{p_N^0(a)}{\Pi_N(a)} da. \end{aligned}$$

Temos que

$$\begin{aligned} \lim_{n \rightarrow \infty} (F_i)_n(t) &= \int_0^\infty K_i(a+t) \frac{p_i^0(a)}{\Pi_i(a)} da = F_i(t) \quad e \\ \lim_{n \rightarrow \infty} (F_N)_n(t) &= \int_0^\infty K_N(t, a+t) \frac{p_N^0(a)}{\Pi_N(a)} da = F_N(t), \end{aligned}$$

onde esse limite também é uniforme em $\mathbb{R}_+$. Observando que

$$\begin{aligned}(F_i)'_n(t) &= \int_0^\infty (f_i)'_n(a+t) \frac{p_i^0(a)}{\Pi_i(a)} da \quad \text{para } i = 1, \dots, N-1 \quad \text{e} \\ (F_N)'_n(t) &= \int_0^\infty \frac{\partial}{\partial t} (f_N)_n(t, a+t) \frac{p_N^0(a)}{\Pi_N(a)} da\end{aligned}$$

temos as sequências $\{(F_i)'_n\}_{n \geq 1}$ e $\{(F_N)'_n\}_{n \geq 1}$, com $i = 1, \dots, N-1$, convergindo uniformemente para

$$\begin{aligned}F_i'(t) &= \int_0^\infty [\beta'_i(a+t)\Pi_i(a+t) - \beta_i(a+t)\mu_i(a+t)\Pi_i(a+t)] \frac{p_i^0(a)}{\Pi_i(a)} da \quad \text{e} \\ F_N'(t) &= \int_0^\infty [\beta_{Nt}(a+t, t)\Pi_N(a+t) - \beta_N(a+t)\mu_N(a+t)\Pi_N(a+t)] \frac{p_N^0(a)}{\Pi_N(a)} da,\end{aligned}$$

respectivamente. Desse modo, $F_i'(t)$ é contínua para todo $i = 1, \dots, N$, pois é o limite uniforme de uma sequência de funções contínuas. Assim, F_i , para todo $i = 1, \dots, N$, é continuamente diferenciável.

Agora, para (3.72), considerando a mesma sequência $\{(f_i)_n\}_{n \geq 1}$ da Proposição (3.6) com

$$\lim_{n \rightarrow \infty} (f_i)_n = f_i = \frac{p_i^0}{\Pi_i} \quad \text{uniformemente em } \mathbb{R}_+ \quad \text{e} \quad \lim_{n \rightarrow \infty} (f_i)'_n = f'_i \quad \text{em } L^1(\mathbb{R}_+).$$

E, para $t \geq 0$ e $n \geq 1$, fazendo

$$\begin{aligned}(F_i)_n(t) &= \int_0^\infty K_i(a+t)(f_i)_n(a) da \quad \text{para } i = 1, \dots, N-1 \quad \text{e} \\ (F_N)_n(t) &= \int_0^\infty K_N(t, a+t)(f_N)_n(a) da,\end{aligned}$$

temos $|(F_i)_n - F_i| \rightarrow 0$ uniformemente quando $n \rightarrow \infty$, para cada $i = 1, \dots, N-1$ e escrevendo

$$\begin{aligned}(F_i)_n(t) &= \int_t^\infty K_i(a)(f_i)_n(a-t) da \quad \text{para } i = 1, \dots, N-1 \quad \text{e} \\ (F_N)_n(t) &= \int_t^\infty K_N(t, a)(f_N)_n(a-t) da,\end{aligned}$$

obtemos

$$\begin{aligned}(F_i)'_n(t) &= -K_i(t)(f_i)_n(0) - \int_t^\infty K_i(a)(f_i)'_n(a-t) da \quad \text{para } i = 1, \dots, N-1 \quad \text{e} \\ (F_N)'_n(t) &= -K_N(t, t)(f_N)_n(0) - \int_t^\infty K_N(t, a)(f_N)'_n(a-t) da\end{aligned}$$

convergindo uniformemente para

$$F_i'(t) + p_i^0(0)K_i(t) = - \int_t^\infty \beta_i(a) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)} (p_i^0)'(a) da - \int_t^\infty \beta_i(a)\Pi_i(a)\mu_i(a-t)f_i(a-t) da$$

$$\begin{aligned}
F'_N(t) + p_N^0(0)K_N(t, t) &= - \int_t^\infty \beta_N(a, t) \frac{\Pi_N(a)}{\Pi_N(a-t)} (p_N^0)'(a) da \\
&\quad - \int_t^\infty \beta_N(a, t) \Pi_N(a) \mu_N(a-t) f_N(a-t) da,
\end{aligned}$$

respectivamente, para $t > 0$, chegando assim ao resultado da proposição. $\square$

Com o resultado acima para a diferenciabilidade das F_i e observando a forma como as equações destes foram escritas na prova acima, todos os outros resultados seguintes à Proposição 3.6, na Seção 3.1.3, são satisfeitos para este caso, sem nenhuma alteração significativa. Com isso, garantimos a regularidade das B_i , para todo $i = 1, \dots, N$, e das soluções $p_i(a, t)$ para o problema (P3).

3.3.2 Caso 2: O último estágio de vida tem uma dinâmica não-linear

Nesta seção, vamos unir os dois modelos, linear e não-linear, vistos anteriormente, da seguinte forma: a população estudada possui N estágios de vida, consideramos os $N - 1$ primeiros estágios conforme o modelo (P1), com uma dinâmica linear, e apenas o último estágio N com uma dinâmica não-linear, similar a (3.2), porém algumas alterações são necessárias devido às equações de renovação acopladas. Vamos reescrever os resultados de existência, unicidade, positividade e regularidade para a solução do novo sistema.

Então, consideremos o seguinte problema:

$$\left\{ \begin{array}{ll}
I) & p_{it}(a, t) + p_{ia}(a, t) + \mu_i(a)p_i(a, t) = 0 \quad i = 1, \dots, N-1, \\
II) & p_{Nt}(a, t) + p_{Na}(a, t) + \mu_N(a, S(t))p_N(a, t) = 0, \\
III) & p_1(0, t) = \int_0^{a_{N+}} \beta_N(\sigma, S(t))p_N(\sigma, t) d\sigma = B_N(t), \\
IV) & p_i(0, t) = \int_0^{a_{i-1+}} \beta_{i-1}(\sigma)p_{i-1}(\sigma, t) d\sigma = B_{i-1}(t) \quad i = 2, \dots, N, \\
V) & p_i(a, 0) = p_i^0(a) \quad i = 1, \dots, N, \\
VI) & S_j(t) = \int_0^{a_{N+}} \gamma_j(\sigma)p_N(\sigma, t) d\sigma, \quad 1 \leq j \leq n,
\end{array} \right. \quad (P4)$$

onde $S(t) \equiv (S_1(t), \dots, S_n(t)) \in C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+^n)$ e as taxas β_N e μ_N estão definidas em $[0, a_+] \times \mathbb{R}_+^n$.

Para este, as equações de probabilidade de sobrevivência e as condições básicas são:

$$\begin{aligned} \beta_i &\in L^\infty(0, a_{i+}), \quad 0 \leq \beta_i(a) \leq \beta_i^+ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i+}], \text{ para } i = 1, \dots, N-1 \\ \beta_N &\in L^\infty((0, a_{N+}) \times \mathbb{R}_+^n), \quad 0 \leq \beta_N(a, x_1, \dots, x_n) \leq \beta_N^+ \quad q.t.p. \\ &\text{em } [0, a_{N+}] \times \mathbb{R}_+^n, \end{aligned} \quad (3.73)$$

$$\gamma_j \in L^\infty(0, a_{N+}) \quad \text{e} \quad 0 \leq \gamma_j(a) \leq \gamma^+ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{N+}], \quad 1 \leq j \leq n, \quad (3.74)$$

$$\begin{aligned} \mu_i &\in L_{loc}^1([0, a_{i+})), \quad \mu_i(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i+}], \quad \int_0^{a_{i+}} \mu_i(\sigma) d\sigma = +\infty \\ &\text{para } i = 1, \dots, N-1 \\ \mu_N(a, x_1, \dots, x_n) &= \mu_N^0(a) + \mathcal{M}_N(a, x_1, \dots, x_n), \quad \text{onde} \end{aligned} \quad (3.75)$$

$$\mu_N^0 \in L_{loc}^1([0, a_{N+})), \quad \mu_N^0(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{N+}], \quad \int_0^{a_{N+}} \mu_N^0(\sigma) d\sigma = +\infty$$

e

$$\begin{aligned} \mathcal{M}_N &\in C(\mathbb{R}_+^n, L^1(0, a_{N+})), \quad \mathcal{M}_N(a, x_1, \dots, x_n) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{N+}] \times \mathbb{R}_+^n, \\ \mathcal{M}_N(a, 0, \dots, 0) &= 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{N+}], \end{aligned}$$

$$p_i^0 \in L^1(0, a_{i+}) \quad \text{e} \quad p_i^0(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i+}] \quad \text{para } i = 1, \dots, N, \quad (3.76)$$

$$\begin{aligned} \Pi_i(a) &= e^{-\int_0^a \mu_i(\sigma) d\sigma}, \quad a \in [0, a_{i+}], \quad \text{para } i = 1, \dots, N-1 \\ \Pi_N(a, t, x; S) &= e^{-\int_0^x \mu_N(a-\sigma, S(t-\sigma)) d\sigma}, \quad \text{para} \\ (a, t, x; S) &\in D_{\Pi_N} = \{a \in [0, a_{N+}], t \in [0, T], x \in [0, a \wedge t]\}. \end{aligned} \quad (3.77)$$

Além disso, supomos também, como em (3.30) e (3.31), que β_N e $\mathcal{M}_N$ são Lipschitz contínuas com respeito a x_j em conjuntos limitados e uniformemente contínuas em $a \in [0, a_+]$: para todo $M > 0$ existe uma constante $H(M) > 0$ tal que, se $|x_j| \leq M$ e $|\bar{x}_j| \leq M$, para $1 \leq j \leq n$, então

$$|\beta_N(a, x_1, \dots, x_n) - \beta_N(a, \bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n)| \leq H(M) \sum_{j=1}^n |x_j - \bar{x}_j|, \quad (3.78)$$

$$|\mathcal{M}_N(a, x_1, \dots, x_n) - \mathcal{M}_N(a, \bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n)| \leq H(M) \sum_{j=1}^n |x_j - \bar{x}_j|. \quad (3.79)$$

com $(x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}_+^n$.

Com essas afirmações, procedemos da seguinte forma: separamos o sistema dos $N - 1$ primeiros estágios de vida no problema e aplicamos nele toda teoria linear da Seção 3.1; e para o sistema do estágio N aplicamos a teoria não-linear conforme Seção 3.2. Assim, chegamos às soluções de (P4) que são:

$$\begin{aligned} p_1(a, t) &= \begin{cases} p_1^0(a - t) \frac{\Pi_1(a)}{\Pi_1(a - t)} & \text{se } a \geq t, \\ B_N(t - a) \Pi_1(a) & \text{se } a < t, \end{cases} \\ p_i(a, t) &= \begin{cases} p_i^0(a - t) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a - t)} & \text{se } a \geq t \\ B_{i-1}(t - a) \Pi_i(a) & \text{se } a < t \end{cases} \quad i = 2, \dots, N - 1, \\ p_N(a, t) &= \begin{cases} p_N^0(a - t) \Pi_N(a, t, t; S) & \text{se } a \geq t, \\ B_{N-1}(t - a) \Pi_N(a, t, a; S) & \text{se } a < t, \end{cases} \end{aligned} \quad (3.80)$$

para $(a, t) \in [0, a_+] \times \mathbb{R}_+$. Com essas equações obtemos o seguinte sistema de equações de renovação:

$$\begin{cases} B_1(t) = F_1(t) + \int_0^t K_1(t - s) B_N(s) ds \\ B_i(t) = F_i(t) + \int_0^t K_i(t - s) B_{i-1}(s) ds \quad i = 2, \dots, N - 1, \\ B_N(t) = F_N(t; S) + \int_0^t K_N(t, t - s; S) B_{N-1}(s) ds, \\ S_j(t) = G_j(t; S) + \int_0^t H_j(t, t - s; S) B_{N-1}(s) ds, \quad 1 \leq j \leq n, \end{cases} \quad (3.81)$$

com

$$\begin{cases} K_i(t) = \beta_i(t) \Pi_i(t) \\ F_i(t) = \int_0^\infty \beta_i(a + t) \frac{\Pi_i(a + t)}{\Pi_i(a)} p_i^0(a) da \end{cases} \quad i = 1, \dots, N - 1, \quad (3.82)$$

$$\begin{cases} K_N(t, s; S) = \beta_N(s, S(t)) \Pi_N(s, t, s; S), \\ F_N(t; S) = \int_0^\infty \beta_N(a + t, S(t)) \Pi_N(a + t, t, t; S) p_N^0(a) da, \end{cases} \quad (3.83)$$

$$\begin{cases} H_j(t, s; S) = \gamma_j(s) \Pi_N(s, t, s; S) \\ G_j(t; S) = \int_0^\infty \gamma_j(a + t) \Pi_N(a + t, t, t; S) p_N^0(a) da \end{cases} \quad 1 \leq j \leq n. \quad (3.84)$$

onde $t \geq 0$, $s \geq 0$ e as funções β_i , Π_i , e p_i^0 , para todo $i = 1, \dots, N$, se anulam fora do seu intervalo de definição. Com isso, as Proposições 3.1 e 3.11 são satisfeitas, na versão abaixo, pelo sistema (3.81)

Proposição 3.20. *Suponha que as condições básicas (3.73) – (3.79) sejam satisfeitas. Então, para qualquer $S \in C(\mathbb{R}_+; \mathbb{R}_+^n)$, temos*

1) *as funções K_i , para $i = 1, \dots, N-1$, pertencem a $L^\infty(\mathbb{R}_+)$ e*

$$0 \leq K_i(t) \leq \beta_i^+ \quad q.t.p., \quad K_i(t) = 0 \text{ para } t > a_{i\uparrow},$$

2) *os núcleos K_N e H_j ($1 \leq j \leq n$) são não-negativos e pertencem a $C(\mathbb{R}_+; L^\infty(\mathbb{R}_+))$,*

3) *as funções F_i , para $i = 1, \dots, N-1$, são contínuas em $\mathbb{R}_+$ e*

$$0 \leq F_i(t) \leq \beta_i^+ \|p_i^0\|_1, \quad F_i(t) = 0 \text{ para } t > a_{i\uparrow},$$

4) *as funções F_N e G_j ($1 \leq j \leq n$) são não-negativas e pertencem a $C(\mathbb{R}_+)$,*

5) *a função Π_N é contínua em $D_{\Pi_N} = \{a \in [0, a_{N\uparrow}], t \in \mathbb{R}_+, x \in [0, a \wedge t]\}$.*

Demonstração. Similar à prova das Proposições 3.1 e 3.11. □

Assim como na Seção 3.2, atribuímos mais algumas propriedades a β_N e Π_N para chegarmos à existência e unicidade de solução para o sistema (3.81). De fato, as condições (3.73) – (3.79) implicam que para todo $T \geq 0$ e $S, \bar{S} \in C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+^n)$ tais que $S_j(t), \bar{S}_j(t) \leq M$, para $1 \leq j \leq n$ e $t \in [0, T]$, temos as seguintes estimativas

$$|\beta_N(a, S(t)) - \beta_N(a, \bar{S}(t))| \leq H(M) \sum_{j=1}^n |S_j(t) - \bar{S}_j(t)|, \quad (3.85)$$

$$|\Pi_N(a, t, x; S) - \Pi_N(a, t, x; \bar{S})| \leq H(M) \sum_{j=1}^n \int_{t-x}^t |S_j(\sigma) - \bar{S}_j(\sigma)| d\sigma. \quad (3.86)$$

Definindo uma solução para (3.81) temos:

Definição 3.4. *A solução para o problema (3.81) é um conjunto de funções $B_i \in C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$, para $i = 1, \dots, N$ e $S_j \in C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$, para $1 \leq j \leq n$, satisfazendo (3.81).*

3.3.2.1 A Existência de solução

Para chegarmos a existência da solução definida acima, consideremos o seguinte processo iterativo:

$$\left\{ \begin{array}{l} B_1^{k+1}(t) = F_1(t) + \int_0^t K_1(t-s) B_N^k(s) ds, \\ B_i^{k+1}(t) = F_i(t) + \int_0^t K_i(t-s) B_{i-1}^k(s) ds \quad i = 2, \dots, N-1, \\ S_j^{k+1}(t) = G_j(t; S^k) + \int_0^t H_j(t, t-s; S^k) B_{N-1}^k(s) ds \quad j = 1, \dots, n, \\ B_N^{k+1}(t) = F_N(t; S^{k+1}) + \int_0^t K_N(t, t-s; S^{k+1}) B_{N-1}^k(s) ds. \end{array} \right. \quad (3.87)$$

iniciado por $B_i^0(t) \equiv 0$ e $S_j^0(t) \equiv 0$, para todo $i = 1, \dots, N$; $j = 1, \dots, n$ e $t \geq 0$.

Consideremos também a função distância, $\xi_N^k(t)$, entre duas iteradas consecutivas no último estágio N :

$$\xi_N^k(t) = |B_N^k(t) - B_N^{k-1}(t)| + \sum_{j=1}^n |S_j^k(t) - S_j^{k-1}(t)|, \quad \text{para } t \geq 0. \quad (3.88)$$

Teorema 3.21. *Suponha que as condições (3.73) – (3.79) sejam satisfeitas. Então, o problema (3.81) tem solução única, satisfaz*

$$\left\{ \begin{array}{l} 0 \leq B_1(t) \leq \beta_1^+ \|p_1^0\|_1 e^{t\beta_1^+ \|B_N\|_C}, \\ 0 \leq B_i(t) \leq \beta_i^+ \|p_i^0\|_1 e^{t\beta_i^+ \|B_{i-1}\|_C}, \quad i = 2, \dots, N-1, \\ 0 \leq B_N(t) \leq \beta_N^+ \left(\frac{\|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} (e^{t\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} - 1) + \|p_N^0\|_1 \right), \\ 0 \leq S_j(t) \leq \gamma^+ \left(\frac{\|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} (e^{a_{N-1}^+ \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} - 1) + \|p_N^0\|_1 \right), \\ \text{para todo } j = 1, \dots, n, \end{array} \right. \quad (3.89)$$

e, para o estágio N , temos

$$\xi_N^{k+1}(t) \leq \mathcal{C}(M)(1+t) \int_0^t \xi_N^k(\sigma) d\sigma, \quad (3.90)$$

em que $M > \frac{\|p_N^0\|_1 \cdot \|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} e^{T\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C}$ e $\mathcal{C}(M)$ depende somente de M .

Demonstração. A prova segue a partir de uma junção das provas dos Teoremas 3.2 e 3.13, isto é, dos casos linear e não-linear vistos nas seções anteriores. Se atentando à ideia em que se baseiam as provas, o mesmo pode ser feito para este caso e assim obtermos o resultado desejado. De fato, considerando inicialmente os $N-1$ primeiros estágios do

sistema (3.81), todos os resultados demonstrados em 3.2 valem para as $N - 1$ equações: as iteradas para $i = 1, \dots, N - 1$ são contínuas, não-negativas e limitadas; a diferença entre duas iteradas em qualquer um dos $N - 1$ estágios é uniformemente convergente e, assim, a sequência finita formada por essa diferença converge uniformemente para uma função não-negativa B_i , em todo $i = 1, \dots, N - 1$; e, por fim, a unicidade é garantida pelo Lema de Gronwall. Com isso, basta adaptarmos os resultados não-lineares para as equações do último estágio: B_N e S_j .

Consideremos as iteradas $\{B_N^k\}_{k \geq 0}$ e $\{S_j^k\}_{k \geq 0}$ em (3.87), por indução em k e pela Proposição 3.20, as iteradas são contínuas, para todo $t \geq 0$; e também por indução em K temos

$$\begin{aligned} 0 \leq S_j^{k+1}(t) &= \int_0^t H_j(t, t - \sigma; S^k) B_{N-1}^k(\sigma) d\sigma + G_j(t; S^k) \\ &\leq \int_0^{a_{N-1}^+} \gamma^+ \beta_{N-1}^+ \|p_{N-1}^0\|_1 e^{\sigma \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} d\sigma + \gamma^+ \|p_N^0\|_1 \\ &= \left[\beta_{N-1}^+ \|p_{N-1}^0\|_1 \int_0^{a_{N-1}^+} e^{\sigma \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} d\sigma + \|p_N^0\|_1 \right] \gamma^+ \\ &= \gamma^+ \left(\frac{\|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} (e^{t \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} - 1) + \|p_N^0\|_1 \right) \end{aligned}$$

e

$$\begin{aligned} 0 \leq B_N^{k+1}(t) &= \int_0^t K_N(t, t - \sigma; S^{k+1}) B_{N-1}^k(\sigma) d\sigma + F_N(t; S^{k+1}) \\ &\leq \int_0^t \beta_N^+ \beta_{N-1}^+ \|p_{N-1}^0\|_1 e^{\sigma \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} d\sigma + \beta_N^+ \|p_N^0\|_1 \\ &= \left[\beta_{N-1}^+ \|p_{N-1}^0\|_1 \int_0^t e^{\sigma \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} d\sigma + \|p_N^0\|_1 \right] \beta_N^+ \\ &= \beta_N^+ \left(\frac{\|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} (e^{t \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} - 1) + \|p_N^0\|_1 \right), \end{aligned}$$

(3.47) é válida para qualquer $k \geq 0$.

Para provar (3.90), também a partir das iteradas $\{B_N^k\}_{k \geq 0}$ e $\{S_j^k\}_{k \geq 0}$ em (3.87), seguindo a prova de (3.49) substituindo $B(t)$ por $B_{N-1}(t)$ temos

$$\begin{aligned} |S_j^{k+1}(t) - S_j^k(t)| &\leq |G_j(t; S^k) - G_j(t; S^{k-1})| + \\ &\quad \int_0^t |H_j(t, t - \sigma; S^k) B_{N-1}^k(\sigma) - H_j(t, t - \sigma; S^{k-1}) B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\ &\leq \int_0^\infty |\gamma_j(a+t) \Pi_N(a+t, t, t; S^k) p_N^0(a) - \gamma_j(a+t) \Pi_N(a+t, t, t; S^{k-1}) p_N^0(a)| da + \\ &\quad \int_0^t |\gamma_j(\sigma) \Pi_N(\sigma, t, \sigma; S^k) B_{N-1}^k(t - \sigma) - \gamma_j(\sigma) \Pi_N(\sigma, t, \sigma; S^{k-1}) B_{N-1}^{k-1}(t - \sigma)| d\sigma \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& \leq \gamma^+ \int_0^\infty |\Pi_N(a+t, t, t; S^k) - \Pi_N(a+t, t, t; S^{k-1})| p_N^0(a) da + \\
& \quad \gamma^+ \int_0^t |\Pi_N(t-\sigma, t, t-\sigma; S^k) - \Pi_N(t-\sigma, t, t-\sigma; S^{k-1})| B_{N-1}^k(\sigma) d\sigma + \\
& \quad \gamma^+ \int_0^t |B_{N-1}^k(\sigma) - B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\
& \leq \gamma^+ \|p_N^0\|_1 H(M) \sum_{j=1}^n \int_0^t |S_j^k(\sigma) - S_j^{k-1}(\sigma)| d\sigma + \\
& \quad \gamma^+ H(M) \beta_{N-1}^+ \|p_{N-1}^0\|_1 \sum_{j=1}^n \int_0^t e^{\sigma \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} \int_0^t |S_j^k(r) - S_j^{k-1}(r)| dr d\sigma + \\
& \quad \gamma^+ \int_0^t |B_{N-1}^k(\sigma) - B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\
& \leq 2\gamma^+ H(M) \frac{\|p_N^0\|_1 \cdot \|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} e^{T\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} \sum_{j=1}^n \int_0^t |S_j^k(\sigma) - S_j^{k-1}(\sigma)| d\sigma + \\
& \quad \gamma^+ \int_0^t |B_{N-1}^k(\sigma) - B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\
& \leq \gamma^+ \left(1 + 2H(M) \frac{\|p_N^0\|_1 \cdot \|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} e^{T\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} \right) \cdot \\
& \quad \cdot \left(\int_0^t |B_{N-1}^k(\sigma) - B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| + \sum_{j=1}^n |S_j^k(\sigma) - S_j^{k-1}(\sigma)| d\sigma \right) \\
& \leq \gamma^+ (1 + 2H(M)M) \int_0^t |B_{N-1}^k(\sigma) - B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| + \sum_{j=1}^n |S_j^k(\sigma) - S_j^{k-1}(\sigma)| d\sigma, \\
& \leq \mathcal{C}_1(M) \int_0^t |B_{N-1}^k(\sigma) - B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| + \sum_{j=1}^n |S_j^k(\sigma) - S_j^{k-1}(\sigma)| d\sigma, \tag{3.91}
\end{aligned}$$

para $M > \frac{\|p_N^0\|_1 \cdot \|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} e^{T\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C}$ e $\mathcal{C}_1(M) = \gamma^+ (1 + 2MH(M))$.

Da mesma forma, seguindo a prova de (3.50) substituindo $B(t)$ por $B_N(t)$, temos

$$\begin{aligned}
& |B_N^{k+1}(t) - B_N^k(t)| \leq |F_N(t; S^{k+1}) - F_N(t; S^k)| \\
& \quad + \int_0^t |K_N(t, t-\sigma; S^{k+1}) B_{N-1}^k(\sigma) - K_N(t, t-\sigma; S^k) B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\
& \leq \int_t^\infty |\beta_N(a, S^{k+1}(t)) \Pi_N(a, t, t; S^{k+1}) p_N^0(a-t) - \beta_N(a, S^k(t)) \Pi_N(a, t, t; S^k) \dots \\
& \quad p_N^0(a-t)| da + \int_0^t |\beta_N(\sigma, S^{k+1}(t)) \Pi_N(\sigma, t, \sigma; S^{k+1}) B_{N-1}^k(t-\sigma) - \dots \\
& \quad \beta_N(\sigma, S^k(t)) \Pi_N(\sigma, t, \sigma; S^k) B_{N-1}^{k-1}(t-\sigma)| d\sigma
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&\leq \int_0^\infty |\beta_N(a+t, S^{k+1}(t)) - \beta_N(a+t, S^k(t))| p_N^0(a) da + \\
&\quad \beta_N^+ \int_0^\infty |\Pi_N(a+t, t, t; S^{k+1}) - \Pi_N(a+t, t, t; S^k)| p_N^0(a) da + \\
&\quad \int_0^t |\beta_N(\sigma, S^{k+1}(t)) - \beta_N(\sigma, S^k(t))| B_{N-1}^k(t-\sigma) d\sigma + \\
&\quad \beta_N^+ \int_0^t |\Pi_N(\sigma, t, \sigma; S^{k+1}) - \Pi_N(\sigma, t, \sigma; S^k)| B_{N-1}^k(t-\sigma) d\sigma + \\
&\quad \beta_N^+ \int_0^t |B_{N-1}^k(\sigma) - B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\
\\
&\leq H(M) \|p_N^0\|_1 \sum_{j=1}^n |S_j^{k+1}(t) - S_j^k(t)| + \\
&\quad \beta_N^+ H(M) \|p_N^0\|_1 \sum_{j=1}^n \int_0^t |S_j^{k+1}(\sigma) - S_j^k(\sigma)| d\sigma + \\
&\quad \beta_{N-1}^+ H(M) \|p_{N-1}^0\|_1 \int_0^t e^{\sigma \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} \sum_{j=1}^n |S_j^{k+1}(\sigma) - S_j^k(\sigma)| d\sigma + \\
&\quad \beta_N^+ \beta_{N-1}^+ H(M) \|p_{N-1}^0\|_1 \sum_{j=1}^n \int_0^t e^{\sigma \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} \int_0^\sigma |S_j^{k+1}(r) - S_j^k(r)| dr d\sigma + \\
&\quad \beta_N^+ \int_0^t |B_{N-1}^k(\sigma) - B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\
\\
&\leq H(M) \|p_N^0\|_1 (1 + \beta_N^+) \sum_{j=1}^n \left(|S_j^{k+1}(t) - S_j^k(t)| + \int_0^t |S_j^{k+1}(\sigma) - S_j^k(\sigma)| d\sigma \right) + \\
&\quad H(M) \frac{\|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} (1 + \beta_N^+) e^{T \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} \cdot \\
&\quad \cdot \sum_{j=1}^n \left(|S_j^{k+1}(t) - S_j^k(t)| + \int_0^t |S_j^{k+1}(\sigma) - S_j^k(\sigma)| d\sigma \right) + \\
&\quad \beta_N^+ \int_0^t |B_{N-1}^k(\sigma) - B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\
\\
&\leq 2H(M) \frac{\|p_N^0\|_1 \cdot \|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} (1 + \beta_N^+) e^{T \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} \cdot \\
&\quad \cdot \sum_{j=1}^n \left(|S_j^{k+1}(t) - S_j^k(t)| + \int_0^t |S_j^{k+1}(\sigma) - S_j^k(\sigma)| d\sigma \right) + \\
&\quad \beta_N^+ \int_0^t |B_{N-1}^k(\sigma) - B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| d\sigma \\
\\
&\leq 2H(M) (1 + \beta_N^+) M \sum_{j=1}^n \left(|S_j^{k+1}(t) - S_j^k(t)| + \int_0^t |S_j^{k+1}(\sigma) - S_j^k(\sigma)| d\sigma \right) + \\
&\quad \beta_N^+ \int_0^t |B_{N-1}^k(\sigma) - B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| d\sigma, \quad \text{para } M > \frac{\|p_N^0\|_1 \cdot \|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} e^{T \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C},
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&\leq \beta_N^+ \int_0^t |B_{N-1}^k(\sigma) - B_{N-1}^{k-1}(\sigma)| d\sigma + \\
&\quad \mathcal{C}_2(M) \sum_{j=1}^n \left(|S_j^{k+1}(t) - S_j^k(t)| + \int_0^t |S_j^{k+1}(\sigma) - S_j^k(\sigma)| d\sigma \right), \\
&\leq \beta_N^+ \int_0^t |B_N^k(\sigma) - B_N^{k-1}(\sigma)| d\sigma + \\
&\quad \mathcal{C}_2(M) \sum_{j=1}^n \left(|S_j^{k+1}(t) - S_j^k(t)| + \int_0^t |S_j^{k+1}(\sigma) - S_j^k(\sigma)| d\sigma \right), \tag{3.92}
\end{aligned}$$

com $\mathcal{C}_2(M) = 2 M H(M)(1 + \beta_N^+)$. Então, substituindo (3.91) na última integral dessa desigualdade (3.92), obtemos (3.90):

$$\xi_N^{k+1}(t) \leq \mathcal{C}(M)(1+t) \int_0^t \xi_N^k(\sigma) d\sigma,$$

para $t \geq 0$.

Agora, fazendo $L = \mathcal{C}(M)(1+T)$, a desigualdade acima nos diz que as seqüências $\{B_N^k(t)\}_{k \geq 0}$ e $\{S_j^k(t)\}_{k \geq 0}$ satisfazem

$$\xi_i^k(t) \leq L \int_0^t \xi_i^{k-1}(s) ds, \quad t \in [0, T],$$

para todo $k \geq 0$. Essa desigualdade implica que

$$\begin{aligned}
\xi_N^k(t) &\leq L \int_0^t \xi_N^{k-1}(s_1) ds_1 \\
&\leq L^2 \int_0^t \int_0^{s_1} \xi_N^{k-2}(s_2) ds_2 ds_1 \\
&\leq L^k \int_0^t \int_0^{s_1} \cdots \int_0^{s_{k-1}} \xi_N^0(s_k) ds_k \cdots ds_2 ds_1 \leq L^k \frac{t^k}{k!} \|\xi_N^0\|_C
\end{aligned}$$

para qualquer inteiro $k \geq 0$. Isto é, a série

$$\sum_{k=1}^{\infty} \xi_N^k(t)$$

é uniformemente convergente em $[0, T]$, já que cada seqüência $\xi_i^l(t) = \sum_{k=1}^l \xi_i^k(t)$ é uniformemente convergente em $[0, T]$. Assim, temos que

$$B_N^l(t) = \sum_{k=1}^l (B_N^k(t) - B_N^{k-1}(t)), \quad l \geq 1,$$

converge uniformemente em $[0, T]$ a uma função não-negativa B_N . Da mesma forma,

$$S_j^l(t) = \sum_{k=1}^l (S_j^k(t) - S_j^{k-1}(t)), \quad l \geq 1,$$

também converge uniformemente a uma função não-negativa S_j , para $1 \leq j \leq n$.

Fazendo $l \rightarrow \infty$, vemos por (3.86) que

$$B_N = \lim_{l \rightarrow \infty} B_N^l, \quad S_j = \lim_{l \rightarrow \infty} S_j^l \quad 1 \leq j \leq n,$$

satisfazem (3.81).

Quanto a unicidade do conjunto de funções $\{B_N, S_1, \dots, S_n\}$, suponhamos que existam dois conjuntos de soluções $\{\tilde{B}_N, \tilde{S}_1, \dots, \tilde{S}_n\}$ e $\{\overline{B}_N, \overline{S}_1, \dots, \overline{S}_n\}$ satisfazendo o sistema (3.81), por definição temos

$$\xi_N(t) = \left| \tilde{B}_N(t) - \overline{B}_N(t) \right| + \sum_{j=1}^n \left| \tilde{S}_j(t) - \overline{S}_j(t) \right|$$

e seguindo a prova do Lema 3.12, chegamos a relação

$$\xi_N(t) \leq L \int_0^t \xi_N(s) ds, \quad t \in [0, T],$$

onde $L = \mathcal{C}(M)(1 + T)$ e a constante M é tomada de forma que $\tilde{S}_j(t), \overline{S}_j(t) < M$ para $t \in [0, T]$ e $1 \leq j \leq n$. Pelo Lema de Gronwall, $\xi_N \equiv 0$ e então $\tilde{B}_N \equiv \overline{B}_N$ e $\tilde{S}_j \equiv \overline{S}_j$.

Por fim, estendendo o conjunto $\{B_N, S_1, \dots, S_n\}$ para um intervalo $[0, \overline{T}]$ em que $T < \overline{T}$, obtemos uma solução geral para todo $\mathbb{R}_+$. $\square$

Com o resultado acima, temos características das soluções p_i para o problema (P4) no resultado abaixo proveniente dos Teoremas 3.3 e 3.14:

Teorema 3.22. *Suponha que as condições básicas (3.73) – (3.79) sejam satisfeitas e que as funções p_i definidas em (3.80), onde o conjunto $\{B_1, \dots, B_N, S_1, \dots, S_n\}$ satisfaz (3.81)–(3.84). Então p_i , para $i = 1, \dots, N$, é solução única para (P4) no seguinte sentido:*

$$\left\{ \begin{array}{l} 1) \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} [p_i(a+h, t+h) - p_i(a, t)] = -\mu_i(a) p_i(a, t) \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i+}] \times \mathbb{R}_+ \\ \quad \text{para } i = 1, \dots, N-1, \\ 2) \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} [p_N(a+h, t+h) - p_N(a, t)] = -\mu_N(a, S_1(t), \dots, S_n(t)) p_N(a, t) \\ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{N+}] \times \mathbb{R}_+, \\ 3) p_i(a, t) \text{ é contínua, para } (a, t) \in [0, a_{i+}] \times [0, T] \text{ e } i = 1, \dots, N, \text{ com } a < t, \\ \quad \text{satisfazendo (P4.III) ou (P4.IV) para } t > 0, \\ 4) p_i(\cdot, 0) = p_i^0(\cdot) \quad q.t.p. \text{ em } (0, a_{i+}) \text{ para } i = 1, \dots, N. \end{array} \right. \quad (3.93)$$

Além disso, para $a \in [0, a_{i\dagger}]$ e $t \in [0, T]$, temos

$p_i(\cdot, t) \in C([0, T], L^1(0, a_{i\dagger}))$ e $p_i(a, t) \geq 0$ q.t.p. em $[0, a_{i\dagger}] \times \mathbb{R}_+$, para $i = 1, \dots, N$,

$$\begin{cases} \|p_1(\cdot, t)\|_1 \leq \beta_N^+ \left(\frac{\|p_{N-1}^0\|_1}{\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} (e^{t\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} + t - 1) + t \|p_N^0\|_1 \right) + \|p_1^0\|_1, \\ \|p_i(\cdot, t)\|_1 \leq \frac{\|p_{i-1}^0\|_1}{\|B_{i-2}\|_C} (e^{t\beta_{i-1}^+ \|B_{i-2}\|_C} - 1) + \|p_i^0\|_1, \quad i = 2, \dots, N. \end{cases} \quad (3.94)$$

Demonstração. A prova para este teorema, mais uma vez, segue a prova do Teorema 3.3, sendo que para (3.94) temos:

$$\begin{aligned} \|p_1(\cdot, t)\|_1 &= \int_0^\infty B_N(t-a) \Pi_1(a) da + \int_0^\infty \frac{\Pi_1(a+t)}{\Pi_1(a)} p_1^0(a) da \\ &\leq \int_0^t \beta_N^+ \left(\frac{\|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} (e^{(t-a)\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} - 1) + \|p_N^0\|_1 \right) da + \|p_1^0\|_1 \\ &= \beta_N^+ \left(\frac{\|p_{N-1}^0\|_1}{\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} (e^{t\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} + t - 1) + t \|p_N^0\|_1 \right) + \|p_1^0\|_1, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \|p_i(\cdot, t)\|_1 &= \int_0^\infty B_{i-1}(t-a) \Pi_i(a) da + \int_0^\infty \frac{\Pi_i(a+t)}{\Pi_i(a)} p_i^0(a) da \\ &\leq \int_0^t \beta_{i-1}^+ e^{\beta_{i-1}^+ (t-a) \|B_{i-2}\|_C} \|p_{i-1}^0\|_1 da + \int_0^\infty p_i^0 da \\ &= \frac{\|p_{i-1}^0\|_1}{\|B_{i-2}\|_C} (e^{t\beta_{i-1}^+ \|B_{i-2}\|_C} - 1) + \|p_i^0\|_1, \quad \text{para } i = 2, \dots, N-1, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \|p_N(\cdot, t)\|_1 &= \int_0^\infty B_{N-1}(t-a) \Pi_N(a, t, a; S) da + \int_0^\infty \Pi_N(a, t, t; S) p_N^0(a) da \\ &\leq \int_0^t \beta_{N-1}^+ e^{\beta_{N-1}^+ (t-a) \|B_{N-2}\|_C} \|p_{N-1}^0\|_1 da + \int_0^\infty p_N^0 da \\ &= \frac{\|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} (e^{t\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} - 1) + \|p_N^0\|_1. \end{aligned}$$

E para as funções p_i pertencerem a $C([0, T], L^1(0, a_{i\dagger}))$, conforme (3.3), para dado $p_i^0 \in L^1(0, a_{i\dagger})$, sejam $(p_i^0)_n$ sequência tal que:

$$(p_i^0)_n \in L^1(0, a_{i\dagger}) \quad \text{e} \quad \lim_{n \rightarrow +\infty} \|(p_i^0)_n - p_i^0\|_1 = 0, \quad \text{para todo } i = 1, \dots, N,$$

e $(p_i)_n$ solução para (P4) associada à condição inicial $(p_i^0)_n$. Então $(p_i)_n \in C([0, T], L^1(0, a_{i\dagger}))$

e temos:

$$\|(p_1)_n(\cdot, t) - p_1(\cdot, t)\|_1 \leq$$

$$\beta_N^+ \left(\frac{\|(p_{N-1}^0)_n - p_{N-1}^0\|_1}{\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C^2} (e^{t\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} + t - 1) + t \|(p_N^0)_n - p_N^0\|_1 \right) +$$

$$\|(p_1^0)_n - p_1^0\|_1 \longrightarrow 0,$$

$$\|(p_i)_n(\cdot, t) - p_i(\cdot, t)\|_1 \leq \frac{\|(p_{i-1}^0)_n - p_{i-1}^0\|_1}{\|B_{i-2}\|_C} (e^{t\beta_{i-1}^+ \|B_{i-2}\|_C} - 1) + \|(p_i^0)_n - p_i^0\|_1 \longrightarrow 0,$$

para $i = 2, \dots, N$,

quando $n \longrightarrow +\infty$, isto é, p_i é o limite da sequência $(p_i)_n$ no espaço $C([0, T], L^1(0, a_{i\uparrow}))$ para qualquer $i = 1, \dots, N$. $\square$

A próxima seção aborda a regularidade da solução para o sistema (3.81) e consequentemente a regularidade das soluções p_i para (P4).

3.3.2.2 Regularidade

Temos o seguinte resultado proveniente das Proposições 3.6 e 3.15 para a regularidade das equações B_i :

Proposição 3.23. *Suponha que as condições básicas (3.73) – (3.79) sejam satisfeitas e seja o conjunto $\{B_1, \dots, B_N, S_1, \dots, S_n\}$ solução para (3.81) fornecida pelo Teorema (3.21). Considere, além disso, que*

- 1) β_i , para $i = 1, \dots, N - 1$, é absolutamente contínua em $[0, a_{i\uparrow}]$,
 - 2) β_N é continuamente diferenciável em $[0, a_{N\uparrow}] \times \mathbb{R}_+^n$,
 - 3) γ_j , para $j = 1, \dots, n$, é absolutamente contínua em $[0, a_{N\uparrow}]$,
 - 4) $\frac{p_i^0}{\Pi_i} \in L^\infty(0, a_{i\uparrow})$, para $i = 1, \dots, N - 1$,
 - 5) $\frac{p_N^0}{\Pi_N} \in L^\infty(0, a_{N\uparrow})$.
- (3.95)

Então, as equações B_i , para todo $i = 1, \dots, N$, e S_j , para $j = 1, \dots, n$, são continuamente diferenciáveis.

Demonstração. A prova segue diretamente a partir da prova das Proposições 3.6 e 3.15 e outros resultados de regularidade no modelo linear. $\square$

Com isso, além de garantirmos a diferenciabilidade das soluções das equações de renovação, para todo $i = 1, \dots, N$, garantimos a diferenciabilidade das soluções $p_i(a, t)$ para o problema (P4).

3.3.3 Caso 3: Considerando os casos 1 e 2

Para este caso, vamos unir os problemas (P3) e (P4) e obter um sistema formado por $N - 1$ estágios lineares e um último estágio N não-linear com taxa de fertilidade T -periódica, como vemos abaixo:

$$\left\{ \begin{array}{ll} I) & p_{i_t}(a, t) + p_{i_a}(a, t) + \mu_i(a)p_i(a, t) = 0, \quad i = 1, \dots, N - 1, \\ II) & p_{N_t}(a, t) + p_{N_a}(a, t) + \mu_N(a, S_1(t), \dots, S_n(t))p_N(a, t) = 0, \\ III) & p_1(0, t) = \int_0^{a_{N^\dagger}} \beta_N(\sigma, t, S_1(t), \dots, S_n(t))p_N(\sigma, t) d\sigma = B_N(t), \\ IV) & p_i(0, t) = \int_0^{a_{i-1}^\dagger} \beta_{i-1}(\sigma)p_{i-1}(\sigma, t) d\sigma = B_{i-1}(t) \quad i = 2, \dots, N, \\ V) & p_i(a, 0) = p_i^0(a) \quad i = 1, \dots, N, \\ VI) & S_j(t) = \int_0^{a_{N^\dagger}} \gamma_j(\sigma)p_N(\sigma, t) d\sigma, \quad 1 \leq j \leq n, \end{array} \right. \quad (P5)$$

As equações de probabilidade de sobrevivência e as condições básicas são as mesmas do Caso 2, com exceção da condição (3.73) reescrita em (3.96) a seguir:

$$\begin{aligned} \beta_i &\in L^\infty(0, a_{i^\dagger}), \quad 0 \leq \beta_i(a) \leq \beta_i^+ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i^\dagger}], \quad i = 1, \dots, N - 1 \\ \beta_N(\cdot, \cdot, x) &\in L^\infty((0, a_{N^\dagger}) \times (0, \tilde{T})) \quad \forall x \in \mathbb{R}_+^n, \\ 0 \leq \beta_N(a, t, x_1, \dots, x_n) &\leq \beta_N^+ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{N^\dagger}] \times [0, \tilde{T}] \times \mathbb{R}_+^n \quad \text{e} \\ \beta_N(a, t, x_1, \dots, x_n) &= \beta_N(a, t + T, x_1, \dots, x_n) \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{N^\dagger}] \times [0, \tilde{T}] \times \mathbb{R}_+^n, \end{aligned} \quad (3.96)$$

$$\mu_i \in L_{loc}^1([0, a_{i^\dagger})), \quad \mu_i(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i^\dagger}], \quad \int_0^{a_{i^\dagger}} \mu_i(\sigma) d\sigma = +\infty$$

para $i = 1, \dots, N - 1$

$$\begin{aligned} \mu_N(a, x_1, \dots, x_n) &= \mu_N^0(a) + \mathcal{M}_N(a, x_1, \dots, x_n), \quad \text{onde} \\ \mu_N^0 &\in L_{loc}^1([0, a_{N^\dagger})), \quad \mu_N^0(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{N^\dagger}], \quad \int_0^{a_{N^\dagger}} \mu_N^0(\sigma) d\sigma = +\infty \end{aligned} \quad (3.97)$$

e

$$\begin{aligned} \mathcal{M}_N &\in C(\mathbb{R}_+^n, L^1(0, a_{N^\dagger})), \quad \mathcal{M}_N(a, x_1, \dots, x_n) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{N^\dagger}] \times \mathbb{R}_+^n, \\ \mathcal{M}_N(a, 0, \dots, 0) &= 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{N^\dagger}], \end{aligned}$$

$$\gamma_j \in L^\infty(0, a_{N+}) \quad \text{e} \quad 0 \leq \gamma_j(a) \leq \gamma_N^+ \quad \text{q.t.p. em } [0, a_{N+}], \quad 1 \leq j \leq n, \quad (3.98)$$

$$p_i^0 \in L^1(0, a_{i+}) \quad \text{e} \quad p_i^0(a) \geq 0 \quad \text{q.t.p. em } [0, a_{i+}] \quad \text{para } i = 1, \dots, N, \quad (3.99)$$

$$\begin{aligned} \Pi_i(a) &= e^{-\int_0^a \mu_i(\sigma) d\sigma}, \quad a \in [0, a_{i+}], \quad \text{para } i = 1, \dots, N-1 \\ \Pi_N(a, t, x; S) &= e^{-\int_0^x \mu_N(a-\sigma, S(t-\sigma)) d\sigma}, \quad \text{para} \\ (a, t, x; S) &\in D_{\Pi_N} = \{a \in [0, a_{N+}], t \in [0, \tilde{T}], x \in [0, a \wedge t]\} \end{aligned} \quad (3.100)$$

β_N e $\mathcal{M}_N$ são localmente Lipschitz com respeito as variáveis x_j :

$$\forall M > 0, \exists H(M) > 0 \text{ tal que} \quad (3.101)$$

$$|\beta_N(a, x_1, \dots, x_n) - \beta_N(a, \bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n)| \leq H(M) \sum_{j=1}^n |x_j - \bar{x}_j|,$$

$$|\mathcal{M}_N(a, x_1, \dots, x_n) - \mathcal{M}_N(a, \bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n)| \leq H(M) \sum_{j=1}^n |x_j - \bar{x}_j|.$$

Para todo S e $\bar{S} \in C(\mathbb{R}_+; \mathbb{R}_+^n)$ tais que $S_j(t), \bar{S}_j(t) \leq M$, com $1 \leq j \leq n$ e

$$t \in [0, T], \text{ temos:} \quad (3.102)$$

$$|\Pi_N(a, t, s; S) - \Pi_N(a, t, s; \bar{S})| \leq H(M) \sum_{j=1}^n \int_{t-s}^t |S_j(\sigma) - \bar{S}_j(\sigma)| d\sigma.$$

A solução para este sistema são funções, iguais ao Caso 2, dadas por

$$\begin{aligned} p_1(a, t) &= \begin{cases} p_1^0(a-t) \frac{\Pi_1(a)}{\Pi_1(a-t)} & \text{se } a \geq t, \\ B_N(t-a) \Pi_1(a) & \text{se } a < t, \end{cases} \\ p_i(a, t) &= \begin{cases} p_i^0(a-t) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)} & \text{se } a \geq t \\ B_{i-1}(t-a) \Pi_i(a) & \text{se } a < t \end{cases} \quad i = 2, \dots, N-1, \\ p_N(a, t) &= \begin{cases} p_N^0(a-t) \Pi_N(a, t, t; S) & \text{se } a \geq t, \\ B_{N-1}(t-a) \Pi_N(a, t, a; S) & \text{se } a < t. \end{cases} \end{aligned} \quad (3.103)$$

para $(a, t) \in [0, a_+] \times \mathbb{R}_+$, cujas equações de renovação são:

$$\begin{cases} B_1(t) = F_1(t) + \int_0^t K_1(t-s) B_N(s) ds \\ B_i(t) = F_i(t) + \int_0^t K_i(t-s) B_{i-1}(s) ds \quad i = 2, \dots, N-1, \\ B_N(t) = F_N(t; S) + \int_0^t K_N(t, t-s; S) B_{N-1}(s) ds, \\ S_j(t) = G_j(t; S) + \int_0^t H_j(t, t-s; S) B_{N-1}(s) ds, \quad 1 \leq j \leq n, \end{cases} \quad (3.104)$$

com

$$\begin{cases} K_i(t) = \beta_i(t)\Pi_i(t) \\ F_i(t) = \int_0^\infty \beta_i(a+t) \frac{\Pi_i(a+t)}{\Pi_i(a)} p_i^0(a) da \end{cases} \quad i = 1, \dots, N-1, \quad (3.105)$$

$$\begin{cases} K_N(t, s; S) = \beta_N(s, t, S(t))\Pi_N(s, t, s; S), \\ F_N(t; S) = \int_0^\infty \beta_N(a+t, t, S(t))\Pi_N(a+t, t, t; S) p_i^0(a) da, \end{cases} \quad (3.106)$$

$$\begin{cases} H_j(t, s; S) = \gamma_j(s)\Pi_N(s, t, s; S) \\ G_j(t; S) = \int_0^\infty \gamma_j(a+t)\Pi_N(a+t, t, t; S) p_N^0(a) da \end{cases} \quad 1 \leq j \leq n. \quad (3.107)$$

com $t \geq 0$, $s \geq 0$ e β_i , Π_i e p_i^0 se anulando, para todo $i = 1, \dots, N$, fora de seus intervalos de definição.

No que segue, os próximos resultados mantêm a mesma sequência das seções anteriores, com suas provas partindo dos Casos 1 e 2, sem notáveis diferenças. Então, veremos apenas o enunciado dos resultados. Primeiro, as propriedades de (3.105) – (3.107):

Proposição 3.24. *Suponha que as condições básicas (3.96) – (3.101) sejam satisfeitas. Então, para qualquer $S \in C(\mathbb{R}_+; \mathbb{R}_+^n)$, temos*

1) as funções K_i , para $i = 1, \dots, N-1$, pertencem a $L^\infty(\mathbb{R}_+)$ e

$$0 \leq K_i(t) \leq \beta_i^+ \quad q.t.p., \quad K_i(t) = 0 \text{ para } t > a_{i\uparrow},$$

2) os núcleos K_N e H_j ($1 \leq j \leq n$) são não-negativos e pertencem a $L^\infty([0, a_{N\uparrow})) \times \mathbb{R}_+$,

3) as funções F_i , para $i = 1, \dots, N-1$, são contínuas em $\mathbb{R}_+$ e

$$0 \leq F_i(t) \leq \beta_i^+ \|p_i^0\|_1, \quad F_i(t) = 0 \text{ para } t > a_{i\uparrow},$$

4) as funções F_N e G_j ($1 \leq j \leq n$) são não-negativas e pertencem a $C(\mathbb{R}_+)$,

5) a função Π_N é contínua em $D_{\Pi_N} = \{a \in [0, a_{N\uparrow}], t \in \mathbb{R}_+, x \in [0, a \wedge t]\}$.

Como solução para (3.104) temos:

Definição 3.5. *A solução para o problema (3.104) é um conjunto de funções $B_i \in C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+^n)$, para $i = 1, \dots, N$ e $S_j \in C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$, para $1 \leq j \leq n$, satisfazendo (3.104).*

3.3.3.1 A Existência de solução

Considere o seguinte processo iterativo:

$$\begin{cases} B_1^{k+1}(t) = F_1(t) + \int_0^t K_1(t-s)B_N^k(s) ds, \\ B_i^{k+1}(t) = F_i(t) + \int_0^t K_i(t-s)B_{i-1}^k(s) ds \quad i = 2, \dots, N-1, \\ S_j^{k+1}(t) = G_j(t; S^k) + \int_0^t H_j(t, t-s; S^k)B_{N-1}^k(s) ds \quad j = 1, \dots, n, \\ B_N^{k+1}(t) = F_N(t; S^{k+1}) + \int_0^t K_N(t, t-s; S^{k+1})B_{N-1}^k(s) ds. \end{cases} \quad (3.108)$$

iniciado por $B_i^0(t) \equiv 0$ e $S_j^0(t) \equiv 0$, para todo $i = 1, \dots, N$, $j = 1, \dots, n$, $t \geq 0$ e $s \geq 0$.

A função distância entre duas iteradas consecutivas no último estágio N é:

$$\xi_N^k(t) = |B_N^k(t) - B_N^{k-1}(t)| + \sum_{j=1}^n |S_j^k(t) - S_j^{k-1}(t)|, \quad \text{para } t \geq 0. \quad (3.109)$$

Teorema 3.25. *Suponha que as condições (3.96) – (3.101) sejam satisfeitas. Então, o sistema (3.104) tem solução única e satisfaz*

$$\begin{cases} 0 \leq B_1(t) \leq \beta_1^+ \|p_1^0\|_1 e^{t\beta_1^+ \|B_N\|_C}, \\ 0 \leq B_i(t) \leq \beta_i^+ \|p_i^0\|_1 e^{t\beta_i^+ \|B_{i-1}\|_C}, \quad i = 2, \dots, N-1, \\ 0 \leq B_N(t) \leq \beta_N^+ \left(\frac{\|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} (e^{t\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} - 1) + \|p_N^0\|_1 \right), \\ 0 \leq S_j(t) \leq \gamma^+ \left(\frac{\|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} (e^{a_{N-1}^+ \beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} - 1) + \|p_N^0\|_1 \right), \\ \text{para todo } j = 1, \dots, n, \end{cases} \quad (3.110)$$

e, para o estágio N , temos

$$\xi_N^{k+1}(t) \leq \mathcal{C}(M)(1+t) \int_0^t \xi_N^k(\sigma) d\sigma, \quad (3.111)$$

em que $M > \frac{\|p_N^0\|_1 \cdot \|p_{N-1}^0\|_1}{\|B_{N-2}\|_C} e^{T\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C}$ e $\mathcal{C}(M)$ depende somente de M .

Teorema 3.26. *Suponha que as condições básicas (3.96) – (3.101) sejam satisfeitas e que as funções p_i definidas em (3.103), onde o conjunto $\{B_1, \dots, B_N, S_1, \dots, S_n\}$ satisfaz (3.104) – (3.107). Então p_i , para $i = 1, \dots, N$, é solução única para (P5) no seguinte*

sentido:

$$\left\{ \begin{array}{l} 1) \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} [p_i(a+h, t+h) - p_i(a, t)] = -\mu_i(a)p_i(a, t) \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i+}] \times \mathbb{R}_+ \\ \quad \text{para } i = 1, \dots, N-1, \\ 2) \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} [p_N(a+h, t+h) - p_N(a, t)] = -\mu_N(a, S_1(t), \dots, S_n(t))p_N(a, t) \\ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{N+}] \times \mathbb{R}_+, \\ 3) p_i(a, t) \text{ é cont nua, para } (a, t) \in [0, a_{i+}] \times [0, \tilde{T}] \text{ e } i = 1, \dots, N, \text{ com } a < t, \\ \quad \text{satisfazendo (P5.III) ou (P5.IV) para } t > 0, \\ 4) p_i(\cdot, 0) = p_i^0(\cdot) \quad q.t.p. \text{ em } (0, a_{i+}) \quad \text{para } i = 1, \dots, N. \end{array} \right. \quad (3.112)$$

Al m disso, para $a \in [0, a_{i+}]$ e $t \in [0, \tilde{T}]$, temos

$$p_i(\cdot, t) \in C([0, T], L^1(0, a_{i+})) \quad \text{e} \quad p_i(a, t) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{i+}] \times \mathbb{R}_+, \quad \text{para } i = 1, \dots, N,$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \|p_1(\cdot, t)\|_1 \leq \beta_N^+ \left(\frac{\|p_{N-1}^0\|_1}{\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} (e^{t\beta_{N-1}^+ \|B_{N-2}\|_C} + t - 1) + t \|p_N^0\|_1 \right) + \|p_1^0\|_1, \\ \|p_i(\cdot, t)\|_1 \leq \frac{\|p_{i-1}^0\|_1}{\|B_{i-2}\|_C} (e^{t\beta_{i-1}^+ \|B_{i-2}\|_C} - 1) + \|p_i^0\|_1, \quad i = 2, \dots, N. \end{array} \right.$$

3.3.3.2 Regularidade

Para a regularidade de (3.103) e (3.104) temos:

Proposi  o 3.27. *Suponha que as condi  es b sicas (3.96) – (3.101) sejam satisfeitas e seja $\{B_1, \dots, B_N, S_1, \dots, S_n\}$ solu  o para (3.104) fornecida pelo Teorema (3.25). Considere, al m disso, que*

$$\begin{array}{l} 1) \beta_i, \text{ para } i = 1, \dots, N-1, \text{   absolutamente cont nua em } [0, a_{i+}], \\ 2) \beta_N \text{   continuamente diferenci vel em } [0, a_{N+}] \times [0, \tilde{T}] \times \mathbb{R}_+^n, \\ 3) \gamma_j, \text{ para } j = 1, \dots, n, \text{   absolutamente cont nua em } [0, a_{N+}], \\ 4) \frac{p_i^0}{\Pi_i} \in L^\infty(0, a_{i+}), \quad \text{para } i = 1, \dots, N-1, \\ 5) \frac{p_N^0}{\Pi_N} \in L^\infty(0, a_{N+}). \end{array} \quad (3.113)$$

Ent o, B_i ($i = 1, \dots, N$) e S_j ($j = 1, \dots, n$) s o continuamente diferenci veis.

Assim, garantimos a diferenciabilidade das equa  es B_i , para todo $i = 1, \dots, N$, e a diferenciabilidade da solu  o $p_i(a, t)$ para o problema (P5).

3.3.4 Caso 4: Um termo logístico inserido na última fase

Neste caso vamos discutir um modelo geral que aborda o mecanismo de dinâmica logística da população. Este mecanismo, segundo Webb (1985), pode ser introduzido quando há um aumento da mortalidade conforme a população aumenta e os efeitos da aglomeração e limitação de recursos tomam conta.

Para isso, no problema (P1) consideramos as $N - 1$ primeiras fases de vida da forma como estão escritas e na última fase, N , introduzimos um termo logístico com uma taxa de mortalidade adicional $\mathcal{M}_N$:

$$\mathcal{M}_N(t, (S_N(t))), \quad t \geq 0,$$

onde $S_N(t) = \int_0^{a_{N\dagger}} \gamma(a)p(a, t) da$ descreve a ocupação do nicho com γ representando os diferentes impactos ecológicos ocasionados por indivíduos de diferentes idades (IANNELLI; MILNER, 2017).

Então, mantendo as mesmas taxas de fertilidades e assumindo como mortalidade para a fase N

$$\mu_N(a, x) = \mu_N^0(a) + \mathcal{M}_N(t, x), \quad \text{para } x \in \mathbb{R}_+,$$

temos o seguinte problema:

$$\left\{ \begin{array}{l} I) \quad p_{it}(a, t) + p_{ia}(a, t) + \mu_i(a)p_i(a, t) = 0, \quad i = 1, \dots, N-1, \\ II) \quad p_{Nt}(a, t) + p_{Na}(a, t) + \mu_N^0(a)p_N(a, t) + \mathcal{M}_N(t, S_N(t))p_N(a, t) = 0, \\ III) \quad p_1(0, t) = \int_0^{a_{N\dagger}} \beta_N(\sigma, S_N(t))p_N(\sigma, t) d\sigma = B_N(t), \\ IV) \quad p_i(0, t) = \int_0^{a_{i-1\dagger}} \beta_{i-1}(\sigma)p_{i-1}(\sigma, t) d\sigma = B_{i-1}(t), \quad i = 2, \dots, N, \\ V) \quad p_i(a, 0) = p_i^0(a), \quad i = 1, \dots, N, \\ VI) \quad S_N(t) = \int_0^{a_{N\dagger}} \gamma(a)p_N(a, t) da, \end{array} \right. \quad (P6)$$

com $a \in [0, a_{N\dagger}]$, $t \in [0, T]$, para $T \geq 0$ e as seguintes condições básicas:

- 1) $\beta_1, \dots, \beta_N, \mu_1, \dots, \mu_{N-1}, \mu_N^0$ satisfazem (3.73) e (3.75) respectivamente;
- 2) $\mathcal{M}_N : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ é uma função contínua, continuamente diferenciável com respeito a segunda variável, a derivada com respeito a esta mesma variável é positiva em $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$ e, além disso, (3.114)
- $$\mathcal{M}_N(t, 0) = 0 \quad t \in \mathbb{R}_+,$$
- $$\lim_{S_N \rightarrow +\infty} \mathcal{M}_N(t, S_N) = +\infty \quad \text{uniformemente com respeito a } t;$$
- 3) γ satisfaz (3.74) para $n = 1$;
- 4) p_i^0 satisfaz (3.76), $i = 1, \dots, N$.

As equações de probabilidade de sobrevivência como sendo:

$$\Pi_i(a) = e^{-\int_0^a \mu_i(\sigma) d\sigma}, \quad a \in [0, a_{i+}], \quad \text{para } i = 1, \dots, N-1,$$

$$\Pi_N(a, t, x; S_N) = e^{-\int_0^x \mu_N(a-\sigma, S_N(t-\sigma)) d\sigma} = e^{-\int_0^x \mu_N^0(a-\sigma) + \mathcal{M}_N(t-\sigma, S_N(t-\sigma)) d\sigma},$$

para $(a, t, x; S_N) \in D_{\Pi_N} = \{a \in [0, a_{N+}], t \in [0, T], x \in [0, a \wedge t]\}$.

A solução para o problema acima, conforme o Caso 2, é a seguinte:

$$p_1(a, t) = \begin{cases} p_1^0(a-t) \frac{\Pi_1(a)}{\Pi_1(a-t)} & \text{se } a \geq t, \\ B_N(t-a) \Pi_1(a) & \text{se } a < t, \end{cases}$$

$$p_i(a, t) = \begin{cases} p_i^0(a-t) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)} & \text{se } a \geq t, \\ B_{i-1}(t-a) \Pi_i(a) & \text{se } a < t, \end{cases} \quad i = 2, \dots, N-1, \quad (3.115)$$

$$p_N(a, t) = \begin{cases} p_N^0(a-t) \Pi_N(a, t, t; S_N) & \text{se } a \geq t, \\ B_{N-1}(t-a) \Pi(a, t, a; S_N) & \text{se } a < t, \end{cases}$$

Com as equações acima, o sistema de equações de renovação é:

$$\begin{cases} B_1(t) = F_1(t) + \int_0^t K_1(t-s) B_N(s) ds, \\ B_i(t) = F_i(t) + \int_0^t K_i(t-s) B_{i-1}(s) ds \quad i = 2, \dots, N-1, \\ B_N(t) = F_N(t; S_N) + \int_0^t K_N(t, t-s; S_N) B_{N-1}(s) ds, \\ S_N(t) = G(t; S_N) + \int_0^t H(t, t-s; S_N) B_{N-1}(s) ds, \end{cases} \quad (3.116)$$

com

$$\begin{cases} K_i(t) = \beta_i(t) \Pi_i(t), \\ F_i(t) = \int_0^\infty \beta_i(a) \frac{\Pi_i(a)}{\Pi_i(a-t)} p_i^0(a-t) da, \quad i = 1, \dots, N-1, \end{cases} \quad (3.117)$$

$$\begin{cases} K_N(t, s; S_N) = \beta_N(s, S_N(t)) \Pi_N(s, t, s; S_N), \\ F_N(t; S_N) = \int_t^\infty \beta_N(a, S_N(t)) \Pi_N(a, t, t; S_N) p_N^0(a-t) da, \end{cases} \quad (3.118)$$

$$\begin{cases} H(t, s; S_N) = \gamma(s) \Pi_N(s, t, s; S_N), \\ G(t; S_N) = \int_t^\infty \gamma(a) \Pi_N(a, t, t; S_N) p_N^0(a-t) da, \end{cases} \quad (3.119)$$

onde todas as funções se anulam fora dos seus respectivos intervalos de definição.

Observemos que este problema é bastante similar ao discutido na Seção 3.3.2; considerando $n = 1$ nas variáveis *tamanho* $S_j(t)$. Sendo assim, sob as afirmações constituídas acima, todas as hipóteses básicas e resultados provados na seção citada valem para esta, temos então o problema logístico (P6) com existência de solução única apresentado determinada regularidade.

3.4 UMA DINÂMICA HOSPEDEIRO-PARASITA

Nesta seção vamos trabalhar com uma extensão do modelo linear (P1) caracterizada pela presença de uma taxa de mortalidade adicional. Para esta dinâmica, sejam duas populações, uma hospedeira e outra parasita cujas fases de vida são respectivamente denotadas por:

- E, T, A como as fases de vida da população hospedeira: Eggs (ovos), Tadpoles (girinos), Adults (adultos), respectivamente;
- e, l, d como as fases da população parasita: eggs (ovos), larvas e adultos, respectivamente;
- o subíndice p se refere às fases de vida da população hospedeira parasitadas.

Consideremos apenas a fase adulta A da população hospedeira, com A_p sendo os adultos parasitados. Temos os seguintes sistemas:

1) *Sistema de equações-parasita:*

$$\begin{aligned} e' &= b_d d - \sigma_e e - \mu_e e, \\ l' &= -\xi_l (A + A_p) l + \sigma_e e - \mu_l l, \\ d' &= \xi_l (A + A_p) l - \mu_d d. \end{aligned} \quad (3.120)$$

com os parâmetros definidos na Tabela 1.

Tabela 1 – Parâmetros do sistema de equações do parasita.

Parâmetro	Descrição
b_d	Taxa de oviposição de adultos.
σ_e	Taxa de eclosão de ovos.
ξ_l	Taxa de infecção das larvas.
μ_e	Taxa de mortalidade natural para a fase de ovo.
μ_l	Taxa de mortalidade natural para a fase larval.
μ_d	Taxa de mortalidade natural para a fase adulta.

Fonte: a autora.

2) *Sistema de equações-hospedeiro:*

$$\begin{aligned} \frac{\partial A}{\partial t} + \frac{\partial A}{\partial a} &= -\mu(a) A - \xi_A A l, \\ \frac{\partial A_p}{\partial t} + \frac{\partial A_p}{\partial a} &= -(\mu(a) + \mu_p(a)) A_p + \xi_A A l. \end{aligned} \quad (3.121)$$

Fazendo $\tilde{A} = A + A_p$ e somando as duas equações do sistema acima obtemos a segunda equação abaixo:

$$\begin{aligned} \frac{\partial A}{\partial t} + \frac{\partial A}{\partial a} &= -\mu(a) A - \xi_A A l, \\ \frac{\partial \tilde{A}}{\partial t} + \frac{\partial \tilde{A}}{\partial a} + \mu(a) \tilde{A} &= -\mu_p(a) \tilde{A} + \mu_p(a) A. \end{aligned} \quad (3.122)$$

A primeira equação pode ser trabalhada fazendo

$$q(a, t) = e^{\xi_A \int_0^t l(s) ds} \frac{A(a, t)}{\Pi(a)},$$

seguindo por integração ao longo de retas características, como vimos antes, onde

$$\Pi(a) = e^{-\int_0^a \mu(\sigma) d\sigma}, \quad \text{com } a \in [0, a_+].$$

Para a segunda equação, assumimos $\mu_p(a)$ uma função não-negativa, pertencente a $L^\infty(0, a_+)$, representando a taxa de mortalidade de indivíduos parasitados e sendo proporcional ao tamanho da população.

Considerando

$$\Phi(a) = e^{-\int_0^a \mu_p(\sigma) d\sigma}, \quad \text{com } a \in [0, a_{\dagger}],$$

como sendo a probabilidade de sobrevivência dos indivíduos parasitados. Podemos também trabalhar a segunda equação por integração ao longo de características, conforme fizemos no modelo não-linear.

Dessa forma, olhemos o seguinte problema com apenas a fase adulta do hospedeiro, caracterizada por indivíduos parasitados (A_p) e não parasitados (A):

$$\left\{ \begin{array}{l} I) \quad A_t(a, t) + A_a(a, t) + \mu(a) A(a, t) = -\xi_A l A(a, t), \\ II) \quad \tilde{A}_t(a, t) + \tilde{A}_a(a, t) + \mu(a) \tilde{A}(a, t) = -\mu_p(a) \tilde{A}(a, t) + \mu_p(a) A(a, t), \\ III) \quad A(0, t) = \int_0^{a_{\dagger}} \beta_A(\sigma) A(\sigma, t) d\sigma = B_A(t), \\ IV) \quad \tilde{A}(0, t) = \int_0^{a_{\dagger}} \beta_{\tilde{A}}(\sigma) \tilde{A}(\sigma, t) d\sigma = B_{\tilde{A}}(t), \\ V) \quad A(a, 0) = A^0(a), \\ VI) \quad \tilde{A}(a, 0) = \tilde{A}^0(a). \end{array} \right. \quad (P7)$$

para $a \in (0, a_{\dagger})$ e $t \in (0, T)$, para $T \geq 0$ e $a_{\dagger}$ a idade máxima para a população adulta A .

As hipóteses básicas sobre $\beta_A, \beta_{\tilde{A}}, \mu, \mu_p, A^0$ e $\tilde{A}^0$, que estão de acordo com a análise prática biológica, são as mesmas trabalhadas no modelo linear, onde os parâmetros com subíndice p possuem as mesmas condições básicas daqueles sem subíndice. De fato,

$$\begin{aligned} \beta_A &\in L^\infty(0, a_{\dagger}), \quad 0 \leq \beta_A(a) \leq \beta_A^+ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{\dagger}], \\ \beta_{\tilde{A}} &\in L^\infty(0, a_{\dagger}), \quad 0 \leq \beta_{\tilde{A}}(a) \leq \beta_{\tilde{A}}^+ \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{\dagger}], \end{aligned} \quad (3.123)$$

$$\begin{aligned} \mu &\in L^1_{loc}([0, a_{\dagger})), \quad \mu(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{\dagger}], \\ \mu_p &\in L^1_{loc}([0, a_{\dagger})), \quad \mu_p(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{\dagger}], \end{aligned} \quad (3.124)$$

$$\begin{aligned} \int_0^{a_{\dagger}} \mu(\sigma) d\sigma &= +\infty, \\ \int_0^{a_{\dagger}} \mu_p(\sigma) d\sigma &= +\infty, \end{aligned} \quad (3.125)$$

$$\begin{aligned} A^0 &\in L^1(0, a_{\dagger}), \quad A^0(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{\dagger}], \\ \tilde{A}^0 &\in L^1(0, a_{\dagger}), \quad \tilde{A}^0(a) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, a_{\dagger}]. \end{aligned} \quad (3.126)$$

Temos que considerar ainda a equação $l(t)$ satisfazendo:

$$l \in L^1(0, T), \quad l(t) \geq 0 \quad q.t.p. \text{ em } [0, T]. \quad (3.127)$$

Assim, aplicando integração ao longo de características, como especificamos acima, o problema (P7) possui o seguinte conjunto solução $\{A, \tilde{A}\}$:

$$A(a, t) = \begin{cases} A^0(a-t) \frac{\Pi(a)}{\Pi(a-t)} e^{-\xi_A \int_0^t l(s) ds} & \text{se } a \geq t, \\ B_A(t-a) \Pi(a) e^{-\xi_A \int_0^a l(s) ds} & \text{se } a < t, \end{cases} \quad (3.128)$$

$$\tilde{A}(a, t) = \begin{cases} \tilde{A}^0(a-t) \frac{\Pi(a)\Phi(a)}{\Pi(a-t)\Phi(a-t)} + \int_0^t \mu_p(a-\sigma) \frac{\Pi(a)\Phi(a)}{\Pi(a-\sigma)\Phi(a-\sigma)} A(a-\sigma, t-\sigma) d\sigma & \text{se } a \geq t, \\ B_{\tilde{A}}(t-a) \Pi(a)\Phi(a) + \int_0^a \mu_p(a-\sigma) \frac{\Pi(a)\Phi(a)}{\Pi(a-\sigma)\Phi(a-\sigma)} A(a-\sigma, t-\sigma) d\sigma & \text{se } a < t, \end{cases}$$

As taxas totais de nascimento B_A e $B_{\tilde{A}}$ são, então, da forma: para $t \leq a_{\dagger}$,

$$B_A(t) = \int_0^t \beta_A(a) \Pi(a) B_A(t-a) e^{-\xi_A \int_0^a l(s) ds} da + \int_t^{a_{\dagger}} \beta_A(a) \frac{\Pi(a)}{\Pi(a-t)} A^0(a-t) e^{-\xi_A \int_0^t l(s) ds} da,$$

$$B_{\tilde{A}}(t) = \int_0^t \beta_{\tilde{A}}(a) \Pi(a) \Phi(a) B_{\tilde{A}}(t-a) da + \int_0^t \int_0^a \beta_{\tilde{A}}(\sigma) \mu_p(a-\sigma) \frac{\Pi(a)\Phi(a)}{\Pi(a-\sigma)\Phi(a-\sigma)} A(a-\sigma, t-\sigma) d\sigma da + \int_t^{a_{\dagger}} \beta_{\tilde{A}}(a) \frac{\Pi(a)\Phi(a)}{\Pi(a-t)\Phi(a-t)} \tilde{A}^0(a-t) da + \int_t^{a_{\dagger}} \int_0^t \beta_{\tilde{A}}(\sigma) \mu_p(a-\sigma) \frac{\Pi(a)\Phi(a)}{\Pi(a-\sigma)\Phi(a-\sigma)} A(a-\sigma, t-\sigma) d\sigma da,$$

para $t > a_{\dagger}$,

$$B_A(t) = \int_0^{a_{\dagger}} \beta_A(a) \Pi(a) B_A(t-a) e^{-\xi_A \int_0^a l(s) ds} da$$

$$B_{\tilde{A}}(t) = \int_0^{a_{\dagger}} \beta_{\tilde{A}}(a) \Pi(a) \Phi(a) B_{\tilde{A}}(t-a) da + \int_0^{a_{\dagger}} \int_0^a \beta_{\tilde{A}}(\sigma) \mu_p(a-\sigma) \frac{\Pi(a)\Phi(a)}{\Pi(a-\sigma)\Phi(a-\sigma)} A(a-\sigma, t-\sigma) d\sigma da.$$

Reescrevendo-as, temos:

$$\begin{cases} B_A(t) = F_A(t) + \int_0^t K_A(\sigma) B_A(t - \sigma) d\sigma, \\ B_{\tilde{A}}(t) = F_{\tilde{A}}(t) + \int_0^t K_{\tilde{A}}(\sigma) B_{\tilde{A}}(t - \sigma) d\sigma, \end{cases} \quad (3.129)$$

$$\begin{aligned} K_A(t) &= \beta_A(t)\Pi(t)e^{-\xi_A \int_0^t l(s) ds}, \\ K_{\tilde{A}}(t) &= \beta_{\tilde{A}}(t)\Pi(t)\Phi(t), \end{aligned} \quad (3.130)$$

$$F_A(t) = \int_t^\infty \beta_A(a) \frac{\Pi(a)}{\Pi(a-t)} A^0(a-t) e^{-\xi_A \int_0^t l(s) ds} da,$$

$$F_{\tilde{A}}(t) = \begin{cases} \int_t^\infty \beta_{\tilde{A}}(a) \frac{\Pi(a)\Phi(a)}{\Pi(a-t)\Phi(a-t)} \tilde{A}^0(a-t) da + \\ \int_0^t \int_0^a \beta_{\tilde{A}}(\sigma) \mu_p(a-\sigma) \frac{\Pi(a)\Phi(a)}{\Pi(a-\sigma)\Phi(a-\sigma)} A(a-\sigma, t-\sigma) d\sigma da + \\ \int_t^\infty \int_0^t \beta_{\tilde{A}}(\sigma) \mu_p(a-\sigma) \frac{\Pi(a)\Phi(a)}{\Pi(a-\sigma)\Phi(a-\sigma)} A(a-\sigma, t-\sigma) d\sigma da, \\ \text{para } t \leq a_+, \\ \\ \int_0^\infty \int_0^a \beta_{\tilde{A}}(\sigma) \mu_p(a-\sigma) \frac{\Pi(a)\Phi(a)}{\Pi(a-\sigma)\Phi(a-\sigma)} A(a-\sigma, t-\sigma) d\sigma da, \\ \text{para } t > a_+. \end{cases} \quad (3.131)$$

onde todas as funções definidas no intervalo $[0, a_+]$ se anulam fora dele.

Nossas hipóteses permitem-nos observar que as funções K_A e $K_{\tilde{A}}$ pertencem a $L^\infty(\mathbb{R}_+)$, as funções F_A e $F_{\tilde{A}}$ para $t \leq a_+$ são contínuas em $\mathbb{R}_+$, conforme a Proposição 3.1 trabalhada anteriormente no modelo linear, e no infinito, para $t > a_+$, temos

$$F_{\tilde{A}}(t) = \int_0^\infty \int_0^a \beta_{\tilde{A}}(\sigma) \mu_p(a-\sigma) \frac{\Pi(a)\Phi(a)}{\Pi(a-\sigma)\Phi(a-\sigma)} A(a-\sigma, t-\sigma) d\sigma da \geq 0.$$

Ou seja, K_A , $K_{\tilde{A}}$, F_A e $F_{\tilde{A}}$ possuem as mesmas propriedades de K_i e F_i em (3.10) nas equações de renovação (3.9). Assim, pelo Teorema da Existência 3.2, as equações (3.129) têm solução única no sentido da Definição 3.1 satisfazendo

$$0 \leq B_A(t) \leq \beta_A^+ \|A^0\|_1 \quad \text{e} \quad 0 \leq B_{\tilde{A}}(t) \leq \beta_{\tilde{A}}^+ \|\tilde{A}^0\|_1.$$

Dessa forma, o conjunto $A, \tilde{A}$ é solução única para o problema (P7), com A e $\tilde{A}$ em $C([0, T], L^1(0, a_+))$, não-negativas e satisfazendo os itens de (P7). Além disso, conforme o Corolário 3.4, essas densidades etárias também satisfazem:

$$\frac{A(\cdot, t)}{\Pi(\cdot)} \in L^\infty(0, a_+) \quad \forall t \geq 0 \Rightarrow \mu_A(\cdot) A(\cdot, t) \in L^1(0, a_+), \quad \forall t \geq 0;$$

$$\frac{\tilde{A}(\cdot, t)}{\Pi(\cdot)} \in L^\infty(0, a_+) \quad \forall t \geq 0 \Rightarrow \mu_{\tilde{A}}(\cdot) \tilde{A}(\cdot, t) \in L^1(0, a_+), \quad \forall t \geq 0.$$

O mesmo para as densidades iniciais A^0 e $\tilde{A}^0$.

Quanto à regularidade da solução de (P7), observando a Proposição 3.6 também referente à Seção 3.1 e supondo condições similares às afirmações (3.123) – (3.126), às densidades etárias acima e à continuidade absoluta de β_A , $\beta_{\tilde{A}}$, A^0 e $\tilde{A}^0$, obtemos necessariamente a diferenciabilidade das funções F_A e $F_{\tilde{A}}$, atentando-se ao fato de que agora

$$K'_A(t) = [\beta'_A(t)\Pi(t) - \beta_A(t)\mu(t)\Pi(t) - \xi_A\beta_A(t)\Pi(t)l(t)]e^{-\xi_A \int_0^t l(s) ds}$$

$$K'_{\tilde{A}}(t) = [\beta'_{\tilde{A}}(t)\Pi(t) - \beta_{\tilde{A}}(t)\mu(t)\Pi(t) - \beta_{\tilde{A}}(t)\mu_p(t)\Phi(t)]\Phi(t).$$

Assim, como consequência, as equações B_A e $B_{\tilde{A}}$ em (3.129) são continuamente diferenciáveis e, então, o conjunto solução $\{A(a, t), \tilde{A}(a, t)\}$ para (P7) obtém sua diferenciabilidade contínua em quase todo ponto do seu domínio, como desejamos.

4 MÉTODO NUMÉRICO PARA AS MODELAGENS POPULACIONAIS E UMA APLICAÇÃO À POPULAÇÃO DE *Rana temporaria*

Com toda a teoria vista no capítulo anterior, neste vamos trabalhar com a elaboração de um método numérico para a resolução de alguns dos modelos apresentados. São três modelos: o primeiro e o segundo dizem respeito a uma dinâmica linear, similar à Seção (3.1), de uma população anura de *Rana temporaria* escolhida, em que, primeiro, todas as taxas vitais são consideradas constantes e, depois, trabalhamos com a periodicidade da taxa de fertilidade da última fase de vida desta população, conforme (3.3.1). Já para o último modelo, trabalhamos uma dinâmica não-linear logística, também na última fase de vida da mesma população, como caracterização do problema presente na Seção (3.3.4).

4.1 MÉTODO NUMÉRICO PARA AS MODELAGENS POPULACIONAIS

Olhemos para o modelo (P1), existem alguns métodos numéricos naturais baseados em discretizações de diferenças finitas da derivada direcional

$$D = \frac{\partial}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial a}$$

acoplada com uma discretização da condição de contorno em (P1, II e III) para obtermos uma solução numérica do problema por meio de quadratura. Seguindo a mesma metodologia de integração por retas características, vamos escrever um método para obtermos soluções aproximadas para problemas cujo modelo seja (P1).

Com base em Anița, Arnăutu e Capasso (2011) e Iannelli e Milner (2017), vamos introduzir algumas notações e observações: considere, para cada fase de vida $i = 1, \dots, N$ da população, $T_i^* > 0$ o tempo final para a solução aproximada, $N_i^* > 0$ o número de passos no tempo t e $M_i > 0$ o número de passos na idade a . Vamos discretizar o tempo e a idade com o mesmo parâmetro, então consideremos h_i este parâmetro de discretização, para cada fase, e façamos

$$M_i = 1 + \frac{a_i^\dagger}{h_i}, \quad N_i^* = 1 + \frac{T_i^*}{h_i}.$$

Para quaisquer inteiros $m, n \geq 0$ temos

$$a_m = (m - 1).h_i \quad \text{para} \quad m = 1, 2, \dots, M_i \quad \text{e} \quad t^n = (n - 1).h_i \quad \text{para} \quad n = 1, 2, \dots, N_i^*.$$

Quaisquer funções de a e t vamos escrevê-las da forma:

$$f_m = f(a_m) \quad \text{e} \quad g_m^n(a_m, t^n).$$

Assim, a derivada direcional de p_i tem a seguinte aproximação:

$$Dp_i(a_m, t^n) = \lim_{h_i \rightarrow 0^+} \frac{p_i(a_m + h_i, t^n + h_i) - p_i(a_m, t^n)}{h_i} \approx \frac{p_{i,m+1}^{n+1} - p_{i,m}^n}{h_i} \quad (4.1)$$

onde $p_i(0, t^n) = h_i \sum_{m=1}^M w_{im} \beta_{im} p_{i,m}^n$ obedece a *fórmula de quadratura*, com w_i sendo os pesos que definem a fórmula e determinam sua ordem de aproximação. Como fórmula de quadratura, utilizaremos a *regra dos trapézios composta* para obtermos uma aproximação da integral de $p_i(0, t^n)$.

Com o intuito de limitar a taxa de mortalidade μ_i , devido à condição (3.3), faremos a seguinte consideração a respeito da taxa de natalidade β_i em cada fase i de vida:

assuma que existe um $a_i^* < a_{i+}$ tal que $\beta_i(a) = 0 \quad \forall a > a_i^*$ e todo $i = 1, \dots, N$.

Ou seja, somente o intervalo etário $[0, a_i^*]$ é responsável pelo processo de renovação da população, podendo desconsiderar os indivíduos mais velhos. Assim, em cada intervalo etário $[0, a_i^*]$ podemos assumir μ_i limitado.

A partir da equação (P1, I), temos

$$Dp_i(a_m, t^n) = -\mu_{i,m} p_i(a_m, t^n).$$

Podemos encontrar uma aproximação da equação acima usando (4.1) da forma

$$Dp_i(a_m, t^n) \approx \frac{p_{i,m}^n - p_{i,m-1}^{n-1}}{h_i},$$

obtida substituindo $h_i \rightarrow 0^+$ por $h_i \rightarrow 0^-$ em (4.1), para substituir as derivadas por um quociente de diferença finita regressivo (IER - método Implicit Euler-Riemman) e substituir a solução p_i por uma aproximação u_i . Para calcular a aproximação dos nascimentos $p_{i0}^{n+1}(0, t^{n+1})$ no tempo t^{n+1} , por exemplo, trocamos p_{i0}^{n+1} por p_{i0}^n e então aproximamos as integrais em (P1, II e III) pela soma de Riemann das quadraturas como foi escrito antes.

Assim, sendo u_i aproximação de p_i , para cada fase de vida i , e $M_i^* = 1 + \frac{a_i^*}{h_i}$, temos o sistema:

$$\left\{ \begin{array}{ll} I) \frac{u_{im}^n - u_{im-1}^{n-1}}{h_i} = -\mu_{im} u_{im}^n, & 1 \leq m \leq M_i^*, \quad 1 \leq n \leq N_i^*, \\ & i = 1, \dots, N, \\ II) u_{10}^n = h_N \sum_{m=1}^{M_N^*} \beta_{Nm} u_{Nm}^n, & 1 \leq n \leq N_N^*, \\ III) u_{i0}^n = h_{i-1} \sum_{m=1}^{M_{i-1}^*} \beta_{i-1m} u_{i-1m}^n, & 1 \leq n \leq N_i^*, \quad i = 2, \dots, N, \\ IV) u_m^0 = p_i^0(a_m), & 1 \leq m \leq M_i^*, \quad i = 1, \dots, N, \end{array} \right. \quad (P8)$$

onde podemos desconsiderar os valores de u_{im}^n para todo $m > M_i^*$, com isso todos os termos nas somas (P8, II e III) desaparecem para $m > M_i^*$.

Resolvendo a equação (P8, I) explicitamente para u_{im}^n , temos:

$$u_{im}^n = \frac{1}{(1 + h_i \cdot \mu_{im})} u_{im-1}^{n-1}, \quad 1 \leq m \leq M_i^*, \quad 1 \leq n \leq N_i^*, \quad i = 1, \dots, N. \quad (4.2)$$

Esta equação é a solução numérica explícita aproximada à do sistema original, vamos escrever programas para obter a solução numérica dos modelos quando aplicados a dados de fertilidade, mortalidade e ciclo reprodutivo da população de *R. temporaria* obtidos na literatura. Para isso, primeiro vamos ver uma síntese sobre as características de vida desta espécie e sobre duas doenças infecciosas que estão cada vez mais diminuindo o número de populações anfíbias no Brasil e no mundo.

4.2 A POPULAÇÃO DE *Rana temporaria*

A *Rana temporaria* é uma espécie de anfíbio anuro com classificação taxonômica, segundo Linnaeus (1758), como sendo

Reino: *Animalia*

Filo: *Chordata*

Classe: *Amphibia*

Ordem: *Anura*

Família: *Ranidae*

Gênero: *Rana*

Espécie: *Rana temporaria*.

Esta espécie é comum em quase toda Europa e noroeste da Ásia, resistente a climas frios, pode ser encontrada em qualquer habitat úmido que esteja em sua área (lagos, lagoas, rios e riachos) e, em biomas terrestres, encontrada em taigas, florestas e montanhas. A *R. temporaria* ou *Common frogs* se distingue dos outros sapos de aparência semelhante por sua pele lisa e úmida, pernas traseiras ligeiramente mais longas, cabeça e formato do corpo mais angulares. As fêmeas são geralmente mais amareladas e podem ter manchas vermelhas nas laterais, os machos desenvolvem manchas azuis nas costas e garganta durante a época de reprodução. Na maioria das vezes, as fêmeas tendem a ser maiores do que os machos. Os adultos têm aproximadamente 7,5 – 9 cm de comprimento e pesam em média 22,7 g (FHT, 2021; RAMOS, 2001).

A hibernação ocorre de agosto/novembro a fevereiro/início de junho, dependendo da latitude e altitude. A reprodução ocorre de março a final de junho, geralmente no início da primavera, quando acontece a desova e a fertilização externa desses ovos na água: o macho sobe nas costas da fêmea e agarra seu corpo com as patas dianteiras, ele libera seu esperma enquanto ela põe seus ovos e permanecem assim até que a postura dos ovos e sua fertilização estejam completas, iniciando assim uma fase embrionária. Alguns dias após o período de reprodução, os ovos eclodem e formam girinos, que correspondem ao estágio larval dos sapos, estes se alimentam principalmente de detritos, algas e plantas superiores. Iniciada a metamorfose, esses girinos começam a criar pernas - as traseiras são as primeiras a crescerem - sua cauda é absorvida pelo corpo, perdem as guelras, desenvolvem os pulmões e a estrutura do sistema digestivo, do coração e do esqueleto também muda. Com o fim da metamorfose, os juvenis agora recém metamorfoseados, migram para o bioma terrestres passam a se alimentar de microartrópodes, se desenvolvem, alcançam a maturidade sexual no máximo aos 3 anos, em ambos os sexos, retornam à água onde originalmente se metamorfosearam para se reproduzirem e dar início a mais um ciclo de vida. Os sapos chegam a fase adulta vivendo em média de 6 a 8 anos (AMPHIBIAWEB, 2020; RAMOS, 2001).

A *R. temporaria* no geral não se encontra ameaçada. No entanto, as populações podem ser muito instáveis e vulneráveis às influências humanas e merecem atenção especial. Algumas áreas altamente transformadas pelas pessoas, com a destruição dos viveiros de reprodução e habitats terrestres, a urbanização, a poluição da água, ar e solo, fazem com que o número populacional da espécie diminua. Em alguns países da Europa Ocidental (Grã-Bretanha, partes da Alemanha, Suíça etc), o número diminuiu drasticamente devido

à destruição industrial e poluição dos habitats (especialmente lagos e pântanos). Economicamente a *R. temporaria* é de grande importância para o ser humano, ajuda a controlar as populações de mosquitos e insetos que prejudicam as plantações, são importantes quando se trata de ensino e pesquisa científica e os ecologistas monitoram essas populações à medida que refletem a saúde do ecossistema como um todo (AMPHIBIAWEB, 2020; RAMOS, 2001).

Em todo o mundo, espécies de anfíbios estão sofrendo graves declínios populacionais. Além dos fatores ambientais, as doenças infecciosas nos anfíbios já foram e são responsáveis por declínios e extinções de populações naturais em todos os continentes. Dentre as doenças presentes, as duas mais notáveis que apresentam o maior impacto nesse grupo são a quitridiomicose e a ranavirose (RUGGERI et al., 2021):

- A **quitridiomicose** é causada por duas espécies de fungos, o *Batrachochytrium dendrobatidis* (*Bd*), descoberto em 1998, e o *B. salamandrivorans* (*Bsal*), descoberto em 2013. Ela ataca a pele dos anfíbios e acaba interferindo em seu batimento cardíaco, sua transmissão se dá pela água ou o contato direto entre os animais. É provável que ambas espécies tenham se originado na Ásia e sua disseminação foi facilitada pelos humanos com o comércio mundial da carne de rã. Foi relatado que a quitridiomicose contribuiu para o declínio de pelo menos 501 espécies de anfíbios ao redor do mundo, sendo que 18% destas (90 espécies) estão extintas ou presumivelmente extintas, com os maiores declínios acontecendo na Mesoamérica, América do Sul e Austrália. Isso representa a maior perda documentada de biodiversidade atribuível a um patógeno (SCHEELE et al., 2019). No Brasil, há fortes evidências de que a quitridiomicose causou a maioria dos declínios históricos de anfíbios observados no país. Durante o período em que houve o pico de declínio aqui, de 1979 a 1987, foi detectado um aumento não proporcional de girinos infectados com *Bd*, coincidindo amplamente com o que foi observado em outras regiões tropicais da América Central e Austrália (CARVALHO; BECKER; TOLEDO, 2017). Até o momento, foi detectado *Bd* em mais de 100 espécies de anuros no Brasil, principalmente na porção sul da Mata Atlântica, havendo relatos da presença também em anfíbios de algumas regiões pouco exploradas como norte da Mata Atlântica, Amazônia (em um anuro capturado em estado selvagem), Bahia, Pernambuco, Pará e Minas Gerais (VALENCIA-AGUILAR et al., 2015). Além da linhagem do fungo *Bd* citado, os pesquisadores Schloegel et

al. (2012) descobriram que a Mata Atlântica possui uma linhagem brasileira desse fungo, denominada de Bd-Brazil, e outra linhagem híbrida entre a do próprio fungo Bd-GPL e a Bd-Brazil, chamada Bd-Hybrid. Eles acreditam que a linhagem brasileira se originou e permaneceu no Brasil e com a chegada ao país da linhagem Bd-GPL, as duas se hibridizaram.

- A **ranavirose** é uma doença infecciosa causada pelos vírus do gênero *Ranavirus* que estão associados à morte de anfíbios, peixes e répteis. É de rápida disseminação e alta letalidade, cujos sinais em anfíbios consistem em lesões na pele, hemorragia interna, eritema e comportamento anormal do animal, como natação errática e perda flutuabilidade (RUGGERI et al., 2021). No Brasil, o ranavirus só foi relatado em girinos de espécies nativas e da espécie rã-touro americana ou *American bullfrog* (*Lithobates catesbeianus*), encontradas em fazendas de cativeiro. A disseminação desse patógeno por diferentes regiões do mundo pode ser devida ao comércio de anfíbios vivos, tais como a rã-touro americana que pode ser infectada com ranavirus, não apresentar sintomas da doença e agir como um vetor para a disseminação do vírus. Esta é uma espécie muito cultivada para o consumo humano e o Brasil é um grande produtor desta (RUGGERI et al., 2019).

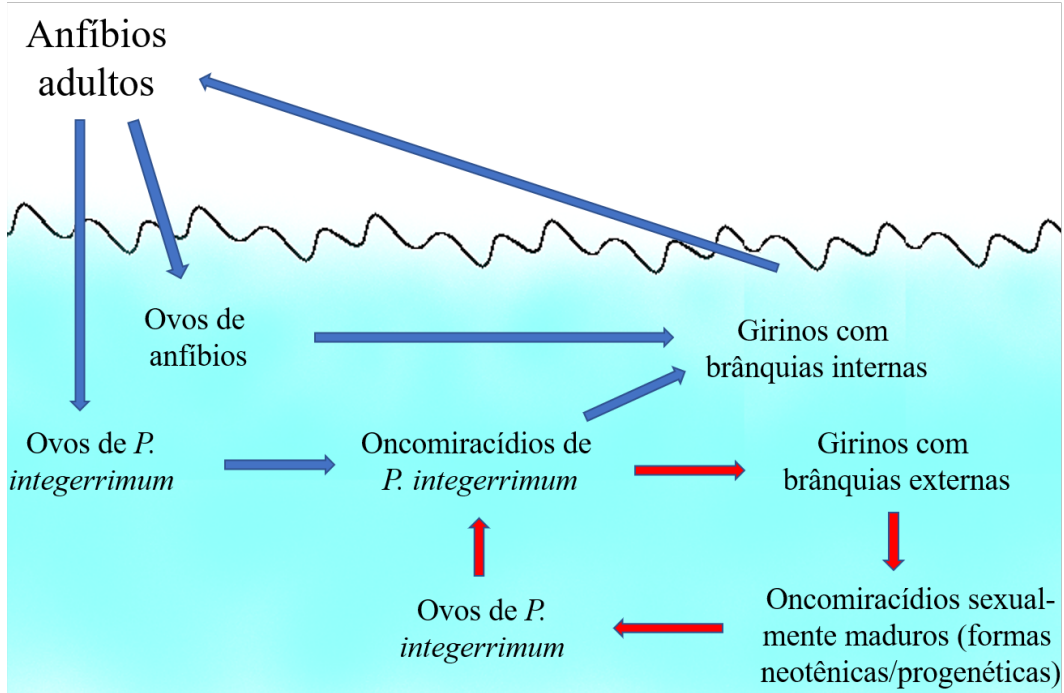
Quanto à *R. temporaria*, esta espécie tem um parasita próprio, um platelminto da classe *Trematoda* (vermes) conhecido como *Polystoma integerrimum*. Este parasita habita a bexiga do anfíbio adulto, seu hospedeiro, onde se alimentam de células descamadas, sangue e muco. O intrigante deste parasita é que ele tem seu ciclo de vida devidamente sincronizado com o do hospedeiro e em alguns momentos ele até acelera seu desenvolvimento para conseguir contribuir com a manutenção da espécie (DRAGO; NUNEZ, 2017). O ciclo de vida do *P. integerrimum* inicia quando a estação reprodutiva dos anfíbios se aproxima e os hormônios que aparecem na bexiga desses anfíbios induzem os parasitas, ali presentes, a se reproduzirem. Então os parasitas depositam seus ovos na bexiga urinária dos anfíbios que os eliminam para o exterior quando vão ao meio aquático se reproduzirem. Os ovos dos parasitas são eliminados dias após o início da desova dos anfíbios, pois assim estes ovos demoram um tempo a mais que os do hospedeiro para eclodir de modo que os vermes larvais dos parasitas, também conhecido como oncomiracídeos, quando surgem, encontram os girinos já em um estágio ativo de suas vidas (DRAGO; NUNEZ, 2017; SAVAGE, 1962).

Os oncomiracídeos nadam rapidamente até os girinos e entram na câmara branquial destes. Uma vez lá, fixam-se as brânquias e vão se desenvolver de duas maneiras, dependendo do estágio em que se encontram os girinos. Se os girinos já perderam suas brânquias externas e adquiriram as internas, o desenvolvimento dos oncomiracídeos segue normalmente, quando os girinos avançam na metamorfose, perdendo as brânquias internas e se tornando um adulto jovem, os vermes passam para fora da câmara branquial e migram até a bexiga urinária do hospedeiro, que a essa altura já se desenvolveu. Estando lá, a maturidade sexual do parasita é atingida dentro de três anos, conforme a do hospedeiro (DRAGO; NUNEZ, 2017; SAVAGE, 1962). Caso os oncomiracídeos entrem em contato com um girino mais novo que ainda possui as brânquias externas, ocorre um desenvolvimento não natural bem acelerado dessas larvas oncomiracídias, de forma que as mudanças são perceptíveis em poucas horas, e antes que os girinos finalizem sua metamorfose, essas larvas se tornam jovens adultos menores e estruturalmente diferente dos normais, amadurecem sexualmente e produzem um único ovo viável (segundo Drago e Núñez (2017)) ou alguns ovos viáveis (segundo Savage (1962)) que são passados da câmara branquial para a água e eclodem após algumas semanas em novas larvas oncomiracídias que entram no girino, agora com brânquias internas já desenvolvidas, e continuam seu desenvolvimento junto com as demais larvas, migrando para a bexiga, alcançando a maturidade sexual e iniciando o ciclo novamente (DRAGO; NUNEZ, 2017; SAVAGE, 1962).

Esse desenvolvimento acelerado é considerado um desenvolvimento neotênico para Savage (1962) e progenético para Drago e Núñez (2017, p. 77), pois segundo essas as autoras, “Lefebvre e Poulin (2005) e Bakke et al. (2007) consideram que o termo mais adequado é progênese, uma vez que esse processo implica uma aceleração do ciclo de vida para permitir que o indivíduo se reproduza como jovem ou larva. Já a neotenia é a retenção de caracteres larvais após o estágio de desenvolvimento normal. Os indivíduos neotênicos/-progenéticos morrem após a desova e são expelidos do girino (SAVAGE, 1962). O ciclo de vida do *P. integerrimum* com as duas formas de desenvolvimento está caracterizado na Figura 1.

Por Tinsley (1993), não há evidências de que os níveis de infecção pelo parasita *P. integerrimum* induza mortalidade na *R. temporaria*. Mesmo assim, o estudo e a modelagem dessa relação hospedeiro-parasita serve como uma experiência inicial para a modelagem de outras relações hospedeiro-parasitas que causem prejuízo à espécie hospedeira.

Figura 1 – Ciclo de vida do *Polystoma integerrimum*. Setas azuis indicam o ciclo de vida de desenvolvimento normal e setas vermelhas indicam o ciclo de desenvolvimento progenético/neotênico.



Fonte: A autora (com base em Drago e Núñez (2017)).

4.3 MODELO 1: DINÂMICA LINEAR COM TAXAS VITAIS CONSTANTES

Neste primeiro sistema, vamos trabalhar com uma dinâmica populacional em que simularemos um modelo da população de *R. temporaria* com quatro estágios de vida todos lineares, conforme (P1). Assumamos um modelo com todas as taxas vitais constantes cujos valores estão na Tabela 2. Temos o seguinte sistema-hospedeiro:

$$\left\{ \begin{array}{ll} I) & p_{it}(a, t) + p_{ia}(a, t) + \mu_i(a)p_i(a, t) = 0 \quad i = 1, 2, 3, 4; \\ II) & p_1(0, t) = \int_0^{a_4^\dagger} \beta_4(\sigma)p_4(\sigma, t) d\sigma = B_4(t); \\ III) & p_i(0, t) = \int_0^{a_{i-1}^\dagger} \beta_{i-1}(\sigma)p_{i-1}(\sigma, t) d\sigma = B_{i-1}(t) \quad i = 2, 3, 4; \\ IV) & p_i(a, 0) = p_i^0(a) \quad i = 1, 2, 3, 4; \end{array} \right. \quad (P9)$$

Com as notações e considerações anteriores, sendo u_{im}^n aproximação de p_{im}^n para $i =$

1, 2, 3, 4, temos o seguinte sistema aproximado:

$$\left\{ \begin{array}{ll} I) & \frac{u_{im}^n - u_{im-1}^{n-1}}{h_i} = -\mu_{im} u_{im}^n, \quad 1 \leq m \leq M_i^*, \quad 1 \leq n \leq N_i^*, \\ & i = 1, 2, 3, 4; \\ II) & u_{10}^n = h_4 \sum_{m=1}^{M_4^*} \beta_{4m} u_{4m}^n, \quad 1 \leq n \leq N_4^*; \\ III) & u_{i0}^n = h_{i-1} \sum_{m=1}^{M_{i-1}^*} \beta_{i-1m} u_{i-1m}^n, \quad 1 \leq n \leq N_i^*, \quad i = 2, 3, 4; \\ IV) & u_{im}^0 = p_i^0(a_m), \quad 1 \leq m \leq M_i^*, \quad i = 1, 2, 3, 4. \end{array} \right. \quad (P10)$$

Agora, consideremos os seguintes dados retirados de alguns estudos sobre *R. temporaria*:

Tabela 2 – Dados referentes a *Rana temporaria* com suas respectivas referências.

Dados	Valor	Fonte
População inicial	10 fêmeas e 10 machos	-
Altitude da região	550-600 m	-
Longevidade média	8 anos em ambos	2
Média de ovos depositados por fêmea	621 ovos por desova	1
Tempo de oviposição	4-8 dias	6
Duração da fase de ovo	11-21 dias	4
Duração da fase larval	63-112 dias	4
Maturação sexual	3 anos	2
Mortalidade nas fases pré-metamórficas	99% a.a.	5
Taxa de sobrevivência na fase adulta	80% a.a.	3

Fonte: (-) A autora; (1) Beattie (1977, Tabela 20); (2) Miaud & Elmberg (1999, Tabela 1); (3) Miaud & Elmberg (1999, p. 65); (4) Miaud & Elmberg (1999, p. 68); (5) Savage (1950, p. 33-34) e (6) Tinsley (1983, p. 167.)

A ideia partindo dos dados na tabela acima é: consideremos um determinado grupo de *R. temporaria* com 10 fêmeas e 10 machos vivendo em uma região com altitude em torno de 550-600 m que iniciado o ciclo de reprodução, com o fim do período de desova, estimado aqui em 8 dias, fazemos um coorte l_0 e estudamos a distribuição da nova população descendente ao longo da idade e tempo. A referência em (1) na Tabela 2 nos permite considerarmos que cada fêmea deposita em média 621 ovos por desova, sendo uma por dia, assim a população gerada pelas 10 fêmeas é $10 \cdot 621 \cdot 8 = 49680$ ovos (número de ovos depositados pelas fêmeas durante os 8 dias de desova), os quais permanecem nesta fase em média 20 dias e na próxima fase, a larval, em média, vamos considerar, 90 dias. Essas duas fases passam por uma mortalidade de 99% a.a.. A maior parte dessa população,

em ambos os sexos, alcança sua maturidade sexual aos 3 anos e a partir desta vivem mais 5 anos, alcançando em sua fase final adulta uma taxa de sobrevivência de 80% *a.a.*. Como estamos inicialmente considerando as taxas vitais constantes, assumimos as taxas de mortalidades de todas as fases de vida conforme Iannelli e Milner (2017): $\mu_i = -\frac{\ln(1 - q_i)}{\Delta a_i}$, em que, o parâmetro q_i satisfaz $0 < q_i \leq 1$, corresponde à probabilidade de morte da população em cada fase de vida i e, então, temos $1 - q_i$ como sendo a probabilidade de sobrevivência da população também em cada i . As condições iniciais para os estágios de vida foram adaptadas de Anița, Arnăutu e Capasso (2011) os quais utilizaram a equação $p^0(a) = e^{(-a^2/2)}$ em seu problemas.

Com o total de 49680 ovos gerados, supondo algumas perdas desses ovos por condições ambientais ou não fecundidade, consideremos a população então iniciando de $l_0 = 40000$ ovos. As fases em que essa população foi dividida, para nosso estudo, foram:

- **Fase 1:** ovo (a partir do fim da oviposição até a eclosão dos ovos);
- **Fase 2:** larva (a partir da eclosão dos ovos até a metamorfose completa);
- **Fase 3:** jovens adultos (do fim da metamorfose até a maturação sexual) e
- **Fase 4:** adultos (da maturação sexual até o fim da vida).

Com isso, temos os dados abaixo utilizados na elaboração do algoritmo correspondente ao problema:

$$\begin{aligned} a_{1\uparrow} &= 20 \text{ dias}; & a_{2\uparrow} &= 3 \text{ meses}; & a_{3\uparrow} &= 3 \text{ anos}; & a_{4\uparrow} &= 5 \text{ anos}; \\ \beta_1 &= 0; & \beta_2 &= 0; & \beta_3 &= 0; & \beta_4 &= 4968; \\ h_1 &= 0.2; & h_2 &= 0.03; & h_3 &= 0.03; & h_4 &= 0.05. \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \mu_1 &= -\log(1 - 0.99)/365; & \mu_2 &= -\log(1 - 0.99)/365; \\ \mu_3 &= -\log(1 - 0.6)/365; & \mu_4 &= -\log(1 - 0.2)/365; \\ p_1^0(a) &= l_0 e^{(-0.005a^2)}; & p_2^0(a) &= p_1^0(a_{1\uparrow}) e^{(-0.05a^2)}; \\ p_3^0(a) &= p_2^0(a_{2\uparrow}) e^{(-0.5a^2)}; & p_4^0(a) &= p_3^0(a_{3\uparrow}) e^{(-0.5a^2)}. \end{aligned}$$

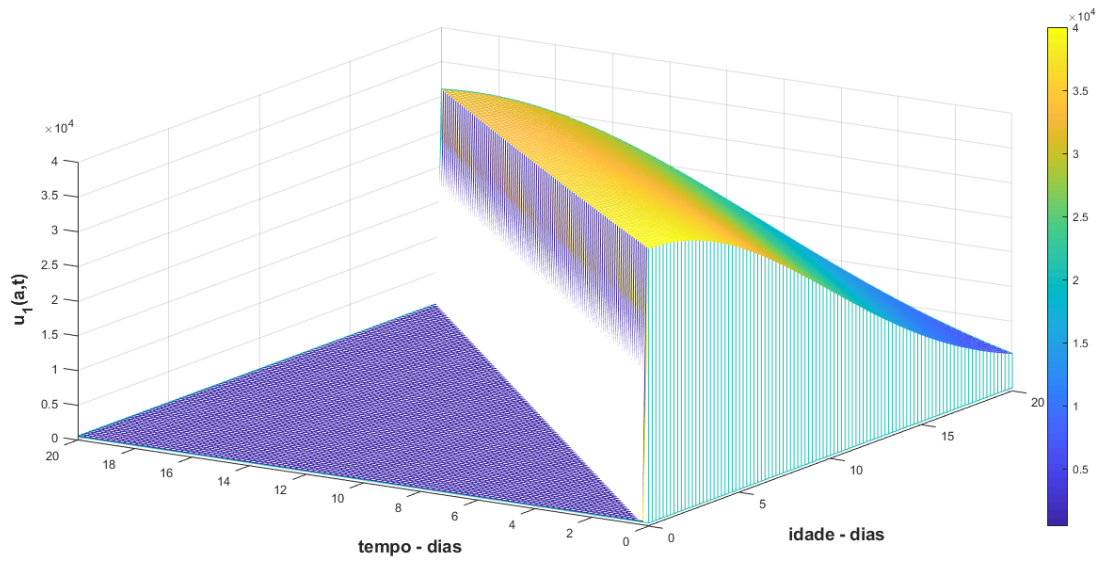
Para μ_3 , como nenhum dado específico foi obtido a respeito da sobrevivência da população durante a fase 3 de jovens adultos, consideramos a média das taxas de sobrevivência das outras fases. No software MATLAB escrevemos o programa corresponde ao sistema (P10) utilizando os dados da Tabela 2 acima. Ver *code1.m* em Apêndice A.1.

4.3.1 Resultado

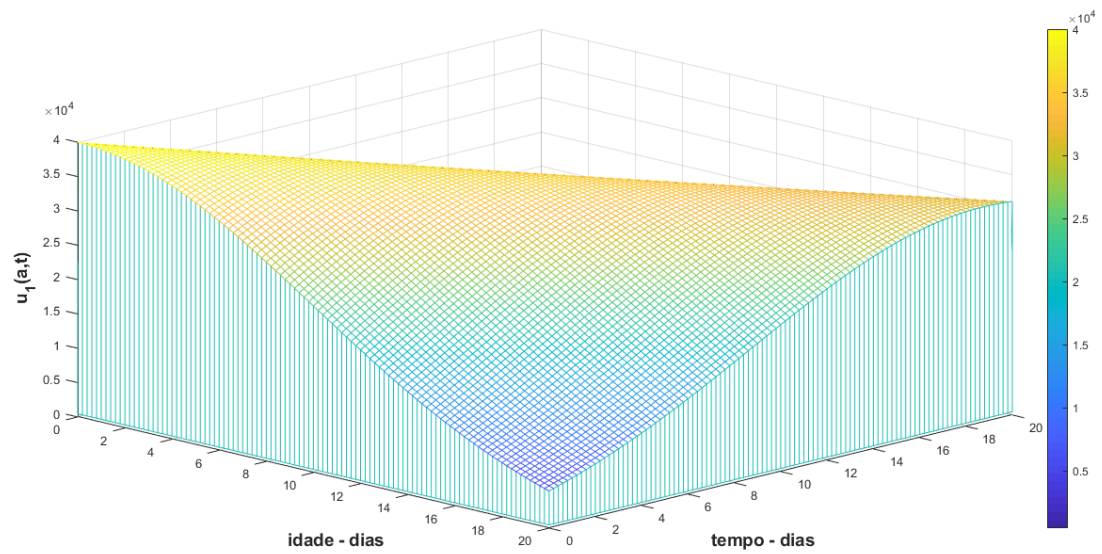
Os gráficos obtidos para a distribuição da população considerada ao longo da idade e do tempo conforme cada fase de vida estão a seguir:

Figura 2 – Distribuição populacional da fase embrionária com respeito ao tempo e idade.

(a)



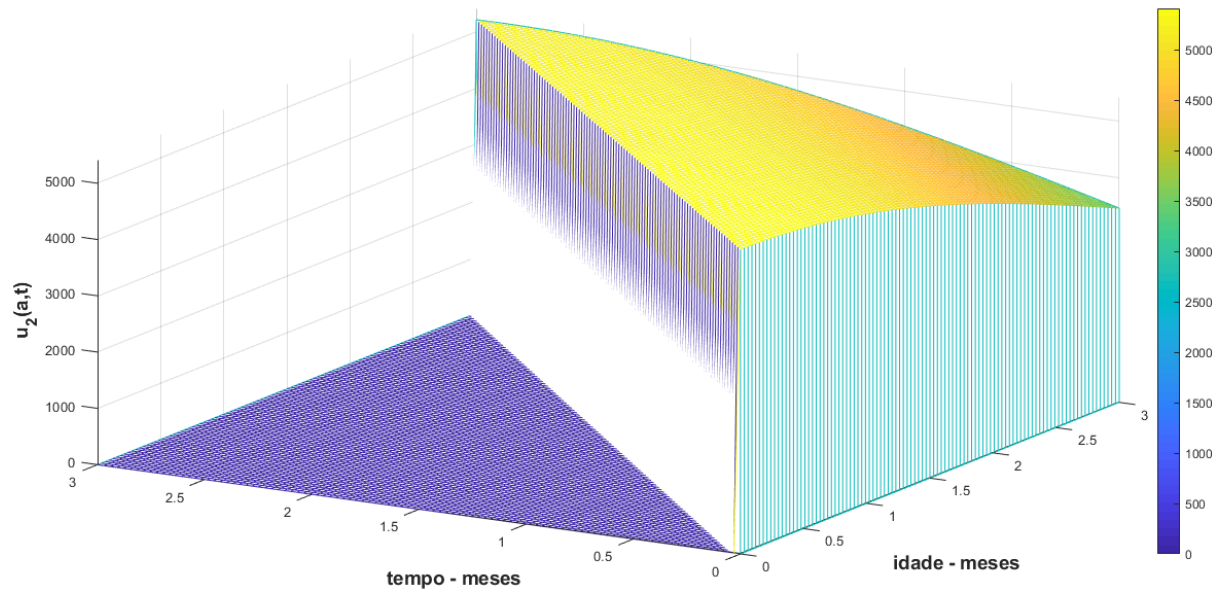
(b) Rotação.



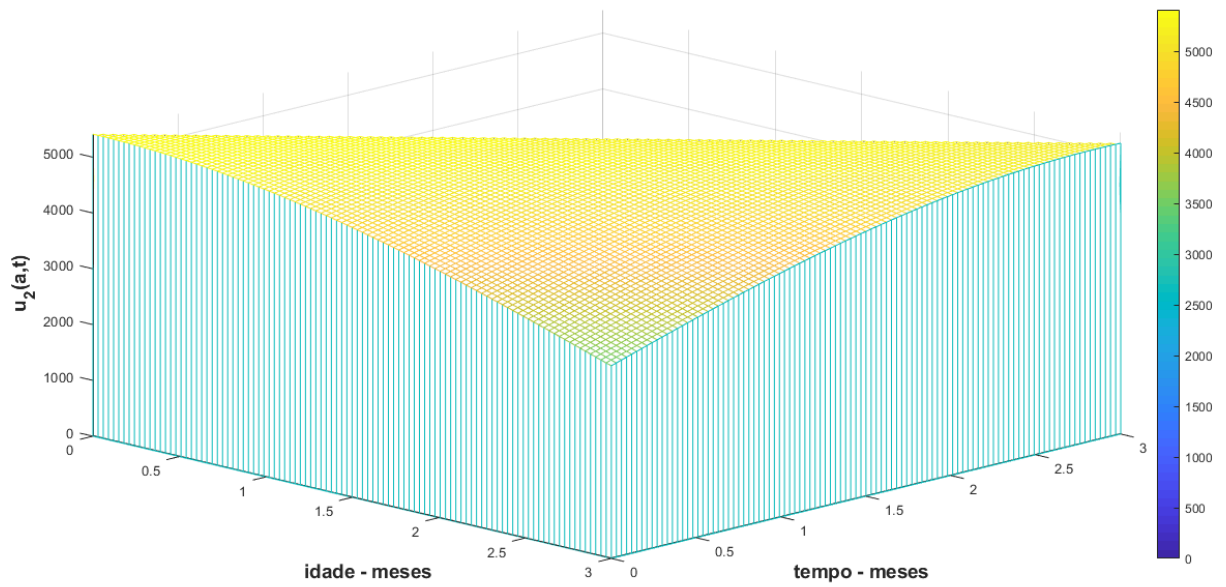
Fonte: a autora.

Figura 3 – Distribuição populacional da fase larval com respeito ao tempo e idade.

(a)



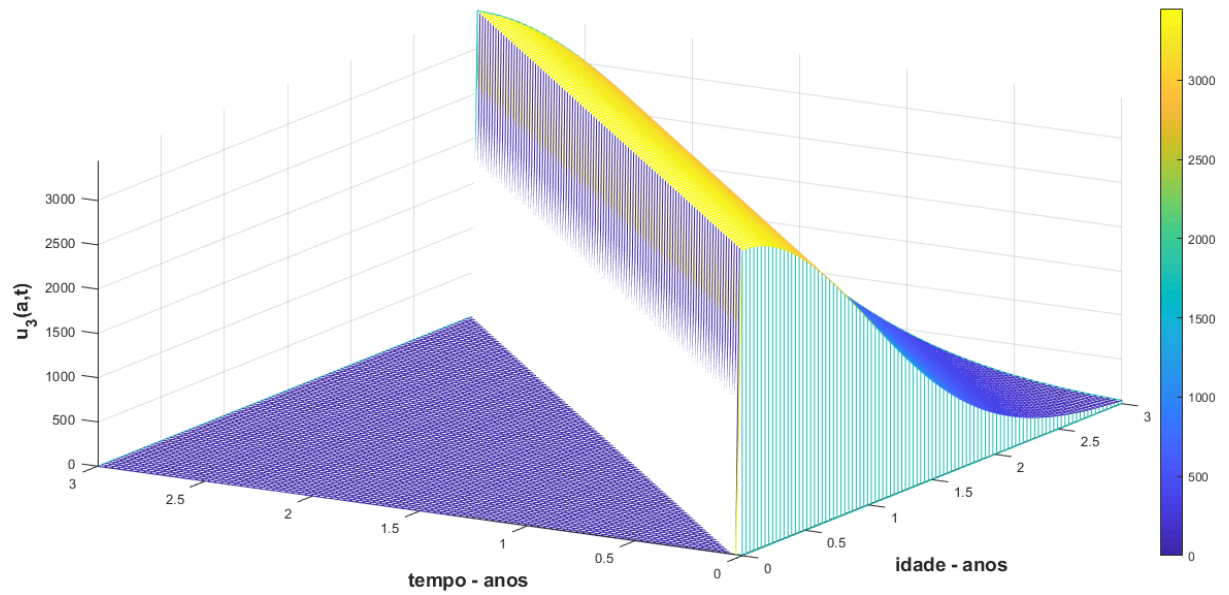
(b) Rotação.



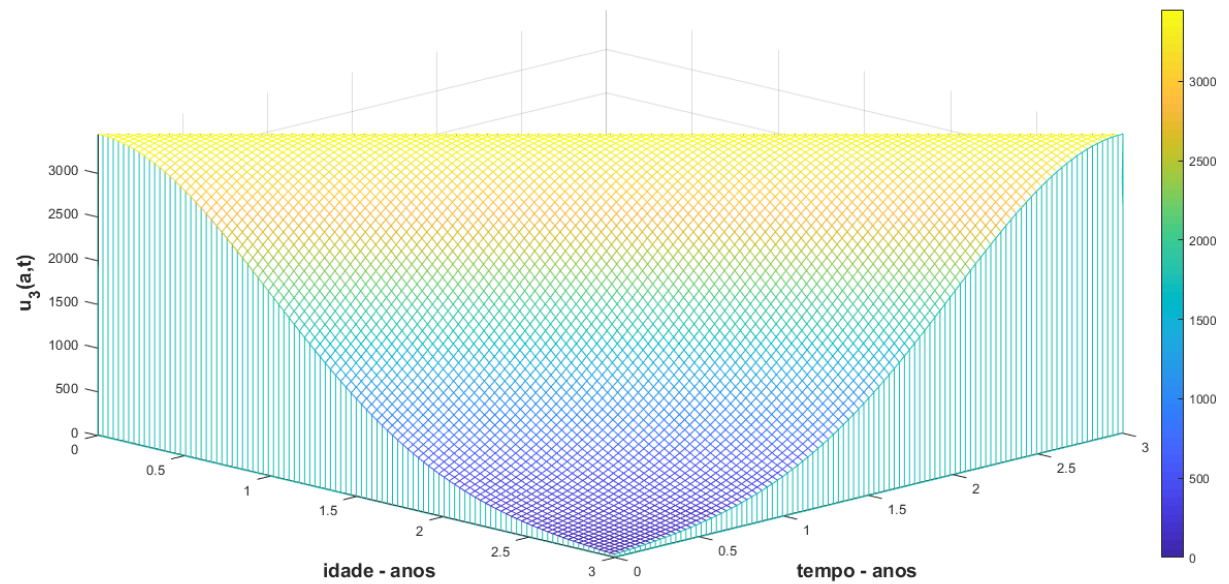
Fonte: a autora.

Figura 4 – Distribuição populacional da fase juvenil com respeito ao tempo e idade.

(a)



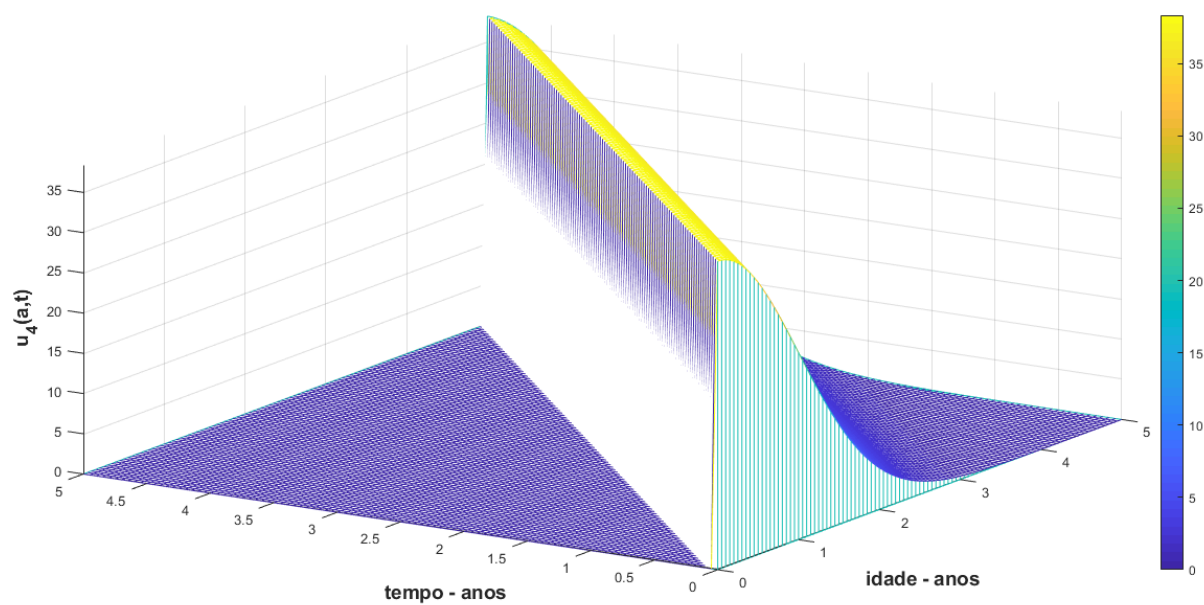
(b) Rotação.



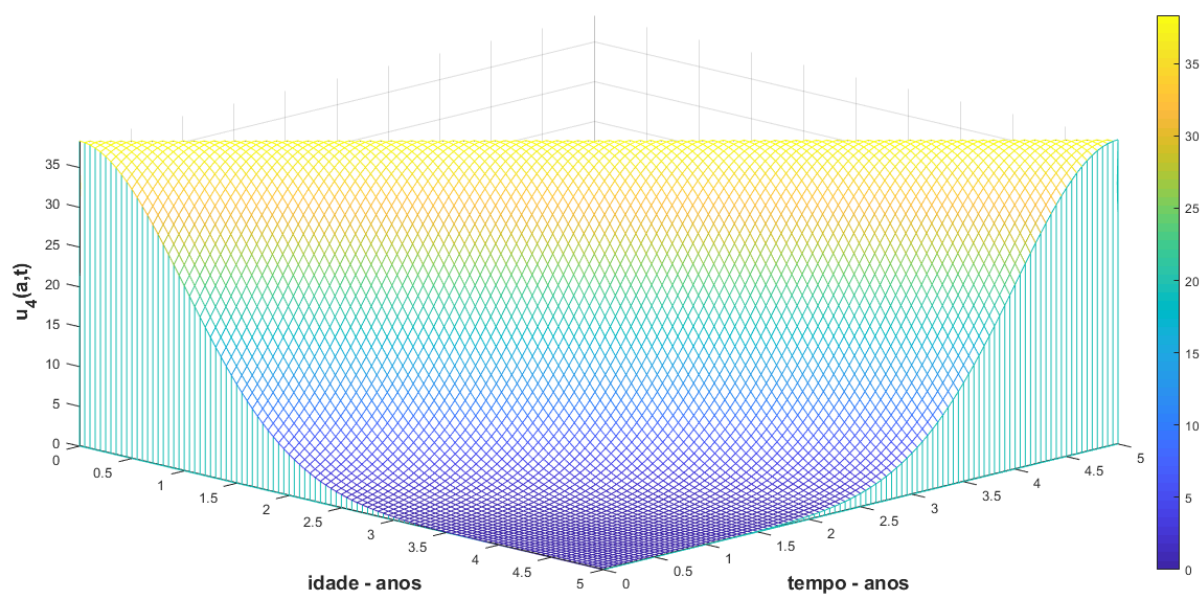
Fonte: a autora.

Figura 5 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito ao tempo e idade.

(a)

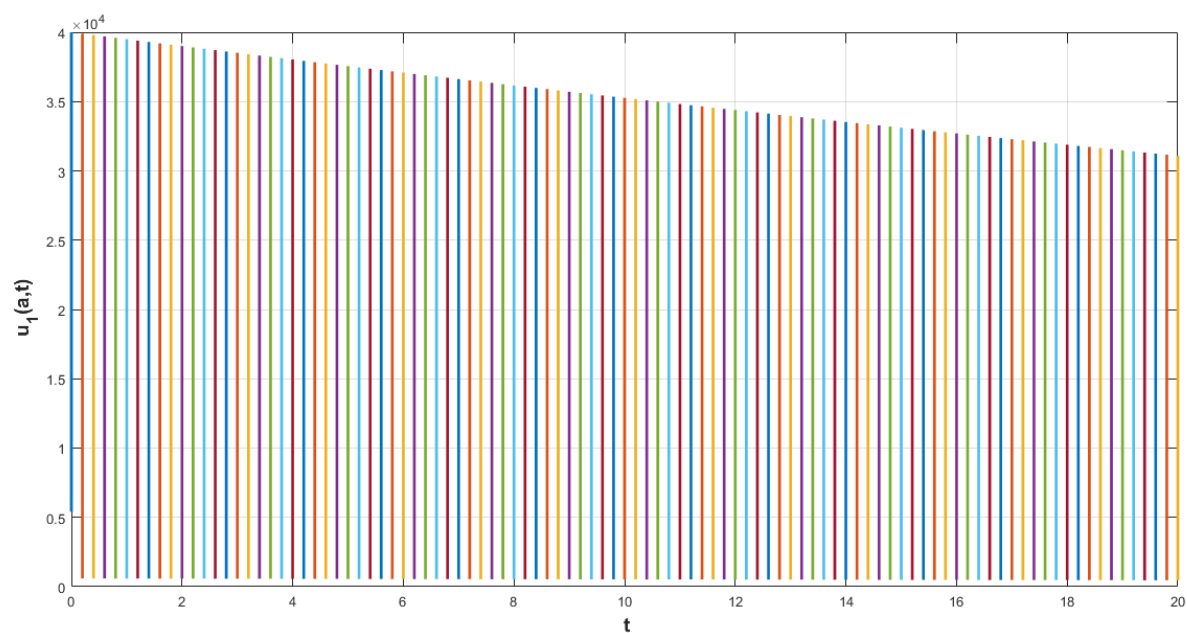


(b) Rotação.



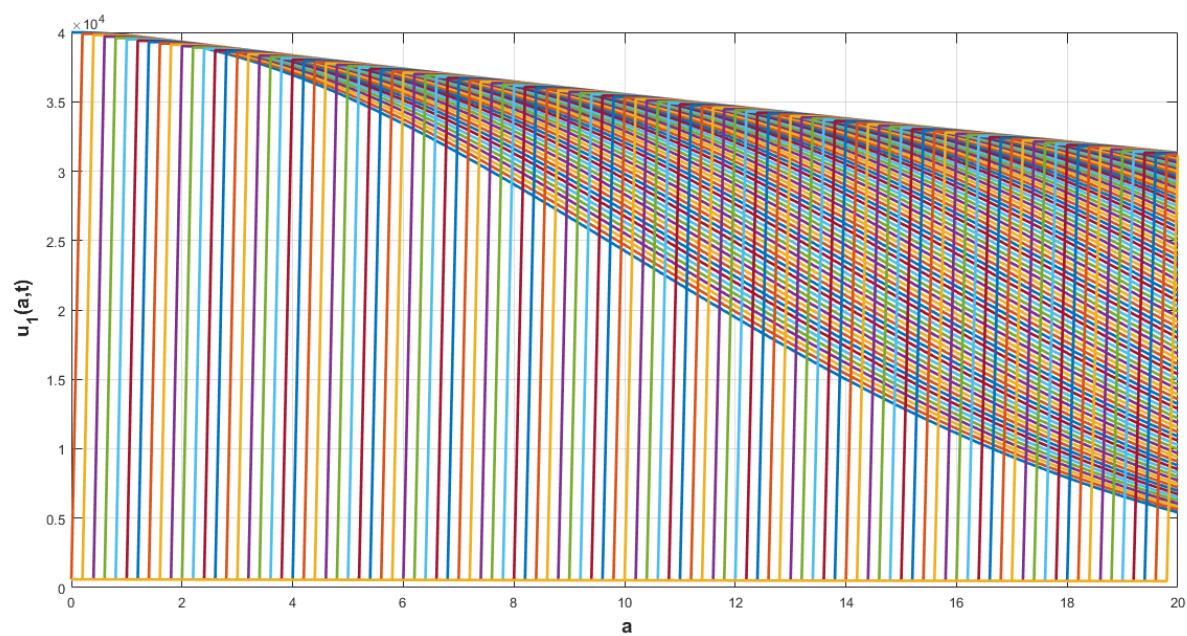
Fonte: a autora.

Figura 6 – Distribuição populacional da fase embrionária com respeito ao tempo.



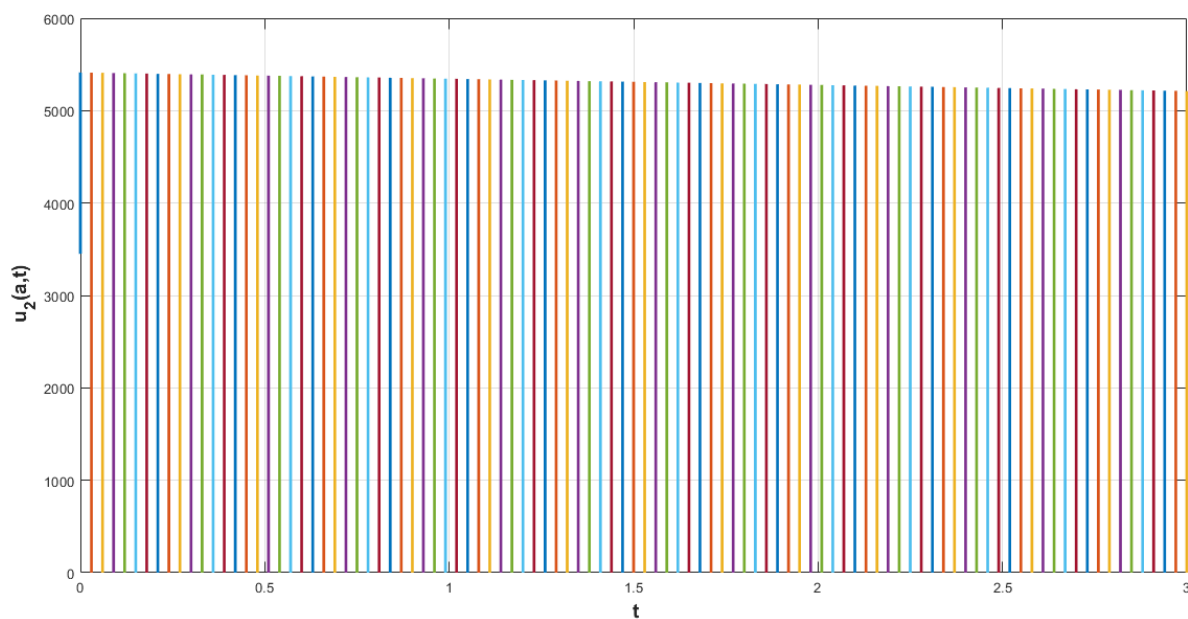
Fonte: a autora.

Figura 7 – Distribuição populacional da fase embrionária com respeito à idade.



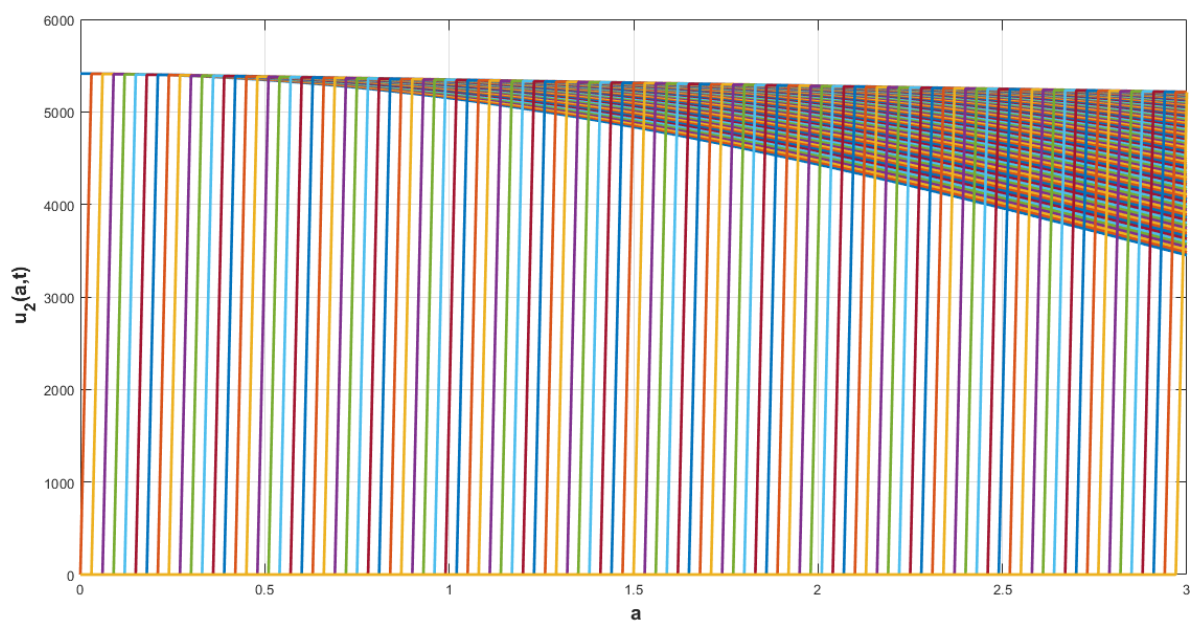
Fonte: a autora.

Figura 8 – Distribuição populacional da fase larval com respeito ao tempo.



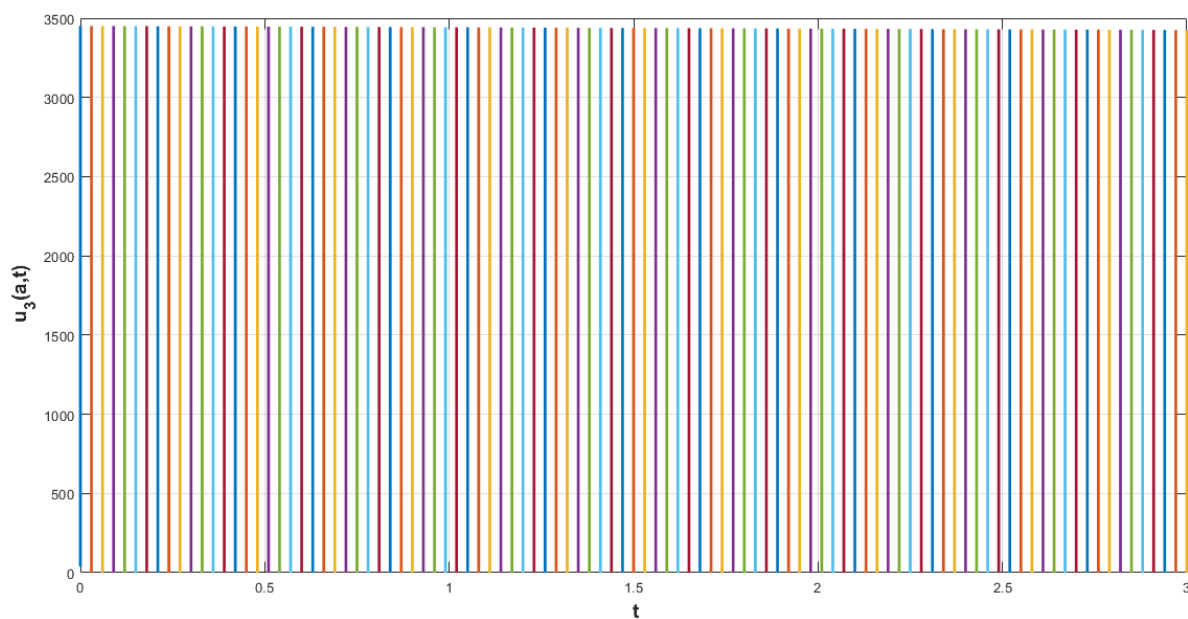
Fonte: a autora.

Figura 9 – Distribuição populacional da fase larval com respeito à idade.



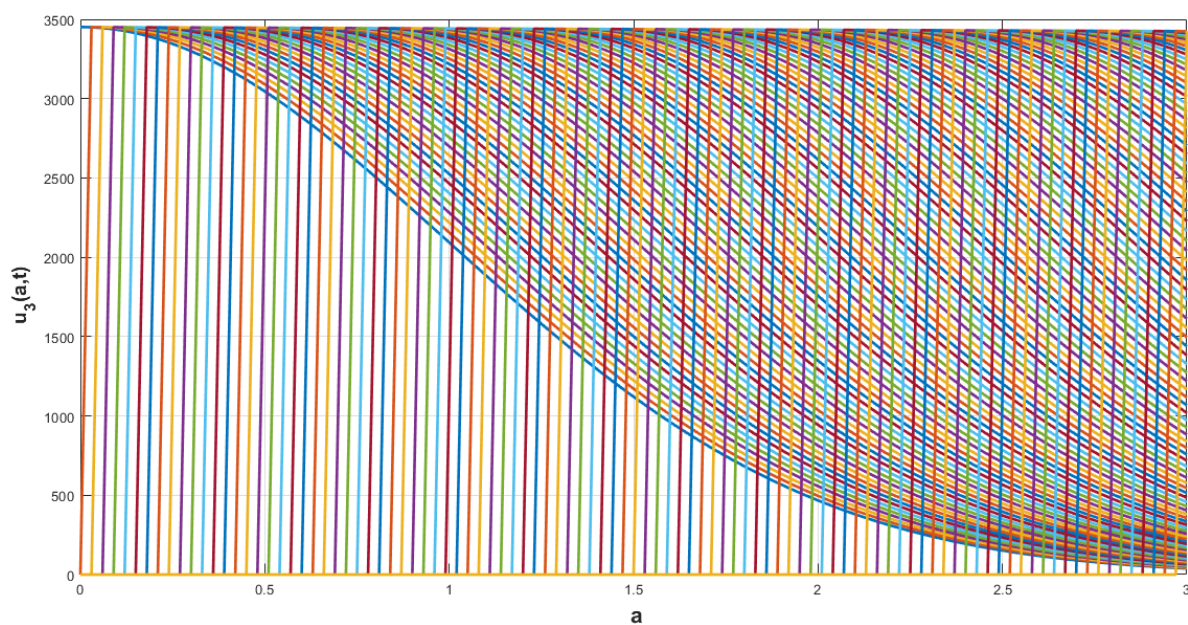
Fonte: a autora.

Figura 10 – Distribuição populacional da fase juvenil com respeito ao tempo.



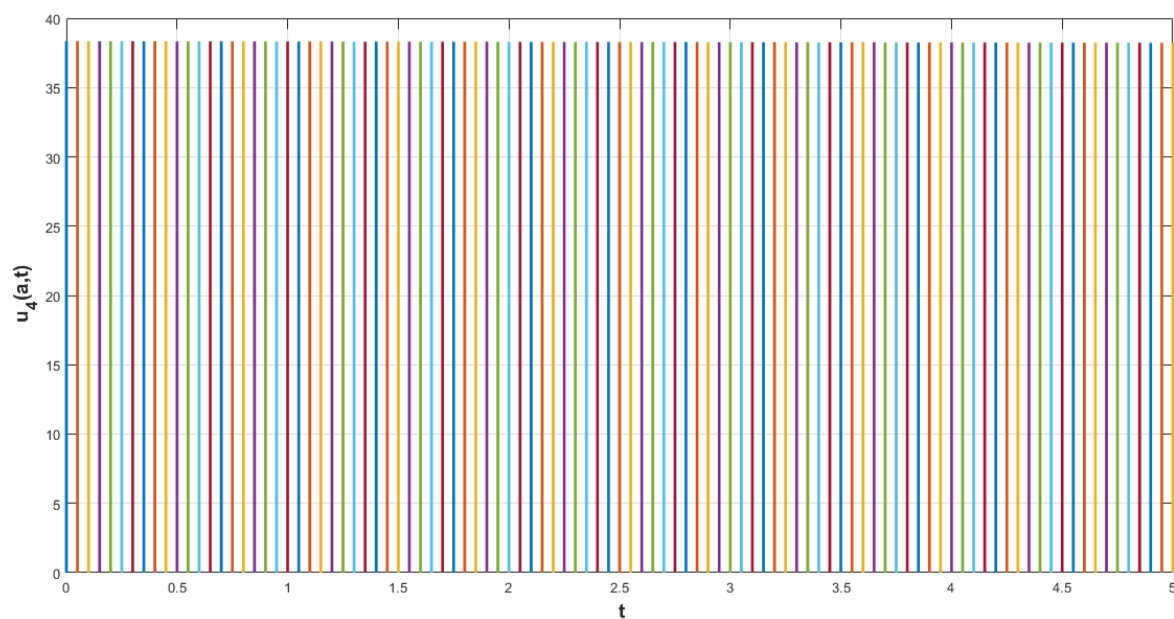
Fonte: a autora.

Figura 11 – Distribuição populacional da fase juvenil com respeito à idade.



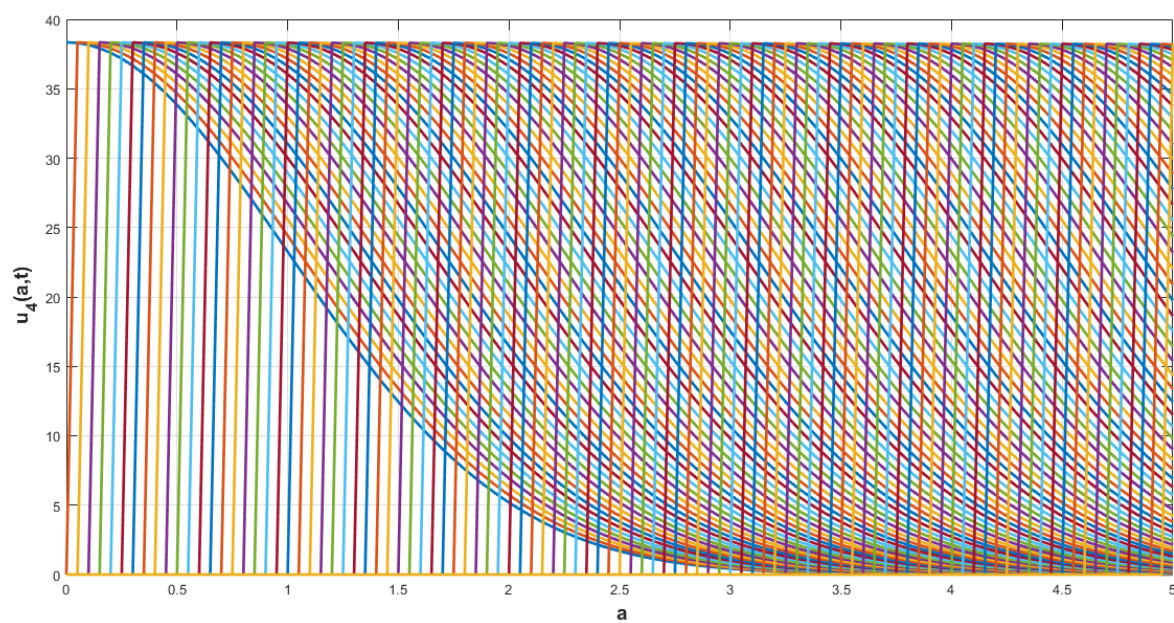
Fonte: a autora.

Figura 12 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito ao tempo.



Fonte: a autora.

Figura 13 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito à idade.



Fonte: a autora.

4.3.2 Discussão

Para o primeiro modelo acima de dinâmica linear e taxas vitais constantes, conforme os gráficos obtidos de cada fase vida da população, temos as seguintes análises:

Iniciando com 40 000 ovos, as Figuras 2 – 5 nos informam quantos indivíduos a partir destes 40 000 sobrevivem em cada fase ao decorrer do tempo e, paralelamente, o quantitativo de indivíduos que alcançam a determinada idade. As figuras (a)'s presentes estão exatamente conforme foram geradas no programa e as (b)'s correspondem a uma rotação das primeiras figuras para uma melhor visualização das curvas.

Nas 4 figuras de distribuição populacional vemos que ao longo da reta de equação $a = t$ ocorre uma descontinuidade que é devida às condições iniciais $p_i^0 \in C([0, a_{i+}])$ não satisfazerem a condição de compatibilidade

$$p_i^0(0) = \int_0^{a_{i+}} \beta_i(a) p_i^0(a) da$$

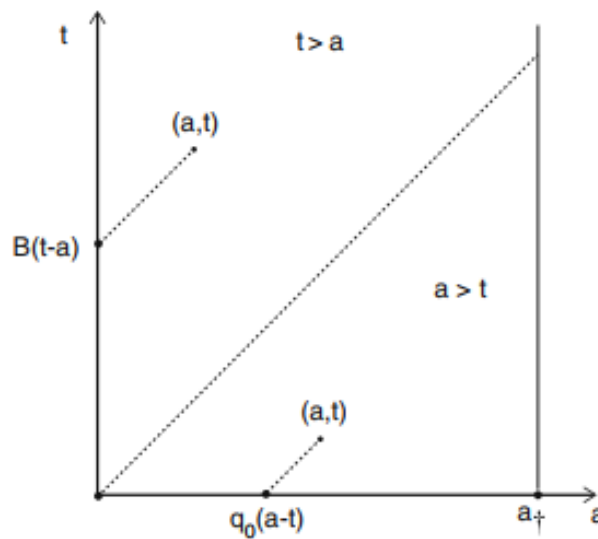
presente em (3.24). Como vimos, quando satisfeita, esta condição nos dá possibilidade de provar a continuidade da equação de renovação B_i de um sistema e, consequentemente, obter a continuidade da solução p_i deste sistema. Caso não seja satisfeita, temos $\{(a, a); a \in [0, a_{i+}]\}$ sendo uma linha de descontinuidade para a solução p_i , como observamos nos gráficos de u_i (ANITA; ARNAUTU; CAPASSO, 2011).

Vamos olhar para estes gráficos conforme a divisão de valores que fazemos quando estamos determinando a solução p_i por meio da integração ao longo de retas características, ou seja, a região do gráfico correspondente a $a > t$ e a correspondente a $t > a$, conforme a Figura 14 abaixo:

Nos gráficos de distribuição populacional, os valores para a região $a > t$ são dados pela condição inicial p_i^0 , enquanto que os valores para $t > a$ são gerados a partir da condição de renovação $p(0, t) = B(t)$.

Em ambas regiões, para cada t , a fase 1 (de ovo) com distribuição presente na Figura 2 apresentou um comportamento de decaimento quando avançamos a idade, como podemos notar também na Figura 6. Da mesma forma, para cada idade a , ambas regiões obtiveram um decaimento nos valores ao avançar do tempo, observamos isso na Figura 7, onde a reta horizontal na parte inferior do gráfico representa os dados da região $t > a$ e as curvas na parte superior, que iniciam em 40 000 ovos e vão diminuindo para cada a até 5 413 ovos, correspondem aos dados de $a > t$.

Figura 14 – Integração da equação diferencial parcial de primeira ordem ao longo das retas características $t - a = \text{const.}$



Fonte: Iannelli e Milner (2017, p. 52).

As outras fases possuem um comportamento bastante similar ao descrito na fase 1, alterando apenas o nível de decaimento da população respectiva a cada fase, influenciado por seus dados iniciais e sua mortalidade. No estágio 2 (larval) presente na Figura 3, por exemplo, a região $a > t$ se inicia com o número final de ovos, ou seja, os 5 413 ovos que sobreviveram aos 20 dias da primeira fase e se tornaram larvas, chegam ao fim desta nova fase, após 3 meses, com 3 451 larvas, conforme Figura 9. Para a região $t > a$, obtivemos zero em todos os valores de idade e tempo, Figuras 8 e 9, pois esta região é definida pela equação de renovação B_i e consideramos as taxas de fertilidade β_i para as fases antes da maturação iguais a zero.

Após os 3 meses da fase larval, as 3 451 larvas sobreviventes finalizam sua metamorfose e viram 3 451 sapos jovens que iniciam a fase 3 (juvenil) e permanecem nesta por 3 anos, conforme distribuição na Figura 4. A população juvenil, com sua respectiva mortalidade, decai para 38 indivíduos ao fim dos 3 anos, alcançando sua maturação sexual, Figuras 10 e 11. A partir da maturação eles se tornam adultos, isto é, 38 sapos chegam a sua fase final (adulta), a distribuição desta está presente na Figura 5, onde para cada (a, t) toda a população morre ao fim de 2,8 anos, Figuras 12 e 13. Conforme dados retirados da literatura, a população tem longevidade média de 8 anos, vivendo em torno de 5 anos após sua maturação sexual. Neste modelo, a população então viveu aproximadamente 6,1 anos (20 dias + 3 meses + 3 anos + 2,8 anos).

4.4 MODELO 2: DINÂMICA LINEAR COM TAXA DE FERTILIDADE PERIÓDICA

Para este segundo modelo linear, temos uma dinâmica com a taxa de fertilidade da fase adulta da população de *R. temporaria* sendo periódica em relação ao tempo t , ou seja, vamos inserir e analisar todos os ciclos reprodutivos anuais dos 20 sapos adultos iniciais que geraram a população descendente.

O sistema (P3) para $i = 1, 2, 3, 4$, tem como aproximação o sistema de equações u_{im}^n a seguir:

$$\left\{ \begin{array}{ll} I) & \frac{u_{im}^n - u_{im-1}^{n-1}}{h_i} = -\mu_{im} u_{im}^n, \quad 1 \leq m \leq M_i^*, \quad 1 \leq n \leq N_i^*, \\ & i = 1, 2, 3, 4; \\ II) & u_{10}^n = h_4 \sum_{m=1}^{M_4^*} \beta_{4m}^n u_{4m}^n, \quad 1 \leq n \leq N_4^*; \\ III) & u_{i0}^n = h_{i-1} \sum_{m=1}^{M_{i-1}^*} \beta_{i-1m} u_{i-1m}^n, \quad 1 \leq n \leq N_i^*, \quad i = 2, 3, 4; \\ IV) & u_{im}^0 = p_i^0(a_m), \quad 1 \leq m \leq M_i^*, \quad i = 1, 2, 3, 4. \end{array} \right. \quad (P11)$$

Com os mesmos valores da Tabela 2 e adicionando um período $T = 2$ na equação de fertilidade $\beta_4(a, t)$, utilizamos os seguintes dados para o programa:

$$a_{1\uparrow} = 20 \text{ dias}, \quad a_{2\uparrow} = 3 \text{ meses}, \quad a_{3\uparrow} = 3 \text{ anos}, \quad a_{4\uparrow} = 5 \text{ anos};$$

$$\beta_1(a) = \beta_2(a) = \beta_3(a) = 0, \quad \beta_4(a, t) = 621a^2(a_{4\uparrow} - a) |\sin((2\pi t)/T)|;$$

$$\mu_1(a) = 0.99e^{(-a)/(a_{1\uparrow}-a)}; \quad p_1^0(a) = l_0 e^{(-0.005a^2)}; \quad h_1 = 0.2;$$

$$\mu_2(a) = 0.99e^{(-a)/(a_{2\uparrow}-a)}; \quad p_2^0(a) = p_1^0(a_{1\uparrow}) e^{(-0.05a^2)}; \quad h_2 = 0.03;$$

$$\mu_3(a) = 0.6e^{(-a)/(a_{3\uparrow}-a)}; \quad p_3^0(a) = p_2^0(a_{2\uparrow}) e^{(-0.5a^2)}; \quad h_3 = 0.03;$$

$$\mu_4(a) = 0.2e^{(-a)/(a_{4\uparrow}-a)}; \quad p_4^0(a) = p_3^0(a_{3\uparrow}) e^{(-0.5a^2)}; \quad h_4 = 0.05,$$

onde as equações das taxas de fertilidade e mortalidade foram adaptadas conforme (ANITA; ARNAUTU; CAPASSO, 2011). Devido à condição (3.57), de que a mortalidade é não-limitada em $[0, a_{i\uparrow}]$, tomamos um $a_i^* < a_{i\uparrow}$ tal que em $[0, a_i^*]$ a mortalidade se torna limitada e consideramos apenas a população neste intervalo etário responsável pelo processo de renovação. Assim, embora os gráficos sejam gerados até a idade final $a_{i\uparrow}$, as funções estão definidas até a_i^* , onde:

$$a_1^* = 19,8 \text{ dias}, \quad a_2^* = 2,97 \text{ meses}, \quad a_3^* = 2,97 \text{ anos}, \quad a_4^* = 4,95 \text{ anos}.$$

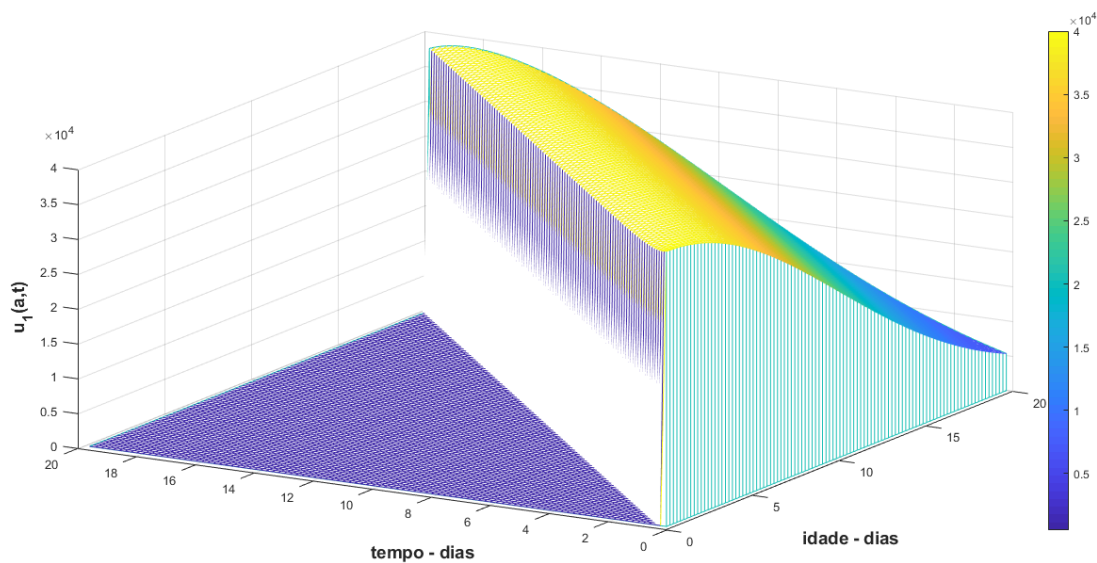
Ver *code2.m* em Apêndice A.2.

4.4.1 Resultado

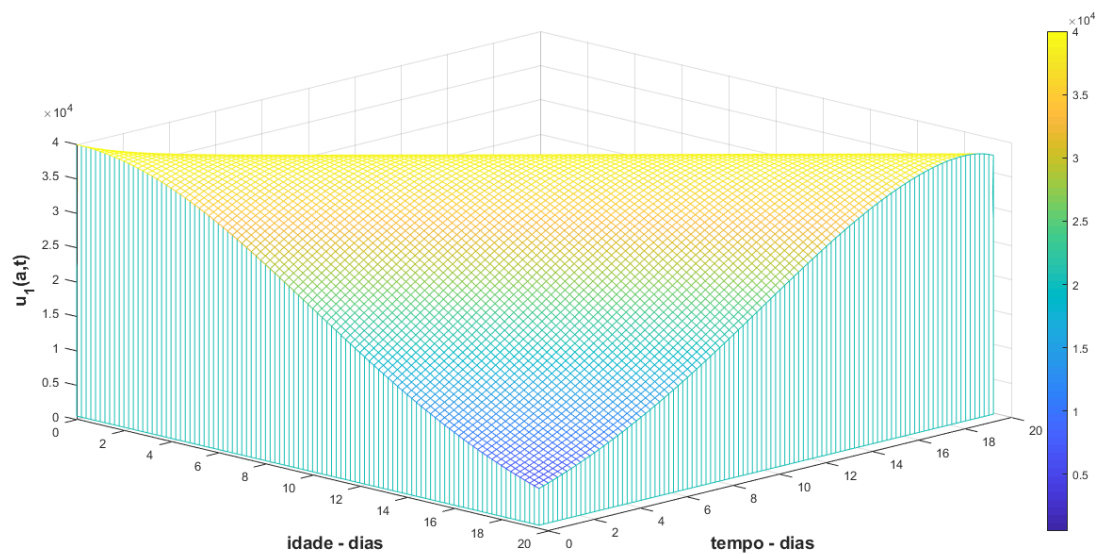
O comportamento da população ao longo da idade e do tempo em cada fase de vida e as respectivas taxas vitais estão descritos nos gráficos abaixo:

Figura 15 – Distribuição populacional da fase embrionária com respeito ao tempo e idade.

(a)



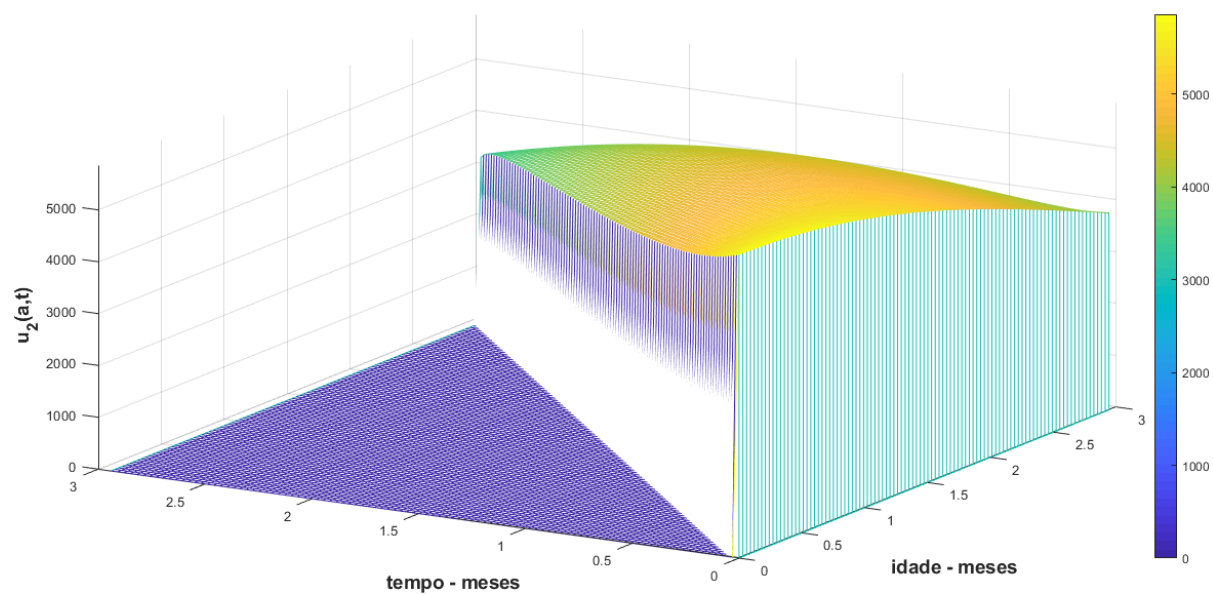
(b) Rotação.



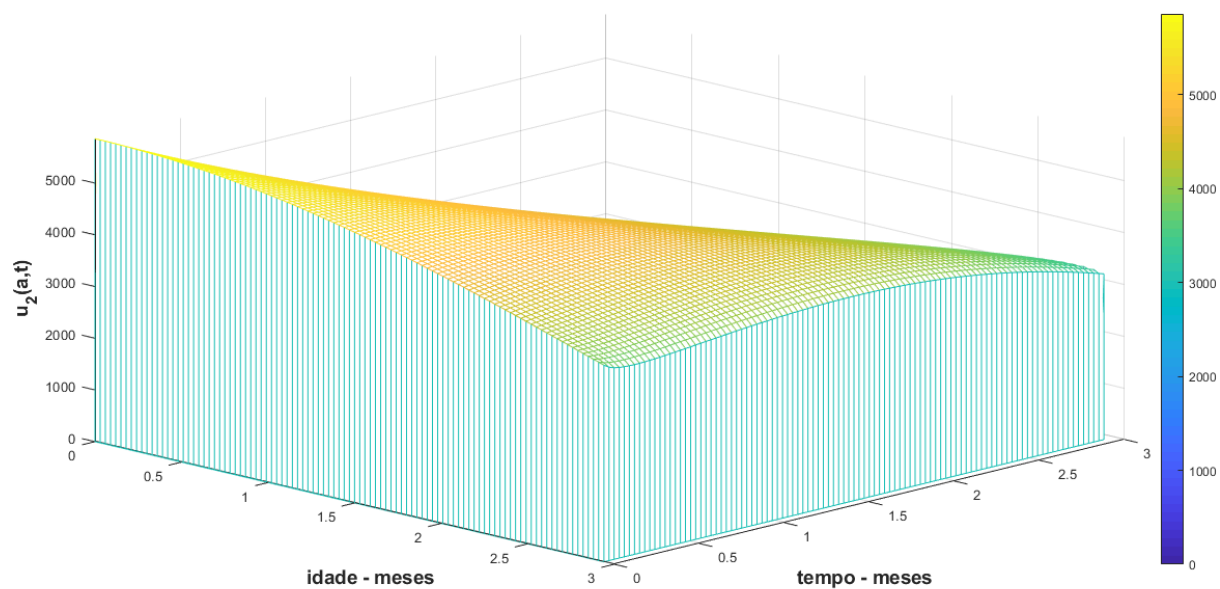
Fonte: a autora.

Figura 16 – Distribuição populacional da fase larval com respeito ao tempo e idade.

(a)



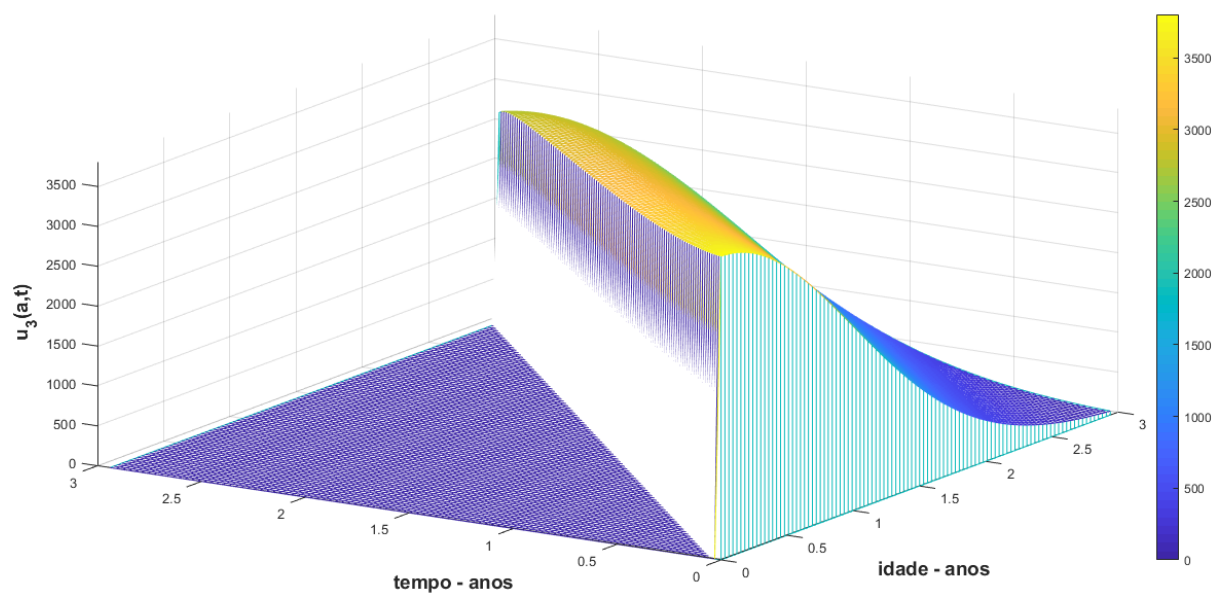
(b) Rotação.



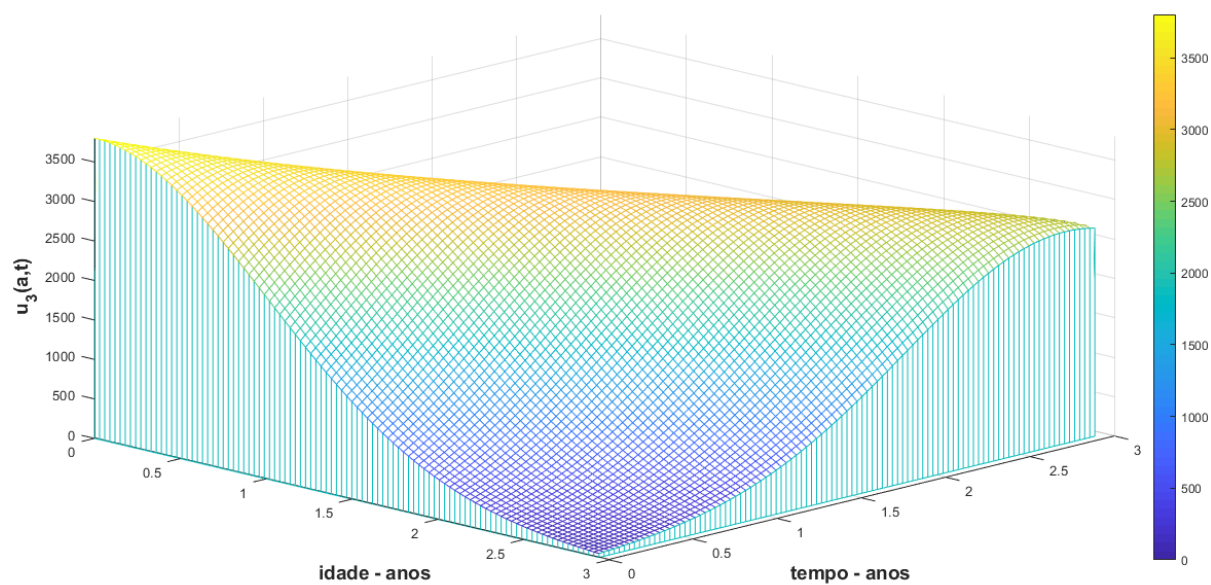
Fonte: a autora.

Figura 17 – Distribuição populacional da fase juvenil com respeito ao tempo e idade.

(a)



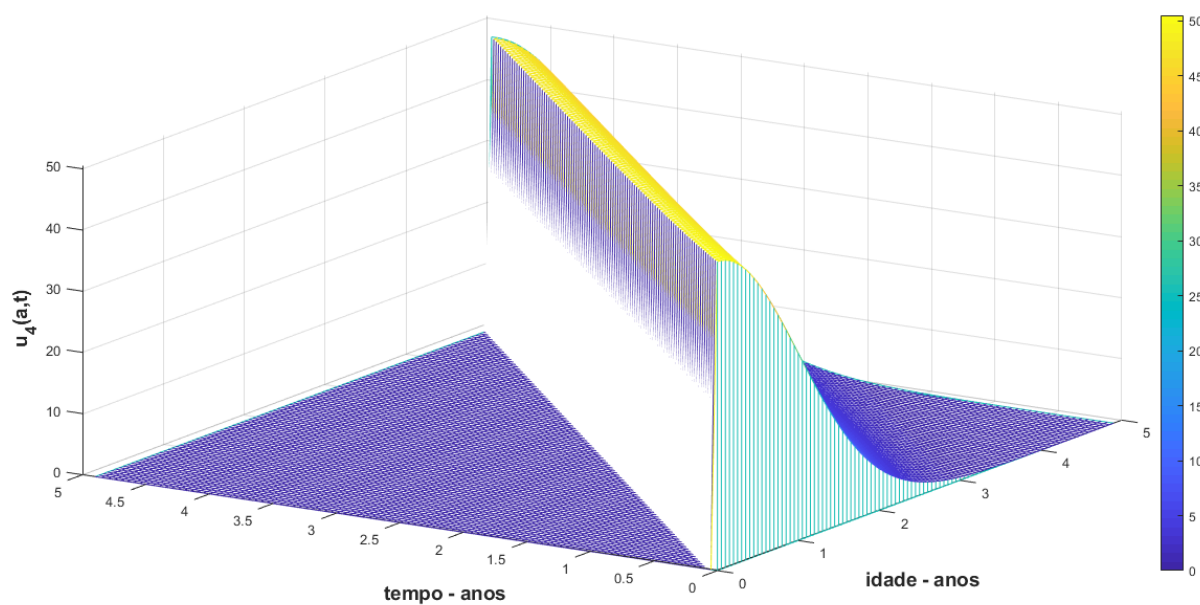
(b) Rotação.



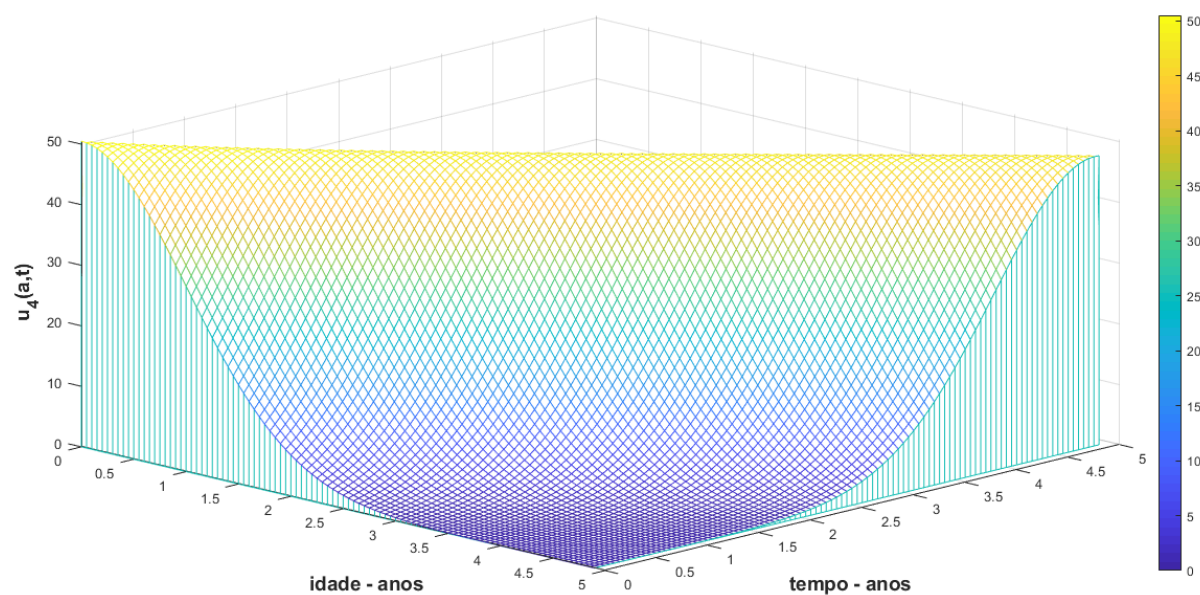
Fonte: a autora.

Figura 18 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito ao tempo e idade.

(a)

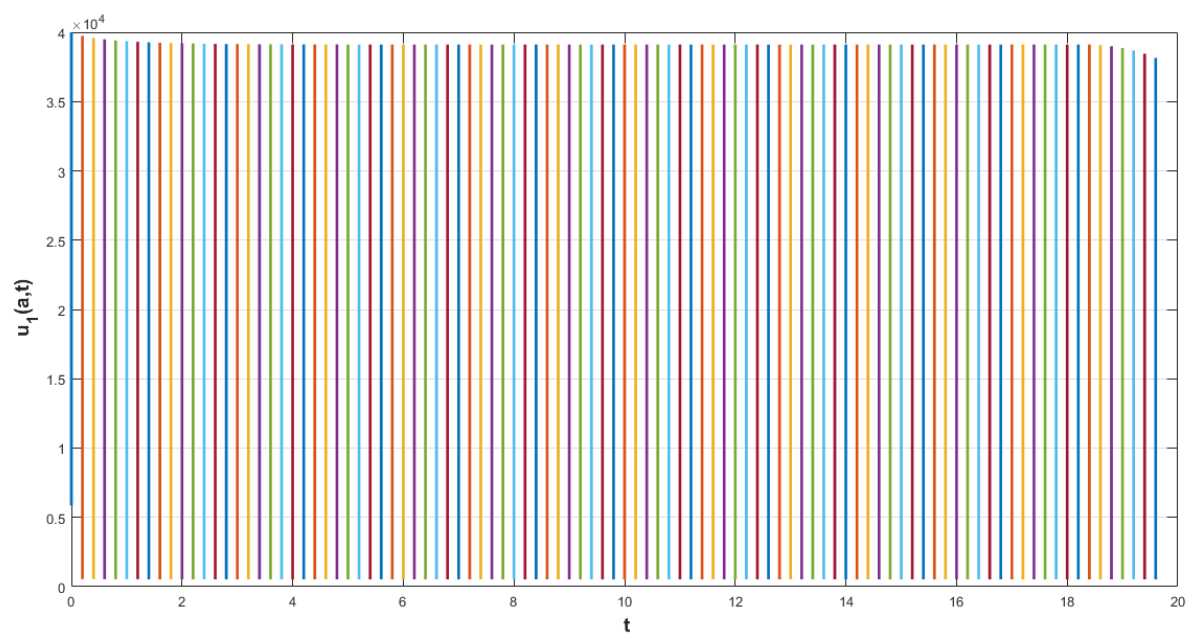


(b) Rotação.



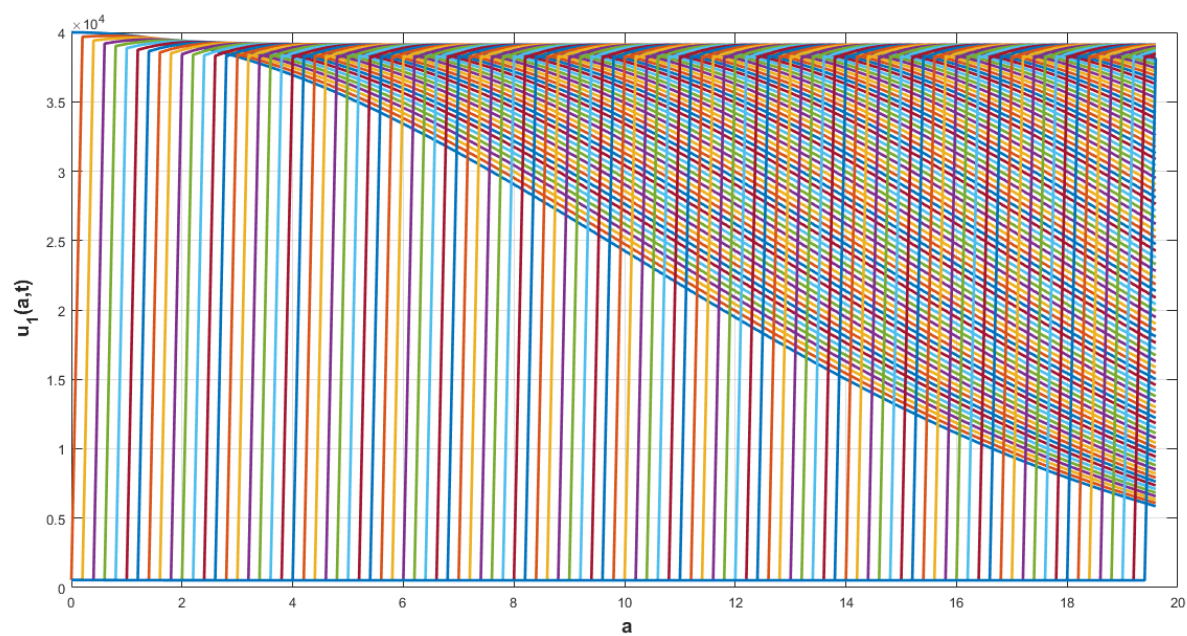
Fonte: a autora.

Figura 19 – Distribuição populacional da fase embrionária com respeito ao tempo.



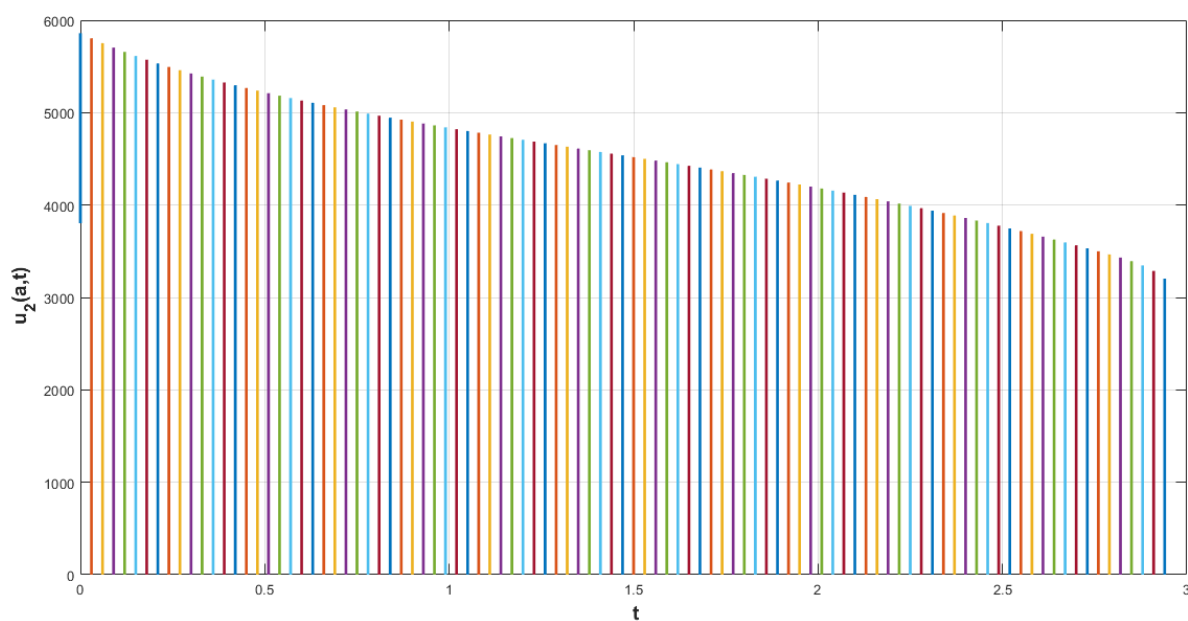
Fonte: a autora.

Figura 20 – Distribuição populacional da fase embrionária com respeito à idade.



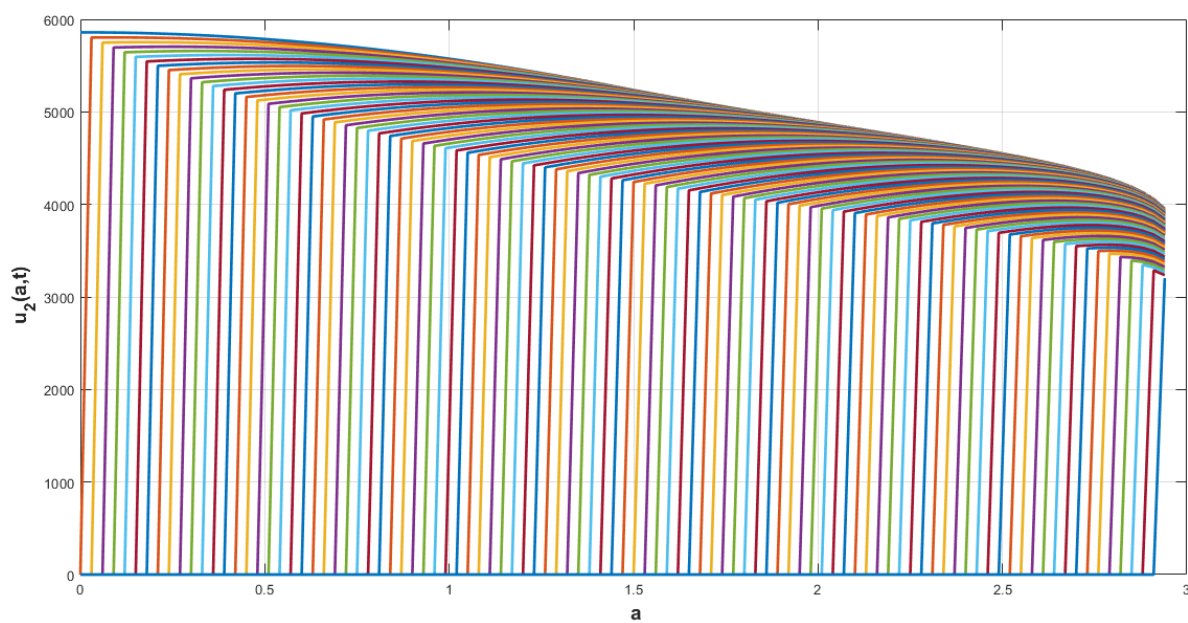
Fonte: a autora.

Figura 21 – Distribuição populacional da fase larval com respeito ao tempo.



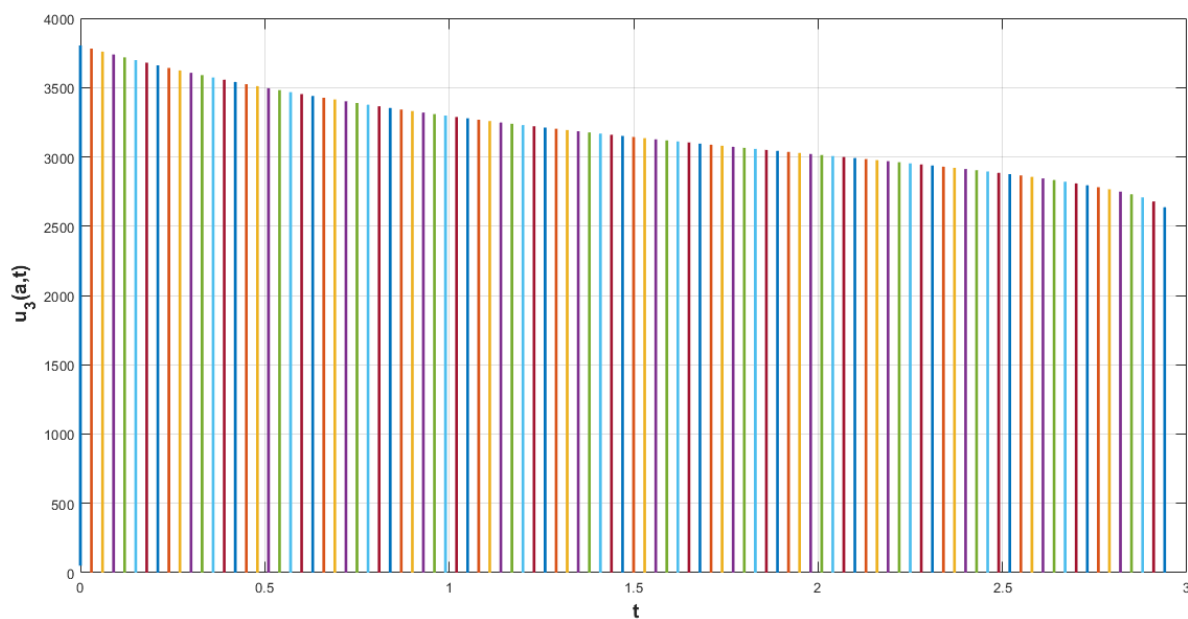
Fonte: a autora.

Figura 22 – Distribuição populacional da fase larval com respeito à idade.



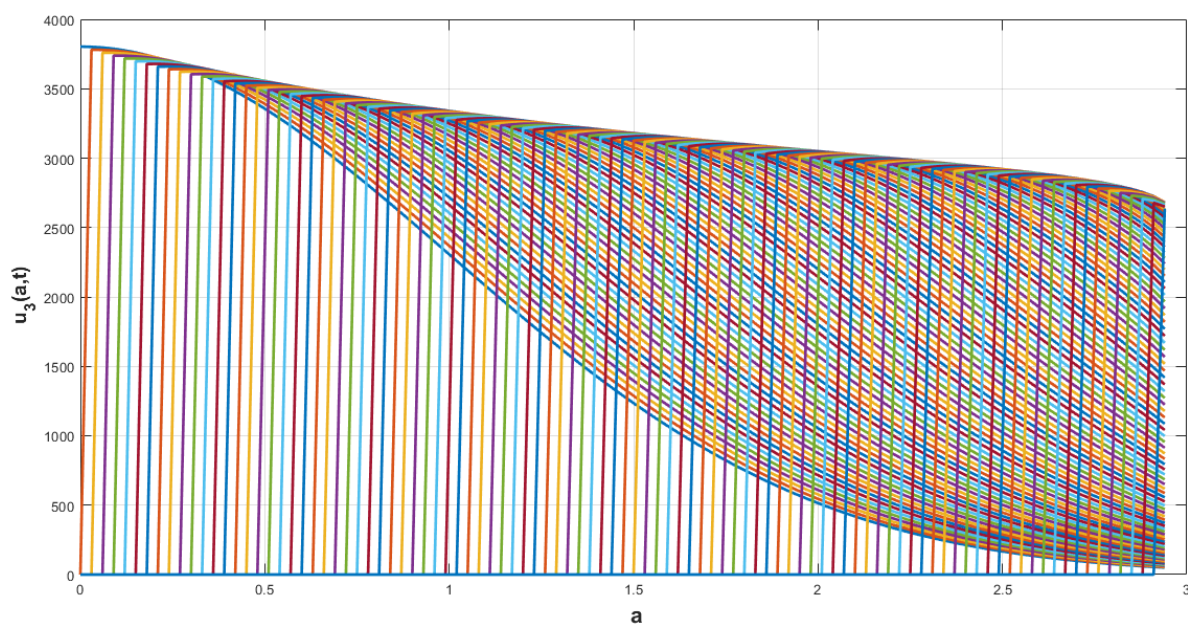
Fonte: a autora.

Figura 23 – Distribuição populacional da fase juvenil com respeito ao tempo.



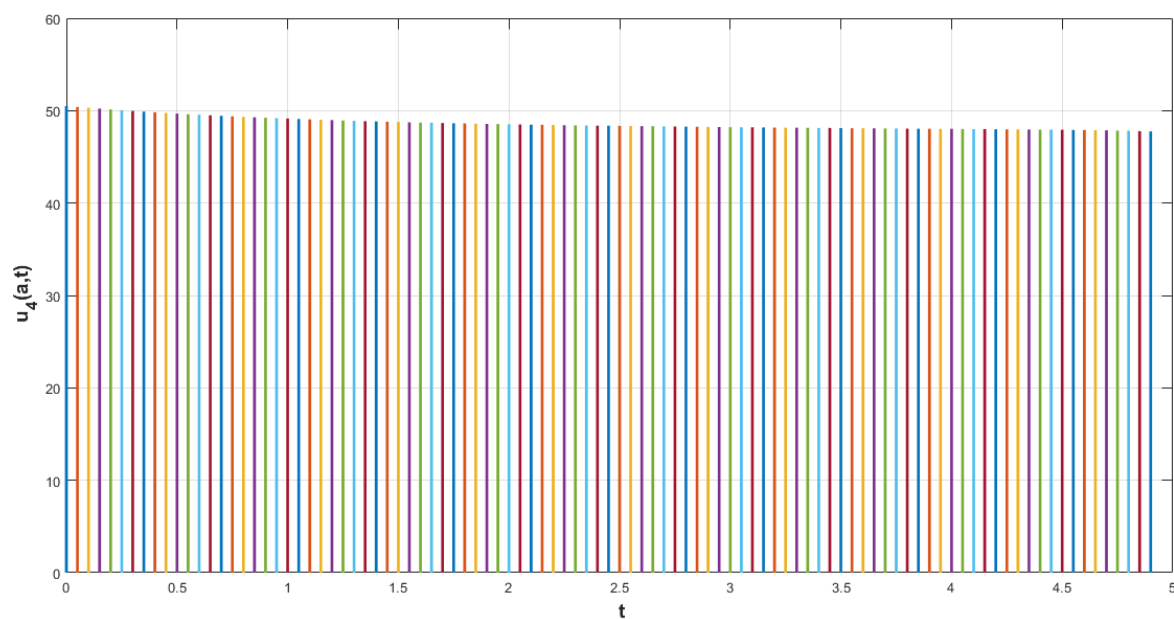
Fonte: a autora.

Figura 24 – Distribuição populacional da fase juvenil com respeito à idade.



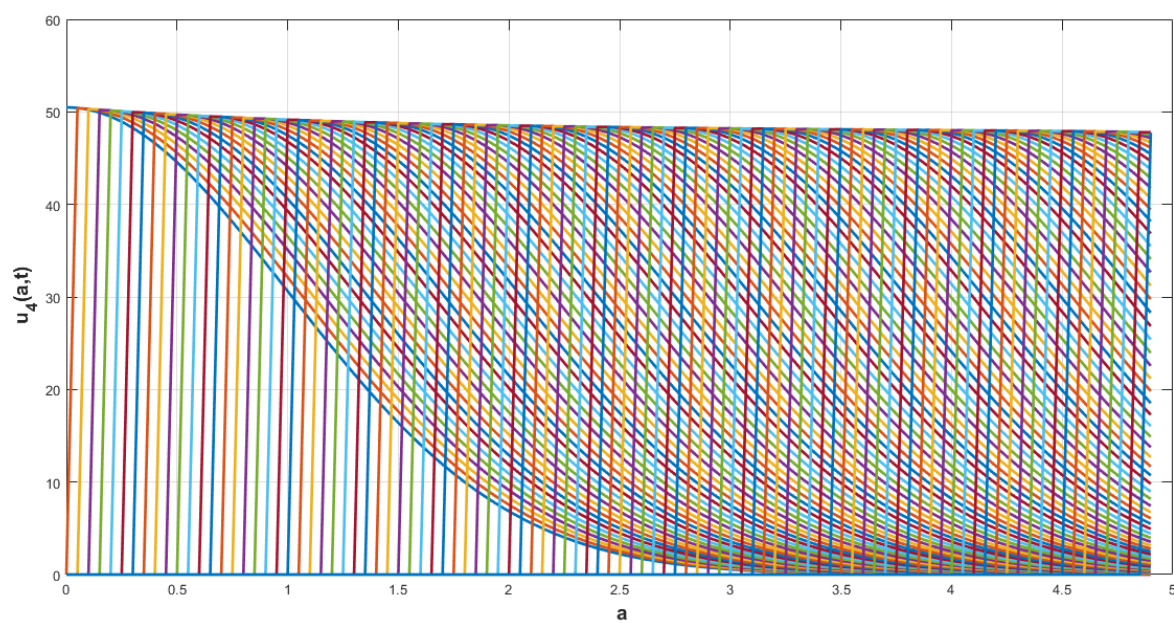
Fonte: a autora.

Figura 25 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito ao tempo.



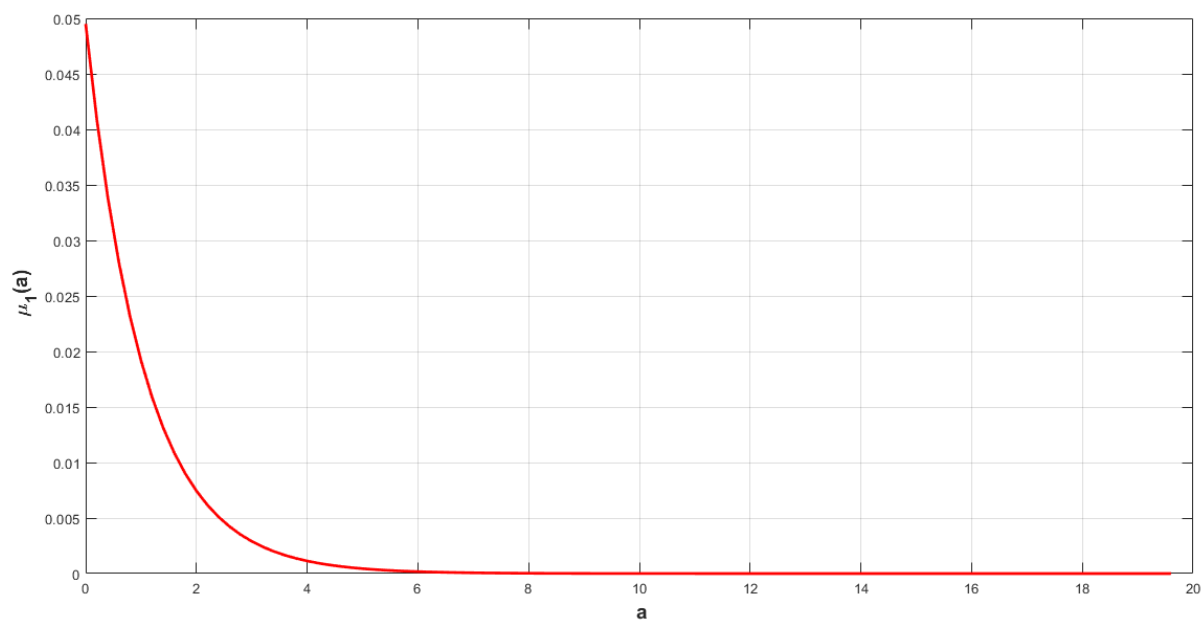
Fonte: a autora.

Figura 26 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito à idade.



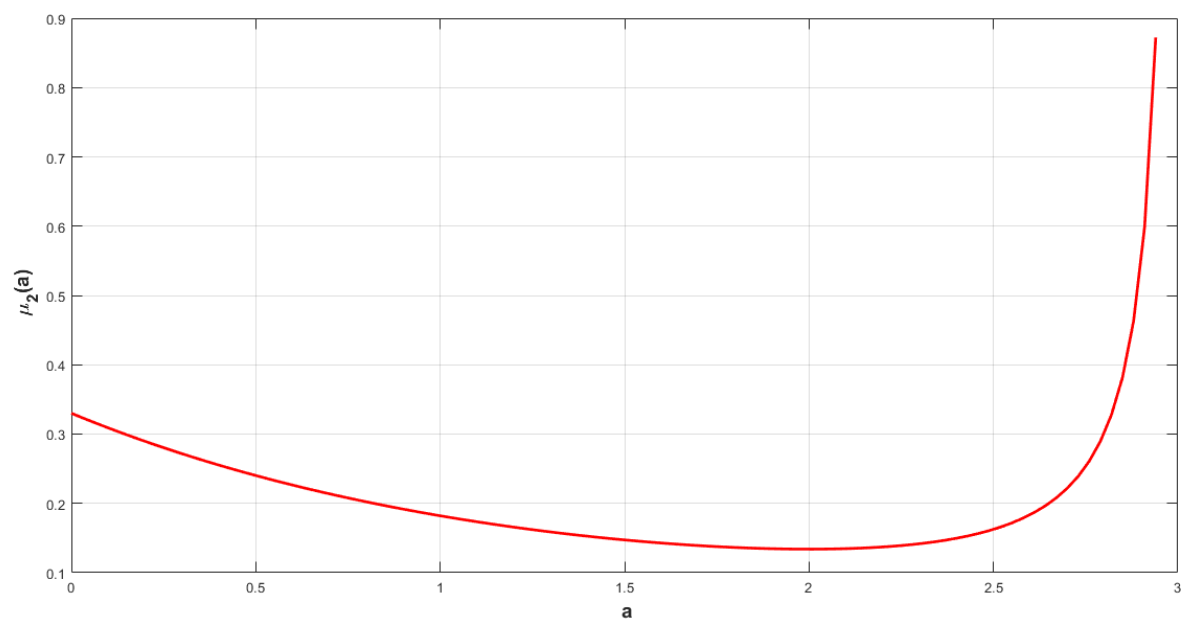
Fonte: a autora.

Figura 27 – Taxa de mortalidade da fase embrionária com respeito à idade.



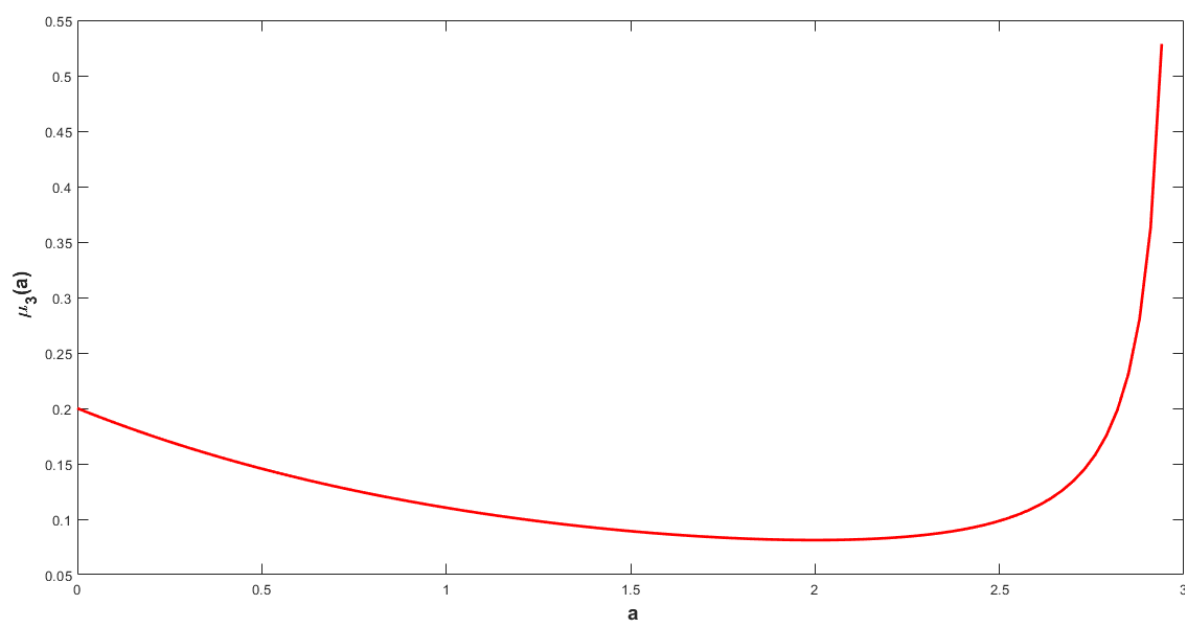
Fonte: a autora.

Figura 28 – Taxa de mortalidade da fase larval com respeito à idade.



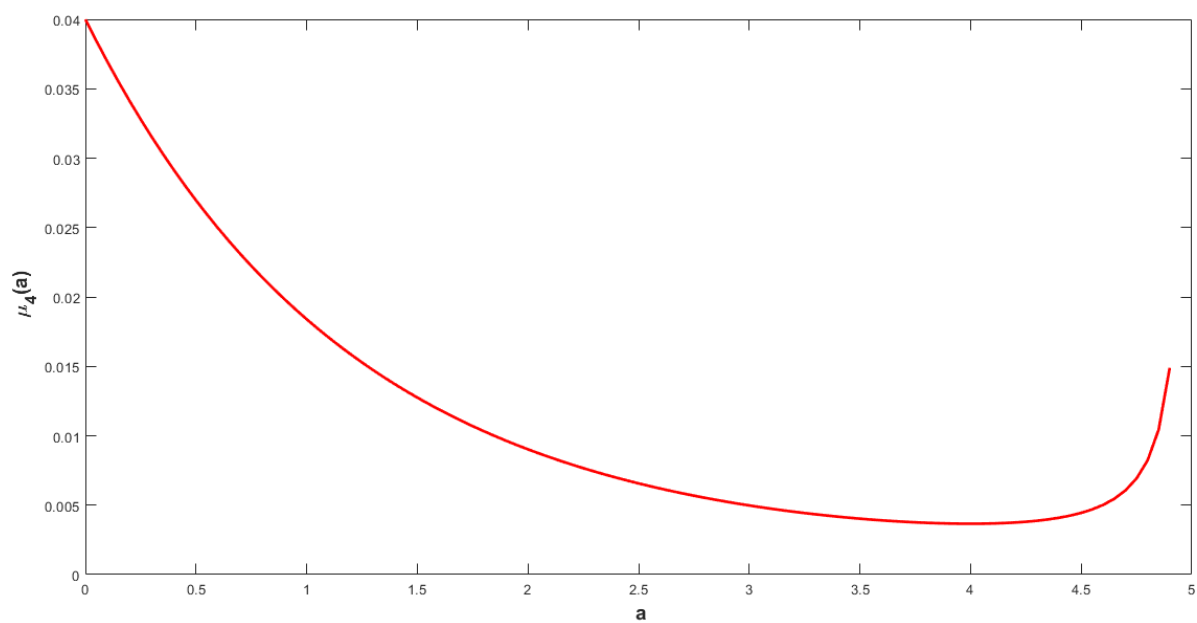
Fonte: a autora.

Figura 29 – Taxa de mortalidade da fase juvenil com respeito à idade.



Fonte: a autora.

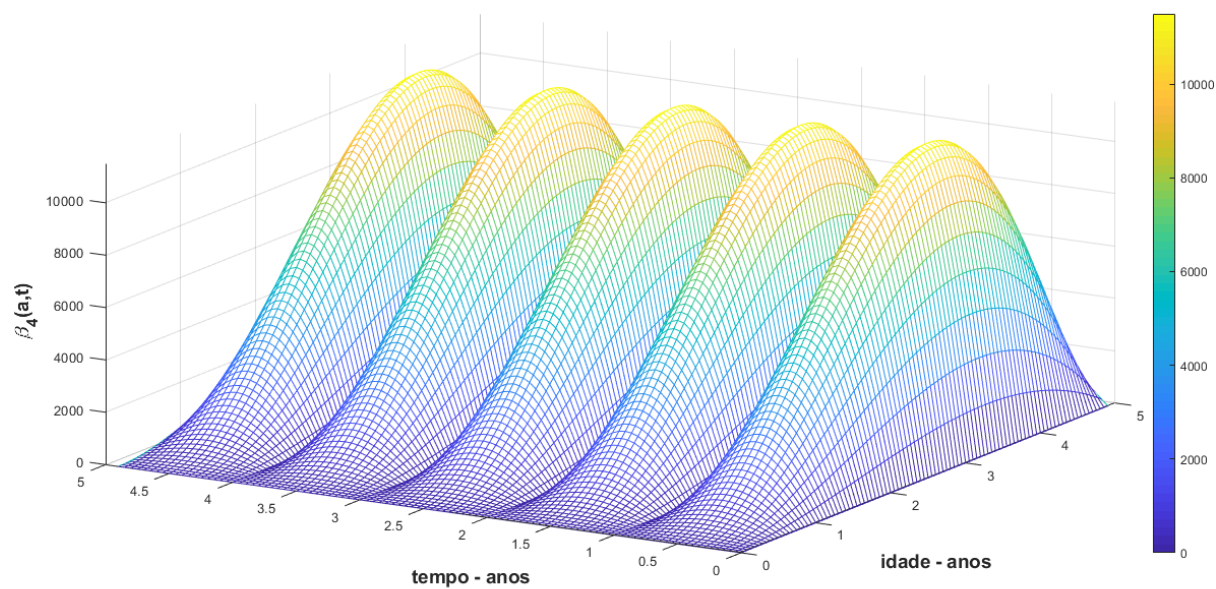
Figura 30 – Taxa de mortalidade da fase adulta com respeito à idade.



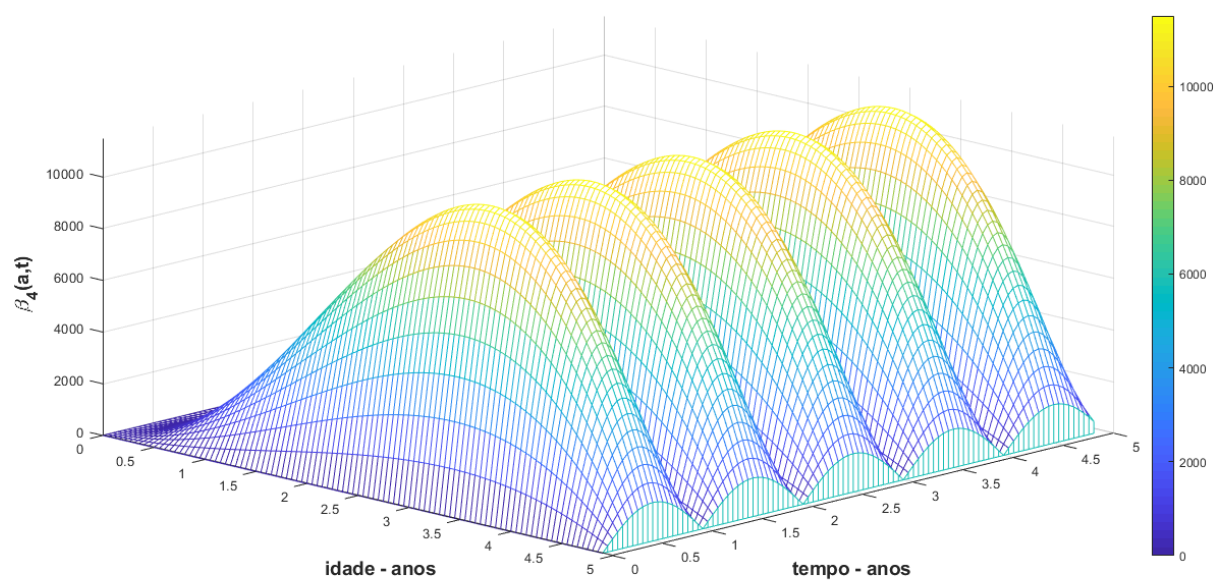
Fonte: a autora.

Figura 31 – Taxa de fertilidade da fase adulta com respeito ao tempo e idade, respectivamente, sendo periódica em t .

(a)

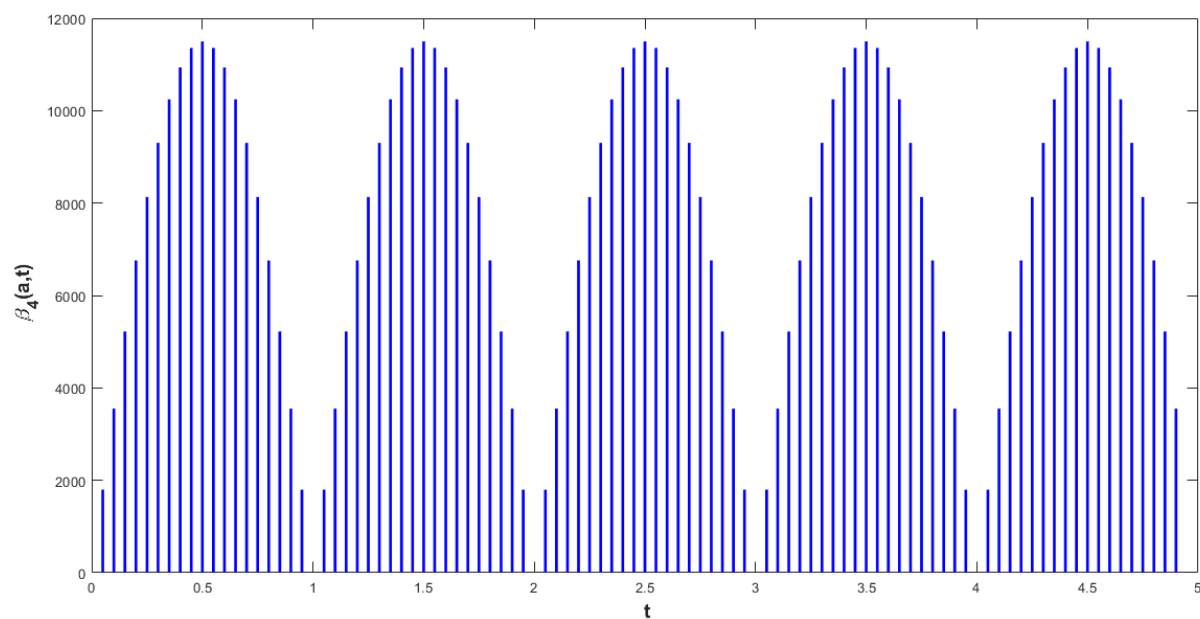


(b) Rotação.



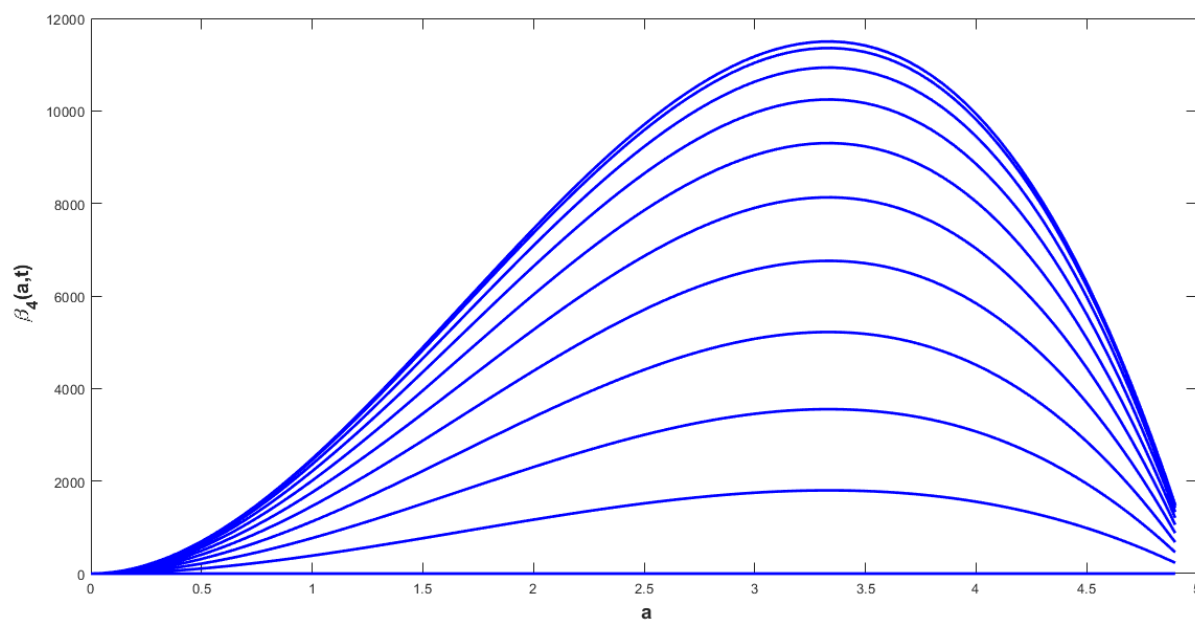
Fonte: a autora.

Figura 32 – Taxa de fertilidade da fase adulta com respeito ao tempo.



Fonte: a autora.

Figura 33 – Taxa de fertilidade da fase adulta com respeito à idade.



Fonte: a autora.

4.4.2 Discussão

Com o código elaborado para este modelo, presente no Apêndice A.2 obtemos os gráficos da seção Resultados, os quais nos mostram que a distribuição populacional em cada fase tem o comportamento de decaimento bastante similar ao do modelo 1, para ambas regiões, com algumas pequenas diferenças na inclinação das curvas no decorrer da idade e do tempo, como vemos nas Figuras 15–26. Os valores numéricos, ou seja, o número de indivíduos que sobreviveram em cada fase foi uma quantia maior em comparação ao do modelo 1, algo que pode ser devido à variação da taxa de mortalidade. De fato, a população de 40 000 ovos que iniciam a fase 1, chegam ao fim dos 20 dias com 5 859 ovos; na fase larval, destes 5 859 ovos que viraram larvas, 3 803 sobrevivem os 3 meses; finalizada a metamorfose, dos 3 803 sapos agora juvenis, 50 destes chegam ao fim dos 3 anos e entram na fase adulta vivendo por quase 3 anos mais até quando todos os indivíduos morrem.

Dos gráficos obtidos no resultado vemos também o comportamento da mortalidade em cada fase e da fertilidade periódica na fase adulta, conforme equações dadas na Seção 4.4, em que, para este modelo, temos mortalidades variando em cada intervalo etário. Nas fases pré-metamórficas, conforme Tabela 2, a mortalidade alcança 99% ao ano, o que, considerando-a uma taxa proporcional, corresponde a 0,27% ao dia e 8,25% ao mês, ou seja, a Figura 27, que representa a mortalidade na fase 1, tem como valor médio, em relação ao número de passos (parâmetro de discretização), 0,0027, como 5 passos equivalem a 1 dia nesta fase, temos $0,0028 \times 5 = 0,0144 = 1,44\%$ ao dia; uma média diária maior que a retirada na literatura; os valores de 27 se distribuem ao longo do intervalo etário de forma que a taxa se inicia altíssima em torno de 40% nas primeiras horas de vida dos ovos, permanece acima da média por 1,4 dias até diminuir exponencialmente, ficar abaixo da média e chegar ao fim da fase embrionária com um valor suficientemente próximo a zero: $7,61e^{-09}$. Na fase larval, Figura 28, a taxa de mortalidade apresentou como valor médio 0,20, já que cada passo nesta fase corresponde a 1 dia, temos uma média de $0,20 \times 30 = 6,0\%$ ao mês, um valor abaixo daquele considerado na Tabela 2, de 8,25% ao mês. A mortalidade em todo o estágio larval se manteve bastante alta, iniciando com 33%, chegando ao seu menor valor de 1,339% aos 2 meses e a partir daí aumenta até seu maior valor de 87% ao fim dos 3 meses.

As fases pós-metamórficas, em que os sapos se tornam jovens e depois adultos, são

caracterizadas na literatura por uma queda na mortalidade, esta sendo tomada fase juvenil como 60% ao ano e na fase adulta como 20% ao ano. No entanto, os dados obtidos pelo programa para estas fase e representados nas Figuras 29 e 30 nos dizem que a mortalidade da população no estágio juvenil teve como valor médio, em relação ao número de passos, 12,5%, como 1 passo equivale a aproximadamente 10 dias, esta mortalidade se mostra extremamente alta ao longo dos anos, o que pode ser comprovado pelo número de indivíduos que iniciam e terminam essa fase como foi descrito no segundo parágrafo acima. Iniciando com 20%, a mortalidade vai decrescendo até 8,12% aos 2,04 anos e a partir daí cresce rapidamente até os 52% ao fim dos 3 anos. Já no estágio adulto, a mortalidade nesta fase apresenta o valor médio de 1,16%, o qual corresponde a 23% ao ano, sendo que nesta 1 passo equivalente a 18 dias, ou seja, uma quantia bem próxima à citada em 2. A mortalidade se inicia aos 4% e disso vai decrescendo até 0,368% aos 3,95 anos e então aumenta até 1,49% no restante do intervalo etário de 5 anos. Toda a população morre por volta dos 3 anos desta fase, ou seja, com 6,3 anos de vida no total (20 dias + 3 meses + 3 anos + 3 anos).

As três últimas figuras na seção de resultados dizem respeito à taxa de fertilidade da fase adulta, considerada periódica no tempo, Figura 31. Mais especificadamente, na Figura 32, temos o comportamento de período $T = 1$ ano da taxa em relação ao tempo. Cada linha vertical nesta figura corresponde a variação de todos os valores de a para aquele respectivo t , ou seja, para $t = 0$, todos os valores de a para este tempo são representados em uma reta vertical, como para $t = 0$, temos $a = 0$, $\forall a \in [0, 5]$, o gráfico inicia com um ponto; para $t = 0.05$, a primeira reta presente no gráfico são todos os valores de a para este t e assim sucessivamente. Em cada reta, os valores de a se comportam conforme a Figura 33, o valor inicia em zero, cresce até seu ponto maior, todos em $a = 3,4$ anos, e a partir deste decrescem até o fim do intervalo. Ainda com relação a Figura 32, os picos em cada período ocorrem nos tempos 0,5; 1,5; 2,5; 3,5 e 4,5 anos, para $a = 3,4$ anos e o valor de β_4 em todos eles é o mesmo: 11 357,56. Isto é, a cada ano a população adulta gerada neste modelo produz, em sua quantia mais alta, por volta de 11 357,56 ovos. Um número condizente com as quantias que estamos trabalhando, pois supondo que dos 50 indivíduos que chegam a fase adulta, metade são fêmeas e que cada um produz em média 621 ovos por desova, temos então que essas 25 produzem em média 15 525 ovos por desova. Relativamente um número próximo ao obtido – 11 357,56 – a uma diferença de 6 fêmeas.

4.5 MODELO 3: DINÂMICA NÃO-LINEAR COM TERMO LOGÍSTICO

Vamos inserir na fase adulta da população um termo logístico, enquanto as outras fases permanecem regidas por uma dinâmica linear, ou seja, um modelo da forma (P6), para $N = 4$. Seu sistema numérico correspondente, conforme Seção (4.1), é

$$\left\{ \begin{array}{ll} I) & \frac{u_{im}^n - u_{im-1}^{n-1}}{h_i} = -\mu_{im} u_{im}^n, \quad 1 \leq m \leq M_i^*, \quad 1 \leq n \leq N_i^*, \\ & i = 1, 2, 3; \\ II) & \frac{u_{4m}^n - u_{4m-1}^{n-1}}{h_4} = -(\mu_{4m}^0 + \mathcal{M}_4^n(S_4^{n-1}))u_{4m}^n, \quad 1 \leq m \leq M_4^*, \quad 1 \leq n \leq N_4^*; \\ III) & S_4^n = \sum_{m=1}^{M_4^*} \gamma_m u_{4m}^n, \quad 1 \leq n \leq N_4^*; \\ IV) & u_{10}^n = h_4 \sum_{m=1}^{M_4^*} \beta_{4m}^n u_{4m}^n, \quad 1 \leq n \leq N_4^*; \\ V) & u_{i0}^n = h_{i-1} \sum_{m=1}^{M_{i-1}^*} \beta_{i-1m} u_{i-1m}^n, \quad 1 \leq n \leq N_i^*, \quad i = 2, 3, 4; \\ VI) & u_{im}^0 = p_i^0(a_m), \quad 1 \leq m \leq M_i^*, \quad i = 1, 2, 3, 4. \end{array} \right. \quad (P12)$$

Para simplificar o sistema na construção do código, consideramos

$$\mathcal{M}_4(t, S_4(t)) = S_4(t) \quad \text{e} \quad \gamma(a) = 1, \quad \forall a \in [0, a_4^*],$$

com os mesmos dados do Modelo 2 anterior, alterando apenas as taxas de fertilidade e mortalidade da fase adulta acrescentando um termo logístico em (II), da seguinte forma:

$$\begin{aligned} \beta_4(a, t) &= 621a^2(a_{4\ddagger} - a)|\sin(\pi t)|; \\ \mu_4(a, t) &= \mu_4(a) + S_4(t) = 0.2e^{(-a)/(a_{4\ddagger}-a)} + S_4(t). \end{aligned}$$

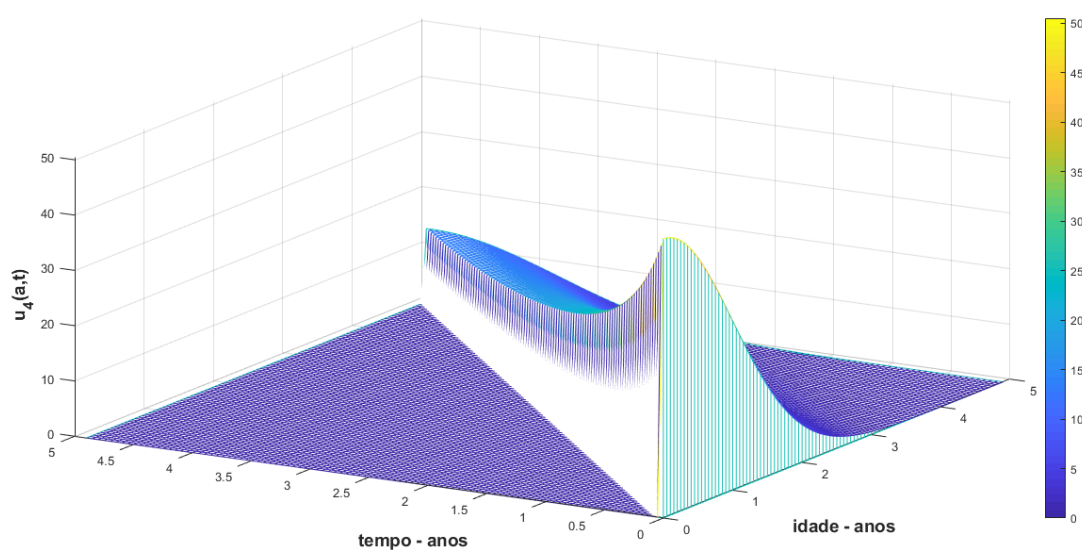
Temos o programa *code3.m* no Apêndice A.3 para o respectivo modelo. O resultado se encontra na seguinte seção. Como as três fases iniciais apresentaram o mesmo comportamento que as do Modelo 2 com alterações apenas na última e sua respectiva taxa de mortalidade, os gráficos dessas fases iniciais foram ocultados e apenas explicitados aqueles que tiveram alterações.

4.5.1 Resultado

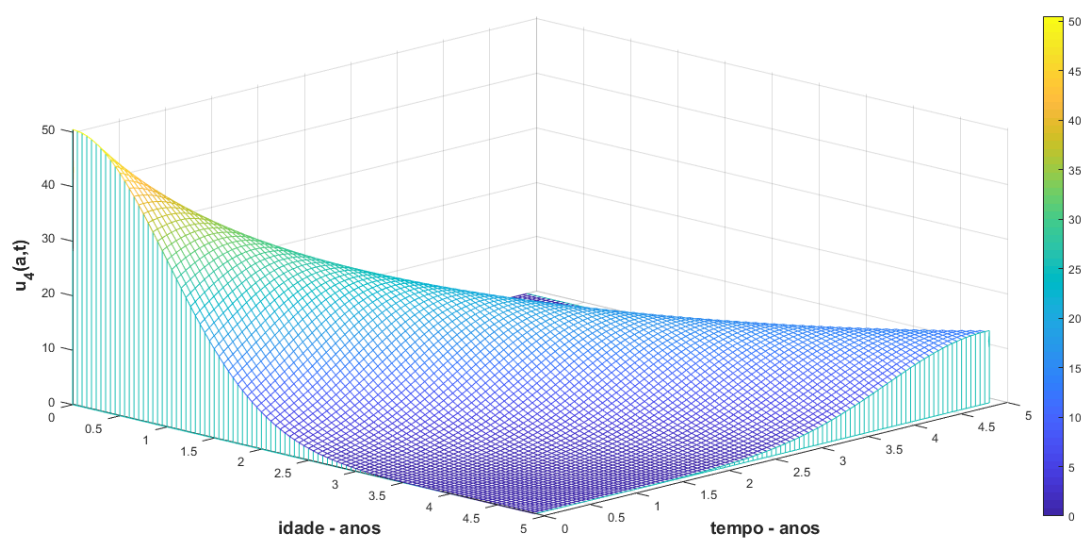
Os gráficos resultantes para a distribuição da população ao longo do tempo e idade seguem abaixo.

Figura 34 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito ao tempo e idade.

(a)

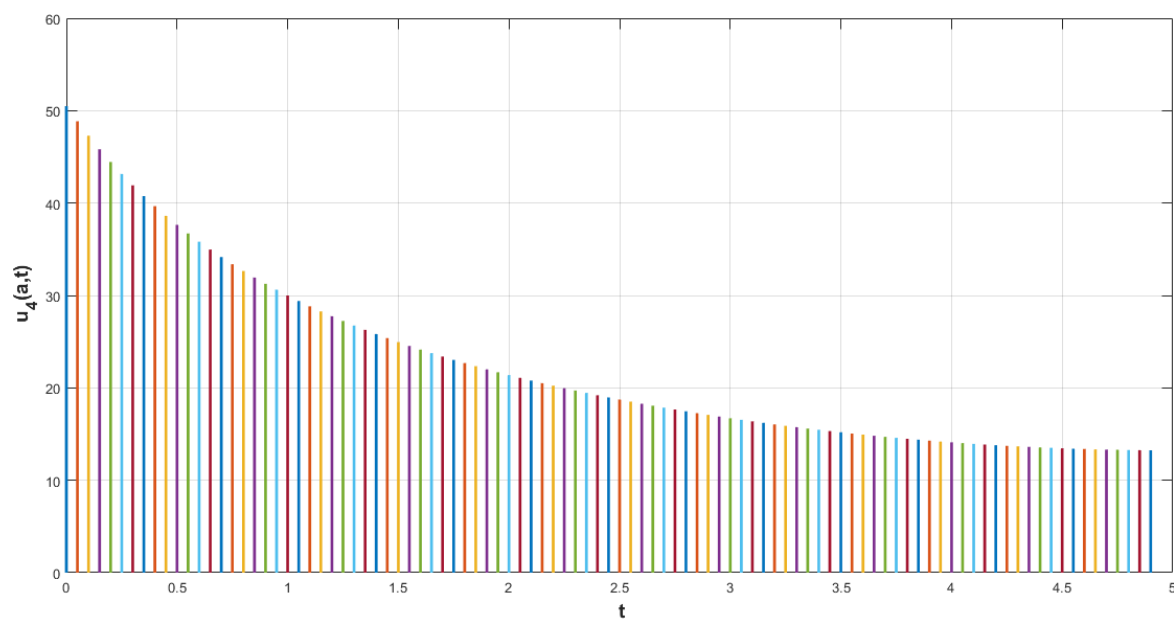


(b) Rotação.



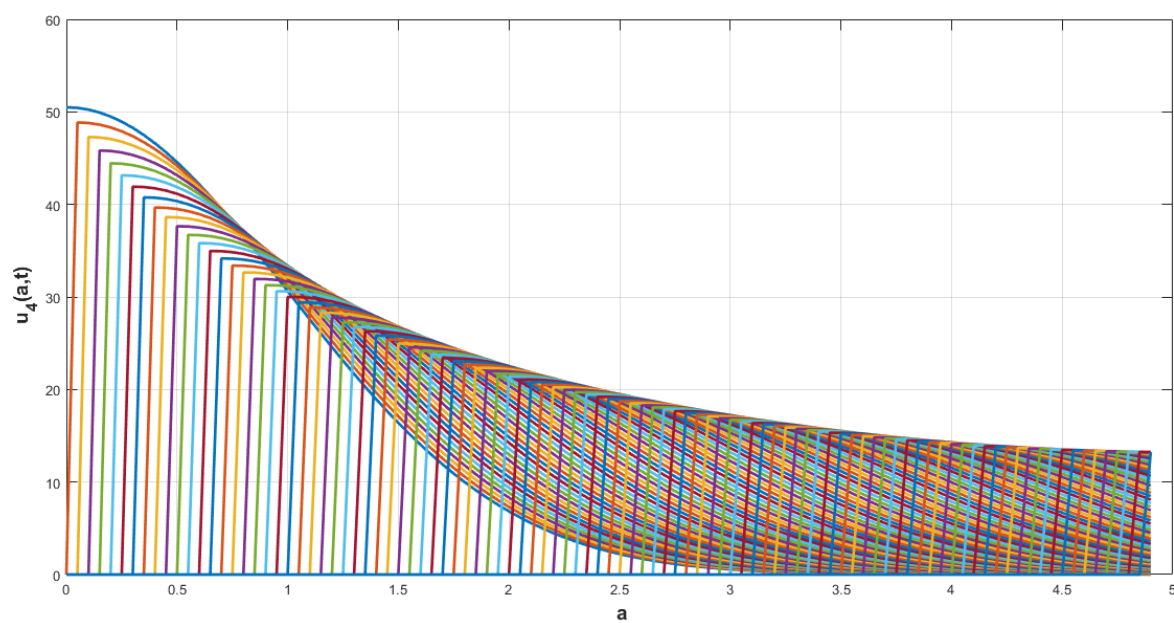
Fonte: a autora.

Figura 35 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito ao tempo.



Fonte: a autora.

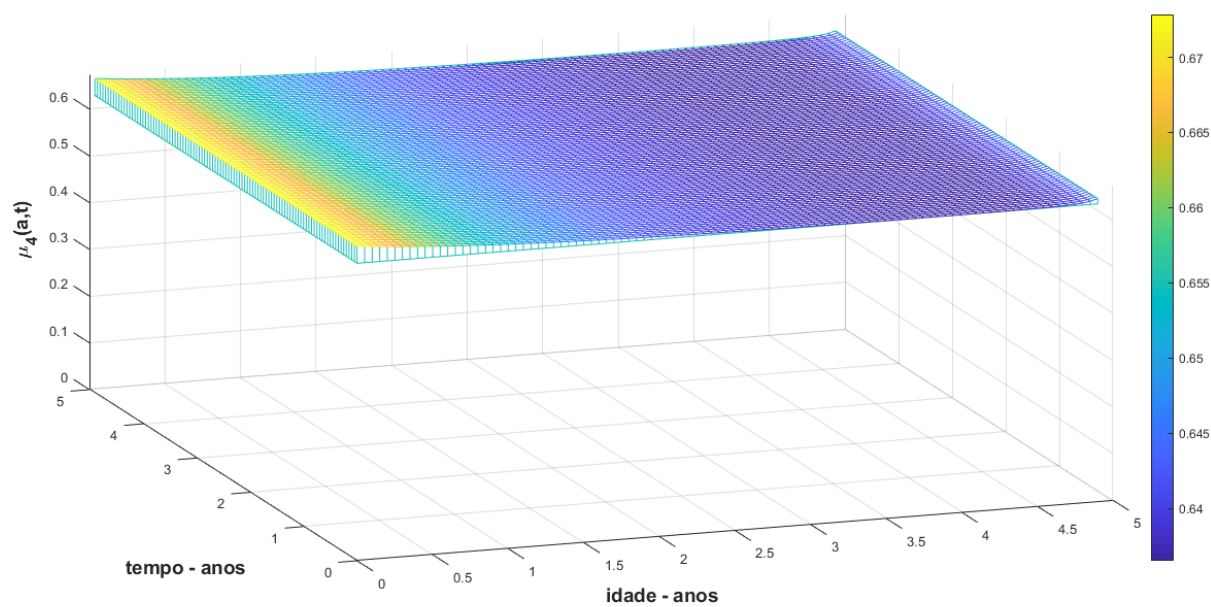
Figura 36 – Distribuição populacional da fase adulta com respeito à idade.



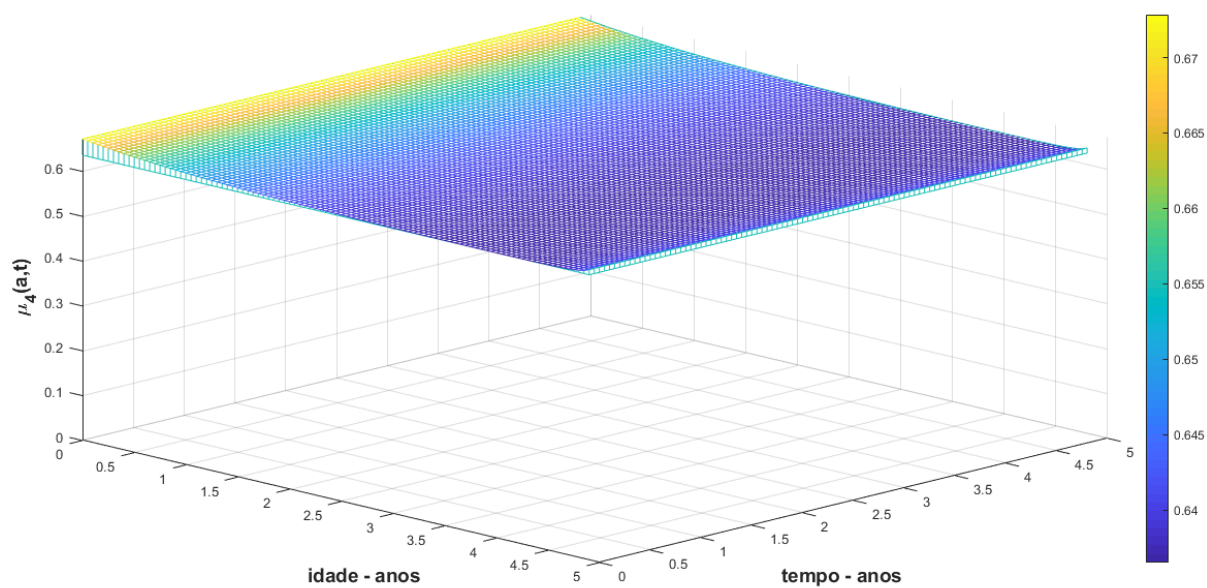
Fonte: a autora.

Figura 37 – Taxa de mortalidade da fase adulta.

(a)

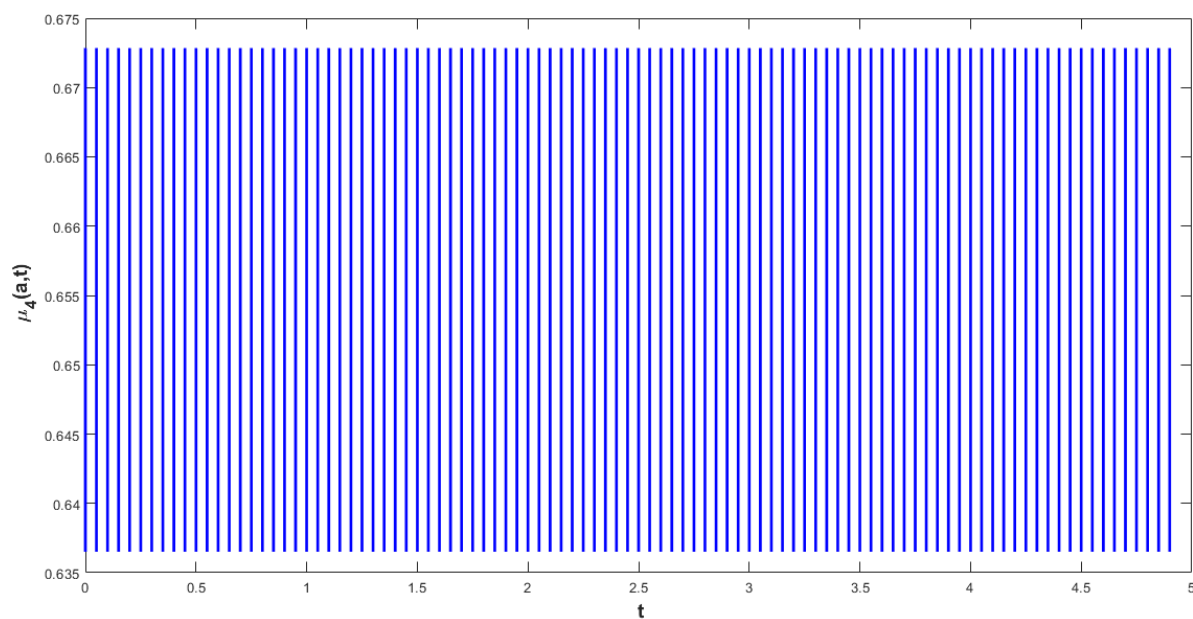


(b) Rotação.



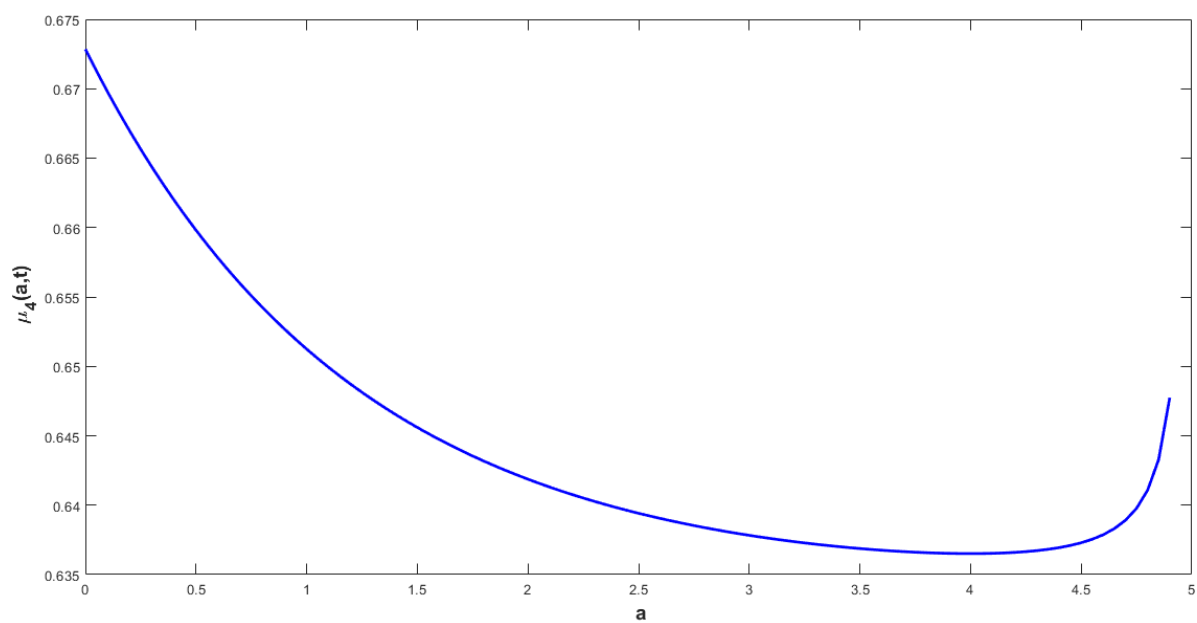
Fonte: a autora.

Figura 38 – Taxa de mortalidade da fase adulta no decorrer do tempo.



Fonte: a autora.

Figura 39 – Taxa de mortalidade da fase adulta no decorrer da idade.



Fonte: a autora.

4.5.2 Discussão

Como mencionado no início da seção anterior, os resultados deste modelo que mescla equações lineares e não-lineares foram exatamente os mesmos para a parte linear do sistema (P12), com alterações apenas na parte não-linear que leva o termo logístico. De fato, o objetivo é ver onde este termo, que pode ser interpretado como um fator de aglomeração ou de competição, causa alterações na população.

Nos gráficos apresentados acima, tendo as fases de ovo, larva e juvenil as mesmas quantias das descritas no Modelo 2, o comportamento da distribuição populacional da fase adulta, na Figura 34, também é decrescente, porém de forma bem mais rápida que a mesma fase nos outros modelos. Na população inicial, para $t = 0$, dos 50 indivíduos que se tornam adultos, todos sobrevivem por quase 3 anos e no restante do tempo, para $t > 0$, o número de indivíduos tende a zero em ambas as regiões do gráfico, Figuras 35 e 36, levando 2,8 anos no tempo para toda população de qualquer idade morrer. Após este tempo ($t = 2,8$) anos, temos um leve crescimento no número de indivíduos em todas as idades mas que logo começa a diminuir, o que pode ser característico da periodicidade da taxa de fertilidade que está mantendo a renovação da população. Por esta sofrer influência de um componente logístico, a renovação não é tão expressiva em números.

Outro elemento com notável alteração neste modelo é a mortalidade da fase adulta, na Figura 37, que agora dependente da idade e do tempo, e assim como nos outros modelos, ela decresce ao longo de todo intervalo de definição, porém mesmo decrescendo permanece alta em todo intervalo de definição. Esta mortalidade para cada a e variando os valores de t tem sempre o mesmo valor, para aquele respectivo tempo, Figura 38, e para cada t variando os valores de a decresce de acordo com $\mu_4(a)$ do modelo linear periódico anterior, Figura 39. Como os valores de a se repetem para cada t , a taxa tem como valor médio 64,4% que é bastante alto comparado ao que conseguimos tanto nos modelos anteriores quanto na Tabela 2, o que explica o decrescimento rápido da população $u_4(a, t)$.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Como base no que foi objetivado e desenvolvido neste trabalho, modelos populacionais estruturados etariamente com equações de nascimento acopladas foram bem definidos. Supondo condições básicas simples condizentes com a realidade, em suas soluções obtivemos existência, unicidade, positividade e regularidade, para cada modelo, elementos necessários para o desenvolvimento teórico de qualquer modelagem. Mesmo em cada variação de modelo analisado foram obtidos esses elementos.

A representação numérica dos modelos com base no método de Euler-Riemman obteve resultados, em partes, condizentes com a realidade, de acordo com as respectivas condições de cada modelo. Fazendo uma comparação entre os três resultados numéricos obtidos, podemos constatar que o último modelo, com uma dinâmica não-linear logística, foi o que se apresentou mais próximo da distribuição e comportamento real da população, o que confirma a importância da teoria não-linear aplicada à ecologia, os fatores a mais que podem ser analisados: aglomeração, interação, competição, limitação de recursos etc, aumentam a confiabilidade da descrição da população.

Mesmo com o estudo sobre modelagem em equações acopladas desenvolvido neste trabalho, é importante e necessária uma continuação tanto para aprimorar a parte teórica, para obtenção, por exemplo, do comportamento assintótico e estabilidade da solução; quanto aprimorar a parte numérica, analisando a convergência do programa escrito, ou seja, o quanto a solução numérica se aproxima da real, e também analisar, se possível, com esse mesmo programa, outras dinâmicas de interação hospedeiro-parasita ou patógeno-hospedeiro que causem prejuízos, como mortalidade ou extinção à espécie hospedeira. Ou ainda ser testado em outras situações como predação, aglomeração e competição.

As modelagens em torno do ciclo de vida da *R. temporaria*, são atrativas no sentido de, se possível, poderem ajudar a compreender o comportamento síncrono do parasita em relação ao hospedeiro; a determinar o melhor momento de contato do parasita com o girino; a criar condições para que esse melhor momento seja sempre alcançado, sem que haja a necessidade do surgimento de adultos neotênicos/progenéticos, entendendo a influência da temperatura ou da altitude na eclosão dos ovos tanto dos anfíbios quanto dos parasitas.

REFERÊNCIAS

- AMPHIBIAWEB. *Rana temporaria: Common Frog*. 2020. Accessed Sep 27, 2021. Disponível em: <<https://amphibiaweb.org/species/5168>>.
- ANITA, S. *Analysis and Control of Age-Dependent Population Dynamics*. [S.l.]: Springer Science+Business Media B.V., 2000. v. 11.
- ANITA, S.; ARNAUTU, V.; CAPASSO, V. *An Introduction to Optimal Control Problems in Life Sciences and Economics: From Mathematical Models to Numerical Simulation with MATLAB*. [S.l.]: Birkhäuser Basel, 2011.
- BACAER, N. *A Short History of Mathematical Population Dynamics*. [S.l.]: Springer-Verlag London Limited, 2011.
- BAKKE, T.; CABLE, J.; HARRIS, P. The biology of gyrodactylid monogeneans: The “russian-doll killers”. In: BAKER, J.; MULLER, R.; ROLLINSON, D. (Ed.). Academic Press, 2007, (Advances in Parasitology, v. 64). p. 161–460. Disponível em: <<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065308X06640037>>.
- BEATTIE, R. C. *Studies on the biology of the common frog rana temporaria temporaria (linnaeus) with particular reference to altitude*. Thesis (Doctoral), 1977. Disponível em: <<http://etheses.dur.ac.uk/8333/>>.
- BURCH, T. Demography in a new key: A theory of population theory. *Demographic Research*, v. 9, p. 263–284, 12 2003.
- CARVALHO, T.; BECKER, C. G.; TOLEDO, L. F. Historical amphibian declines and extinctions in brazil linked to chytridiomycosis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 284, n. 1848, p. 20162254, 2017. Disponível em: <<https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rspb.2016.2254>>.
- CASTROJR, A. A. d. *Curso de teoria da medida*. 3. ed. [S.l.]: Rio de Janeiro: IMPA, 2015. 193 p. ISBN 978-85-244-0394-1.
- DILAO, R. Mathematical models in population dynamics and ecology. In: _____. *Biomathematics: Modelling and Simulation*. [S.l.]: World Scientific, 2006. cap. 15, p. 399–449. ISBN 981-238-110-4.
- DRAGO, F.; NUNEZ, V. Capítulo 5: Clase monogenea. In: _____. [S.l.: s.n.], 2017. p. 68–82.
- FELLER, W. On the integral equation of renewal theory. *The Annals of Mathematical Statistics*, JSTOR, v. 12, n. 3, p. 243–267, 09 1941. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/2235855>>.
- FHT. *Common Frog (Rana temporaria)*. 2021. Accessed Sep 27, 2021. Disponível em: <<https://freshwaterhabitats.org.uk/pond-clinic/identifying-creatures-pond/amphibians-reptiles-pond/>>.
- FOLLAND, G. *Real Analysis: Modern Techniques and Their Applications*. Wiley, 1999. (A Wiley-Interscience publication). ISBN 9780471317166. Disponível em: <<https://books.google.com.br/books?id=uPkYAAIAAJ>>.

- GOTELLI, N. J. *A primer of ecology*. 4. ed. Sinauer Associates, Inc, 2008. 290 p. ISBN 9780878933181. Disponível em: <<https://www.sinauer.com/media/wysiwyg/tocs/PrimerEcology.pdf>>.
- GURTIN, M. E.; MACCAMY, R. C. Non-linear age-dependent population dynamics. *Archive for Rational Mechanics and Analysis*, Springer Nature Switzerland, v. 54, p. 281–300, 1974.
- HOPPENSTAEDT, F. *Mathematical Theories of Populations: Demographics, Genetics and Epidemics*. Society for Industrial and Applied Mathematics, 1975. Disponível em: <<https://epubs.siam.org/doi/abs/10.1137/1.9781611970487>>.
- IANNELLI, M. *Mathematical Theory of Age-Structured Population Dynamics*. [S.l.]: Giardini Editori e Stampatori, Pisa, 1995. v. 7.
- IANNELLI, M.; MILNER, F. *The Basic Approach to Age-Structured Population Dynamics: Models, Methods and Numerics*. [S.l.]: Springer Science+Business Media B.V., 2017.
- IANNELLI, M.; PUGLIESE, A. *An Introduction to Mathematical Population Dynamics: Along the trail of Volterra and Lotka*. [S.l.]: Springer International Publishing Switzerland, 2014.
- IMPAGLIAZZO, J. *Deterministic Aspects of Mathematical Demography: An Investigation of the Stable Theory of Population including an Analysis of the Population Statistics of Denmark*. [S.l.]: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1985. v. 13.
- KEYFITZ, N. *Introduction to the Mathematics of Population: with revisions*. [S.l.]: Addison-Wesley Publishing Company, 1977.
- LANGHAAR, H. L. General population theory in the age-time continuum. *Journal of the Franklin Institute*, Elsevier B.V., v. 293, p. 199–214, 03 1972.
- LEFEBVRE, F.; POULIN, R. Progenesis in digenean trematodes: a taxonomic and synthetic overview of species reproducing in their second intermediate hosts. *Parasitology*, Cambridge University Press, v. 130, n. 6, p. 587–605, 2005.
- LINNAEUS, C. *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Vindobonae: Typis Ioannis Thomae, 1758. v. 1. 540 p. <https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/37256>. Disponível em: <<https://www.biodiversitylibrary.org/item/83652>>.
- MIAUD C., G. R.; ELMBERG, J. Variations in life-history traits in the common frog *Rana temporaria* (amphibia: Anura): A literature review and new data from the french alps. *Journal of Zoology*, Cambridge University Press, v. 249, n. 1, p. 61–73, 1999.
- M'KENDRICK, A. G. Applications of mathematics to medical problems. *Proceedings of the Edinburgh Mathematical Society*, Edinburgh Mathematical Society, v. 44, p. 98–130, 1926.
- RAMOS, M. *Rana temporaria*. 2001. Accessed Sep 27, 2021. Disponível em: <https://animaldiversity.org/accounts/Rana_temporaria/>.

RORRES, C. Stability of an age-specific population with density dependent fertility. *Theoretical population biology*, v. 10, p. 26–46, 09 1976.

RUGGERI, J.; RIBEIRO, L. P.; PONTES, M. R.; TOFFOLO, C.; CANDIDO, M.; CARRIERO, M. M.; ZANELLA, N.; SOUSA, R. L. M.; TOLEDO, L. F. Discovery of wild amphibians infected with ranavirus in brazil. *Journal of Wildlife Diseases*, Wildlife Disease Association, v. 55, n. 4, p. 897 – 902, 2019. Disponível em: <<https://doi.org/10.7589/2018-09-224>>.

RUGGERI, J.; SILVA, A. d. A. e.; CANDIDO, M.; SOUSA, R. L. M.; TOLEDO, L. F. *Métodos para detecção de Ranavirus (Iridoviridae) em anfíbios*. Zenodo, 2021. Disponível em: <<https://doi.org/10.5281/zenodo.5211381>>.

SAVAGE, R. M. Observations on some natural epizootics of the trematode polystoma integerrimum among tadpoles of pana temporaria. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 120, n. 1, p. 15–37, 1950.

SAVAGE, R. M. *The ecology and life history of the common frog (Rana temporaria temporaria)*. New York, Hafner Pub. Co., 1962. 240 p. Disponível em: <<https://www.biodiversitylibrary.org/item/29030>>.

SCHEELE, B. C.; PASMANS, F.; SKERRATT, L. F.; BERGER, L.; MARTEL, A.; BEUKEMA, W.; ACEVEDO, A. A.; BURROWES, P. A.; CARVALHO, T.; CATENAZZI, A.; RIVA, I. D. la; FISHER, M. C.; FLECHAS, S. V.; FOSTER, C. N.; FRÍAS-ÁLVAREZ, P.; GARNER, T. W. J.; GRATWICKE, B.; GUAYASAMIN, J. M.; HIRSCHFELD, M.; KOLBY, J. E.; KOSCH, T. A.; MARCA, E. L.; LINDENMAYER, D. B.; LIPS, K. R.; LONGO, A. V.; MANEYRO, R.; MCDONALD, C. A.; MENDELSON, J.; PALACIOS-RODRIGUEZ, P.; PARRA-OLEA, G.; RICHARDS-ZAWACKI, C. L.; RÖDEL, M.-O.; ROVITO, S. M.; SOTO-AZAT, C.; TOLEDO, L. F.; VOYLES, J.; WELDON, C.; WHITFIELD, S. M.; WILKINSON, M.; ZAMUDIO, K. R.; CANESSA, S. Amphibian fungal panzootic causes catastrophic and ongoing loss of biodiversity. *Science*, v. 363, n. 6434, p. 1459–1463, 2019. Disponível em: <<https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.aav0379>>.

SCHLOEGEL, L. M.; TOLEDO, L. F.; LONGCORE, J. E.; GREENSPAN, S. E.; VIEIRA, C. A.; LEE, M.; ZHAO, S.; WANGEN, C.; FERREIRA, C. M.; HIPOLITO, M.; DAVIES, A. J.; CUOMO, C. A.; DASZAK, P.; JAMES, T. Y. Novel, panzootic and hybrid genotypes of amphibian chytridiomycosis associated with the bullfrog trade. *Molecular Ecology*, v. 21, n. 21, p. 5162–5177, 2012. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-294X.2012.05710.x>>.

SHARPE, F. R.; LOTKA, A. J. A problem in age-distribution. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*, v. 21, p. 435–438, 1911.

SHARPE, F. R.; LOTKA, A. J. A problem in age-distribution. In: _____. *Mathematical Demography: Selected Papers*. [S.l.]: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2013. cap. 13, p. 97–100. ISBN 978-3-642-35857-9.

SMITH, D. P.; KEYFITZ, N. *Mathematical Demography: Selected Papers*. [S.l.]: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2013. ISBN 978-3-642-35857-9.

SMITH, H. L.; THIEME, H. R. *Dynamical Systems and Population Persistence*. [S.l.]: American Mathematical Society, 2011. v. 118. ISBN 978-0-8218-4945-3.

TINSLEY, R. C. Ovoviviparity in platyhelminth life-cycles. *Parasitology*, Cambridge University Press, v. 86, n. 4, p. 161–196, 1983.

TINSLEY, R. C. Biologie des populations des monogènes polystomatidae. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, n. 328, p. 120–136, 1993. Disponível em: <<https://doi.org/10.1051/kmae:1993017>>.

VALENCIA-AGUILAR, A.; RUANO-FAJARDO, G.; LAMBERTINI, C.; LEITE, D.; TOLEDO, L. F.; MOTT, T. Chytrid fungus acts as a generalist pathogen infecting species-rich amphibian families in brazilian rainforests. *Diseases of Aquatic Organisms*, v. 114, p. 61–67, 05 2015.

WEBB, G. F. *Theory of nonlinear age-dependent population dynamics*. M. Dekker New York, 1985. vi, 294 p. ISBN 0824772903. Disponível em: <<https://nla.gov.au/nla.cat-vn4515943>>.

APÊNDICE A – PROGRAMAS NUMÉRICOS

Nas seções abaixo estão descritos os programas correspondentes a cada modelo numérico trabalhado no capítulo anterior. Todos escritos no software MATLAB.

A.1 PROGRAMA *code1.m* PARA RESOLVER O PROBLEMA (P10) DE TAXAS CONSTANTES

```

1 % arquivo code1.m
  % Programa para calcular a distribuicao populacional usando
3 % o metodo Implicit Euler-Riemman
  clear variables
5 close all
  clc
7 %
  A1 = 20;    T1 = A1;    %20 dias
9 A2 = 3;     T2 = A2;    %3 meses
  A3 = 3;     T3 = A3;    %3 anos
11 A4 = 5;    T4 = A4;    %5 anos
  %Definindo os parametros para cada fase
13 h1 = 0.4;           %100 passos: 5 passos = 1 dia
  h2 = 0.03;          %100 passos: 1 passo ~ 1 dia
15 h3 = 0.03;          %100 passos: 1 passo ~ 10 dias
  h4 = 0.05;          %100 passos: 1 passo ~ 18 dias
17 %
  l0 = 40000;          %quantidade total de ovos ao fim da desova
19 %
  %Definindo os eixos a partir dos parametros de discretizacao
21 M1 = 1 + round(A1/h1); N1 = 1 + round(T1/h1);
  M2 = 1 + round(A2/h2); N2 = 1 + round(T2/h2);
23 M3 = 1 + round(A3/h3); N3 = 1 + round(T3/h3);
  M4 = 1 + round(A4/h4); N4 = 1 + round(T4/h4);
25 %Definindo as matrizes
  a1 = zeros(M1,1);    t1 = zeros(1,N1);    u1 = zeros(M1,N1);
27 a2 = zeros(M2,1);    t2 = zeros(1,N2);    u2 = zeros(M2,N2);
  a3 = zeros(M3,1);    t3 = zeros(1,N3);    u3 = zeros(M3,N3);
29 a4 = zeros(M4,1);    t4 = zeros(1,N4);    u4 = zeros(M4,N4);
  age1 = zeros(M1,N1); time1 = zeros(M1,N1); w1 = zeros(M1,1);
31 age2 = zeros(M2,N2); time2 = zeros(M2,N2); w2 = zeros(M2,1);
  age3 = zeros(M3,N3); time3 = zeros(M3,N3); w3 = zeros(M3,1);
33 age4 = zeros(M4,N4); time4 = zeros(M4,N4); w4 = zeros(M4,1);
  %
35 for p = 1:M1

```

```

        a1(p) = (p-1)*h1;
37 end
    for i = 1:M2
39         a2(i) = (i-1)*h2;
        end
41    for r = 1:M3
        a3(r) = (r-1)*h3;
43    end
    for m = 1:M4
45         a4(m) = (m-1)*h4;
        end
47    for q = 1:N1
        t1(q) = (q-1)*h1;
49    end
    for j = 1:N2
51         t2(j) = (j-1)*h2;
        end
53    for s = 1:N3
        t3(s) = (s-1)*h3;
55    end
    for n = 1:N4
57         t4(n) = (n-1)*h4;
        end
59 %
    %Taxas de fertilidade e mortalidade para cada fase
61 beta1 = (a1<=A1).*0;          mi1 = (a1<=A1).*(-log(1-0.99)/365);
    beta2 = (a2<=A2).*0;          mi2 = (a2<=A2).*(-log(1-0.99)/365);
63 beta3 = (a3<=A3).*0;          mi3 = (a3<=A3).*(-log(1-0.6)/365);
    beta4 = (a4<=A4).*621;        mi4 = (a4<=A4).*(-log(1-0.2)/365);
65 %
    %Calculo da solucao no primeiro nivel (primeiro tempo) a partir da condicao
67 %inicial
    %
69    for p = 1:M1
        u1(p,1) = 10*exp(-0.005.*(a1(p))^2);
71    end
    for i = 1:M2
73         u2(i,1) = u1(M1,1).*exp(-0.05.*(a2(i))^2);
        end
75    for r = 1:M3
        u3(r,1) = u1(M2,1).*exp(-0.5.*(a3(r))^2);
77    end
    for m = 1:M4
79         u4(m,1) = u2(M3,1).*exp(-0.5.*(a4(m))^2);
        end
81 %
    %Calculo da solucao ascendente nos demais niveis de tempo

```

```

83 %
    for n = 2:N4
85         for m = 2:M4
                u4(m,n) = u4(m-1,n-1)/(1+h4*mi4(m));
87         end
            for m = 1:M4
89                 w4(m) = beta4(m)*u4(m,n);
            end
91         for s = 2:N3
                for r = 2:M3
93                        u3(r,s) = u3(r-1,s-1)/(1+h3*mi3(r));
                end
95                for r = 1:M3
                        w3(r) = beta3(r)*u3(r,s);
97                end
                for j = 2:N2
99                        for i = 2:M2
                                u2(i,j) = u2(i-1,j-1)/(1+h2*mi2(i));
101                        end
                                for i = 1:M2
103                                        w2(i) = beta2(i)*u2(i,j);
                                end
105                                for q = 2:N1
                                        for p = 2:M1
107                                                u1(p,q) = u1(p-1,q-1)/(1+h1*mi1(p));
                                        end
109                                        for p = 1:M1
                                                w1(p) = beta1(p)*u1(p,q);
111                                        end
                                                u1(1,q) = trapz(a4,w4);
113                                end
                                                u2(1,j) = trapz(a1,w1);
115                        end
                                u3(1,s) = trapz(a2,w2);
117                end
                        u4(1,n) = trapz(a3,w3);
119        end
        %
121 %Reescrevendo a matriz de valores
        %
123        for p = 1:M1
                for q = 1:N1
125                        age1(p,q) = a1(p);
                        time1(p,q) = t1(q);
127                end
        end
        end
129        for i = 1:M2

```

```

    for j = 1:N2
131         age2(i,j) = a2(i);
            time2(i,j) = t2(j);
133     end
    end
135 for r = 1:M3
    for s = 1:N3
137         age3(r,s) = a3(r);
            time3(r,s) = t3(s);
139     end
    end
141 for m = 1:M4
    for n = 1:N4
143         age4(m,n) = a4(m);
            time4(m,n) = t4(n);
145     end
    end
147 %
    %Graficos
149 %
    lw = 2;          %largura da linha do grafico
151 %Distribuicao populacional na idade e no tempo em cada fase
    figure(1)
153 K1 = max(max(u1)) ;
    meshz(age1,time1,u1) ; % or mesh
155 axis([0 A1 0 T1 0 K1])
    xlabel('\bf idade - dias ', 'FontSize',14)
157 ylabel('\bf tempo - dias', 'FontSize',14)
    zlabel('\bf u_1(a,t)', 'FontSize',14)
159 figure(2)
    K2 = max(max(u2)) ;
161 meshz(age2,time2,u2) ; % or mesh
    axis([0 A2 0 T2 0 K2])
163 xlabel('\bf idade - meses', 'FontSize',14)
    ylabel('\bf tempo - meses ', 'FontSize',14)
165 zlabel('\bf u_2(a,t)', 'FontSize',14)
    figure(3)
167 K3 = max(max(u3)) ;
    meshz(age3,time3,u3) ; % or mesh
169 axis([0 A3 0 T3 0 K3])
    xlabel('\bf idade - anos', 'FontSize',14)
171 ylabel('\bf tempo - anos', 'FontSize',14)
    zlabel('\bf u_3(a,t)', 'FontSize',14)
173 figure(4)
    K4 = max(max(u4)) ;
175 meshz(age4,time4,u4) ; % or mesh
    axis([0 A4 0 T4 0 K4])

```

```

177 xlabel('\bf idade - anos','FontSize',14)
    ylabel('\bf tempo - anos','FontSize',14)
179 zlabel('\bf u_4(a,t)','FontSize',14)
    %
181 %Distribuicoes populacionais com respeito ao tempo
    figure(5)
183 plot(time1, u1,'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_1(a,t)','FontSize',14)
185 xlabel('\bf t','FontSize',14)
    figure(6)
187 plot(time2, u2,'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_2(a,t)','FontSize',14)
189 xlabel('\bf t','FontSize',14)
    figure(7)
191 plot(time3, u3,'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_3(a,t)','FontSize',14)
193 xlabel('\bf t','FontSize',14)
    figure(8)
195 plot(time4, u4,'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_4(a,t)','FontSize',14)
197 xlabel('\bf t','FontSize',14)
    %
199 %Distribuicoes populacionais com respeito a idade
    figure(9)
201 plot(age1, u1,'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_1(a,t)','FontSize',14)
203 xlabel('\bf a','FontSize',14)
    figure(10)
205 plot(age2, u2,'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_2(a,t)','FontSize',14)
207 xlabel('\bf a','FontSize',14)
    figure(11)
209 plot(age3, u3,'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_3(a,t)','FontSize',14)
211 xlabel('\bf a','FontSize',16)
    figure(12)
213 plot(age4, u4,'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_4(a,t)','FontSize',14)
215 xlabel('\bf a','FontSize',14)

```

A.2 PROGRAMA *code2.m* PARA RESOLVER O PROBLEMA (P11) COM FERTILIDADE CONSTANTE

```

1 % arquivo code2.m
  clear variables
3 close all

```

```

clc
5 %
   A1 = 20;      T1 = A1;      %20 dias
7  A2 = 3;      T2 = A2;      %3 meses
   A3 = 3;      T3 = A3;      %3 anos
9  A4 = 5;      T4 = A4;      %5 anos
   %Definindo os parametros para cada fase
11 h1 = 0.2;          %100 passos: 5 passos = 1 dia
   h2 = 0.03;         %100 passos: 1 passo ~ 1 dia
13 h3 = 0.03;         %100 passos: 1 passo ~ 10 dias
   h4 = 0.05;         %100 passos: 1 passo ~ 18 dias
15 %
   T = 1;             %periodo do tempo
17 l0 = 40000;        %quantidade total de ovos ao fim da desova
   %
19 %Definindo os eixos a partir dos parametros de discretizacao
   M1 = round(A1/h1)-1;      N1 = round(T1/h1)-1;
21 M2 = round(A2/h2)-1;      N2 = round(T2/h2)-1;
   M3 = round(A3/h3)-1;      N3 = round(T3/h3)-1;
23 M4 = round(A4/h4)-1;      N4 = round(T4/h4)-1;
   %Definindo as matrizes de valores
25 a1 = zeros(M1,1);  t1 = zeros(1,N1);  u1 = zeros(M1,N1); w1 = zeros(M1,1);
   a2 = zeros(M2,1);  t2 = zeros(1,N2);  u2 = zeros(M2,N2); w2 = zeros(M2,1);
27 a3 = zeros(M3,1);  t3 = zeros(1,N3);  u3 = zeros(M3,N3); w3 = zeros(M3,1);
   a4 = zeros(M4,1);  t4 = zeros(1,N4);  u4 = zeros(M4,N4); w4 = zeros(M4,1);
29 age1 = zeros(M1,N1);  time1 = zeros(M1,N1);
   age2 = zeros(M2,N2);  time2 = zeros(M2,N2);
31 age3 = zeros(M3,N3);  time3 = zeros(M3,N3);
   age4 = zeros(M4,N4);  time4 = zeros(M4,N4);  beta4 = zeros(M4,N4);
33 %
   for p = 1:M1
35     a1(p) = (p-1)*h1;
   end
37 for i = 1:M2
   a2(i) = (i-1)*h2;
39 end
   for r = 1:M3
41     a3(r) = (r-1)*h3;
   end
43 for m = 1:M4
   a4(m) = (m-1)*h4;
45 end

47 for q = 1:N1
   t1(q) = (q-1)*h1;
49 end
   for j = 1:N2

```

```

51     t2(j) = (j-1)*h2;
    end
53     for s = 1:N3
        t3(s) = (s-1)*h3;
55     end
    for n = 1:N4
57         t4(n) = (n-1)*h4;
        end
59     %
    %Taxas de fertilidade e mortalidade para cada fase
61     beta1 = (a1<=A1).*0;    beta2 = (a2<=A2).*0;    beta3 = (a3<=A3).*0;

63     for m = 1:M4
        for n = 1:N4
65            beta4(m,n)= 621.*(a4(m).^2.*(A4 - a4(m)).*abs(sin((pi*t4(n))/T)));
            end
67     end

69     mi1 = 0.99*(exp(-a1)./(A1 - a1));    mi2 = 0.99*(exp(-a2)./(A2 - a2));
    mi3 = 0.6*(exp(-a3)./(A3 - a3));    mi4 = 0.2*(exp(-a4)./(A4 - a4));
71     %
    %Calculo da solucao no primeiro nivel (primeiro tempo) a partir da condicao
73     %inicial
    %
75     for p = 1:M1
        u1(p,1) = 10*exp(-0.005.*(a1(p))^2);
77     end
    for i = 1:M2
79         u2(i,1) = u1(M1,1).*exp(-0.05.*(a2(i))^2);
        end
81     for r = 1:M3
        u3(r,1) = u1(M2,1).*exp(-0.5.*(a3(r))^2);
83     end
    for m = 1:M4
85         u4(m,1) = u2(M3,1).*exp(-0.5.*(a4(m))^2);
        end
87     %
    %Calculo da solucao ascendente nos demais niveis de tempo
89     %
    for n = 2:N4
91         for m = 2:M4
            u4(m,n) = u4(m-1,n-1)/(1+h4*mi4(m));
93         end
        for m = 1:M4
95            w4(m) = beta4(m,n)*u4(m,n);
            end
97     for s = 2:N3

```

```

    for r = 2:M3
99         u3(r,s) = u3(r-1,s-1)/(1+h3*mi3(r));
        end
101    for r = 1:M3
        w3(r) = beta3(r)*u3(r,s);
103    end
    for j = 2:N2
105        for i = 2:M2
            u2(i,j) = u2(i-1,j-1)/(1+h2*mi2(i));
107        end
        for i = 1:M2
109            w2(i) = beta2(i)*u2(i,j);
        end
111        for q = 2:N1
            for p = 2:M1
113                u1(p,q) = u1(p-1,q-1)/(1+h1*mi1(p));
            end
115            for p = 1:M1
                w1(p) = beta1(p)*u1(p,q);
117            end
            u1(1,q) = trapz(a4,w4);
119        end
        u2(1,j) = trapz(a1,w1);
121    end
    u3(1,s) = trapz(a2,w2);
123 end
    u4(1,n) = trapz(a3,w3);
125 end
%
127 %Reescrevendo a matriz de valores
%
129 for p = 1:M1
    for q = 1:N1
131        age1(p,q) = a1(p);
        time1(p,q) = t1(q);
133    end
    end
135 for i = 1:M2
    for j = 1:N2
137        age2(i,j) = a2(i);
        time2(i,j) = t2(j);
139    end
    end
141 for r = 1:M3
    for s = 1:N3
143        age3(r,s) = a3(r);
        time3(r,s) = t3(s);

```

```

145     end
    end
147 for m = 1:M4
    for n = 1:N4
149         age4(m,n) = a4(m);
            time4(m,n) = t4(n);
151     end
    end
153 %
    %Graficos
155 %
    lw = 2;      %largura da linha do grafico
157 %Distribuicao populacional na idade e no tempo em cada fase
    figure(1)
159 K1 = max(max(u1)) ;
    meshz(age1,time1,u1) ; % or mesh
161 axis([0 A1 0 T1 0 K1])
    xlabel('\bf idade - dias ','FontSize',14)
163 ylabel('\bf tempo - dias ','FontSize',14)
    zlabel('\bf u_1(a,t)','FontSize',14)
165 figure(2)
    K2 = max(max(u2)) ;
167 meshz(age2,time2,u2) ; % or mesh
    axis([0 A2 0 T2 0 K2])
169 xlabel('\bf idade - meses ','FontSize',14)
    ylabel('\bf tempo - meses ','FontSize',14)
171 zlabel('\bf u_2(a,t)','FontSize',14)
    figure(3)
173 K3 = max(max(u3)) ;
    meshz(age3,time3,u3) ; % or mesh
175 axis([0 A3 0 T3 0 K3])
    xlabel('\bf idade - anos ','FontSize',14)
177 ylabel('\bf tempo - anos ','FontSize',14)
    zlabel('\bf u_3(a,t)','FontSize',14)
179 figure(4)
    K4 = max(max(u4)) ;
181 meshz(age4,time4,u4) ; % or mesh
    axis([0 A4 0 T4 0 K4])
183 xlabel('\bf idade - anos ','FontSize',14)
    ylabel('\bf tempo - anos ','FontSize',14)
185 zlabel('\bf u_4(a,t)','FontSize',14)
    %
187 %Distribuicao populacional de cada fase com respeito ao tempo
    figure(5)
189 plot(time1, u1,'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_1(a,t)','FontSize',14)
191 xlabel('\bf t','FontSize',14)

```

```

figure(6)
193 plot(time2, u2, 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_2(a,t)', 'FontSize',14)
195 xlabel('\bf t', 'FontSize',14)
    figure(7)
197 plot(time3, u3, 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_3(a,t)', 'FontSize',14)
199 xlabel('\bf t', 'FontSize',14)
    figure(8)
201 plot(time4, u4, 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_4(a,t)', 'FontSize',14)
203 xlabel('\bf t', 'FontSize',14)
    %
205 %Distribuicao populacional de cada fase com respeito a idade
    figure(9)
207 plot(age1, u1, 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_1(a,t)', 'FontSize',14)
209 xlabel('\bf a', 'FontSize',14)
    figure(10)
211 plot(age2, u2, 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_2(a,t)', 'FontSize',14)
213 xlabel('\bf a', 'FontSize',14)
    figure(11)
215 plot(age3, u3, 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_3(a,t)', 'FontSize',14)
217 xlabel('\bf a', 'FontSize',16)
    figure(12)
219 plot(age4, u4, 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_4(a,t)', 'FontSize',14)
221 xlabel('\bf a', 'FontSize',14)
    %
223 % Taxas de mortalidade de cada fase e fertilidade da fase adulta
    figure(13)
225 plot(a1,mi1, 'r', 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf \mu_1(a)', 'FontSize',14)
227 xlabel('\bf a', 'FontSize',14)
    figure(14)
229 plot(a2,mi2, 'r', 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf \mu_2(a)', 'FontSize',14)
231 xlabel('\bf a', 'FontSize',14)
    figure(15)
233 plot(a3,mi3, 'r', 'LineWidth',lw);
    ylabel('\bf \mu_3(a)', 'FontSize',14)
235 xlabel('\bf a', 'FontSize',14)
    figure(16)
237 plot(a4,mi4, 'r', 'LineWidth',lw);
    ylabel('\bf \mu_4(a)', 'FontSize',14)

```

```

239 xlabel('\bf a','FontSize',14)
    figure(17)
241 K5 = max(max(beta4));
    meshz(age4,time4,beta4) ;
243 axis([0 A4 0 T4 0 K5])
    xlabel('\bf idade - anos','FontSize',14)
245 ylabel('\bf tempo - anos','FontSize',14)
    zlabel('\bf \beta_4(a,t)','FontSize',14)
247 figure(18)
    plot(time4,beta4,'b','LineWidth',lw);
249 ylabel('\bf \beta_4(a,t)','FontSize',14)
    xlabel('\bf t','FontSize',14)
251 figure(19)
    plot(age4,beta4,'b','LineWidth',lw);
253 ylabel('\bf \beta_4(a,t)','FontSize',14)
    xlabel('\bf a','FontSize',14)

```

A.3 PROGRAMA *code3.m* PARA RESOLVER O PROBLEMA (P12) COM TERMO LOGÍSTICO

```

% arquivo code3.m
2 clear variables
  close all
4 clc
  %
6 A1 = 20;    T1 = A1;    %20 dias
  A2 = 3;     T2 = A2;    %3 meses
8 A3 = 3;     T3 = A3;    %3 anos
  A4 = 5;     T4 = A4;    %5 anos
10 %Definindo os parametros para cada fase
  h1 = 0.2;    %100 passos: 5 passos = 1 dia
12 h2 = 0.03;  %100 passos: 1 passo ~ 1 dia
  h3 = 0.03;   %100 passos: 1 passo ~ 10 dias
14 h4 = 0.05;  %100 passos: 1 passo ~ 18 dias
  %
16 l0 = 40000; %quantidade total de ovos ao fim da desova
  %
18 %Definindo os eixos a partir dos parametros de discretizacao
  M1 = round(A1/h1)-1;    N1 = round(T1/h1)-1;
20 M2 = round(A2/h2)-1;    N2 = round(T2/h2)-1;
  M3 = round(A3/h3)-1;    N3 = round(T3/h3)-1;
22 M4 = round(A4/h4)-1;    N4 = round(T4/h4)-1;
  %Definindo as matrizes de valores
24 a1 = zeros(M1,1);  t1 = zeros(1,N1);  u1 = zeros(M1,N1);  w1 = zeros(M1,1);
  a2 = zeros(M2,1);  t2 = zeros(1,N2);  u2 = zeros(M2,N2);  w2 = zeros(M2,1);
26 a3 = zeros(M3,1);  t3 = zeros(1,N3);  u3 = zeros(M3,N3);  w3 = zeros(M3,1);

```

```

a4 = zeros(M4,1);  t4 = zeros(1,N4);  u4 = zeros(M4,N4);  w4 = zeros(M4,1);
28 age1 = zeros(M1,N1);  time1 = zeros(M1,N1);
   age2 = zeros(M2,N2);  time2 = zeros(M2,N2);
30 age3 = zeros(M3,N3);  time3 = zeros(M3,N3);
   age4 = zeros(M4,N4);  time4 = zeros(M4,N4);
32 beta4 = zeros(M4,N4);  s1 = zeros(M4,1);
   Mi4 = zeros(M4,N4);  s2 = zeros(M4,1);  S = zeros(1,N4);
34 %
   for p = 1:M1
36     a1(p) = (p-1)*h1;
   end
38 for i = 1:M2
   a2(i) = (i-1)*h2;
40 end
   for r = 1:M3
42     a3(r) = (r-1)*h3;
   end
44 for m = 1:M4
   a4(m) = (m-1)*h4;
46 end

48 for q = 1:N1
   t1(q) = (q-1)*h1;
50 end
   for j = 1:N2
52     t2(j) = (j-1)*h2;
   end
54 for s = 1:N3
   t3(s) = (s-1)*h3;
56 end
   for n = 1:N4
58     t4(n) = (n-1)*h4;
   end
60 %
   %Taxas de fertilidade e mortalidade para cada fase
62 beta1 = (a1<=A1).*0;  beta2 = (a2<=A2).*0;  beta3 = (a3<=A3).*0;

64 for m = 1:M4
   for n = 1:N4
66     beta4(m,n)= 621.*a4(m).^2.*(A4 - a4(m)).*abs(sin(pi*t4(n)));
   end
68 end

70 mi1 = 0.99*(exp(-a1)./(A1 - a1));  mi2 = 0.99*(exp(-a2)./(A2 - a2));
   mi3 = 0.6*(exp(-a3)./(A3 - a3));  mi4 = 0.2*(exp(-a4)./(A4 - a4));
72 %
   %Calculo da solucao no primeiro nivel (primeiro tempo) a partir da condicao

```

```

74 %inicial
%
76 for p = 1:M1
    u1(p,1) = 10*exp(-0.005.*(a1(p))^2);
78 end
    for i = 1:M2
80     u2(i,1) = u1(M1,1).*exp(-0.05.*(a2(i))^2);
    end
82 for r = 1:M3
    u3(r,1) = u2(M2,1).*exp(-0.5.*(a3(r))^2);
84 end
    for m = 1:M4
86     u4(m,1) = u3(M3,1).*exp(-0.5.*(a4(m))^2);
    end
88 %
    %Calculo da solucao ascendente nos demais niveis de tempo
90 %
    for m = 1:M4
92     s1(m) = u4(m,1);
    end
94 S(1) = trapz(a4,s1)/100;

96 for n = 2:N4
    for m = 2:M4
98     u4(m,n) = u4(m-1,n-1)./(1+h4.*(mi4(m)+S(n-1)));
        s2(m) = u4(m,n);
100    S(n) = trapz(a4,s2)/100;
    end
102    for m = 1:M4
        w4(m) = beta4(m,n).*u4(m,n);
104    end
    for s = 2:N3
106        for r = 2:M3
            u3(r,s) = u3(r-1,s-1)/(1+h3*mi3(r));
108        end
        for r = 1:M3
110            w3(r) = beta3(r).*u3(r,s);
        end
112        for j = 2:N2
            for i = 2:M2
114                u2(i,j) = u2(i-1,j-1)/(1+h2*mi2(i));
            end
116            for i = 1:M2
                w2(i) = beta2(i).*u2(i,j);
118            end
            for q = 2:N1
120                for p = 2:M1

```

```

        u1(p,q) = u1(p-1,q-1)/(1+h1*mi1(p));
122     end
        for p = 1:M1
124         w1(p) = beta1(p).*u1(p,q);
        end
126         u1(1,q) = trapz(a4,w4);
        end
128         u2(1,j) = trapz(a1,w1);
        end
130         u3(1,s) = trapz(a2,w2);
        end
132         u4(1,n) = trapz(a3,w3);
    end
134 %
    %Definindo a mortalidade na ultima fase para o grafico
136 for n = 1:N4
    for m = 1:M4
138         Mi4(m,n) = mi4(m) + S(n);
    end
140 end
    %
142 %Reescrevendo a matriz de valores
    %
144 for p = 1:M1
    for q = 1:N1
146         age1(p,q) = a1(p);
        time1(p,q) = t1(q);
148     end
    end
150 for i = 1:M2
    for j = 1:N2
152         age2(i,j) = a2(i);
        time2(i,j) = t2(j);
154     end
    end
156 for r = 1:M3
    for s = 1:N3
158         age3(r,s) = a3(r);
        time3(r,s) = t3(s);
160     end
    end
162 for m = 1:M4
    for n = 1:N4
164         age4(m,n) = a4(m);
        time4(m,n) = t4(n);
166     end
    end
end

```

```

168 %
    %Graficos
170 %
    lw = 2;      %largura da linha do grafico
172 %Distribuicao populacional na idade e no tempo em cada fase
    figure(1)
174 K1 = max(max(u1)) ;
    meshz(age1,time1,u1) ; % or mesh
176 axis([0 A1 0 T1 0 K1])
    xlabel('\bf idade - dias','FontSize',14)
178 ylabel('\bf tempo - dias','FontSize',14)
    zlabel('\bf u_1(a,t)','FontSize',14)
180 figure(2)
    K2 = max(max(u2)) ;
182 meshz(age2,time2,u2) ; % or mesh
    axis([0 A2 0 T2 0 K2])
184 xlabel('\bf idade - meses','FontSize',14)
    ylabel('\bf tempo - meses','FontSize',14)
186 zlabel('\bf u_2(a,t)','FontSize',14)
    figure(3)
188 K3 = max(max(u3)) ;
    meshz(age3,time3,u3) ; % or mesh
190 axis([0 A3 0 T3 0 K3])
    xlabel('\bf idade - anos','FontSize',14)
192 ylabel('\bf tempo - anos','FontSize',14)
    zlabel('\bf u_3(a,t)','FontSize',14)
194 figure(4)
    K4 = max(max(u4)) ;
196 meshz(age4,time4,u4) ; % or mesh
    axis([0 A4 0 T4 0 K4])
198 xlabel('\bf idade - anos','FontSize',14)
    ylabel('\bf tempo - anos','FontSize',14)
200 zlabel('\bf u_4(a,t)','FontSize',14)
    %
202 %Distribuicao populacional de cada fase com respeito ao tempo
    figure(5)
204 plot(time1, u1,'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_1(a,t)','FontSize',14)
206 xlabel('\bf t','FontSize',14)
    figure(6)
208 plot(time2, u2,'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_2(a,t)','FontSize',14)
210 xlabel('\bf t','FontSize',14)
    figure(7)
212 plot(time3, u3,'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_3(a,t)','FontSize',14)
214 xlabel('\bf t','FontSize',14)

```

```

figure(8)
216 plot(time4, u4, 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_4(a,t)', 'FontSize',14)
218 xlabel('\bf t', 'FontSize',14)
    %
220 %Distribuicao populacional de cada fase com respeito a idade
    figure(9)
222 plot(age1, u1, 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_1(a,t)', 'FontSize',14)
224 xlabel('\bf a', 'FontSize',14)
    figure(10)
226 plot(age2, u2, 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_2(a,t)', 'FontSize',14)
228 xlabel('\bf a', 'FontSize',14)
    figure(11)
230 plot(age3, u3, 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_3(a,t)', 'FontSize',14)
232 xlabel('\bf a', 'FontSize',16)
    figure(12)
234 plot(age4, u4, 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf u_4(a,t)', 'FontSize',14)
236 xlabel('\bf a', 'FontSize',14)
    %
238 % Taxas de mortalidade de cada fase e fertilidade da fase adulta
    figure(13)
240 plot(a1,mi1, 'r', 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf \mu_1(a)', 'FontSize',14)
242 xlabel('\bf a', 'FontSize',14)
    figure(14)
244 plot(a2,mi2, 'r', 'LineWidth',lw); grid
    ylabel('\bf \mu_2(a)', 'FontSize',14)
246 xlabel('\bf a', 'FontSize',14)
    figure(15)
248 plot(a3,mi3, 'r', 'LineWidth',lw);
    ylabel('\bf \mu_3(a)', 'FontSize',14)
250 xlabel('\bf a', 'FontSize',14)
    figure(16)
252 K5 = max(max(Mi4)) ;
    meshz(age4,time4,Mi4) ;
254 axis([0 A4 0 T4 0 K5])
    xlabel('\bf idade - anos', 'FontSize',14)
256 ylabel('\bf tempo - anos', 'FontSize',14)
    zlabel('\bf \mu_4(a,t)', 'FontSize',14)
258 figure(17)
    plot(time4,Mi4, 'b', 'LineWidth',lw);
260 ylabel('\bf \mu_4(a,t)', 'FontSize',14)
    xlabel('\bf t', 'FontSize',14)

```

```
262 figure(18)
    plot(age4,Mi4,'b','LineWidth',lw);
264 ylabel('\bf \mu_4(a,t)','FontSize',14)
    xlabel('\bf a','FontSize',14)
266 figure(19)
    K6 = max(max(beta4)) ;
268 meshz(age4,time4,beta4) ;
    axis([0 A4 0 T4 0 K6])
270 xlabel('\bf idade - anos','FontSize',14)
    ylabel('\bf tempo - anos','FontSize',14)
272 zlabel('\bf \beta_4(a,t)','FontSize',14)
    figure(20)
274 plot(time4,beta4,'b','LineWidth',lw);
    ylabel('\bf \beta_4(a,t)','FontSize',14)
276 xlabel('\bf t','FontSize',14)
    figure(21)
278 plot(age4,beta4,'b','LineWidth',lw);
    ylabel('\bf \beta_4(a,t)','FontSize',14)
280 xlabel('\bf a','FontSize',14)
```

ANEXO A – CONCEITOS BÁSICOS PARA A TEORIA

Como anexo, são escritos alguns resultados importantes e definições que servem como conceitos teóricos básicos para o desenvolvimento e entendimento do Capítulo 3. Exemplo: o Lema de Gronwall e o Teorema da Convergência Dominada de Lebesgue.

Teorema A.1. (*Lema de Gronwall*). Sejam $\alpha \geq 0$ e $\beta(t)$, $u(t)$ funções não-negativas de $t \in [a, b]$, satisfazendo a inequação

$$u(t) \leq \alpha + \int_0^t \beta(s)u(s)ds, \quad \text{para } a \leq t \leq b.$$

Então, temos

$$u(t) \leq \alpha e^{\int_0^t \beta(s)ds}, \quad \text{para } a \leq t \leq b.$$

Este é um resultado clássico de Equações Diferenciais Ordinárias facilmente encontrado e demonstrado. O enunciado acima está presente em Iannelli e Milner (2017). No que segue, temos alguns conceitos iniciais sobre Teoria da Medida.

Definição A.1. (σ -Álgebras). Seja X um conjunto não-vazio. Uma **álgebra** de conjuntos em X é uma coleção $\mathcal{A}$ de subconjuntos de X que é fechado para uniões finitas e complementos, em outras palavras,

$$(i) \ E_1, \dots, E_n \in \mathcal{A} \Rightarrow \bigcup_1^n E_j \in \mathcal{A},$$

$$(ii) \ E \in \mathcal{A} \Rightarrow E^c \in \mathcal{A}.$$

Uma σ -**álgebra** é uma álgebra que é fechada para uniões contáveis, ou seja, trocamos (i) por (i') abaixo:

$$(i') \ E_j \in \mathcal{A} \Rightarrow \bigcup_j E_j \in \mathcal{A}.$$

Além disso, se $\mathcal{A}$ é uma álgebra, então $\emptyset \in \mathcal{A}$ e $X \in \mathcal{A}$.

Definição A.2. (*Medida*). Seja X um conjunto equipado com a σ -álgebra $\mathcal{M}$. Uma **medida** em $\mathcal{M}$ é uma função $\mu : \mathcal{M} \rightarrow [0, \infty]$ tal que

$$(i) \ \mu(\emptyset) = 0,$$

$$(ii) \ \text{Se } \{E_j\}_1^\infty \text{ é uma sequência de conjuntos disjuntos em } \mathcal{M}, \text{ então } \mu(\bigcup_1^\infty E_j) = \sum_1^\infty \mu(E_j).$$

A propriedade (ii) é chamada **aditividade contável** e implica a **aditividade finita**:

(ii') Se $E_1, \dots, E_n$ são conjuntos disjuntos em $\mathcal{M}$, então $\mu(\bigcup_1^n E_j) = \sum_1^n \mu(E_j)$,

pois podemos fazer $E_j = \emptyset$ para $j > n$. Uma função que satisfaz (i) e (ii'), mas não necessariamente (ii) é chamada de **medida finitamente aditiva**.

Definição A.3. Se X é um conjunto e $\mathcal{M} \subset \mathcal{P}(X)$ (conjunto das partes de X), $(X, \mathcal{M})$ é chamado um **espaço mensurável** e os conjuntos em $\mathcal{M}$ são chamados de **conjuntos mensuráveis**. Se μ é uma medida em $(X, \mathcal{M})$, então $(X, \mathcal{M}, \mu)$ é chamado de **espaço de medida**.

Definição A.4. Seja $(X, \mathcal{M}, \mu)$ um espaço de medida. Se $\mu(X) < \infty$, μ é chamada **finita**. Se $X = \bigcup_1^\infty E_j$ onde $E_j \in \mathcal{M}$ e $\mu(E_j) < \infty$ para todo j , μ é chamada **σ -finita**.

Teorema A.2. Seja $(X, \mathcal{M}, \mu)$ um espaço de medida.

- a. (**Monotonicidade**) Se $E, F \in \mathcal{M}$ e $E \subset F$, então $\mu(E) \leq \mu(F)$.
- b. (**Subaditividade**) Se $\{E_j\}_1^\infty \subset \mathcal{M}$, então $\mu(\bigcup_1^\infty E_j) \leq \sum_1^\infty \mu(E_j)$.
- c. (**Continuidade por baixo**) Se $\{E_j\}_1^\infty \subset \mathcal{M}$ e $E_1 \subset E_2 \subset \dots$, então $\mu(\bigcup_1^\infty E_j) = \lim_{j \rightarrow \infty} \mu(E_j)$.
- c. (**Continuidade por cima**) Se $\{E_j\}_1^\infty \subset \mathcal{M}$, $E_1 \supset E_2 \supset \dots$, e $\mu(E_1) < \infty$, então $\mu(\bigcap_1^\infty E_j) = \lim_{j \rightarrow \infty} \mu(E_j)$.

Definição A.5. (Conjunto nulo). Se $(X, \mathcal{M}, \mu)$ é um espaço de medida, um conjunto $E \in \mathcal{M}$ tal que $\mu(E) = 0$ é chamado de conjunto **nulo**.

Definição A.6. (Quase todo ponto (q.t.p.)). Seja $(X, \mathcal{M}, \mu)$ um espaço de medida. Se uma afirmação sobre pontos $x \in X$ é verdade exceto para x em algum conjunto nulo, dizemos que é verdade em **quase todo ponto (q.t.p.)**, ou para **quase todo** x .

Exemplo A.1. Seja $(X, \mathcal{M}, \mu)$ um espaço de medida. Duas funções f e g são iguais em quase todo ponto, ou seja, iguais q.t.p., quando existe um conjunto $N \in \mathcal{M}$, com $\mu(N) = 0$, tal que $f(x) = g(x)$ para todo $x \in X \setminus N$ e escrevemos

$$f = g \quad \text{q.t.p.}$$

Definição A.7. (Convergência q.t.p.). Seja $(X, \mathcal{M}, \mu)$ um espaço de medida. Dizemos que uma sequência (f_n) funções em X **converge q.t.p.** para uma função f quando existe um conjunto $N \in \mathcal{M}$, com $\mu(N) = 0$, tal que $f_n(x) \rightarrow f(x)$ para todo $x \in X \setminus N$ e escrevemos

$$f = \lim_{n \rightarrow +\infty} f_n \quad \text{q.t.p.}$$

Definição A.8. (Função Mensurável). Seja $(X, \mathcal{M})$ um espaço mensurável, uma função $f : X \rightarrow [-\infty, +\infty]$ é **$\mathcal{M}$ -mensurável** se, para todo $a \in \mathbb{R}$, $f^{-1}((a, +\infty])$ é elemento de $\mathcal{M}$.

No caso em que a σ -álgebra $\mathcal{M}$ está subentendida no contexto, dizemos simplesmente que f é mensurável.

Observação A.3. f é mensurável $\Leftrightarrow f^{-1}(\text{qualquer intervalo}) \in \mathcal{M}$.

Proposição A.4. (Propriedades das funções mensuráveis). Seja $(X, \mathcal{M})$ um espaço mensurável e sejam $f_n, f, g : X \rightarrow [-\infty, +\infty]$ funções mensuráveis, e $\lambda \in \mathbb{R}$. Então:

- 1) $f + g$ e $f - g$ são mensuráveis.
- 2) $f \cdot g$ e $\lambda \cdot f$ são mensuráveis.
- 3) $\sup_{n \in \mathbb{N}} f_n$ e $\inf_{n \in \mathbb{N}} f_n$ são mensuráveis.
- 4) $\limsup f_n$ e $\liminf f_n$ são mensuráveis.
- 5) Se f_n converge pontualmente a h , então h é mensurável.
- 6) Se $f_n \geq 0$, então $\sum_{n=1}^{\infty} f_n$ é mensurável.

Proposição A.5. Se $f : X \rightarrow [0, +\infty]$ é mensurável, então existem $A_1, \dots, A_n, \dots \in \mathcal{M}$ (não-disjuntos em geral) e $\alpha_1, \dots, \alpha_n, \dots \geq 0$ números reais tais que

$$f = \sum_{n=1}^{\infty} \alpha_n \chi_{A_n}.$$

Definição A.9. (Integral de função mensurável). Sejam $f : X \rightarrow [0, +\infty]$ uma função mensurável e $(X, \mathcal{M}, \mu)$ um espaço de medida. Definimos a integral de f por

$$I(f) = \sum_{n=1}^{\infty} \alpha_n \mu(A_n), \quad \text{onde } f = \sum_{n=1}^{\infty} \alpha_n \chi_{A_n}.$$

Proposição A.6. Sejam $f, g : X \rightarrow [0, +\infty]$ funções mensuráveis. Então:

- 1) $f \geq g \Rightarrow I(f) \geq I(g)$;
- 2) $I(\lambda f) = \lambda I(f)$, $\forall \lambda \in \mathbb{R}$.

Proposição A.7. Se $f_1, f_2, \dots : X \rightarrow [0, +\infty]$ são funções mensuráveis, então

$$I\left(\sum_{n=1}^{\infty} f_n\right) = \sum_{n=1}^{\infty} I(f_n).$$

Lema A.8. (Fatou). Sejam $h_n : X \rightarrow [0, +\infty]$ funções mensuráveis. Então

- a) $I(\liminf h_n) \leq \liminf I(h_n)$.
 b) Em particular, se $h_n \rightarrow h$, $I(h) \leq \liminf I(h_n)$.

Teorema A.9. (Teorema da Convergência Dominada - T.C.D.) Seja $(X, \mathcal{M}, \mu)$ um espaço de medida. Sejam $f, f_1, f_2, \dots : X \rightarrow [0, +\infty]$ funções mensuráveis tais que $f_n \rightarrow f$ em μ -q.t.p. (isto é, $\mu(\{x \in X; f_n(x) \not\rightarrow f(x)\}) = 0$). Suponha que existe uma função integrável $g : X \rightarrow [0, +\infty]$ tal que $|f_n(x)| \leq g(x)$ em μ -q.t.p. $x \in X$. Então

$$I(f_n) \rightarrow I(f).$$

Definição A.10. (Espaços L^p) Seja $(X, \mathcal{M}, \mu)$ um espaço de medida. Se f é uma função mensurável em X e $0 < p < \infty$, definimos

$$\|f\|_p = \left[\int |f|^p d\mu \right]^{1/p}$$

(permitindo a possibilidade de que $\|f\|_p = \infty$), e definimos

$$L^p(X, \mathcal{M}, \mu) = \{f : X \rightarrow \mathbb{C} : f \text{ é mensurável e } \|f\|_p < \infty\}.$$

Substituímos $L^p(X, \mathcal{M}, \mu)$ por $L^p(\mu)$, $L^p(X)$ ou L^p quando não causar confusão e consideramos que duas funções definem o mesmo elemento em L^p quando elas são iguais q.t.p..

Definição A.11. (Espaço L^∞) Para $p = \infty$, seja $(X, \mathcal{M}, \mu)$ um espaço de medida. Se f é uma função mensurável em X , definimos

$$\|f\|_\infty = \inf \{a \geq 0 : \mu(\{x : |f(x)| > a\}) = 0\},$$

com a convenção de que $\inf \emptyset = \infty$. Observamos que o ínfimo é de fato alcançado por

$$\{x : |f(x)| > a\} = \bigcup_{n=1}^{\infty} \{x : |f(x)| > a + n^{-1}\},$$

e se os conjuntos à direita são nulos, os da esquerda também são. $\|f\|_\infty$ é chamada o **supremo essencial** de $|f|$ e às vezes é escrito como

$$\|f\|_\infty = \operatorname{ess\,sup}_{x \in X} |f(x)|.$$

Definimos

$$L^\infty = L^\infty(X, \mathcal{M}, \mu) = \{f : X \rightarrow \mathbb{C} : f \text{ é mensurável e } \|f\|_p < \infty\},$$

com a convenção usual de que duas funções que são iguais q.t.p. definem o mesmo elemento em L^∞ .

Teorema A.10. *Seja $(X, \mathcal{M}, \mu)$ um espaço de medida e $1 \leq p \leq \infty$, temos:*

- a. $\|\cdot\|_p$ é a norma em L^p .
- b. $\|f_n - f\|_p \rightarrow 0$ se, e somente se, existe $E \in \mathcal{M}$ tal que $\mu(E^c) = 0$ e $f_n \rightarrow f$ uniformemente em E .
- c. L^∞ é um espaço de Banach.

Acima estão alguns poucos enunciados básicos referentes à Teoria de Medidas, há tantos outros ainda importantes que podem ser vistos, como esses anteriores e suas respectivas demonstrações, em Castro Jr. (2015) e Folland (1999).