



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

RÚBEN FÉLIX DA SILVA

**Análise Numérica de um Modelo de Populações Bentônicas com
Área total Limitada**

Recife

2023

RÚBEN FÉLIX DA SILVA

**Análise Numérica de um Modelo de Populações Bentônicas com
Área total Limitada**

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

Área de Concentração: Análise

Orientador: César Augusto Rodrigues Castilho

Recife

2023

Catálogo na fonte
Bibliotecária Monick Raquel Silvestre da S. Portes, CRB4-1217

S586a	Silva, Rúben Félix da Análise numérica de um modelo de populações bentônicas com área total limitada / Rúben Félix da Silva. – 2023. 85 f.: il., fig, tab. Orientador: César Augusto Rodrigues Castilho. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCEN, Matemática, Recife, 2023. Inclui referências e apêndices. 1. Análise. 2. Ecologia. I. Castilho, César Augusto Rodrigues (orientador). II. Título. 515 CDD (23. ed.) UFPE - CCEN 2023-82
-------	---

RÚBEN FÉLIX DA SILVA

ANÁLISE NUMÉRICA DE UM MODELO DE POPULAÇÕES BENTÔNICAS COM ÁREA TOTAL LIMITADA

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

Aprovada em: 28/04/2023

BANCA EXAMINADORA

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

Prof. Dr. João Antonio Miranda Gondim (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

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

Dedico essa dissertação aos meus pais, Edinilson Félix e Alielma Maria, meus primeiros professores.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, Edinilson Félix e Alielma Maria por todo amor e educação que me foram dados e também pelo incentivo a gostar de matemática.

À minha noiva, Mariana Carolayne, por todo amor e paciência, pelas dicas de escrita e por me acalmar nos surtos de ansiedade.

Aos meus amigos que o mestrado me apresentou, José Marques, Pedro Linck, Igor Nonato, pela ajuda nas disciplinas. Em particular, à minha amiga Larissa Andrade, minha dupla de estudos, por todas as horas no Meet discutindo questões.

À banca examinadora, composta por João Gondim, Claudio Cristino, Felipe Wergete e Adriano Régis, por aceitarem o convite e pelas contribuições na escrita.

Finalmente, ao meu orientador, César Castilho, por acreditar em mim, por todo o apoio na escrita e correção, pela paciência de me explicar a mesma coisa inúmeras vezes e pelos ensinamentos que transcendem esta dissertação.

RESUMO

Nesta dissertação estudamos um modelo de equações diferenciais não autônomas que modela duas populações bentônicas e sésseis, isto é, que habitam no fundo do mar e não têm a capacidade de se locomover. Cada população possui dois estágios: um estágio larval que habita a coluna d'água, denominada zona pelágica, e um estágio adulto que ocorre quando a larva se instala no substrato e amadurece. Estamos considerando que a área disponível é fixa, limitada e as duas populações competem por ela. Assumimos também uma relação fortemente hierárquica entre as duas espécies, onde uma espécie tem a capacidade de se fixar sobre a segunda espécie, tratando-a como substrato. O estudo baseia-se no modelo autônomo desenvolvido por (DIAL; ROUGHGARDEN, 1998), e na nossa versão não-autônoma incorporamos a dependência do tempo através das taxas de mortalidade e natalidade, que terão um comportamento de função degrau. Nosso objetivo é investigar numericamente as relações entre os períodos de desova das duas espécies e de que forma o período de desova da espécie dominante influencia o período de desova da espécie subordinada. Nossos principais resultados mostraram que: (1) Quanto maior for o período da estação reprodutiva, mais cedo ocorrerá o início ótimo. (2) Quanto maior for a mortalidade da espécie dominante, mais tarde será o seu instante ótimo. (3) Inícios da estação reprodutiva da segunda espécie suficientemente próximos do início ótimo da primeira espécie acarretam na extinção da segunda espécie, mesmo se a estação reprodutiva da segunda espécie for maior que a estação reprodutiva da primeira. (4) A segunda espécie utiliza duas estratégias principais, que dependem a duração da estação reprodutiva da primeira espécie.

Palavras-chave: ecologia; espécies bentônicas; simulação.

ABSTRACT

In this dissertation we study a non-autonomous differential equation model that models two benthic and sessile populations, that is, those that live on the sea floor and do not have the ability to move around. Each population has two stages: a larval stage that inhabits the water column, called the pelagic zone, and an adult stage that occurs when the larva settles in the substrate and matures. We are considering that the available area is fixed, limited and the two populations compete for it. We also assume a strongly hierarchical relationship between the two species, where one species has the ability to settle on the second species, treating it as a substrate. The study is based on the autonomous model developed by (DIAL; ROUGHGARDEN, 1998), and in our non-autonomous version we incorporate the time dependence through the birth and death rates, which will have a step function behavior. Our aim is to investigate numerically the relationships between the spawning periods of the two species and how the spawning period of the dominant species influences the spawning period of the subordinate species. Our main results showed that: (1) The longer the period of the breeding season, the earlier the optimal start will occur. (2) The greater the mortality of the dominant species, the later will be its optimal time. (3) Starts of the second species' breeding season close enough to the first species' optimal start lead to the extinction of the second species, even if the second species' breeding season is longer than the first species' breeding season. (4) The second species uses two main strategies, which depend on the duration of the first species' breeding season.

Keywords: ecology; benthic species; simulation.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Exemplo biológico de comunidade com forte interação bentônica assimétrica, mas sem interação pelágica. A espécie branca, <i>Balanus balanoides</i> , corresponde a espécie dominante, enquanto a espécie menor, <i>Chthamalus montagui</i> , localizada na parte central e superior da figura, corresponde a espécie subordinada.	13
Figura 2 – Evolução temporal da população N_1 para $\delta_1 = 60$ e $\iota_1 = 190$	27
Figura 3 – Evolução temporal da população de L_1 para $\delta_1 = 60$ e $\iota_1 = 190$	28
Figura 4 – Evolução temporal da população de N_1 para $\delta_1 = 60$ e $\iota_1 = 180$	29
Figura 5 – Variando o início da estação reprodutiva para um período de $\delta_1 = 60$ dias	30
Figura 6 – Variando o início da estação reprodutiva para diferentes escolhas de δ_1	31
Figura 7 – Início ótimo da estação reprodutiva em função de δ_1	33
Figura 8 – Evolução temporal da população dos adultos para $\delta_1 = 16$ e $\iota_1 = 170$	34
Figura 9 – Variando o início da estação reprodutiva para um período de $\delta_1 = 150$ dias	34
Figura 10 – Instante ótimo para o início da estação reprodutiva levando em conta quatro mortalidades diferentes	35
Figura 11 – Evolução temporal das populações N_1 e N_2 , para $\delta_1 = 60$; $\delta_2 = 60$ e $\iota_2 = 100$	40
Figura 12 – Evolução temporal de L_1 e L_2 para $\delta_1 = 60$; $\delta_2 = 60$ e $\iota_2 = 100$	41
Figura 13 – Evolução temporal de N_1 e N_2 para $\delta_1 = 60$; $\delta_2 = 90$ e $\iota_2 = 122$	42
Figura 14 – Evolução temporal de L_1 e L_2 para $\delta_1 = 60$; $\delta_2 = 90$ e $\iota_2 = 122$	43
Figura 15 – Variando o início da estação reprodutiva da espécie 2 para um período de reprodução de $\delta_2 = 60$, com $\delta_1 = 60$ e $\star\iota_1 = 142$	44
Figura 16 – Variando o início da estação reprodutiva para diferentes escolhas de δ_2	45
Figura 17 – Instante ótimo para o início da estação reprodutiva da segunda espécie em função da duração δ_2 , para $\delta_1 = 60$ e $\star\iota_1 = 142$	46
Figura 18 – Comparação entre o período de reprodução de 116 dias e 117 dias	47
Figura 19 – Variando o início da estação reprodutiva para diferentes valores de δ_2 , para $\delta_1 = 30$ e $\star\iota_1 = 173$	48
Figura 20 – Evolução temporal de N_1 e N_2 , para $\delta_1 = 30$; $\star\iota_1 = 173$; $\delta_2 = 30$; $\star\iota_2 = 152$	49
Figura 21 – Trajetória de L_1 e L_2 , para $\delta_1 = 30$; $\star\iota_1 = 173$; $\delta_2 = 30$; $\star\iota_2 = 152$	50

Figura 22 – Variando o início da estação reprodutiva para diferentes valores de δ_2 , para $\delta_1 = 90$ e $\star t_1 = 113$	50
Figura 23 – Instante ótimo da segunda espécie em função do período de reprodução δ_2 , considerando três períodos de reprodução para a espécie 1	51
Figura 24 – Início ótimo da segunda espécie para diferentes valores de δ_1	52
Figura 25 – Início ótimo da segunda espécie para diferentes valores de δ_1	53

LISTA DE CÓDIGOS

Código Fonte 1	–	Evolução temporal da espécie 1	64
Código Fonte 2	–	Evolução temporal da espécie 2	66
Código Fonte 3	–	Variando início da estação reprodutiva da espécie 1	68
Código Fonte 4	–	Variando início da estação reprodutiva da espécie 2	71
Código Fonte 5	–	Variando duração da estação reprodutiva da espécie 1	75
Código Fonte 6	–	Variando duração da estação reprodutiva da espécie 2	78
Código Fonte 7	–	Variando instante ótimo da espécie 1	82

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Definição dos parâmetros δ_i e ι_i	23
Tabela 2 – Parâmetros iniciais da espécie dominante.	25
Tabela 3 – Parâmetros iniciais das duas espécies.	38

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	MODELO PARA DUAS POPULAÇÕES BENTÔNICAS COM ÁREA LIMITADA	16
2.1	DESCRIÇÃO DO MODELO	16
2.2	PONTOS CRÍTICOS	17
2.3	ANÁLISE DE ESTABILIDADE NO PONTO E_0	19
2.4	MODELO DEPENDENTE DO TEMPO	20
3	ANÁLISE NUMÉRICA DO MODELO NÃO AUTÔNOMO	23
3.1	DINÂMICA DA ESPÉCIE DOMINANTE	24
3.2	ANÁLISE DOS RESULTADOS NA ESPÉCIE SUBORDINADA	36
3.2.1	Variando início ótimo da primeira espécie	51
4	CONCLUSÃO	54
	REFERÊNCIAS	56
	APÊNDICE A – O PROBLEMA DO CONTROLE ÓTIMO	57
	APÊNDICE B – CÓDIGOS EM MATLAB	64

1 INTRODUÇÃO

Nesta dissertação estudaremos um sistema de equações diferenciais que modela duas populações bentônicas marinhas, ou seja, que habitam o fundo do mar. Assumiremos que cada população possui dois estágios: um estágio larval que habita na coluna de água, chamada de zona pelágica; e o estágio adulto, que ocorre quando a larva se fixa no substrato e amadurece.

Estamos considerando que a área disponível para a fixação das larvas é fixa e limitada. A princípio as duas populações disputam a área em questão. Entretanto, vamos assumir uma relação de dominância absoluta de uma espécie em relação à outra.

A primeira espécie, que de agora em diante denotaremos de espécie 1, domina completamente a segunda espécie (denotada espécie 2); em outras palavras, a espécie 1 é capaz de se fixar e crescer em ambientes onde os indivíduos da espécie 2 já estejam. Dessa forma, o modelo populacional de crescimento da espécie 1 independe da espécie 2. Já a espécie 2 depende da população da espécie 1, e o espaço livre que a espécie 2 têm disponível é apenas o espaço não ocupado pela espécie 1. A Figura 1 mostra um exemplo de duas populações que satisfazem a condição hierárquica descrita acima.

Figura 1 – Exemplo biológico de comunidade com forte interação bentônica assimétrica, mas sem interação pelágica. A espécie branca, *Balanus balanoides*, corresponde a espécie dominante, enquanto a espécie menor, *Chthamalus montagui*, localizada na parte central e superior da figura, corresponde a espécie subordinada.



Nosso modelo se baseia no modelo autônomo desenvolvido em (DIAL; ROUGHGARDEN, 1998). Nele, são estabelecidas condições de coexistência para as duas populações e determinadas as estabilidades dessa coexistência para perturbações específicas. Nesta dissertação, estudaremos uma versão não autônoma do modelo de (DIAL; ROUGHGARDEN, 1998), isto é, uma versão que depende do tempo. Tal dependência será incorporada através de dois fatores: O primeiro será uma taxa de mortalidade: assumiremos que a mortalidade é uma função degrau, com um incremento durante um período que corresponderá ao inverno; o segundo fator será o da reprodução. Assumiremos que a taxa de natalidade também será uma função degrau, diferente de zero durante os períodos de estação reprodutiva e zero durante o restante do ano. Dessa forma, a estação reprodutiva terá três parâmetros a serem considerados: seu período inicial, sua duração e sua intensidade.

O maior interesse de nosso trabalho está na determinação dos instantes ótimos das desovas das duas espécies. Antes, precisamos estabelecer o que entendemos por “instante ótimo”. Um indivíduo de uma determinada espécie que passar para os seus descendentes diretos, características que maximizem sua prole, terá uma vantagem em relação aos demais. Sua prole se multiplicará de forma mais eficiente que os demais indivíduos da população e em condições propícias, essa característica se fixará na população. Dessa forma, definimos como *instante ótimo* da desova aquele instante em que a desova da espécie garantirá a maior população possível de adultos reprodutores ao longo dos anos.

Em resumo: o objetivo desta dissertação é determinar os instantes ótimos de desova de duas espécies bentônicas, em um ambiente com área bentônica limitada, assumindo uma relação de dominância total de uma espécie sobre a outra. As questões que investigamos ao longo do trabalho são: Qual o instante ótimo da desova da espécie dominante? Como ele depende da duração da desova? Qual o instante ótimo da desova da espécie dominada? Como ele depende do instante ótimo e da duração da desova da espécie dominante? Uma desova regula a outra?

No capítulo 2 apresentamos uma descrição do modelo de (DIAL; ROUGHGARDEN, 1998) e definimos os parâmetros; em seguida encontramos os pontos críticos do sistema e ressaltamos condições que os parâmetros devem satisfazer; após isso, uma análise de estabilidade na origem; por fim fazemos uma modificação no modelo, propondo uma versão não autônoma, isto é, que depende do tempo.

No capítulo 3 apresentamos o estudo numérico do nosso problema. De início investigamos a dinâmica apenas da espécie dominante. Determinamos o momento ótimo de desova e sua dependência em relação tanto a duração do período de desova quanto a diferentes taxas de

mortalidade da espécie. Em seguida introduzimos a segunda espécie e realizamos a mesma análise, desta vez levando em conta a dominância da primeira espécie sobre a segunda. Por fim, finalizamos fazendo uma análise sobre o comportamento do instante da desova da espécie 2 em relação a espécie 1.

Nos apêndices apresentamos uma demonstração heurística do Princípio do Máximo de Pontryagin, ferramenta estudada ao longo da dissertação, assim como os principais códigos em MATLAB usados para desenvolver as simulações numéricas.

2 MODELO PARA DUAS POPULAÇÕES BENTÔNICAS COM ÁREA LIMITADA

Neste Capítulo falaremos sobre o modelo estudado. na Seção 2.1 apresentamos uma descrição do modelo e definimos os parâmetros. Na Seção 2.2 encontramos os pontos críticos do sistema e ressaltamos condições que os parâmetros devem satisfazer. Na Seção 2.3, faremos uma análise de estabilidade na origem. Por fim, na Seção 2.4 fazemos uma modificação no modelo, propondo uma versão não autônoma.

2.1 DESCRIÇÃO DO MODELO

Nossa principal referência é (DIAL; ROUGHGARDEN, 1998). Assumiremos que duas espécies, 1 e 2, têm adultos com tamanho corporal a_i , $i = 1, 2$ e abundância numérica $N_i(t)$ dentro de um habitat de área A . O espaço livre para ocupação bentônica consiste da área não ocupada

$$F(t) = A - a_1N_1(t) - a_2N_2(t).$$

Cada espécie produz larvas com abundância $L_i(t)$ a uma taxa per capita m_i . As larvas se transformam em adultos a uma taxa que depende do número de larvas na água e do espaço livre disponível: $c_iF(t)L_i(t)$. c_i representa a taxa de assentamento larval per capita. As larvas morrem a uma taxa ν_i independente da densidade e os adultos têm taxa de mortalidade μ_i .

O modelo considera uma relação hierárquica fortemente assimétrica, onde uma espécie dominante (subscrita por 1) pode sempre matar indivíduos da espécie subordinada (subscrita por 2). Assumimos que o subordinado se estabelece apenas no substrato vazio de qualquer uma das espécies, $F(t) = A - a_1N_1(t) - a_2N_2(t)$, mas o dominante se estabelece tanto no espaço livre quanto no espaço ocupado pela espécie subordinada: $F(t) + a_2N_2(t)$. As larvas dominantes se fixam (os matando) sobre os adultos da espécie subordinada a uma taxa $c_1L_1(t)a_2N_2(t)$.

As equações são

$$\begin{aligned} \frac{dN_1(t)}{dt} &= c_1L_1(t)[F(t) + a_2N_2(t)] - \mu_1N_1(t), \\ \frac{dL_1(t)}{dt} &= m_1N_1(t) - c_1L_1(t)[F(t) + a_2N_2(t)] - \nu_1L_1(t), \\ \frac{dN_2(t)}{dt} &= c_2L_2(t)F(t) - \mu_2N_2(t) - a_2N_2(t)c_1L_1(t), \\ \frac{dL_2(t)}{dt} &= m_2N_2(t) - c_2L_2(t)F(t) - \nu_2L_2(t) \end{aligned} \tag{2.1}$$

onde

$$F(t) = A - a_1N_1(t) - a_2N_2(t).$$

Na primeira Equação, o termo $c_1L_1(t)[F(t) + a_2N_2(t)]$ representa a taxa de fixação e conversão das larvas da espécie 1 em adultos. Essa taxa é proporcional ao número $L_1(t)$ de larvas da espécie 1 e a área disponível para sua fixação. Observe que como a espécie 1 é dominante, temos que a área livre só leva em consideração o espaço ocupado pela própria espécie 1, uma vez que $F(t) + a_2N_2(t) = A - a_1N_1(t)$. O termo $-\mu_1N_1(t)$ é a taxa de mortalidade natural dos adultos.

Na segunda Equação, o termo $m_1N_1(t)$ representa a taxa com que os adultos produzem larvas. O termo $-c_1L_1(t)[F(t) + a_2N_2(t)]$ aparece aqui com o sinal negativo, uma vez que essa Equação representa a taxa de variação das larvas. O termo $-\nu_1L_1(t)$ é a taxa de mortalidade natural das larvas.

Na terceira Equação, o termo $c_2L_2(t)F(t)$ representa a taxa de fixação e conversão das larvas da espécie 2 em adultos. Analogamente à primeira Equação, essa taxa é proporcional ao número $L_2(t)$ de larvas da espécie 2 e da área disponível, porém note que dessa vez a área disponível leva em conta o espaço ocupado pelas duas espécies. O termo $-\mu_2N_2(t)$ é a taxa de mortalidade dos adultos da espécie 2; O termo $-a_2N_2(t)c_1L_1(t)$ representa a taxa com que as larvas da espécie 1 se estabelecem nos adultos da espécie 2.

Na quarta Equação, o termo $m_2N_2(t)$ representa a taxa com que os adultos da espécie 2 produzem larvas. O termo $-c_2L_2(t)F(t)$ representa a taxa de conversão das larvas em adultos; e o termo $\nu_2L_2(t)$ representa a taxa de mortalidade das larvas da espécie 2.

2.2 PONTOS CRÍTICOS

Encontramos os pontos críticos resolvendo o sistema

$$\begin{aligned} c_1\hat{L}_1[A - a_1\hat{N}_1] - \mu_1\hat{N}_1 &= 0 \\ m_1\hat{N}_1 - c_1\hat{L}_1[A - a_1\hat{N}_1] - \nu_1\hat{L}_1 &= 0 \\ c_2\hat{L}_2[A - a_1\hat{N}_1 - a_2\hat{N}_2] - \mu_2\hat{N}_2 - a_2\hat{N}_2c_1\hat{L}_1 &= 0 \\ m_2\hat{N}_2 - c_2\hat{L}_2[A - a_1\hat{N}_1 - a_2\hat{N}_2] - \nu_2\hat{L}_2 &= 0. \end{aligned}$$

$E_0 = (0, 0, 0, 0)$ é ponto crítico, e o denominaremos ponto crítico trivial.

Os pontos críticos não triviais são dados por

$$\begin{aligned} E_1 &= (\hat{N}_1, \hat{L}_1, 0, 0) \\ E_2 &= (0, 0, \hat{N}_2, \hat{L}_2) \\ E_3 &= (\hat{N}_1, \hat{L}_1, \hat{N}_2, \hat{L}_2), \end{aligned}$$

onde

$$\begin{aligned} \hat{N}_1 &= \frac{A}{a_1} - \frac{\mu_1 \nu_1}{a_1 c_1 (m_1 - \mu_1)} \\ \hat{L}_1 &= \left(\frac{m_1 - \mu_1}{\nu_1} \right) \cdot \hat{N}_1 \\ \hat{N}_2 &= \frac{A - a_1 \hat{N}_1}{a_2} - \frac{\mu_2 \nu_2}{a_2 c_2 (m_2 - \mu_2 - a_2 c_1 \hat{L}_1)} - \frac{c_1 \nu_2 \hat{L}_1}{c_2 (m_2 - \mu_2 - a_2 c_1 \hat{L}_1)} \\ \hat{L}_2 &= \left(\frac{m_2 - \mu_2 - a_2 c_1 \hat{L}_1}{\nu_2} \right) \cdot \hat{N}_2 \end{aligned} \quad (2.2)$$

O ponto E_0 representa o cenário onde não existem nem adultos nem larvas de nenhuma das espécies. Assim, é importante investigar sob quais condições esse sistema será instável, isto é, dado uma condição inicial 'perto' de E_0 , queremos que essa solução se afaste dele.

O ponto E_1 representa a ausência da espécie dominada. O ponto E_2 representa a ausência da espécie dominante. Note que em E_2 , as duas últimas Equações de (2.2) são iguais as duas primeiras, a menos do índice. O ponto E_3 , o mais interessante, representa a coexistência entre as duas espécies.

Como \hat{N}_i e $\hat{L}_i, i \in \{1, 2\}$ representam a quantidade de adultos e larvas, respectivamente, devemos ter $\hat{N}_i > 0$ e $\hat{L}_i > 0$. Isto nos permite estabelecer relações necessárias importantes, a saber

$$\begin{aligned} m_1 &> \mu_1, \\ A c_1 m_1 &> \mu_1 \nu_1 + A c_1 \mu_1, \\ m_2 &> \mu_2 + a_2 c_1 L_1, \\ A m_2 + a_1 \mu_2 N_1 + a_1 c_1 a_2 N_1 L_1 &> \frac{\mu_2 \nu_2}{c_2} + \frac{a_2 c_1 \nu_2 L_1}{c_2} + A \mu_2 + A c_1 a_2 L_1 + a_1 m_2 N_1. \end{aligned} \quad (2.3)$$

2.3 ANÁLISE DE ESTABILIDADE NO PONTO E_0

Na Seção 2.2 vimos que o modelo 2.1 admite quatro pontos críticos: $E_0 = (0, 0, 0, 0)$, que representa o estado sem nenhuma das espécies; $E_1 = (\hat{N}_1, \hat{L}_1, 0, 0)$, onde existe apenas a primeira espécie; $E_2 = (0, 0, \hat{N}_2, \hat{L}_2)$ onde existe apenas a segunda espécie; e $E_3 = (\hat{N}_1, \hat{L}_1, \hat{N}_2, \hat{L}_2)$, onde as duas espécies coexistem.

Como o ponto E_0 representa o estado sem nenhuma das espécies, queremos que as soluções sejam instáveis em E_0 , isto é, se afastem dele.

A matriz jacobiana é dada por

$$\begin{pmatrix} -a_1c_1L_1(t) - \mu_1 & c_1(A - a_1N_1(t)) & 0 & 0 \\ a_1c_1L_1(t) + m_1 & -c_1(A - a_1N_1(t)) - \nu_1 & 0 & 0 \\ -a_1c_2L_2(t) & -c_1a_2N_2(t) & -c_1a_2L_1(t) - a_2c_2L_2(t) - \mu_2 & c_2F(t) \\ a_1c_2L_2(t) & 0 & a_2c_2L_2(t) + m_2 & -c_2F(t) - \nu_2 \end{pmatrix}$$

onde $F(t) = A - a_1N_1(t) - a_2N_2(t)$.

Aplicado o Jacobiano em $E_0 = (0, 0, 0, 0)$, teremos

$$\begin{pmatrix} -\mu_1 & c_1A & 0 & 0 \\ m_1 & -c_1A - \nu_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -\mu_2 & c_2A \\ 0 & 0 & m_2 & -c_2A - \nu_2 \end{pmatrix}$$

Por se tratar de uma matriz diagonal em blocos, o polinômio característico associado a E_0 será

$$p_{E_0}(\lambda) = \prod_{i=1}^2 (\lambda^2 - \text{Tr}(M_i^{E_0})\lambda + \det(M_i^{E_0}))$$

onde

$$M_i^{E_0} = \begin{pmatrix} -\mu_i & c_iA \\ m_i & -c_iA - \nu_i \end{pmatrix}, \quad i = 1, 2.$$

Pelo critério de Routh-Hurwitz (ANAGNOST; DESOER, 1991), o sistema será instável em E_0 se, e somente se,

$$\begin{cases} -\text{Tr}(M_i^{E_0}) \leq 0, \\ \det(M_i^{E_0}) \leq 0. \end{cases} \quad i = 1, 2.$$

Porém, como $A, \mu_1, \mu_2, \nu_1, \nu_2$ são parâmetros positivos, temos que $-\text{Tr}(M_i^{E_0}) \leq 0$. Assim, o sistema será instável se

$$\mu_i(c_i A + \nu_i) - c_i A m_i \leq 0, \quad i = 1, 2. \quad (2.4)$$

O sucesso bentônico envolve a sobrevivência e reprodução dos adultos. O sucesso pelágico envolve sobrevivência larval e assentamento.

Por 2.4, temos que

$$\left(\frac{c_i}{\nu_i}\right) \left(\frac{m_i}{\mu_i} - 1\right) \geq \frac{1}{A}, \quad i = 1, 2.$$

Os termos $\frac{c_i}{\nu_i}$ e $\left(\frac{m_i}{\mu_i} - 1\right)$ são denominados (DIAL; ROUGHGARDEN, 1998) de capacidade bentônica e capacidade pelágica, respectivamente. Assim, a condição estabelece que o sistema será instável em E_0 se, e somente se, o produto das capacidades bentônicas e pelágicas for maior que ou igual ao inverso da área total.

Embora uma análise cuidadosa possa ser feita da estabilidade dos demais pontos de equilíbrio via o critério de Routh-Hurwitz, esse não é o nosso objetivo, uma vez que estamos trabalhando com sistemas não autônomos.

2.4 MODELO DEPENDENTE DO TEMPO

Nesta Seção introduziremos fatores dependentes do tempo no modelo descrito.

Os parâmetros μ_i e ν_i , $i \in \{1, 2\}$, que indicam as mortalidades dos adultos e larvas, respectivamente, eram considerados valores constantes. Entretanto, no mundo real a mortalidade de uma espécie não é constante, estando sujeita a diversos fatores. O período do ano é um desses fatores que podem afetar a mortalidade de uma espécie. Durante o inverno, principalmente nas regiões temperadas, as condições climáticas são mais adversas, tornando mais difícil para uma espécie sobreviver. Além disso, a disponibilidade de recursos também pode ser afetada pela estação, influenciando a taxa de mortalidade. Sendo assim, definimos μ_i e ν_i como duas funções do tempo:

$$\chi(t) = \begin{cases} \chi_1, & \text{durante o inverno} \\ \chi_2, & \text{durante o restante do ano,} \end{cases}$$

onde $\chi \in \{\mu_1, \mu_2, \nu_1, \nu_2\}$. Naturalmente, a quantidade de indivíduos mortos durante o inverno será proporcionalmente maior do que fora dele. Para a mortalidade, temos o seguinte problema de valor inicial

$$\begin{cases} \frac{d\chi}{dt} = -\chi_i \cdot \chi(t), \\ \chi(0) = \chi_0 \end{cases}$$

A solução do P.V.I. acima é $\chi(t) = \chi_0 e^{-\chi_i t}$. Estamos interessados em definir os valores χ_i em função da porcentagem $p_i\%$ de indivíduos que vão morrer após d_i dias, isto é. Queremos que após d_i dias, $p_i\%$ da população morra, isto é,

$$\chi(d_i) = \chi_0 \left(1 - \frac{p_i}{100}\right).$$

Assim, a mortalidade χ_i pode ser expressa em função do tempo d_i e da porcentagem $p_i\%$ resolvendo

$$\chi_0 e^{-\chi_i d_i} = \chi_0 \left(1 - \frac{p_i}{100}\right)$$

isto é,

$$\chi_i = \frac{-1}{d_i} \log \left(1 - \frac{p_i}{100}\right). \quad (2.5)$$

Um argumento análogo também pode ser feito a respeito de m_i . No modelo original, m_i indica a taxa per capita com que as espécies N_i produzem as larvas L_i . Novamente, o modelo considera m_i como sendo constante, o que é uma grande simplificação. A maioria das espécies não se reproduzem continuamente ao longo do ano. Em vez disso, eles têm um período específico conhecido como estação reprodutiva, durante o qual se envolvem em atividades reprodutivas. Assim como para a mortalidade, o período de estação reprodutiva é influenciado por várias condições ambientais, como temperatura, duração do dia, disponibilidade de alimentos, e também por processos fisiológicos inatos da espécie. Procriando apenas durante uma época específica do ano, as espécies podem garantir que seus filhotes nasçam quando as condições forem ideais para a sobrevivência. Isso ajuda a maximizar as chances da prole sobreviver e se reproduzir no futuro, garantindo a continuidade da espécie. Sendo assim, também consideramos m_i como sendo uma função do tempo, definida como

$$m_i(t) = \begin{cases} \hat{m}_i, & \text{durante a estação reprodutiva,} \\ 0, & \text{durante o restante do ano.} \end{cases}$$

Diante das considerações feitas acima, utilizaremos o seguinte modelo

$$\begin{aligned} \frac{dN_1(t)}{dt} &= c_1 L_1(t) [A - a_1 N_1(t)] - \mu_1(t) N_1(t), \\ \frac{dL_1(t)}{dt} &= m_1(t) N_1(t) - c_1 L_1(t) [A - a_1 N_1(t)] - \nu_1(t) L_1(t), \\ \frac{dN_2(t)}{dt} &= c_2 L_2(t) [A - a_1 N_1(t) - a_2 N_2(t)] - \mu_2(t) N_2(t) - a_2 N_2(t) c_1 L_1(t), \\ \frac{dL_2(t)}{dt} &= m_2(t) N_2(t) - c_2 L_2(t) [A - a_1 N_1(t) - a_2 N_2(t)] - \nu_2(t) L_2(t). \end{aligned} \tag{2.6}$$

No Capítulo a seguir, iremos determinar os instantes ótimos das duas espécies, levando em conta o modelo 2.6.

3 ANÁLISE NUMÉRICA DO MODELO NÃO AUTÔNOMO

Neste Capítulo investigaremos numericamente o modelo 2.6. Nosso objetivo é determinar os instantes ótimos das duas espécies, levando em conta um ambiente com área limitada e uma dominância total da primeira espécie sobre a segunda. Na primeira Seção iremos analisar a primeira espécie isoladamente, uma vez que ela independe da segunda espécie. Começaremos investigando as trajetórias da primeira espécie. Estamos interessados em saber como a duração e o início da estação reprodutiva influenciam na quantidade total de adultos.

Mostraremos que fixada a duração e a intensidade do período de desova, a quantidade de adultos mudará conforme a escolha do início do período da estação reprodutiva. Determinaremos numericamente o início da estação reprodutiva que maximize a quantidade de adultos. Em seguida, mostraremos como esse instante inicial ótimo depende do período de reprodução e da mortalidade da espécie.

Após analisarmos a primeira espécie, introduziremos a segunda espécie e analisaremos como ela se comporta em função da primeira espécie. Para tanto fixaremos os parâmetros da primeira espécie: a duração da estação reprodutiva e o seu respectivo instante ótimo de início já determinado anteriormente. Investigaremos sob quais condições ocorre a coexistência entre as duas espécies. Em seguida, analisaremos a relação entre o início ótimo da segunda espécie com a duração do seu período de reprodução e também do início ótimo da primeira espécie.

Utilizaremos as seguintes notações

Tabela 1 – Definição dos parâmetros δ_i e ι_i

Parâmetro	Descrição
δ_1	Duração da estação reprodutiva da primeira espécie
ι_1	Início da estação reprodutiva da primeira espécie
δ_2	Duração da estação reprodutiva da segunda espécie
ι_2	Início da estação reprodutiva da segunda espécie

Fonte: O autor (2023)

A fim de evitar confusão, utilizaremos a notação $\star_{\iota_i}(\delta_i)$ para indicar o início ótimo da estação reprodutiva da espécie i , levando em conta um período de reprodução δ_i . Quando for claro quanto é δ_i , escreveremos simplesmente \star_{ι_i} .

3.1 DINÂMICA DA ESPÉCIE DOMINANTE

A dinâmica da espécie dominante independe da dinâmica da espécie dominada, já que as duas primeiras equações, representando a dinâmica da primeira espécie desacoplam das demais e podem ser estudadas de forma independente. Para facilitar a leitura, reproduzimos as duas primeiras equações do sistema 2.6 abaixo.

$$\begin{aligned}\frac{dN_1(t)}{dt} &= c_1 L_1(t)[A - a_1 N_1(t)] - \mu_1(t) N_1(t) \\ \frac{dL_1(t)}{dt} &= m_1(t) N_1(t) - c_1 L_1(t)[A - a_1 N_1(t)] - \nu_1(t) L_1(t)\end{aligned}$$

Uma das perguntas principais que foram propostas foi encontrar o instante ótimo para começar a desova, isto é, encontrar o dia do ano onde, para a estação reprodutiva que se inicia nesse dia gerará um número máximo de adultos. Para responder essa pergunta, precisamos saber o comportamento da espécie ao longo do tempo.

Consideraremos um horizonte de simulação numérica de 10 anos. O inverno terá uma duração de 90 dias, tendo início no dia 100.

As condições iniciais serão sempre assumidas como sendo os pontos de equilíbrio do sistema autônomo correspondente. Para tanto utilizaremos as relações de 2.2 para determinar as condições iniciais em função dos parâmetros:

$$\begin{aligned}\hat{N}_1 &= \frac{A}{a_1} - \frac{\mu_1 \nu_1}{a_1 c_1 (m_1 - \mu_1)}, \\ \hat{L}_1 &= \left(\frac{m_1 - \mu_1}{\nu_1} \right) \hat{N}_1.\end{aligned}$$

Como \hat{N}_1 e \hat{L}_1 representam as quantidades de adultos e larvas, respectivamente, devemos ter $\hat{N}_1, \hat{L}_1 > 0$. Na Tabela abaixo listamos, para efeito de reprodutibilidade de nossos resultados os valores utilizados.

Tabela 2 – Parâmetros iniciais da espécie dominante.

Parâmetro	Valor
A	80
a_1	0.03
c_1	0,5
m_1	1.0
μ_1	0.9
ν_1	0.04169

Fonte: O autor (2023)

Com os valores da Tabela acima, temos que

$$\begin{aligned}\hat{N}_1 &\approx 582,17, \\ \hat{L}_1 &\approx 1396,41.\end{aligned}\tag{3.1}$$

Convém lembrar que os valores A , a_1 e c_1 permanecerão fixos ao longo da análise, porém estamos considerando que as mortalidades dos adultos e das larvas mudam no decorrer do ano, e também que os adultos produzem larvas apenas durante um período do ano. Assim, os valores de m_1 , μ_1 e ν_1 acima não permanecerão como estão na Tabela, pois foram dados apenas como condição inicial para que a quantidade de adultos e larvas seja positivo. A seguir definiremos esses três parâmetros.

Por simplicidade, vamos considerar que μ_1 e ν_1 possuem a mesma mortalidade, definida por

$$\chi(t) = \begin{cases} -\frac{1}{90} \cdot \log\left(1 - \frac{99}{100}\right), & \text{durante o inverno} \\ -\frac{1}{365} \cdot \log\left(1 - \frac{99}{100}\right), & \text{durante o restante do ano,} \end{cases}\tag{3.2}$$

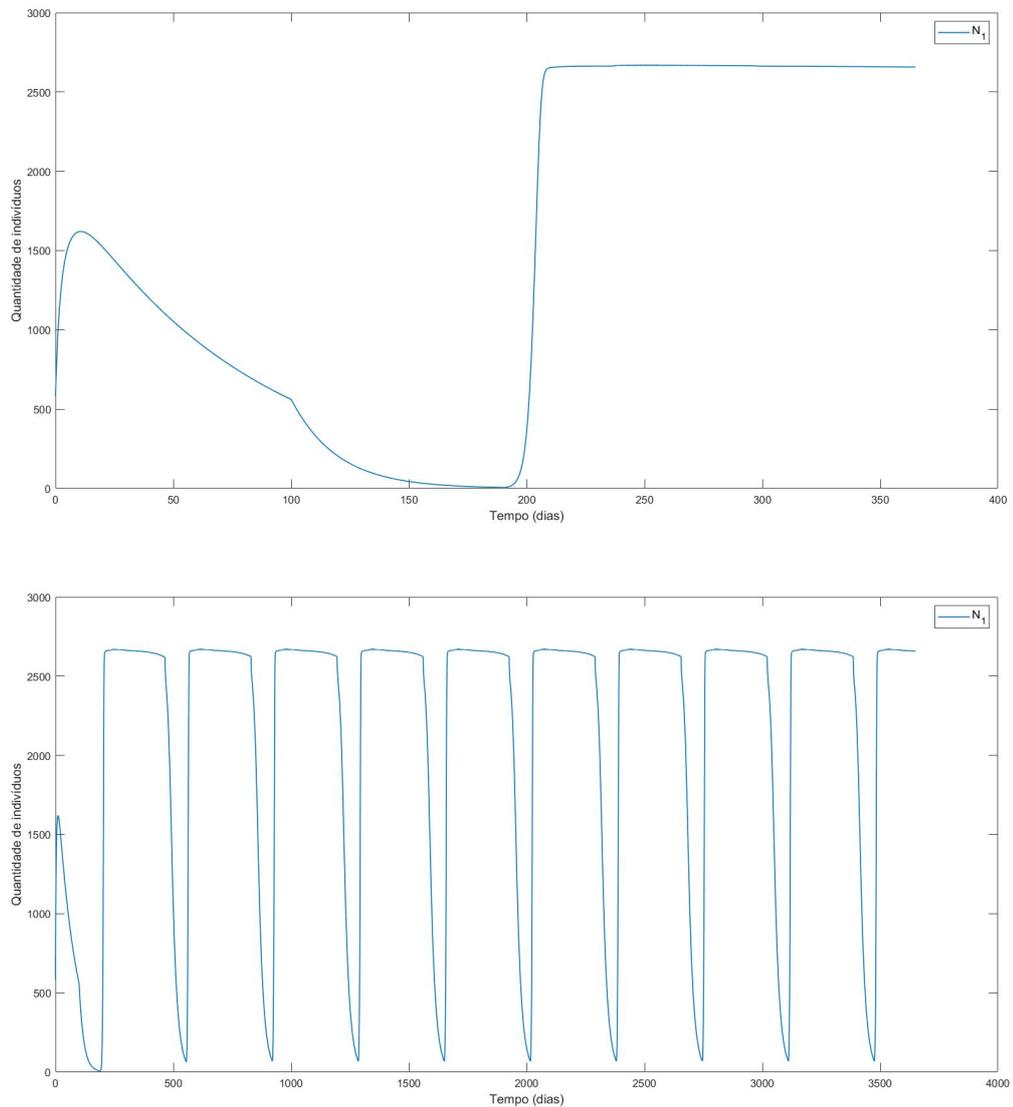
onde $\chi \in \{\mu_1, \nu_1\}$. Isto é, de acordo com (2.5), estamos considerando uma mortalidade alta, que mata 99% dos adultos e larvas durante os 90 dias do inverno, e fora dele, uma mortalidade que também mata 99% dos adultos e larvas durante o período de um ano. Dessa forma estamos modelando espécies com apenas um episódio de reprodução ao longo de seu ciclo de vida de apenas uma ano.

Para m_1 , que representa a taxa com que os adultos produzem larvas, definimos

$$m_1(t) = \begin{cases} 1, & \text{durante a estação reprodutiva} \\ 0, & \text{durante o restante do ano} \end{cases}$$

O critério para a escolha acima foi encontrar o valor mínimo que evitasse que a espécie entrasse em extinção no decorrer dos 10 anos.

O período de reprodução dos seres vivos varia bastante, podendo ser de apenas alguns dias até vários meses. Dessa forma, começaremos fazendo o período de reprodução da espécie 1 ser $\delta_1 = 60$. Agora precisamos definir um início para a estação reprodutiva. Uma sugestão bastante natural seria começar o período de reprodução logo no final do inverno. O motivo disto é porque durante o inverno, a disponibilidade de alimento geralmente é baixa e as condições climáticas podem não serem muito favoráveis para a sobrevivência das larvas. Com a chegada da primavera, há um aumento na disponibilidade de alimento e melhores condições climáticas, permitindo que os adultos produzam mais larvas. Além disso, começar o período reprodutivo logo após o inverno permite que os adultos se reproduzam antes que os recursos se tornem escassos novamente. Sendo assim, como estamos assumindo um inverno de 90 dias com início no dia 100, propomos fazer $\iota_1 = 190$. Assim, a espécie 1 se reproduzirá entre os dias 190 e 250. A Figura abaixo mostra as evoluções temporais das populações dos adultos e larvas para as condições utilizadas.

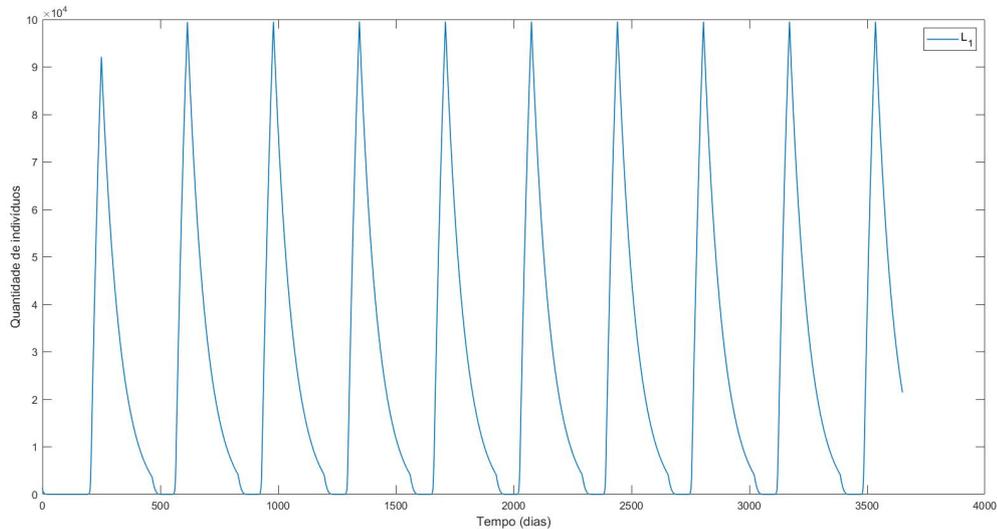
Figura 2 – Evolução temporal da população N_1 para $\delta_1 = 60$ e $\iota_1 = 190$ 

Fonte: O autor (2023)

Assim que o sistema começa a evoluir, a quantidade inicial de larvas será convertida em adultos, que por sua vez se somará com a quantidade inicial de adultos. Isso explica esse aumento imediato logo no início do Gráfico. Após esse aumento, como a mortalidade já está atuando e como o período de reprodução ainda não aconteceu, o número de adultos começará a diminuir. Com a chegada do inverno no dia 100, a mortalidade aumentará, matando ainda mais rapidamente a população de adultos. Com o início da estação reprodutiva no primeiro ano, a quantidade de adultos voltará a aumentar, dessa vez permanecendo estável até o inverno do próximo ano. A partir do segundo ano já é possível perceber uma periodicidade na quantidade

de adultos.

Figura 3 – Evolução temporal da população de L_1 para $\delta_1 = 60$ e $\iota_1 = 190$



Fonte: O autor (2023)

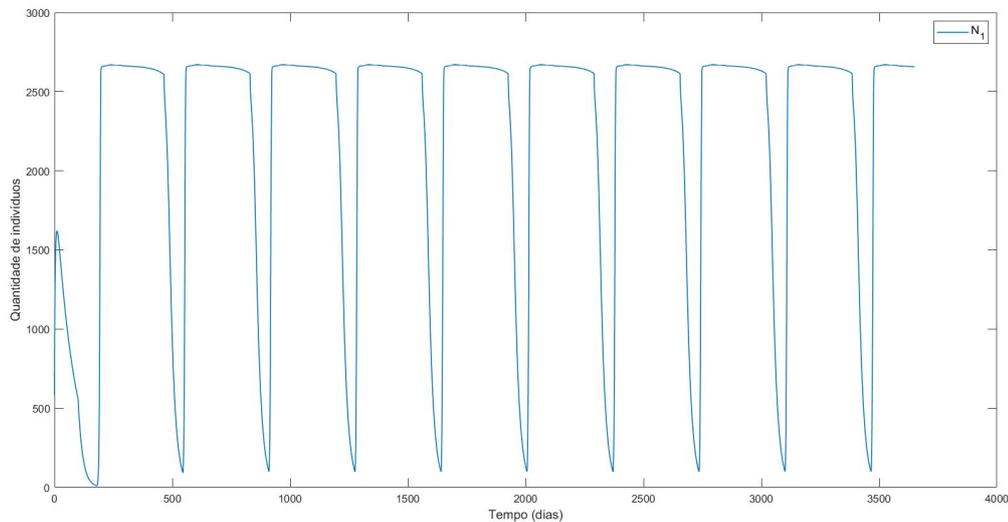
Logo no início, a quantidade de larvas da condição inicial será convertida em adultos e como a estação reprodutiva só ocorrerá a partir do dia 190, a população de larvas será nula até lá, o que pode ser visto no Gráfico acima. O nosso modelo considera que os adultos produzem larvas instantaneamente. Essa é a interpretação desse aumento abrupto na quantidade de larvas. Da mesma forma que as larvas são geradas instantaneamente, elas também são convertidas instantaneamente em adultos. Esse fato, somado com a mortalidade natural, explica essa queda vertiginosa no Gráfico. Porém, assim como para os adultos, é possível notar uma periodicidade já a partir do segundo ano.

Tenhamos sempre em mente que o objetivo dessa análise é encontrar o início da estação reprodutiva que irá maximizar a quantidade de adultos durante o período de tempo. Porém como foi visto acima, a quantidade de adultos e larvas ficou estável a partir do segundo ano. Por esse motivo, não é interessante medir a quantidade de adultos logo no primeiro ano. Semelhantemente, passados os 10 anos, o Gráfico termina de maneira abrupta, o que nos leva a concluir que também não é uma boa ideia calcular a quantidade de adultos até o final do período total. Diante das considerações feitas acima, vamos determinar a quantidade de adultos a partir do quarto e parar no nono ano, a fim de evitar qualquer alteração na periodicidade. No caso da Figura 2, onde o início da estação é no início da primavera ($\iota_1 = 190$), a quantidade de adultos é de aproximadamente 4×10^6 indivíduos.

É razoável conjecturar que essa quantidade total de adultos variará conforme o início da estação reprodutiva, isto é, inícios diferentes acarretarão em quantidades diferentes de adultos. Porém, essa relação não é óbvia.

Se mantermos uma estação reprodutiva de 60 dias e alterar em poucos dias o seu início, é natural supor que a evolução temporal da população de adultos será razoavelmente a mesma. Fizemos isso para a Figura abaixo: mantivemos uma estação reprodutiva de 2 meses, porém começamos um pouco antes do fim do inverno, no dia 180.

Figura 4 – Evolução temporal da população de N_1 para $\delta_1 = 60$ e $\iota_1 = 180$

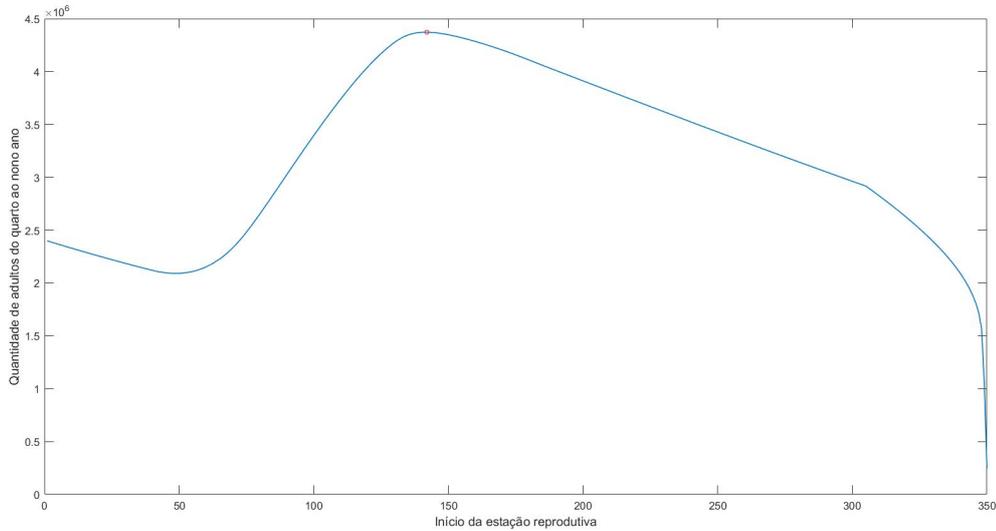


Fonte: O autor (2023)

É possível notar que a Figura 4 é praticamente indistinguível da Figura 2, entretanto a quantidade de adultos da Figura 4 é $4,1 \times 10^6$, uma quantidade ligeiramente maior do que na Figura 2. Em outras palavras, se estamos interessados em maximizar a quantidade de adultos, é melhor começar a estação reprodutiva no dia 180 do que no dia 190. Entretanto, o dia 180 ainda não é o início ótimo para começar a estação reprodutiva.

No Gráfico a seguir calculamos a quantidade total de adultos para cada início de estação reprodutiva variando desde o primeiro dia do ano até o dia 350.

Figura 5 – Variando o início da estação reprodutiva para um período de $\delta_1 = 60$ dias



Fonte: O autor (2023)

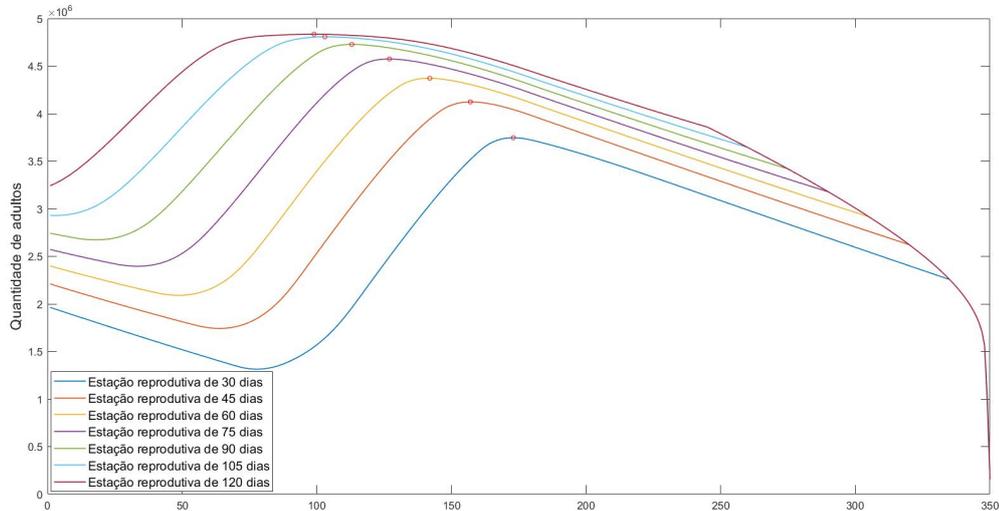
Para estações reprodutivas que se iniciam nos primeiros dias do ano, temos uma quantidade menor de adultos, uma vez que nessa situação estariam começando a se reproduzir antes do inverno. Porém, para estações reprodutivas que começam ainda antes do inverno, porém um pouco depois do dia 50, vemos um aumento na quantidade de adultos, o que nos permite concluir que é melhor começar a estação reprodutiva durante o inverno do que antes dele. Mais ainda, o Gráfico na Figura 5 sugere que o melhor momento para começar o período de reprodução é durante o período do inverno, diferente do início da primavera, como havíamos proposto anteriormente.

Mais especificamente, o início ótimo ocorre no dia 142, isto é, $\star t_1(60) = 142$. Após isso, se o início da estação reprodutiva for cada vez mais tardio, a quantidade de adultos decresce de maneira linear até aproximadamente o dia 300, e depois disso diminui drasticamente. O motivo desse comportamento se deve ao fato de que se a espécie demora muito para se reproduzir, a quantidade de adultos será pouca, o que por consequência acarreta na pouca produção de larvas, e que por consequência acarreta na pouca conversão em adultos. Assim, a cada ano a quantidade de adultos diminuirá, o que leva a espécie a extinção.

Observe que o Gráfico 5 se refere a uma estação reprodutiva de 60 dias. Uma pergunta interessante a se fazer é se esse comportamento acima também ocorre para outros períodos de reprodução. Respondemos essa pergunta com o Gráfico a seguir, que mostra a quantidade de adultos para cada início variando desde o primeiro dia do ano até o dia 350, juntamente

com o início ótimo em destaque para cada período considerado.

Figura 6 – Variando o início da estação reprodutiva para diferentes escolhas de δ_1



Fonte: O autor (2023)

É notória a semelhança entre os Gráficos. Obviamente, quanto maior for a duração da estação reprodutiva, maior será a quantidade de adultos, o que explica os Gráficos com duração maior estarem 'acima' dos Gráficos com duração menor. Para estações reprodutivas que começam antes do inverno é possível perceber o mesmo fenômeno visto na Figura 5: quanto mais próximo do início do inverno está começando a estação reprodutiva, menor está sendo a quantidade de adultos. Porém o tamanho desse decréscimo é inversamente proporcional a duração da estação reprodutiva. Para $\delta_1 = 30$, a quantidade de adultos vai decrescendo até aproximadamente o dia 70; para $\delta_1 = 45$, a quantidade de adultos vai diminuindo aproximadamente até o dia 60 e assim sucessivamente. Porém, para estações reprodutivas suficientemente grandes, não vemos um decréscimo na quantidade de adultos. Podemos concluir então que para estações reprodutivas superiores a 105 dias o inverno tem influência mínima na quantidade de adultos.

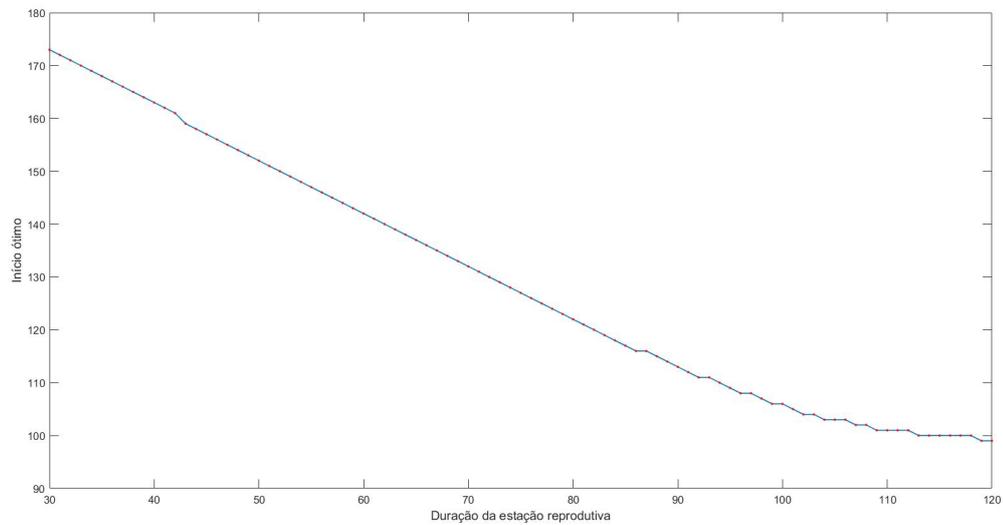
Observe também como os Gráficos convergem a partir de um certo ponto. O Gráfico para uma duração de 120 dias coincide com o Gráfico para uma duração de 105 a partir de aproximadamente 260, isto é, para estações reprodutivas do dia 260 em diante, a quantidade de adultos gerados será a mesma. Da mesma forma, os Gráficos para durações de 120, 105 e 90 dias coincidem a partir aproximadamente do dia 270. Esse comportamento continua se repetindo até que todos os Gráficos convergem para o mesmo valor para estações que tem

início um pouco antes do dia 350. Não só convergem, como a quantidade de adultos decresce rapidamente. Podemos concluir então que estações reprodutivas que se iniciam próximo do final do ano acarretam na extinção da espécie, independente da duração da estação reprodutiva.

Por fim, vamos analisar o comportamento dos instantes ótimos. Observe que em nenhum dos casos, o instante ótimo para começar a estação reprodutiva ocorre depois do inverno. Pelo contrário, os dados apontam que quanto maior for o período de reprodução, mais cedo ocorre o início ótimo. Esse comportamento, apesar de contraintuitivo, ocorre em algumas espécies, como na Raposa do Ártico (RIOUX et al., 2017) e da Coruja das Neves (CURK et al., 2018). Uma das hipóteses para esse comportamento é que se reproduzir durante o inverno permite que essas espécies aproveitem os recursos disponíveis antes dos meses de primavera e verão, quando a competição por alimentos é maior.

Outra coisa que pode ser observada é a diferença entre a quantidade de adultos gerados no instante ótimo para um período de reprodução, e para o período de reprodução seguinte. Na Figura 6, estamos simulando períodos de reprodução variando sempre de 15 em 15 dias. A quantidade de adultos gerados no instante ótimo para $\delta_1 = 30$ é $3,747 \times 10^6$, enquanto para $\delta_1 = 45$ é 4124000, um aumento de $3,77 \times 10^5$ adultos. O aumento na quantidade de adultos entre durações de 45 e 60 dias é $2,49 \times 10^5$, entre 60 e 75 dias é $2,02 \times 10^5$ e assim sucessivamente, até que entre durações de 105 e 120 dias, o aumento é de apenas $2,7 \times 10^4$, isto é, a diferença entre a quantidade de adultos é cada vez menor. Isso nos leva a concluir que a quantidade máxima de adultos converge para um valor, e esse valor não aumentará mesmo se a duração da estação do período de reprodução aumentar.

Voltemos nossa atenção para a relação entre a duração da estação reprodutiva e o início ótimo. Na Figura 10, vimos que quanto maior fosse a duração da estação reprodutiva, mais cedo ocorreria o instante ótimo. O Gráfico abaixo mostra essa relação mais detalhadamente, onde o eixo horizontal representa a duração da estação reprodutiva e o eixo vertical indica o melhor momento para começar o período de reprodução.

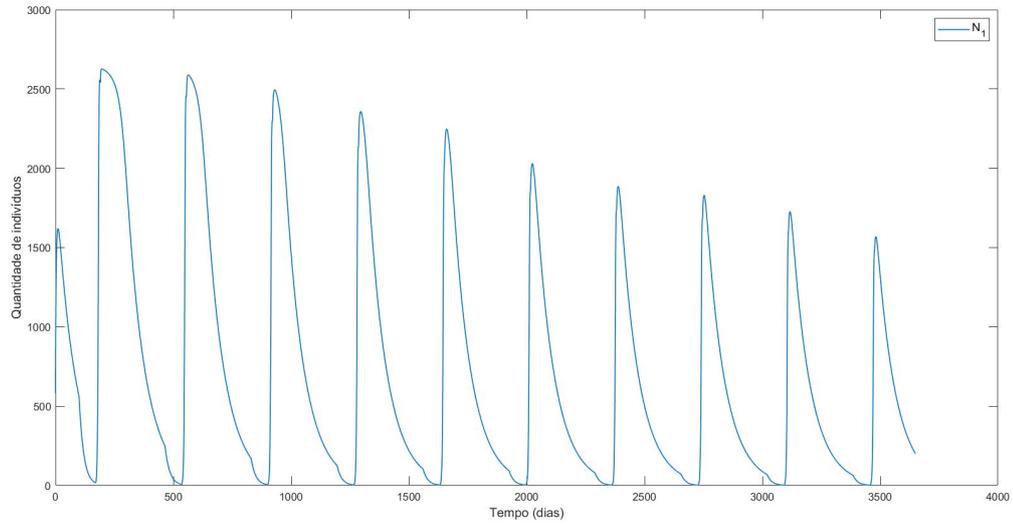
Figura 7 – Início ótimo da estação reprodutiva em função de δ_1 

Fonte: O autor (2023)

A Figura 7 reforça mais uma vez o fato de que quanto maior for a duração da estação reprodutiva, mais cedo ocorrerá o instante ótimo. É possível também perceber que esse decréscimo não ocorre de maneira linear. Para durações mais longas, podemos ver que o instante ótimo tende a se acumular próximo do início do inverno, porém não muito antes.

O leitor mais crítico pode estar se perguntando o motivo de estarmos variando a duração da estação de reprodução apenas entre 30 e 120, uma vez que seria possível fazer uma análise mais ampla. A razão disso é inteiramente arbitrária. Mesmo existindo espécies que possuem um período de reprodução de apenas alguns dias, até espécies que se reproduzem durante o ano todo, no nosso estudo decidimos simular uma espécie que possui um período de reprodução intermediário, variando de 1 a 4 meses. Além disso, os parâmetros escolhidos são tais que, para durações menores que $\delta_1 = 17$, a evolução temporal da população dos adultos não apresenta mais periodicidade, como ilustra a Figura abaixo.

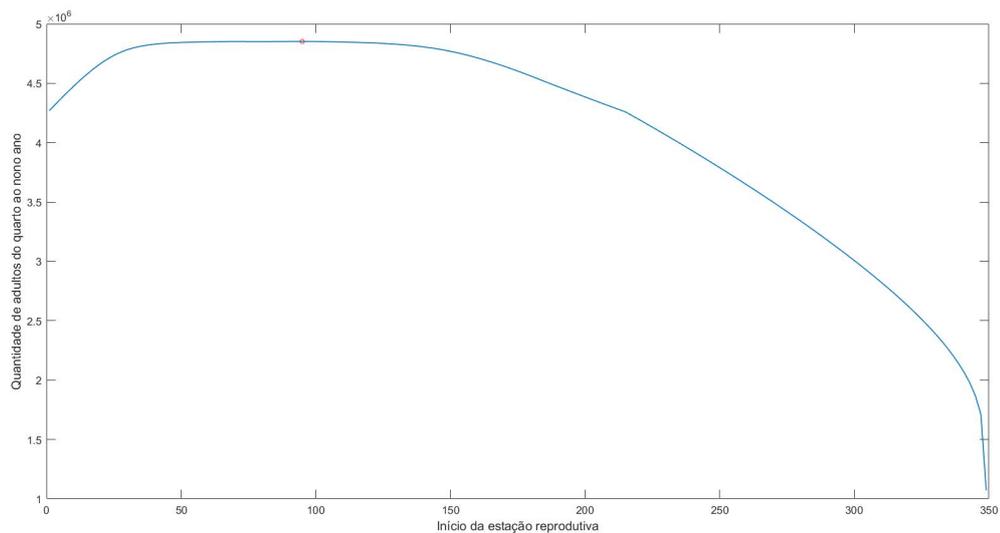
Figura 8 – Evolução temporal da população dos adultos para $\delta_1 = 16$ e $\iota_1 = 170$



Fonte: O autor (2023)

Por outro lado, para durações muito longas (maiores que $\delta_1 = 120$), a quantidade de adultos seria praticamente a mesma independente do início da estação reprodutiva, o que faria noção de início ótimo perder o sentido. A Figura abaixo exemplifica este fato, onde estamos simulando um período reprodutivo de $\delta_1 = 150$ dias

Figura 9 – Variando o início da estação reprodutiva para um período de $\delta_1 = 150$ dias



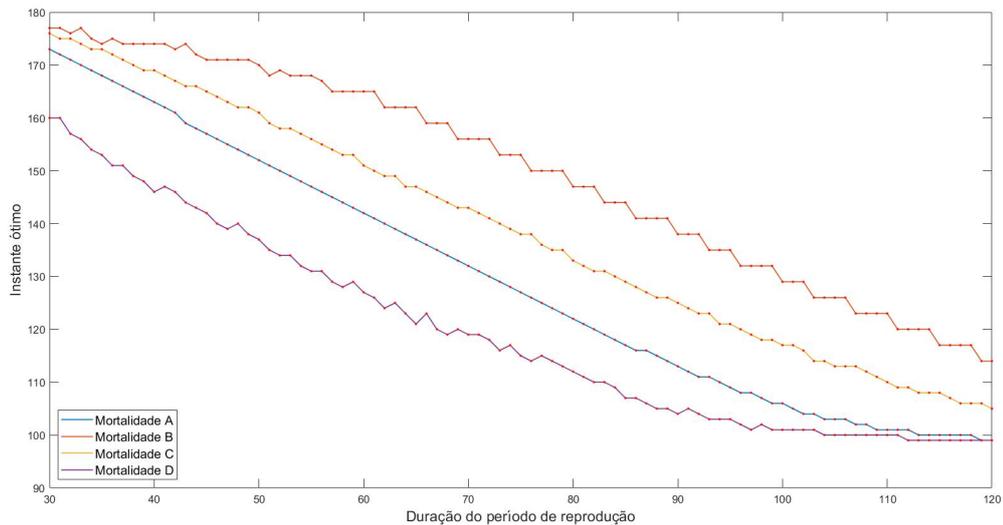
Fonte: O autor (2023)

Na situação acima, o instante ótimo para começar o período de reprodução ocorre no dia 95, produzindo uma quantidade de $4,852 \times 10^6$ adultos. Porém no dia 65 são produzidos

$4,851 \times 10^6$ adultos, o que corresponde a 99,97% da quantidade de adultos no instante ótimo. Na verdade, qualquer início entre os dias 55 e 105 produziriam mais do que 99% da quantidade de adultos produzidos no instante ótimo. Por isso decidimos limitar a duração entre 30 e 120 dias.

Também é interessante se perguntar como seria o comportamento do Gráfico 7 caso estivéssemos considerando uma outra mortalidade. Lembremos que a Figura 7 considera a mesma mortalidade tanto para adultos quanto para larvas, como foi descrito em 3.2. A seguir mostramos a relação entre o instante ótimo e a duração da estação reprodutiva, considerando outras mortalidades.

Figura 10 – Instante ótimo para o início da estação reprodutiva levando em conta quatro mortalidades diferentes



Fonte: O autor (2023)

O Gráfico A é o mesmo da Figura 7 e, como já havíamos falado, representa uma mortalidade que mata 99% dos adultos e larvas durante o inverno e que também mata 99% dos adultos e larvas durante um período que corresponde a um ano:

$$\mu_1(t) = \begin{cases} \frac{-1}{90} \cdot \log \left(1 - \frac{99}{100} \right), & \text{durante o inverno} \\ \frac{-1}{365} \cdot \log \left(1 - \frac{99}{100} \right), & \text{durante o restante do ano} \end{cases}$$

$$\nu_1(t) = \begin{cases} \frac{-1}{90} \cdot \log \left(1 - \frac{99}{100} \right), & \text{durante o inverno} \\ \frac{-1}{365} \cdot \log \left(1 - \frac{99}{100} \right), & \text{durante o restante do ano} \end{cases}$$

No Gráfico B, mantemos a mortalidade padrão para os adultos, e aumentamos para 99.99% a quantidade de larvas que morrem tanto no inverno quanto no restante do ano:

$$\mu_1(t) = \begin{cases} \frac{-1}{90} \cdot \log\left(1 - \frac{99}{100}\right), & \text{durante o inverno} \\ \frac{-1}{365} \cdot \log\left(1 - \frac{99}{100}\right), & \text{durante o restante do ano} \end{cases}$$

$$\nu_1(t) = \begin{cases} \frac{-1}{90} \cdot \log\left(1 - \frac{99.99}{100}\right), & \text{durante o inverno} \\ \frac{-1}{365} \cdot \log\left(1 - \frac{99.99}{100}\right), & \text{durante o restante do ano} \end{cases}$$

No Gráfico C, diminuimos para 95% a porcentagem dos adultos que morrem no inverno e ao longo do ano, e aumentamos para 99.99% a porcentagem de larvas que morrem no inverno e ao longo do ano:

$$\mu_1(t) = \begin{cases} \frac{-1}{90} \cdot \log\left(1 - \frac{95}{100}\right), & \text{durante o inverno} \\ \frac{-1}{365} \cdot \log\left(1 - \frac{95}{100}\right), & \text{durante o restante do ano} \end{cases}$$

$$\nu_1(t) = \begin{cases} \frac{-1}{90} \cdot \log\left(1 - \frac{99.9}{100}\right), & \text{durante o inverno} \\ \frac{-1}{365} \cdot \log\left(1 - \frac{99.9}{100}\right), & \text{durante o restante do ano} \end{cases}$$

No Gráfico D, diminuimos para 90% a quantidade de adultos que morrem durante o inverno e durante o restante do ano, e 98% a quantidade de larvas que morrem nesse mesmo período

$$\mu_1(t) = \begin{cases} \frac{-1}{90} \cdot \log\left(1 - \frac{90}{100}\right), & \text{durante o inverno} \\ \frac{-1}{365} \cdot \log\left(1 - \frac{90}{100}\right), & \text{durante o restante do ano} \end{cases}$$

$$\nu_1(t) = \begin{cases} \frac{-1}{90} \cdot \log\left(1 - \frac{98}{100}\right), & \text{durante o inverno} \\ \frac{-1}{365} \cdot \log\left(1 - \frac{98}{100}\right), & \text{durante o restante do ano} \end{cases}$$

Podemos concluir então que quanto maior a mortalidade, mais tarde ocorrerá o instante ótimo.

3.2 ANÁLISE DOS RESULTADOS NA ESPÉCIE SUBORDINADA

Nesta Seção introduzimos a espécie 2 ao modelo e faremos a mesma análise feita na Seção anterior, levando em conta a dominância total da espécie 1 sobre a espécie 2. Para facilitar a leitura, exibimos o modelo abaixo

$$\begin{aligned}\frac{dN_1(t)}{dt} &= c_1 L_1(t)[F(t) + a_2 N_2(t)] - \mu_1 N_1(t) \\ \frac{dL_1(t)}{dt} &= m_1 N_1(t) - c_1 L_1(t)[F(t) + a_2 N_2(t)] - \nu_1 L_1(t) \\ \frac{dN_2(t)}{dt} &= c_2 L_2(t)F(t) - \mu_2 N_2(t) - a_2 N_2(t)c_1 L_1(t) \\ \frac{dL_2(t)}{dt} &= m_2 N_2(t) - c_2 L_2(t)F(t) - \nu_2 L_2(t),\end{aligned}$$

onde

$$F(t) = A - a_1 N_1(t) - a_2 N_2(t).$$

Continuaremos considerando um tempo total de 10 anos, com inverno tendo duração de 90 dias, com início no dia 100.

Estamos interessados em encontrar o instante ótimo da segunda espécie. Devido a dominância total da primeira espécie sobre a segunda, queremos saber se além de δ_2 , os valores δ_1 e ι_1 também terão influência na determinação do instante ótimo. Nesta Seção, todos os inícios ι_1 serão instantes ótimos dos respectivos δ_1 .

Utilizaremos novamente as relações mostradas em 2.2 para determinar as condições iniciais. Por simplicidade, as igualdades estão listadas abaixo

$$\begin{aligned}\hat{N}_1 &= \frac{A}{a_1} - \frac{\mu_1 \nu_1}{a_1 c_1 (m_1 - \mu_1)} \\ \hat{L}_1 &= \left(\frac{m_1 - \mu_1}{\nu_1} \right) \cdot \hat{N}_1 \\ \hat{N}_2 &= \frac{A - a_1 \hat{N}_1}{a_2} - \frac{\mu_2 \nu_2}{a_2 c_2 (m_2 - \mu_2 - a_2 c_1 \hat{L}_1)} - \frac{c_1 \nu_2 \hat{L}_1}{c_2 (m_2 - \mu_2 - a_2 c_1 \hat{L}_1)} \\ \hat{L}_2 &= \left(\frac{m_2 - \mu_2 - a_2 c_1 \hat{L}_1}{\nu_2} \right) \cdot \hat{N}_2\end{aligned}$$

Vamos usar mais uma vez as relações vistas em 2.3 para determinar as condições iniciais das duas espécies.

Na Tabela abaixo listamos, para efeito de reprodutibilidade de nossos resultados os valores utilizados.

Tabela 3 – Parâmetros iniciais das duas espécies.

Parâmetro	Valor
A	80
a_1	0,03
a_2	0,1
c_1	0,5
c_2	1,95
m_1	1
m_2	10
μ_1	0,9
μ_2	0,0009
ν_1	0,04169
ν_2	5,08

Fonte: o autor (2023)

Dessa forma, teremos

$$\hat{N}_1 \approx 582,17$$

$$\hat{L}_1 \approx 1396,41$$

$$\hat{N}_2 \approx 622,96$$

$$\hat{L}_2 \approx 1123,45.$$

Por simplicidade, iremos supor que as mortalidades das larvas e adultos de ambas as espécies são as mesmas da Seção anterior, isto é

$$\chi(t) = \begin{cases} \frac{-1}{90} \log \left(1 - \frac{99}{100} \right), & \text{durante o inverno} \\ \frac{-1}{365} \log \left(1 - \frac{99}{100} \right), & \text{durante o restante do ano,} \end{cases}$$

onde $\chi \in \{\mu_1, \mu_2, \nu_1, \nu_2\}$. Assim, estamos matando 99% dos adultos e larvas de ambas as espécies durante os 90 dias de inverno, e durante o restante do ano, consideramos uma mortalidade que mata 99% dos adultos e larvas de ambas as espécies durante o período de um ano, caso não houvesse inverno.

m_1 continua sendo definido da mesma forma:

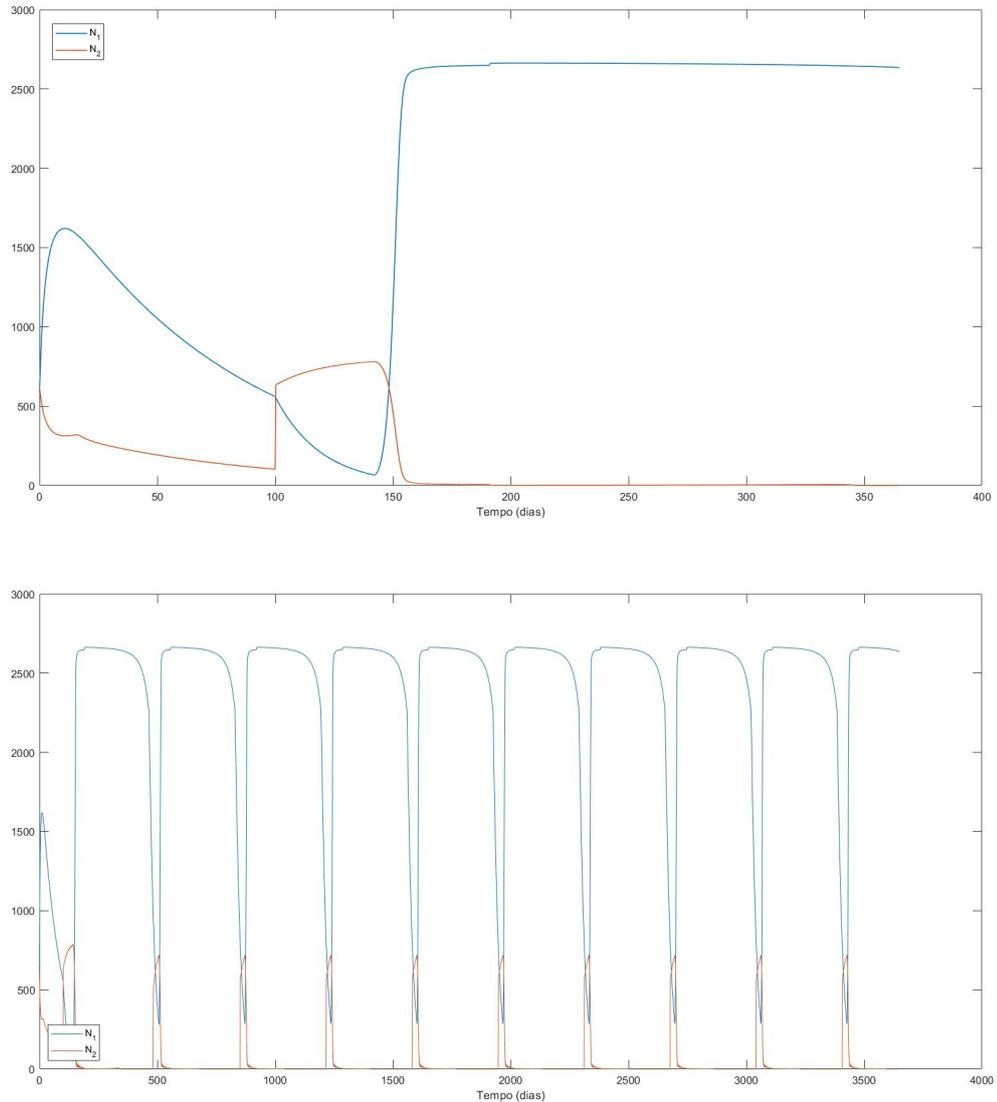
$$m_1(t) = \begin{cases} 1, & \text{durante a estação reprodutiva} \\ 0, & \text{durante o restante do ano.} \end{cases}$$

Como a segunda espécie é subordinada, a taxa com que os adultos geram larvas per capita precisa ser maior, caso contrário ela entraria em extinção imediatamente. Assim Definimos m_2 como

$$m_2(t) = \begin{cases} 10, & \text{durante a estação reprodutiva} \\ 0, & \text{durante o restante do ano.} \end{cases}$$

Para analisar a evolução temporal das duas espécies, temos inicialmente quatro graus de liberdade: $\delta_1, \delta_2, \iota_1$ e ι_2 . Porém, estamos sempre supondo que o início ι_1 seja o início ótimo relativamente a δ_1 . Assim, cada δ_1 determina unicamente um $\star\iota_1(\delta_1)$, portanto temos na verdade três graus de liberdade: δ_1, δ_2 e ι_2 . A princípio, vamos considerar um período de reprodução de dois meses para a primeira espécie. Assim, $\delta_1 = 60$ (o que determina $\star\iota_1 = 142$, conforme visto em 5). Vamos começar analisando uma trajetória onde $\delta_2 = 60$ e $\iota_2 = 100$. Note que estamos coincidindo o início da estação reprodutiva da segunda espécie com o início do inverno.

Figura 11 – Evolução temporal das populações N_1 e N_2 , para $\delta_1 = 60$; $\delta_2 = 60$ e $\iota_2 = 100$

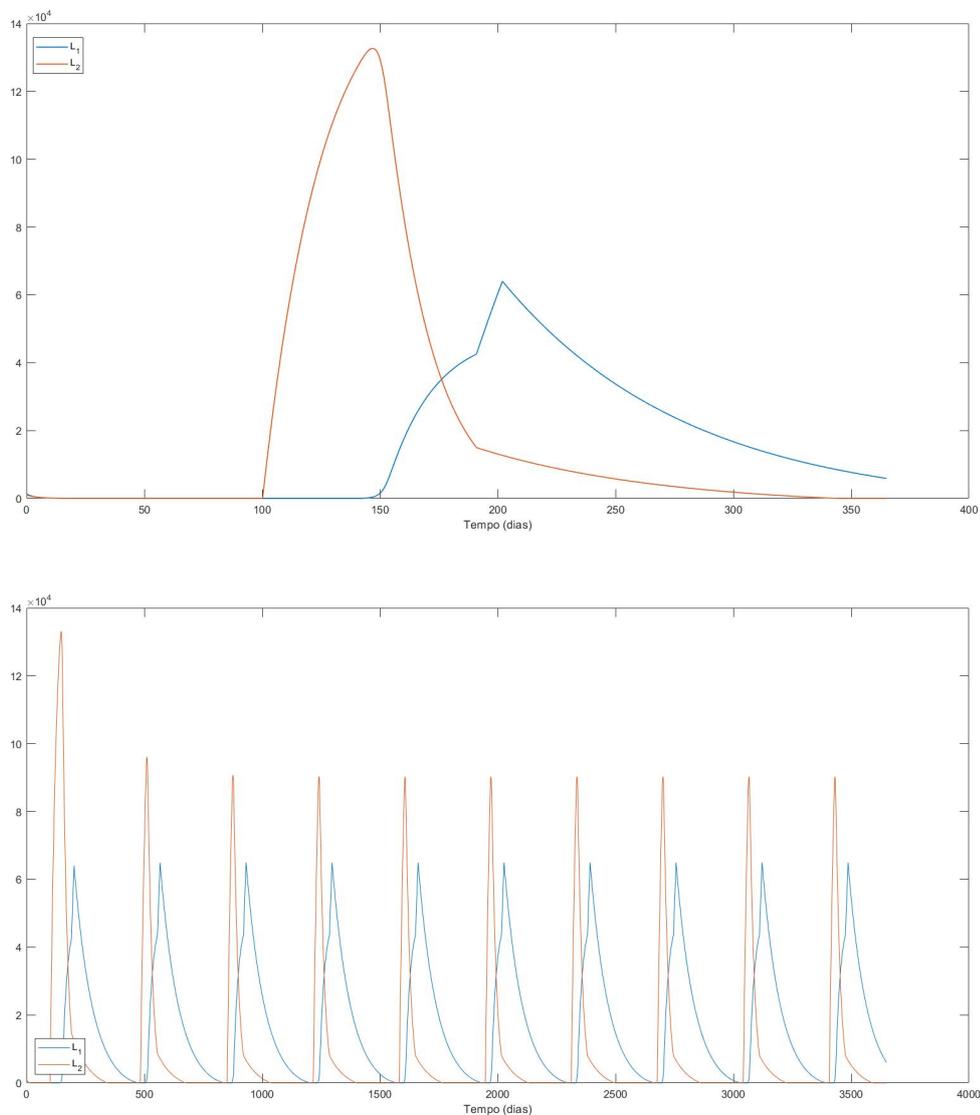


Fonte: o autor (2023)

A evolução temporal de N_1 é exatamente igual à analisada na Seção anterior, uma vez que a espécie 1 não depende da espécie 2. Vamos então analisar o comportamento de N_2 . Assim que o tempo inicia, podemos perceber logo de imediato uma diminuição acentuada na quantidade de adultos. Isto acontece porque nesse período, os adultos da primeira espécie estão aumentando de número, devido à conversão das larvas em adultos. Logo em seguida, quando N_1 começa a diminuir, vemos uma mudança na taxa com que N_2 diminui. Embora N_2 continue diminuindo, (uma vez que ainda existem adultos da primeira espécie para disputar o espaço livre) a taxa de diminuição é ligeiramente menor, uma vez que a quantidade de adultos da primeira espécie também está diminuindo.

No dia 100, que corresponde tanto ao início do inverno quanto a t_2 , vemos o aumento na quantidade de adultos N_2 , ao passo que temos uma diminuição de adultos N_1 . A partir do dia 142, quando começa a estação reprodutiva da espécie 1, vemos o aumento imediato de N_1 e a diminuição de N_2 . Durante o restante do ano, a espécie 1 dominará completamente o espaço livre, impedindo assim a proliferação da espécie 2, até a chegada do inverno do segundo ano, onde o ciclo se repetirá. É possível perceber também que a partir do segundo ano já ocorre o equilíbrio entre as espécies.

Figura 12 – Evolução temporal de L_1 e L_2 para $\delta_1 = 60$; $\delta_2 = 60$ e $t_2 = 100$



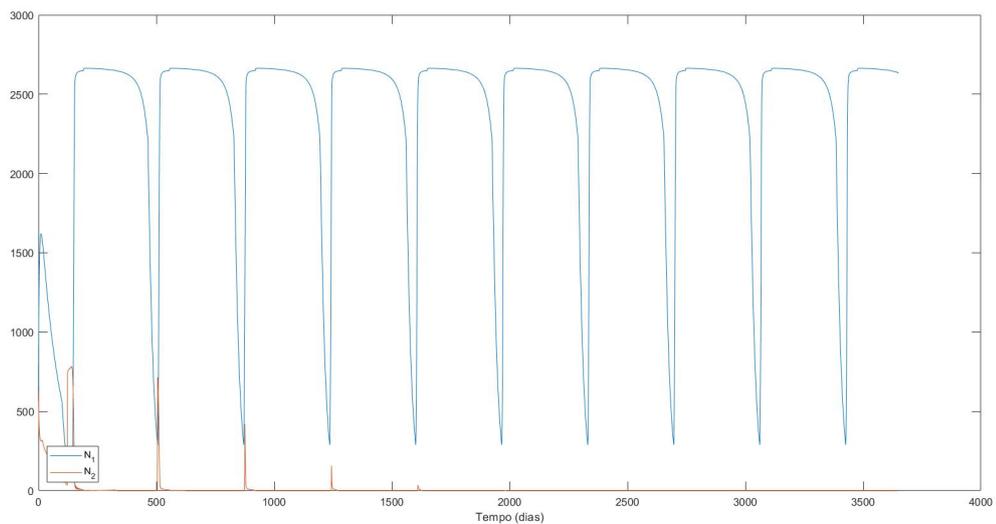
Fonte: o autor (2023)

Assim que o tempo se inicia, a quantidade inicial de larvas de ambas as espécies serão convertidos em adultos. As populações de larvas permaneceram baixas até o dia 100, onde a

quantidade de larvas da espécie 2 aumentará instantaneamente, uma vez que estamos considerando que os adultos produzem larvas instantaneamente. A quantidade de larvas da segunda espécie continuará aumentando até o dia 142, quando tem início a estação reprodutiva da espécie 1. Observe que mesmo durante o inverno as larvas da segunda espécie continuam aumentando em número. A diminuição só começa a ocorrer quando as larvas da primeira espécie estão aumentando. Isso nos leva a concluir que para $\delta_1 = 60$; $\star\iota_1 = 142$; $\delta_2 = 60$; $\iota_2 = 100$, a dominação da espécie 1 sobre a espécie 2 é mais relevante na diminuição da espécie 2 do que o inverno.

Diante disso, é natural perguntar o que acontece se o início ι_2 for mais próximo do $\star\iota_1$. A seguir, mostramos mais uma evolução temporal. Mantivemos $\delta_1 = 60$ e $\star\iota_1 = 142$ e definimos $\iota_2 = 122$. Para compensar, aumentamos δ_2 para 90 dias.

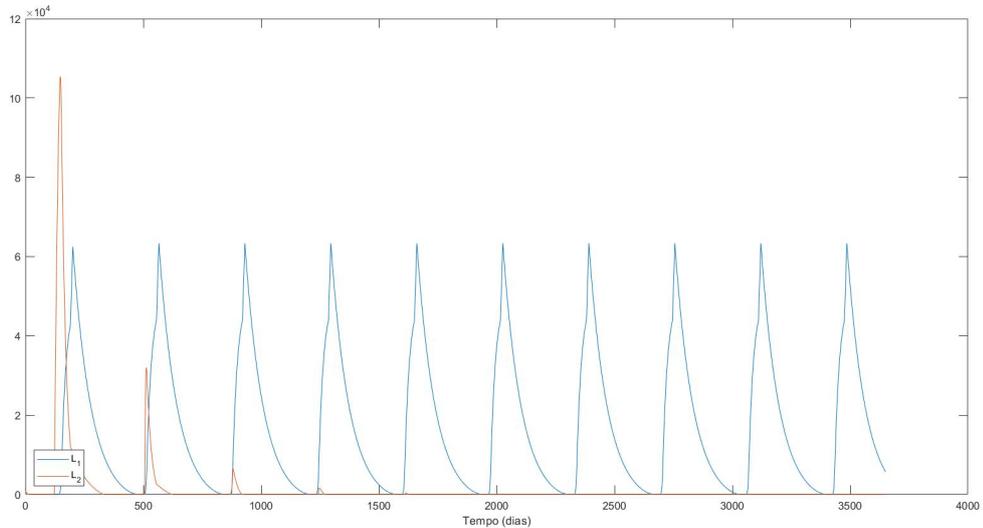
Figura 13 – Evolução temporal de N_1 e N_2 para $\delta_1 = 60$; $\delta_2 = 90$ e $\iota_2 = 122$



Fonte: o autor (2023)

A partir do segundo ano já é possível perceber que mesmo com uma duração de três meses, os adultos da espécie 2 só sobrevivem por um curto período de tempo e após o quinto ano ocorre a extinção completa. A razão disso pode ser entendida através da análise do comportamento das larvas.

Figura 14 – Evolução temporal de L_1 e L_2 para $\delta_1 = 60; \delta_2 = 90$ e $\iota_2 = 122$

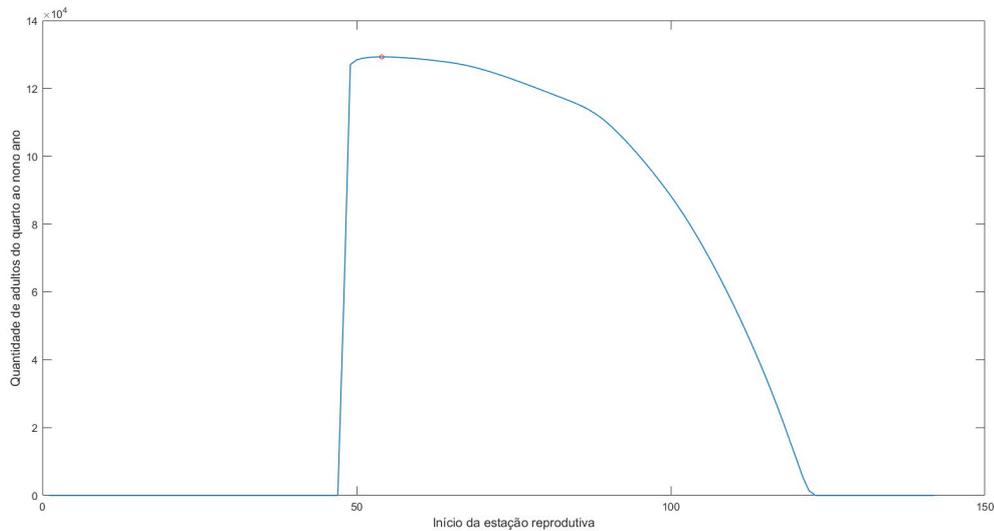


Fonte: o autor (2023)

No primeiro ano ainda vemos uma quantidade maior de larvas da segunda espécie do que da primeira, uma vez que a taxa per capita de larvas da segunda espécie é 10 vezes maior do que da primeira. Entretanto, na estação reprodutiva do segundo ano, mesmo com uma duração de 90 dias para se reproduzir, a espécie 2 só terá espaço livre por pouco mais do que 20 dias, uma vez que a espécie 1 começará a se proliferar. Com isso, menos adultos serão gerados, o que acarreta na extinção da espécie 2. Desta forma, é possível concluir que ι_2 suficiente próximo de ι_1 implica na extinção da segunda espécie, mesmo para $\delta_2 > \delta_1$.

Voltemos nossa atenção para o objetivo principal, que é encontrar o instante ótimo $\star \iota_2$, dada uma estação reprodutiva de com período δ_2 , isto é, fixado um período de reprodução de δ_2 dias, queremos encontrar o início da estação reprodutiva que maximize a quantidade de adultos da espécie 2. Já vimos que uma condição necessária é que $\iota_2 < \iota_1$. A Figura a seguir mostra a quantidade de adultos (eixo vertical) em função do início ι_2 (eixo horizontal), considerando $\delta_1 = 60$ e $\delta_2 = 60$.

Figura 15 – Variando o início da estação reprodutiva da espécie 2 para um período de reprodução de $\delta_2 = 60$, com $\delta_1 = 60$ e $\star\iota_1 = 142$



Fonte: o autor (2023)

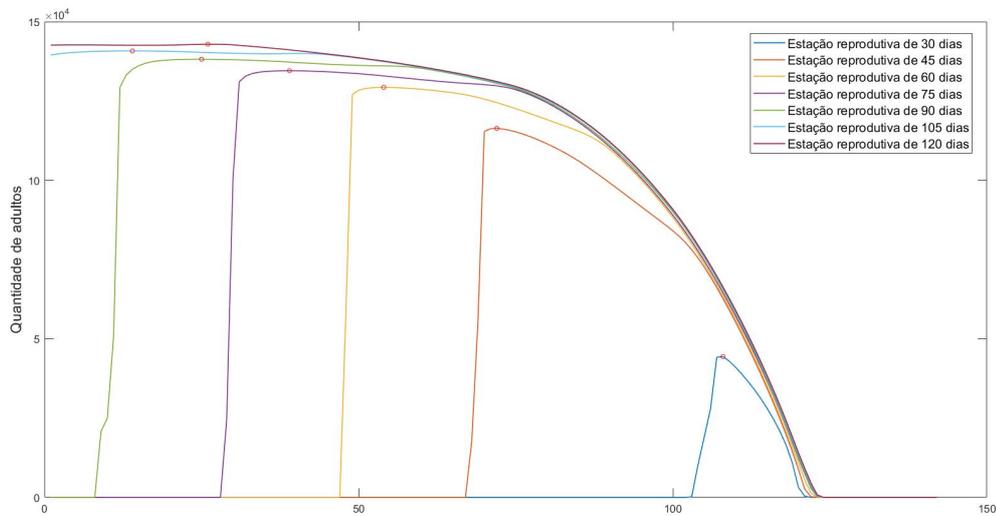
Nos primeiros dias do ano a quantidade de adultos da espécie 1 é suficientemente alta, como pode ser observada na Figura 11. Assim, se a espécie 2 começasse a estação reprodutiva nesses primeiros dias, não teria espaço para se reproduzir, uma vez que o espaço livre está ocupado pela espécie 1. Isso explica esse comportamento no começo do Gráfico 15.

A partir do dia 10, a quantidade de adultos da espécie 1 começará a diminuir, mas só a partir do dia 40 é que a quantidade de adultos será pouca o suficiente para que a espécie 2 consiga usar uma quantidade suficiente de espaço livre. Porém a quantidade de adultos da espécie 1 está diminuindo rapidamente, o que explica esse aumento imediato na Figura 15.

O instante ótimo ocorre assim que a quantidade de adultos da espécie 1 é mínima, no caso acima, no dia 54, produzindo uma quantidade de $1,2929 \times 10^5$ adultos. Observe que como estamos considerando $\delta_2 = 60$, o final da estação reprodutiva da espécie 2 será no dia 104, isto é, o instante ótimo é o equilíbrio ótimo entre poucos adultos da espécie 1 e pouca influência do inverno. Para inícios maiores que 54, o inverno terá maior influência, o que explica a diminuição no Gráfico, e para inícios maiores que 82 o fim da estação reprodutiva seria maior do que 142, que é o início da estação reprodutiva da primeira espécie, o que dificultaria ainda mais a espécie 2, o que explica a diminuição ainda mais abrupta no Gráfico.

A seguir, mantemos $\delta_1 = 60$ e $\star\iota_1 = 142$ e fazemos a mesma análise para diferentes valores de δ_2 .

Figura 16 – Variando o início da estação reprodutiva para diferentes escolhas de δ_2



Fonte: o autor (2023)

Assim como na Figura 6, podemos notar novamente que quanto maior for a duração da estação reprodutiva, mais cedo ocorrerá o instante ótimo. Na verdade esse padrão é quebrado para $\delta_2 = 120$. (falaremos disso mais pra frente).

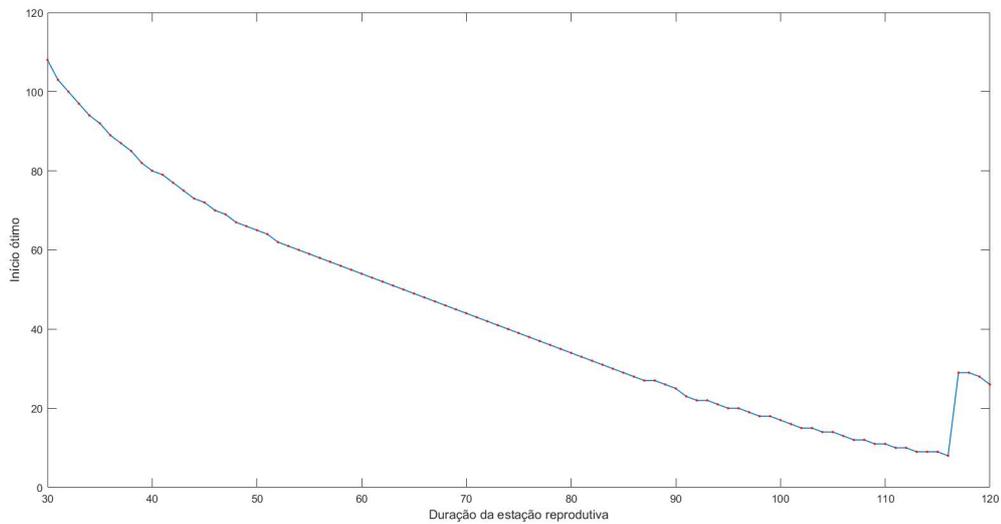
Podemos ver também que a diferença entre a quantidade de adultos gerados no instante ótimo é cada vez menor. Em outras palavras, para durações suficientemente grandes, a quantidade máxima de adultos permanece relativamente a mesma. A causa disso é que embora um período de reprodução seja longo, a espécie 2 sempre estará limitada pelo inverno e pelo início ótimo da espécie 1. Assim, parte desse período será irrelevante do ponto de vista reprodutivo.

Todos os Gráficos (exceto o da estação reprodutiva de 30 dias) convergem para inícios superiores a 100 dias. O motivo disso é que para inícios superiores a 100 dias, a espécie 2 só terá aproximadamente 42 dias para se reproduzir, independente da duração δ_2 , uma vez que $\star t_1 = 142$.

Por fim, note também que para um período de reprodução de 30 dias, o início ótimo ocorre logo no início do inverno. Assim, a estação reprodutiva da espécie 2 terminará antes do início da estação reprodutiva da espécie 1. Isso mostra que o sucesso da espécie 2 depende mais da falta de indivíduos da espécie 1 do que do inverno.

Diante das considerações feitas acima, estamos aptos para entender a relação entre o instante ótimo $\star t_2$ e a duração da estação reprodutiva δ_2 . A Figura abaixo mostra essa relação, novamente levando em conta $\delta_1 = 60$ e $\star t_1 = 142$.

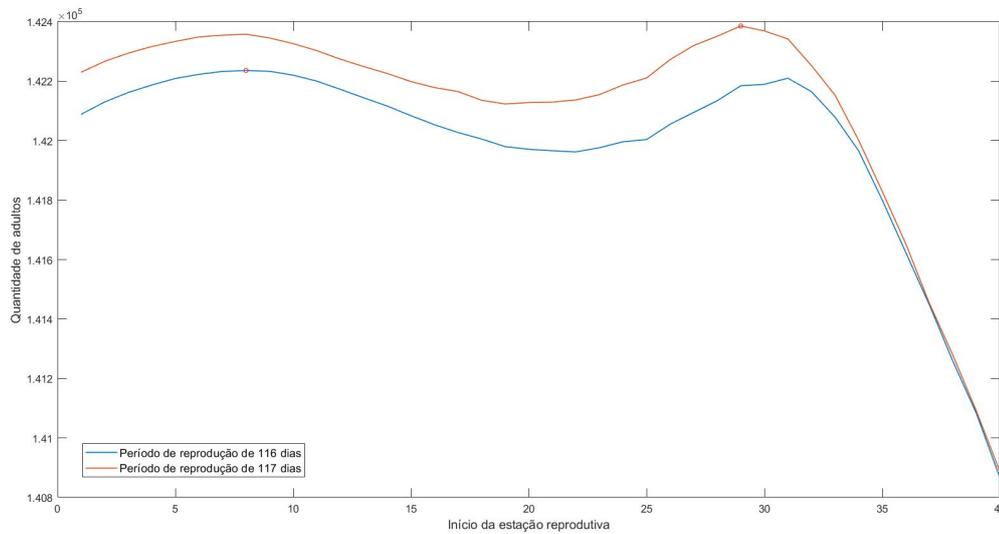
Figura 17 – Instante ótimo para o início da estação reprodutiva da segunda espécie em função da duração δ_2 , para $\delta_1 = 60$ e $\star t_1 = 142$



Fonte: o autor (2023)

Assim como na análise vista na Seção anterior, temos um comportamento decrescente, o que a essa altura não é mais surpresa. A razão para isso, como já foi mencionado, se deve ao fato de que a espécie 2 sempre tentará se reproduzir durante um período onde a quantidade de adultos da espécie 1 é mínima ao mesmo tempo que tenta minimizar os efeitos do inverno. Entretanto, é possível ver uma descontinuidade acentuada no Gráfico, o que sugere uma quebra de padrão. Essa descontinuidade ocorre entre os valores $\delta_2 = 116$ e $\delta_2 = 117$. Vamos então analisar o comportamento simultâneo para esses dois períodos.

Figura 18 – Comparação entre o período de reprodução de 116 dias e 117 dias



Fonte: o autor (2023)

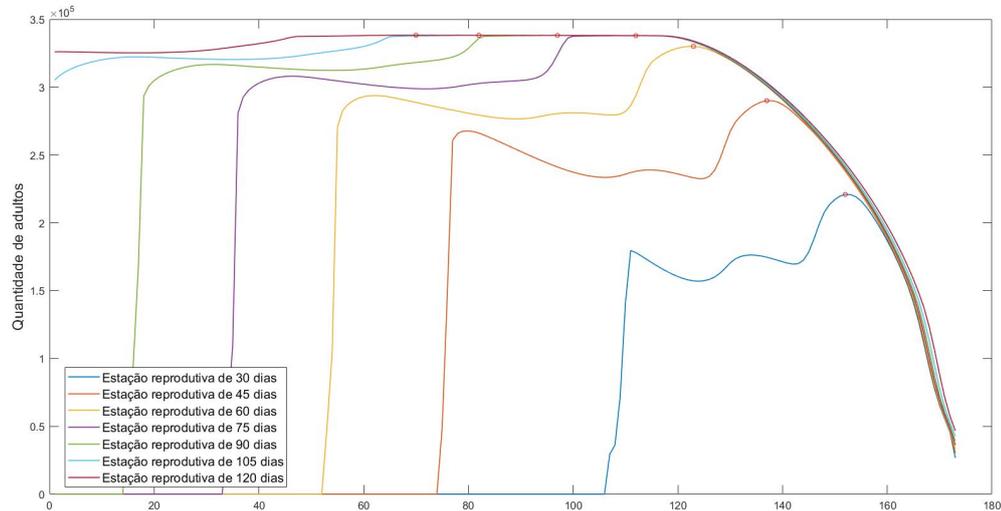
Existirão dois máximos locais. O máximo local a esquerda representa a estratégia de começar a se reproduzir o mais rápido possível afim de evitar o período de reprodução da espécie 1, mesmo que isso signifique iniciar o período de reprodução quando a quantidade de adultos da espécie 1 ainda for alta; o máximo local a direita representa a estratégia de esperar a quantidade de adultos da espécie 1 diminuir mais nos primeiros dias, mesmo que isso signifique se reproduzir quando a espécie 1 já está se reproduzindo.

Para $\delta_2 = 116$, o instante ótimo ocorre no dia $\star t_2 = 8$, quando a quantidade de adultos da primeira espécie ainda é consideravelmente alta. O período de reprodução irá até o dia 124, 18 dias antes de começar o período de reprodução da espécie 1. Para $\delta_2 = 117$, o instante ótimo será no dia $\star t_2 = 29$, quando a quantidade de adultos da espécie 1 for mais baixa. O período de reprodução irá até o dia 146, quatro dias após o início da estação reprodutiva da espécie 1. Em resumo, para períodos de reprodução com duração entre 30 e 116 dias, a melhor estratégia é começar a se reproduzir o quanto antes possível, afim de evitar o início da estação reprodutiva da espécie 1; e para períodos de reprodução superiores a 116, a melhor estratégia é esperar a quantidade de adultos da espécie 1 diminuir mais, mesmo que isso implique se reproduzir quando a espécie 1 também começa a se reproduzir.

A análise feita na Figura 17 considera que a estação reprodutiva da espécie 1 é de dois meses. O que acontece com o instante ótimo da espécie 2 se considerarmos uma estação reprodutiva da espécie 1 menor? e se for maior?

A Figura a seguir, mostra a variação do início ι_2 para diferentes valores de δ_2 , levando em conta $\delta_1 = 30$ e $\star\iota_1 = 173$.

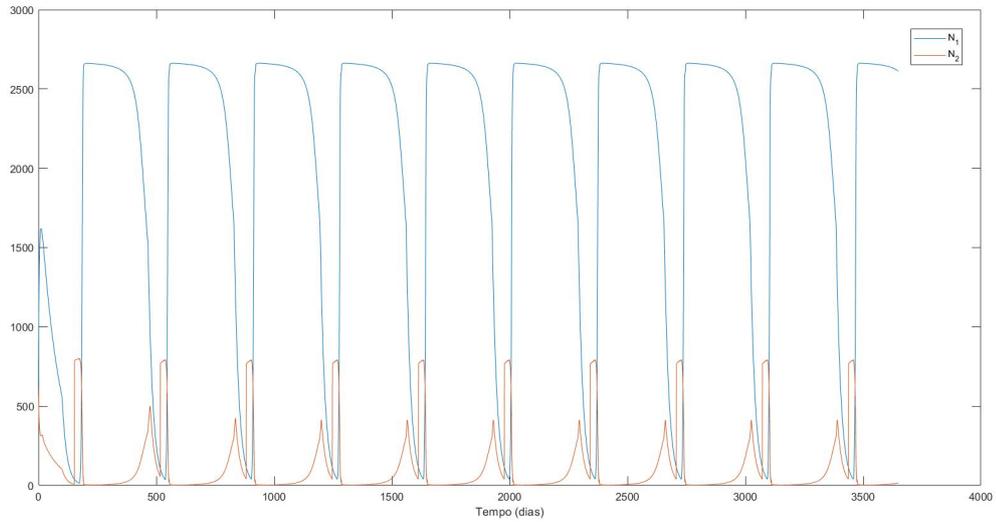
Figura 19 – Variando o início da estação reprodutiva para diferentes valores de δ_2 , para $\delta_1 = 30$ e $\star\iota_1 = 173$



Fonte: o autor (2023)

Para $\delta_2 = 30$, o instante ótimo ocorre no dia $\star\iota_2 = 152$, durante a metade do inverno. Além disso, a estação reprodutiva da espécie 2 terminaria no dia 182, 9 dias após o início da estação reprodutiva da espécie 1. O mesmo ocorre para $\delta_2 = 45$: o início ótimo ocorre no dia $\star\iota_2 = 147$, o que implica que seu término ocorre no dia 192, 19 dias após o início da estação reprodutiva da espécie 1. A Figura 19 mostra que esse fenômeno se repete para todos os valores de δ_2 , o que é uma estratégia contraintuitiva, uma vez que a espécie 2 poderia iniciar seu período de reprodução de modo que terminasse antes do início $\star\iota_1 = 173$. A evolução temporal abaixo nos dá uma pista do porque isso está acontecendo

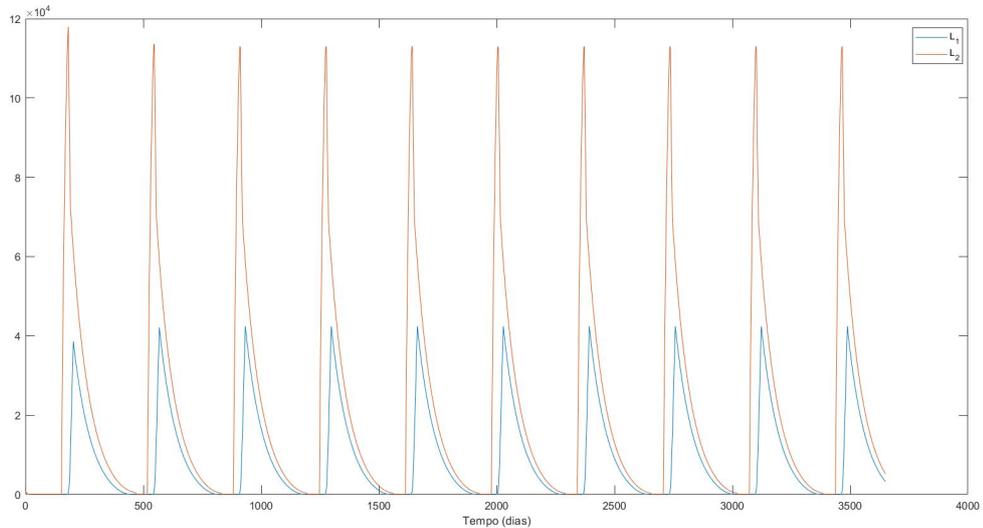
Figura 20 – Evolução temporal de N_1 e N_2 , para $\delta_1 = 30$; $\star\iota_1 = 173$; $\delta_2 = 30$; $\star\iota_2 = 152$



Fonte: o autor (2023)

A partir do segundo ano, vemos um crescimento nos adultos da espécie 2 em dois momentos: durante um período onde a quantidade de adultos N_1 é baixa, como era de se esperar, mas também durante um período onde a quantidade de adultos N_1 está começando a diminuir, mas ainda é alta. Assim, o instante ótimo ocorrerá quando o primeiro pico de adultos adultos for máximo. Porém, isso ainda não explica o motivo da espécie 2 terminar a estação reprodutiva depois do início da estação reprodutiva da espécie 1. A trajetória das larvas exibida abaixo explica esse motivo.

Figura 21 – Trajetória de L_1 e L_2 , para $\delta_1 = 30$; $\star\iota_1 = 173$; $\delta_2 = 30$; $\star\iota_2 = 152$

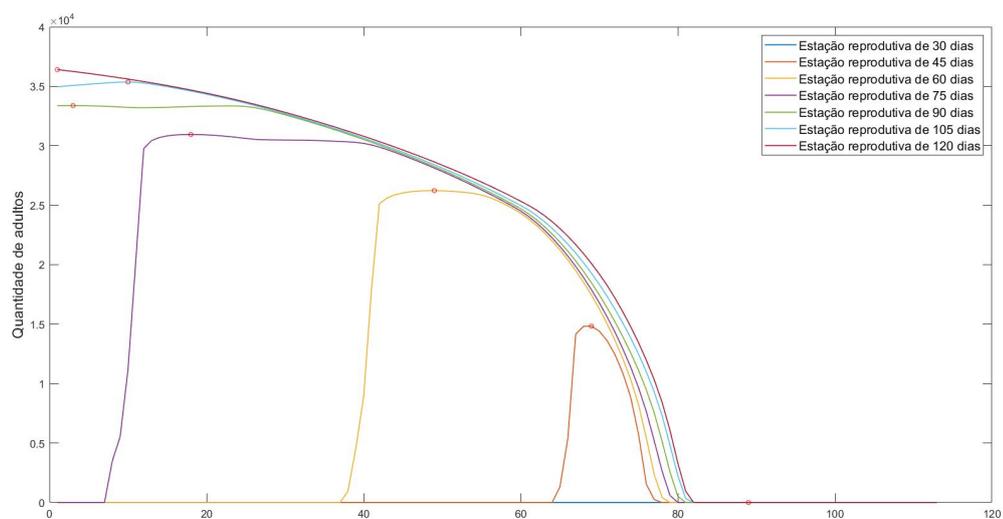


Fonte: o autor (2023)

A trajetória das larvas da primeira espécie está "dentro" da trajetória das larvas da segunda espécie. Como a quantidade de larvas L_2 é muito grande, e como agora $\delta_1 = 30$, a quantidade de adultos N_1 será menor, o que permite que a espécie 2 comece a se reproduzir antes.

A seguir, mostraremos a variação do início ι_1 para diferentes valores de δ_2 , levando em conta $\delta_1 = 90$ e $\star\iota_1 = 113$.

Figura 22 – Variando o início da estação reprodutiva para diferentes valores de δ_2 , para $\delta_1 = 90$ e $\star\iota_1 = 113$



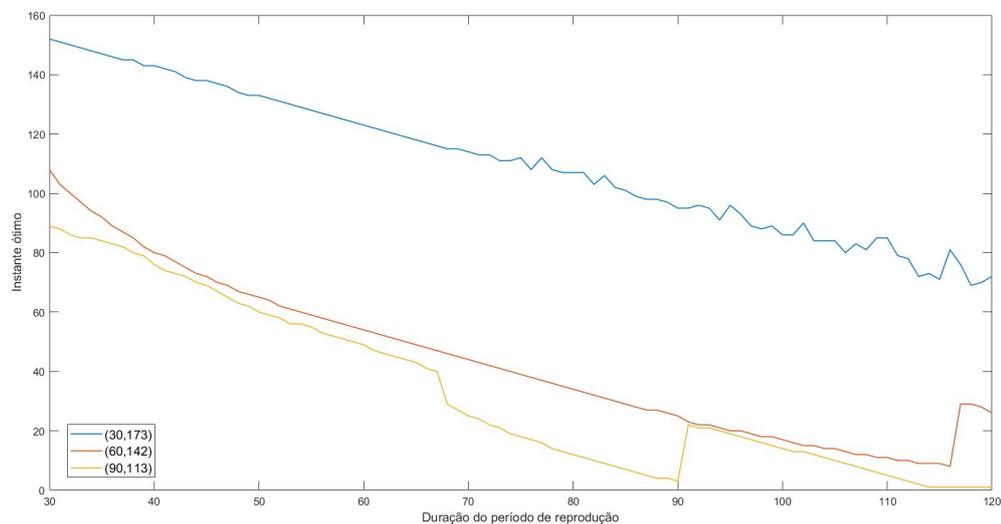
Fonte: o autor (2023)

Nesse caso, como $\delta_1 = 90$, percebemos logo de imediato que a quantidade de adultos

produzidos será menor do que nas Figuras 16 e 19. Mais do que isso, o Gráfico mostra que não é possível coexistência entre as espécies se $\delta_2 = 30$. Assim como na Figura 16, a melhor estratégia de modo geral é iniciar o período de reprodução o mais cedo possível, afim de evitar ao máximo o período de reprodução da espécie 1 e do inverno. Porém, vemos que para $\delta_2 = 105$, o instante ótimo ocorre mais para a direita em relação aos outros períodos. A razão disso é exatamente a mesma já falada anteriormente.

A Figura abaixo mostra os instantes ótimos da espécie 2, para os três períodos da estação reprodutiva da espécie 1 analisados anteriormente.

Figura 23 – Instante ótimo da segunda espécie em função do período de reprodução δ_2 , considerando três períodos de reprodução para a espécie 1



Fonte: o autor (2023)

Observe que os Gráficos de baixo estão mais próximos um do outro, uma vez que para $\delta_1 = 60$ e $\delta_1 = 90$, a melhor estratégia é começar a estação reprodutiva o mais cedo possível. Por outro lado, o primeiro Gráfico está mais "afastado" dos outros por que para $\delta_1 = 30$, a melhor estratégia para a espécie 2 é começar o período de reprodução mais para frente.

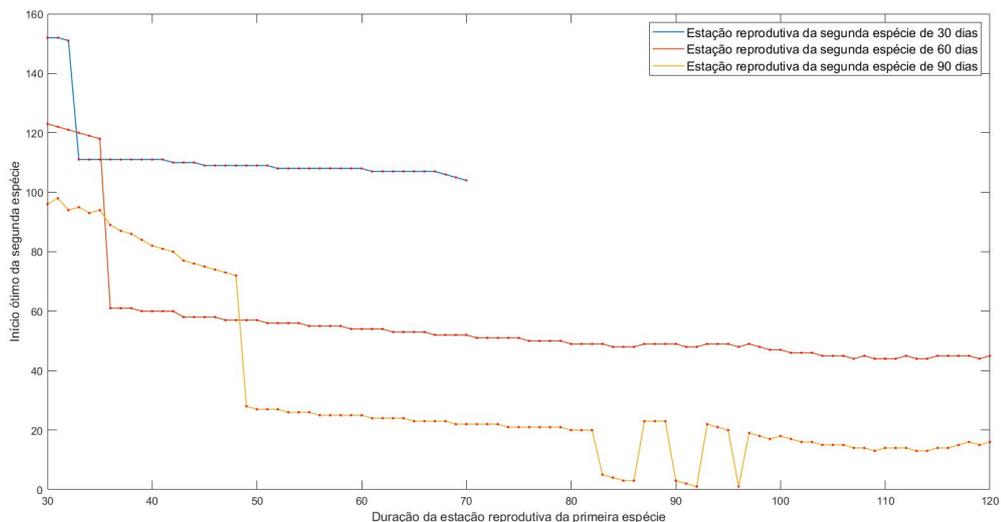
3.2.1 Variando início ótimo da primeira espécie

Uma outra forma de comparar o comportamento entre as duas espécies é analisar como o instante ótimo da segunda espécie se comporta em relação a duração da estação reprodutiva da primeira espécie. Na figura 17, fixamos um par $(\delta_1, \star t_1)$, e para cada δ_2 encontramos um

instante ótimo $\star l_2(\delta_2)$. Agora, vamos fixar uma duração δ_2 , e iremos encontrar o instante ótimo $\star l_2(\delta_2)$ para cada par $(\delta_1, \star l_1)$. O objetivo desta análise é apontar uma estratégia que a espécie 2 sempre utilizará, independente da duração da estação reprodutiva δ_2 .

Assumiremos $\delta_2 \in \{30, 60, 90\}$. Os valores de $(\delta_1, \star l_1)$ correspondem aos pontos da figura 7. A figura abaixo mostra o instante ótimo $\star l_2(\delta_2)$ em função de δ_1

Figura 24 – Início ótimo da segunda espécie para diferentes valores de δ_1

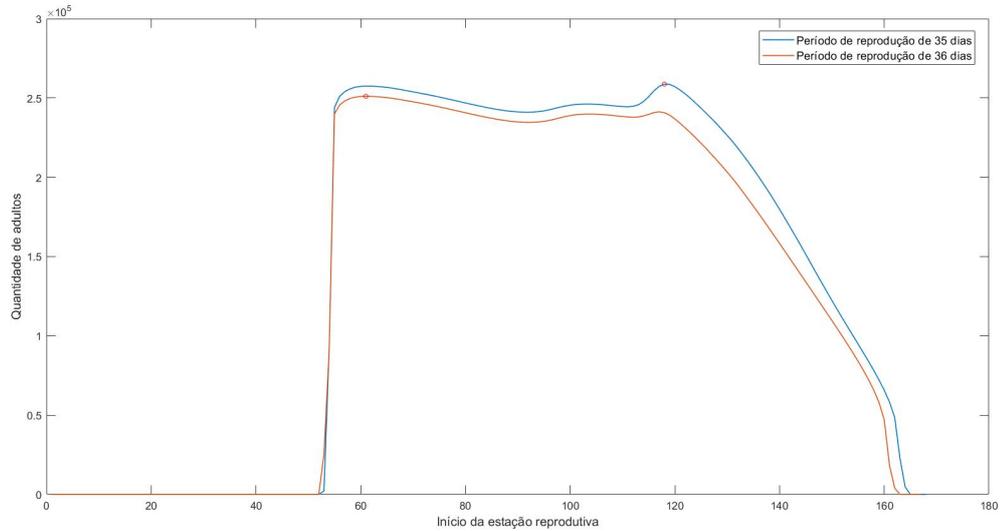


Fonte: O autor (2023)

Observe primeiramente que o gráfico para uma estação de $\delta_2 = 30$ termina antes dos outros gráficos. A interpretação disso é que para estações reprodutivas da primeira espécie suficientemente grandes, a espécie 2 entrará em extinção, independente do início l_2 .

Porém o que mais chama a atenção é o comportamento semelhante dos três gráficos: nos três casos, para períodos de reprodução da espécie 1 curtos, o início ótimo $\star l_2$ será alto. À medida que δ_1 vai aumentando, $\star l_2$ vai diminuindo até que em certo ponto ele diminui de maneira abrupta. O motivo, como já discutimos anteriormente, se deve a uma mudança de estratégia da espécie 2. Vamos analisar mais uma vez, considerando $\delta_2 = 60$.

Figura 25 – Início ótimo da segunda espécie para diferentes valores de δ_1



Fonte: O autor (2023)

Assim como na figura 18, os gráficos apresentam dois máximos locais. O máximo local a esquerda representa a estratégia de começar a se reproduzir o mais rápido possível afim de evitar o período de reprodução da espécie 1, mesmo que isso signifique iniciar o período de reprodução quando a quantidade de adultos da espécie 1 ainda for alta; o máximo local a direita representa a estratégia de esperar a quantidade de adultos da espécie 1 diminuir mais nos primeiros dias, mesmo que isso signifique se reproduzir quando a espécie 1 já está se reproduzindo.

Para $\delta_1 = 35$, temos $\star l_1 = 168$ e $\star l_2(60) = 118$. Assim, o período de reprodução da espécie 2 irá até o dia 178, 10 dias após o início da estação reprodutiva da espécie 1. Neste cenário, a espécie 2 está usando o inverno ao seu favor, se aproveitando baixa quantidade de adultos da espécie 1 causada por ele.

Para $\delta_1 = 36$, temos $\star l_1 = 167$ e $\star l_2(60) = 61$. Assim, o período de reprodução da espécie 2 irá até o dia 121. Aqui, a espécie 2 está evitando ao máximo o inverno, iniciando seu período de reprodução assim que a quantidade de adultos da espécie 1 for suficientemente baixa.

4 CONCLUSÃO

Nesta dissertação estudamos um sistema de equações diferenciais que modela duas populações bentônicas marinhas. Assumimos que cada população possui um estágio larval e adulto e consideramos que a área disponível para a fixação das larvas era fixa e limitada. Foi considerado também uma relação fortemente hierárquica entre as espécies, onde a espécie 1 sempre é capaz de se fixar e crescer em ambientes onde os indivíduos da espécie 2 já estão.

No Capítulo 3 foi investigamos numericamente o modelo 2.6 com o objetivo de determinar os instantes ótimos das duas espécies. Mostramos que fixada a duração e a intensidade do período de desova, a quantidade de adultos muda conforme a escolha do início do período da estação reprodutiva. Determinamos numericamente o início da estação reprodutiva que maximize a quantidade de adultos.

Na primeira seção do Capítulo analisamos a primeira espécie isoladamente. Nossos resultados mostraram que

- Para estações reprodutivas superiores a 105 dias, o inverno terá influência mínima na quantidade de adultos.
- Estações reprodutivas que se iniciam próximo do final do ano acarretam na extinção da espécie, independente da duração da estação reprodutiva.
- Quanto maior for o período da estação reprodutiva, mais cedo ocorrerá o início ótimo.
- A quantidade de adultos converge para um valor, e esse valor não aumentará mesmo se a duração da estação do período de reprodução aumentar.
- Quanto maior for a mortalidade de uma espécie, mais tarde será o seu instante ótimo.

Na segunda seção do Capítulo, introduzimos a segunda espécie e analisamos como ela se comporta em função de pares $(\delta_1, \star \iota_1)$. Investigamos sob quais condições ocorre a coexistência entre as duas espécies. Em seguida, analisamos a relação entre o início ótimo da segunda espécie com a duração do seu período de reprodução e também do início ótimo da primeira espécie. Nossos resultados mostraram que

- ι_2 suficiente próximo de ι_1 implica na extinção da segunda espécie, mesmo para $\delta_2 > \delta_1$.
- A partir de um certo ponto, os gráficos que variam o início convergem.

- Para períodos de estações reprodutivas de um, dois e três meses, a espécie 2 usará uma das duas estratégias: se o período de desova da espécie 1 for curto, a espécie 2 optará por começar o período de reprodução tarde, evitando a alta quantidade de adultos da espécie 1 do começo do ano, mesmo que isso signifique terminar o período de reprodução quando a espécie 1 já tenha começado; se o período da desova da espécie 1 for mais longo, a espécie 2 optará por começar o período de reprodução mais cedo, evitando ao máximo o período de reprodução da espécie 1, mesmo que isso signifique começar a se reproduzir quando a quantidade de adultos da espécie 1 ainda for alta. Além disso, quanto maior for δ_2 , maior deve ser δ_1 para que ocorra a mudança na estratégia.

Existem vários mecanismos de sincronização em espécies marinhas, tais como as estações do ano, ciclo lunar, temperatura e variação de P.H. na água ect. São esses fatores que "sinalizam" para a espécie que está na hora de iniciar a estação reprodutiva. Entretanto, esses fatores não foram considerados no nosso trabalho e mesmo assim foi possível observar que a espécie subordinada está em sincronia com a espécie dominante, isto é, mostramos que o período de desova da espécie subordinada está condicionado pelo comportamento da espécie dominante.

Em outras palavras, mostramos que existem fatores ecológicos de interações entre espécies que podem determinar e gerar uma sincronização. Esse fator ecológico no nosso trabalho se refere à competição pelo espaço livre e essa competição por si só é suficiente para gerar uma sincronização entre o período de desova de duas espécies.

Em relação a trabalhos futuros, pretendemos tornar o nosso modelo mais biologicamente acurado. Para isso, iremos dar mais ênfase ao estudo do ciclo biológico das Cracas. Por exemplo, a principal mortalidade considerada no trabalho simulava um ciclo anual de ambas as espécies, porém estudos sugerem que indivíduos da espécie *Balanus balanoides* vivem em média três anos. Ainda sobre a mortalidade, pretendemos aprimorar o seu comportamento: nesta dissertação, a mortalidade assumia o formato de função degrau, que aumentava descontinuamente durante o inverno, porém sabe-se que isso não ocorre no mundo real. Em vez disso, faremos a mortalidade aumentar (e diminuir) continuamente ao longo do ano.

Por fim, almejamos introduzir um parâmetro no modelo que regula a relação de dominância entre as espécies: assumimos a condição simplista onde a espécie dominante sempre consegue se fixar sobre a espécie subordinada, entretanto mutações aleatórias podem afetar as características de uma espécie subordinada, permitindo que ela se adapte e aumente sua capacidade competitiva. Assim, estamos interessados em regular essa relação de dominância.

REFERÊNCIAS

- ANAGNOST, J. J.; DESOER, C. A. An elementary proof of the routh-hurwitz stability criterion. *Circuits, systems and signal processing*, Springer, v. 10, n. 1, p. 101–114, 1991.
- CURK, T.; MCDONALD, T.; ZAZELENCHUK, D.; WEIDENSAUL, S.; BRINKER, D.; HUY, S.; SMITH, N.; MILLER, T.; ROBILLARD, A.; GAUTHIER, G. et al. Winter irruptive snowy owls (*bubo scandiacus*) in north america are not starving. *Canadian Journal of Zoology*, NRC Research Press, v. 96, n. 6, p. 553–558, 2018.
- DIAL, R.; ROUGHGARDEN, J. Theory of marine communities: the intermediate disturbance hypothesis. *Ecology*, Wiley Online Library, v. 79, n. 4, p. 1412–1424, 1998.
- GEERING, H. P. *Optimal control with engineering applications*. [S.l.]: Springer, 2007.
- GONDIM, J. A. M. Contribuições à modelagem matemática de epidemias no combate à covid-19. ., UFPE- CCEN, ., n. ., p. ., 2021.
- LENHART, S.; WORKMAN, J. T. *Optimal control applied to biological models*. [S.l.]: Chapman and Hall/CRC, 2007.
- LIN, C.; MA, Y.; SELS, D. Application of pontryagin's maximum principle to quantum metrology in dissipative systems. *Physical Review A*, APS, v. 105, n. 4, p. 042621, 2022.
- MOMBAUR, K. Optimal control for applications in medical and rehabilitation technology: challenges and solutions. In: *Advances in Mathematical Modeling, Optimization and Optimal Control*. [S.l.]: Springer, 2016. p. 103–145.
- PONTRYAGIN, L. S. *Mathematical theory of optimal processes*. [S.l.]: CRC press, 1987.
- RIOUX, M.-J.; LAI, S.; CASAJUS, N.; BÊTY, J.; BERTEAUX, D. Winter home range fidelity and extraterritorial movements of arctic fox pairs in the canadian high arctic. *Polar Research*, Taylor & Francis, v. 36, n. sup1, p. 11, 2017.
- SAERENS, B.; BULCK, E. Van den. Calculation of the minimum-fuel driving control based on pontryagin's maximum principle. *Transportation Research Part D: Transport and Environment*, Elsevier, v. 24, p. 89–97, 2013.
- SHELL, K. Applications of pontryagin's maximum principle to economics. In: *Mathematical Systems Theory and Economics I/II*. [S.l.]: Springer, 1969. p. 241–292.
- SUSSMANN, H. J.; WILLEMS, J. C. 300 years of optimal control: from the brachystochrone to the maximum principle. *IEEE Control Systems Magazine*, IEEE, v. 17, n. 3, p. 32–44, 1997.
- YUSUF, T. T.; BENYAH, F. Optimal control of vaccination and treatment for an sir epidemiological model. *World journal of modelling and simulation*, Citeseer, v. 8, n. 3, p. 194–204, 2012.

APÊNDICE A – O PROBLEMA DO CONTROLE ÓTIMO

A Teoria de Controle Ótimo é o ramo da matemática que tem como objetivo encontrar um controle para um sistema dinâmico durante um período de tempo tal que uma função objetivo seja otimizada. Sua origem remonta ao século XVII, quando Johan Bernoulli (1667-1748) apresentou aos leitores da *Acta Eruditorum* a solução do famoso problema da Braquistócrona (SUSSMANN; WILLEMS, 1997). Desde então, a Teoria do Controle Ótimo vem sendo usada para resolver problemas de engenharia (GEERING, 2007), medicina (MOMBAUR, 2016), epidemiologia (YUSUF; BENYAH, 2012), biologia (LENHART; WORKMAN, 2007) etc.

Em 1952, Lev Pontryagin (1908 - 1988) publicou um livro (PONTRYAGIN, 1987) introduzindo o Princípio do Máximo de Pontryagin (PMP), teorema que estabelece uma relação entre o comportamento de um sistema e a sua trajetória ótima. O PMP afirma que a trajetória ótima de um sistema é determinada por uma função (chamada de Hamiltoniano) e é amplamente utilizada para resolver o problema do controle ótimo, especialmente na presença de restrições.

O PMP possui diversas aplicações, como no estudo de epidemias (GONDIM, 2021), economia (SHELL, 1969), propulsão de foguete (SAERENS; BULCK, 2013) e até metrologia quântica (LIN; MA; SELS, 2022).

Neste apêndice vamos apresentar uma demonstração heurística do Princípio do Máximo de Pontryagin.

Considere o sistema de equações diferenciais definido no intervalo $0 \leq t \leq T$ por

$$x'(t) = f(x(t), u(t)), \quad (\text{A.1})$$

com condição inicial

$$x(0) = x_0, \quad (\text{A.2})$$

um conjunto de controles

$$u(t) \in U \quad (\text{A.3})$$

e uma função objetivo

$$J = \psi(x(T)) + \int_0^T l(x(t), u(t)) dt \quad (\text{A.4})$$

a ser otimizada.

Estamos assumindo que $x(t) \in \mathbb{R}^n$ e $u(t) \in \mathbb{R}^m$. A função f é composta por n funções componentes independentes que são bem comportadas, de modo que o sistema, juntamente com a condição inicial dada possui solução única uma vez que o controle $u(t)$ é especificado.

Na função objetivo (A.4), tanto ψ quanto l são funções reais com relação aos seus respectivos argumentos. O termo $\psi(x(T))$ é a contribuição da função objetivo no tempo final. O termo $\int_0^T l(x(t), u(t))dt$ representa a contribuição que se acumula ao longo do tempo. Vale observar que para problemas específicos, podemos ter ψ ou l identicamente nulas (porém não ambas nulas).

A interpretação do problema do controle ótimo se dá da seguinte forma: o elemento desconhecido é a função controle $u(t)$ no intervalo $0 \leq t \leq T$. Uma vez que $u(t)$ é especificada, ela determina, juntamente com o sistema (A.1) e a condição inicial (A.2) uma única trajetória $x(t), 0 \leq t \leq T$. Essa trajetória, juntamente com a função controle determinam um valor para J , de acordo com (A.4). O problema do controle ótimo se resume em encontrar a função controle $u(t), 0 \leq t \leq T$ satisfazendo a restrição $u(t) \in U$ que maximiza o valor de J .

A FUNÇÃO OBJETIVO MODIFICADA E O HAMILTONIANO

A fim de caracterizar um controle ótimo, observamos o efeito em uma variação arbitrária (pequena) sobre $u(t)$ e exigimos que a função objetivo não aumente. Isto é, começamos assumindo que $u(t)$ é um controle ótimo, então fazemos uma pequena mudança em $u(t)$ e determinamos a respectiva mudança em J . Ora, se $u(t)$ for um controle ótimo, então essa mudança em J deve ser negativa. Porém, como uma mudança em $u(t)$ também acarreta em uma mudança em $x(t)$, é difícil determinar diretamente a influência de $u(t)$ no valor de J , portanto utiliza-se uma aproximação indireta: definimos uma nova função chamada *função objetivo modificada* dada por

$$\bar{J} = J - \int_0^T \lambda(t)^T [x'(t) - f(x(t), u(t))] dt. \quad (\text{A.5})$$

Note que $\bar{J} = J$ para toda trajetória satisfazendo (A.1) (independente de $\lambda(t)$). Podemos então tentar maximizar \bar{J} em vez de J . A flexibilidade na escolha de $\lambda(t)$ será usada para deixar o problema o mais simples possível.

Por conveniência, definimos o *Hamiltoniano*

$$H(\lambda, x, u) = \lambda^T f(x, u) + l(x, u). \quad (\text{A.6})$$

A função objetivo modificada pode ser escrita então como

$$\bar{J} = \psi(x(T)) + \int_0^T [H(\lambda(t), x(t), u(t)) - \lambda(t)^T x'(t)] dt. \quad (\text{A.7})$$

Suponha agora que um controle $u(t)$ satisfazendo $u(t) \in U$ é especificado. Naturalmente isso determinará uma trajetória $x(t)$. Consideremos agora que $v(t) \in U$ é uma "pequena" mudança no controle. Por "pequena", estamos dizendo que a integral do valor absoluto da diferença em cada componente do controle é suficientemente pequena, isto é

$$\int_0^T |u_i(t) - v_i(t)| dt < \epsilon, \quad i = 1, \dots, m \quad (\text{A.8})$$

Associado a esse novo controle $v(t) \in U$, temos uma nova trajetória $x(t) + \delta x(t)$. Se denotarmos por $\delta \bar{J}$ uma pequena mudança na função objetivo modificada, teremos

$$\delta \bar{J} = \psi(x(T) + \delta x(T)) - \psi(x(T)) + \int_0^T [H(\lambda, x + \delta x, v) - H(\lambda, x, u) - \lambda^T \delta x'] dt \quad (\text{A.9})$$

Fazendo $\mathbf{u} = \lambda^T$ e $d\mathbf{v} = \delta x' dt$, temos por integração por partes que

$$\int_0^T \lambda^T \delta x' dt = \lambda(T)^T \delta x(T) - \lambda(0)^T \delta x(0) - \int_0^T \lambda'^T \delta x dt \quad (\text{A.10})$$

Portanto

$$\begin{aligned} \delta \bar{J} &= \psi(x(T) + \delta x(T)) - \psi(x(T)) - \lambda(T)^T \delta x(T) + \lambda(0)^T \delta x(0) \\ &\quad + \int_0^T [H(\lambda, x + \delta x, v) - H(\lambda, x, u) + \lambda'^T \delta x] dt \end{aligned} \quad (\text{A.11})$$

Utilizando a versão multidimensional do Teorema de Taylor, temos

$$\begin{aligned} \int_0^T [H(\lambda, x + \delta x, v) - H(\lambda, x, u)] dt &= \int_0^T [H(\lambda, x + \delta x, v) - H(\lambda, x, v) + H(\lambda, x, v) - H(\lambda, x, u)] dt \\ &\approx \int_0^T [H_x(\lambda, x, v) \delta x + H(\lambda, x, v) - H(\lambda, x, u)] dt \\ &= \int_0^T [H_x(\lambda, x, u) \delta x + (H_x(\lambda, x, v) - H_x(\lambda, x, u)) \delta x \\ &\quad + H(\lambda, x, v) - H(\lambda, x, u)] dt \\ &\approx \int_0^T [H_x(\lambda, x, u) \delta x + H(\lambda, x, v) - H(\lambda, x, u)] dt \end{aligned} \quad (\text{A.12})$$

Substituindo (A.12) em (A.11) e usando aproximação diferencial nos dois primeiros termos temos

$$\begin{aligned}\delta\bar{J} &= [\psi_x(x(T)) - \lambda(T)^T]\delta x(T) + \lambda(0)^T\delta x(0) \\ &+ \int_0^T [H_x(\lambda, x, u) + \lambda^T]\delta x dt \\ &+ \int_0^T [H(\lambda, x, v) - H(\lambda, x, u)]dt + p(\epsilon)\end{aligned}\tag{A.13}$$

onde $p(\epsilon)$ denota os termos que são de ordem menor do que ϵ . A equação (A.13) é a expressão geral para a mudança em \bar{J} resultante de uma mudança arbitrária em $u(t)$.

Lembremos que (A.13) é válida independente da escolha de $\lambda(t)$. Vamos então simplificar a igualdade a partir de uma escolha apropriada de $\lambda(t)$.

EQUAÇÃO ADJUNTA

Observe que $\delta x(0) = 0$, uma vez que uma mudança no controle não muda o estado inicial. Dessa forma, o segundo termo de (A.13) é sempre zero. Escolhemos $\lambda(t)$ de modo que os outros termos de (A.13) também se anulem, com exceção da última integral. Em outras palavras, queremos resolver a *equação diferencial adjunta*

$$\lambda'(t)^T = -H_x(\lambda, x, u)\tag{A.14}$$

ou explicitamente

$$\lambda'(t)^T = \lambda(t)^T f_x(x(t), u(t)) + l_x(x(t), u(t))\tag{A.15}$$

com condição final

$$\lambda(T)^T = \psi_x(x(T))\tag{A.16}$$

Escolhendo $\lambda(t)$ de modo que satisfaça as condições (A.14) e (A.16), a expressão (A.13) se resume a

$$\delta\bar{J} = \int_0^T [H(\lambda(t), x(t), v(t)) - H(\lambda(t), x(t), u(t))]dt + p(\epsilon)\tag{A.17}$$

Como $\lambda(t)$, $x(t)$ e $u(t)$ são conhecidas e independentes de $v(t)$, a expressão acima nos dá uma forma direta de calcular aproximadamente a consequência de alterar o controle para uma função $v(t)$. Podemos usar esse fato para deduzir as condições de otimalidade.

Se o controle original $u(t)$ é ótimo, segue que para todo $t \in [0, T]$ e $v \in U$ que

$$H(\lambda(t), x(t), v) \leq H(\lambda(t), x(t), u(t))$$

Com efeito, suponha que para algum t existe $v \in U$ tal que

$$H(\lambda(t), x(t), v) > H(\lambda(t), x(t), u(t))$$

Então seria possível mudar a função u de modo que o integrando em (A.17) seria positivo em um intervalo suficientemente pequeno contendo t , o que implicaria que a integral em si seria também positiva. Assim, $\delta \bar{J}$ seria positivo, contradizendo o fato de que u maximiza \bar{J} .

Este resultado significa que para todo t o valor $u(t)$ em um controle ótimo tem a propriedade de maximizar o valor do Hamiltoniano. Chamamos esse resultado de *Princípio do Máximo de Pontryagin*.

Em resumo, demonstramos de maneira heurística o teorema abaixo

Teorema (Princípio do Máximo) Suponha que $u(t) \in U$ e $x(t)$ representam o controle ótimo e a trajetória do problema de controle ótimo. Então existe uma trajetória adjunta $\lambda(t)$ tal que $u(t), x(t), \lambda(t)$ satisfazem

$$x'(t) = f(x(t), u(t)) \quad (\text{sistema de equação}) \quad (\text{A.18})$$

$$x(0) = x_0 \quad (\text{condição inicial}) \quad (\text{A.19})$$

$$-\lambda'(t)^T = \lambda(t)^T f_x(x(t), u(t)) + l_x(x(t), u(t)) \quad (\text{equação adjunta}) \quad (\text{A.20})$$

$$\lambda(T)^T = \Psi_x(x(T)) \quad (\text{condição adjunta final}) \quad (\text{A.21})$$

Para todo $t, 0 \leq t \leq T$ e todo $v \in U$,

$$H(\lambda(t), x(t), v) \leq H(\lambda(t), x(t), u(t)) \quad (\text{condição do máximo}) \quad (\text{A.22})$$

onde H é o Hamiltoniano

$$H(\lambda, x, u) = \lambda^T f(x, u) + l(x, u).$$

Veamos um exemplo, retirado de (LENHART; WORKMAN, 2007)

Minimizar o funcional

$$\frac{1}{2} \int_0^1 3x(t)^2 u(t)^2 dt$$

sujeito a

$$x'(t) = x(t) + u(t), \quad x(0) = 1.$$

Temos que $f(t, x(t), u(t)) = x(t) + u(t)$ e $l(t, x(t), u(t)) = \frac{3}{2}x(t)^2 + \frac{1}{2}u(t)^2$.

O Hamiltoniano é dado por

$$\begin{aligned} H &= \lambda \cdot (x(t) + u(t)) + \frac{3}{2}x(t)^2 + \frac{1}{2}u(t)^2 \\ &= \lambda x + \lambda u + \frac{3}{2}x(t)^2 + \frac{1}{2}u(t)^2 \end{aligned}$$

A condição de otimalidade nos diz que $\frac{\partial H}{\partial u} = 0$ quando u for ótimo, isto é $u^* + \lambda = 0 \implies u^* = -\lambda$

Agora, utilizamos o Hamiltoniano para encontrar λ fazendo uso do problema adjunto

$$\lambda' = -\frac{\partial H}{\partial x} = -3x - \lambda$$

Como $u^* = -\lambda$, temos o sistema

$$x' = x - \lambda$$

$$\lambda' = -3x - \lambda$$

que pode ser escrito na forma matricial como

$$\begin{pmatrix} x \\ \lambda \end{pmatrix}' = \begin{pmatrix} 1 & -1 \\ -3 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ \lambda \end{pmatrix}$$

Os autovalores da matriz dos coeficientes é -2 e 2 . Encontrando os autovetores, temos que as equações de x e λ são

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ \lambda(t) \end{pmatrix} = c_1 \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix} e^{2t} + c_2 \begin{pmatrix} 1 \\ 3 \end{pmatrix} e^{-2t}$$

Como $x(0) = 1$ e $\lambda(1) = 0$, temos que

$$c_1 = \frac{3e^{-4}}{3e^{-4} + 1} \quad \text{e} \quad c_2 = \frac{1}{3e^{-4} + 1}$$

Dessa forma, como $u^* = -\lambda$, segue que a solução do problema de otimização é dado por

$$u^*(t) = \frac{3e^{-4}}{3e^{-4} + 1} e^{2t} - \frac{3}{3e^{-4} + 1} e^{-2t}$$
$$x^*(t) = \frac{3e^{-4}}{3e^{-4} + 1} e^{2t} + \frac{1}{3e^{-4} + 1} e^{-2t}$$

APÊNDICE B – CÓDIGOS EM MATLAB

Aqui, os códigos utilizados durante o texto são descritos e comentados

B.1 EVOLUÇÃO TEMPORAL DAS ESPÉCIES

B.1.1 Evolução temporal da espécie 1

Código Fonte 1 – Evolução temporal da espécie 1

```

1 clear
  clc
3 tic
  %%
5 t = 0.0;
  anos = 1;
7 T = anos*365.0; %Tempo total
  h = 0.3000; %passo
9 %%
  Nmax = floor(T/h);
11 z = zeros(Nmax,2); % Armazena os valores de N1 e L1
  %%
13 inicio = 190.0; %inicio da desova
  delta = 60.0; %periodo da desova
15 %% Parametros iniciais
  A = 80.0;
17 a1 = 0.03;
  c1 = 0.006;
19 m1 = 1.00;
  nu1 = 0.04169;
21 mu1 = 0.9;
  %%
23 y(1) = A/a1-(mu1*nu1)/(a1*c1*(m1-mu1));
  y(2) = ((m1-mu1)/nu1)*y(1);
25
  z(1,:) =[y(1) y(2)];
27 %%
  for ii=1:(Nmax-1)
29
31     k1 = h*f(t,y,ii,inicio,delta);
33     k2 = h*f(t+h/2, y+k1/2,ii,inicio,delta);

```

```
35     k3 = h*f(t+h/2, y+k2/2,ii, inicio, delta);
37     k4 = h*f(t+h, y+k3,ii, inicio, delta);
39     y = y + (k1+2*k2+2*k3+k4)/6;
41     t = t + h;
43     z(ii+1,:)= [y(1), y(2)];
45 end
47 %%
48     tt = linspace(0,T,Nmax);
49
50     plot(tt,z(:,1), 'LineWidth',1)
51     legend({'N_1'}, 'FontSize',11)
52     xlabel('Tempo (dias)', 'FontSize',12)
53     ylabel('Quantidade de individuos', 'FontSize',12)
54     %%
55
56     toc
57     function v = f(t,y,~, inicio, delta)
58
59     A = 80.0;
60     a1 = 0.03;
61     c1 = 0.006;
62     m1 = 1.00;
63     nu1 = 0.04169;
64     mu1 = 0.9;
65
66     F1 = (A - a1*y(1));
67
68     if F1 < 0
69         F1 = 0;
70     end
71
72     epoca = mod(t,365);
73
74     if (epoca > inicio) && (epoca < inicio + delta)
75         m1 = 1;
76     else
77         m1 = 0.0;
78     end
79
80     if epoca > 100 && epoca < 191
81
```

```

    mu1 = (-log(1-99.0/100))/(90);
83    nu1 = (-log(1-99.0/100))/(90);
    else
85    mu1 = (-log(1-99.0/100))/(365);
    nu1 = (-log(1-99.0/100))/(365);
87 end

89 v(1) = c1*y(2)*F1 - mu1*y(1);
    v(2) = m1*y(1) - c1*y(2)*F1 - nu1*y(2);
91
    end

```

B.1.2 Evolução temporal da espécie 2

Código Fonte 2 – Evolução temporal da espécie 2

```

1 clear
  clc
3 tic
  %%
5 t = 0.0;
  anos = 10.0;
7 T = anos*365.0; %Tempo total
  h = 0.0045; %passo
9 %%
  Nmax = floor(T/h);
11 z = zeros(Nmax,4); % Armazena os valores de N1 e L1
  %%
13 delta1 = 30.0; %periodo da desova da especie 1
  inicio1 = 173.0; %instante de inicio da desova da especie 1
15
  delta2 = 30.0; %periodo da desova da especie 2
17 inicio2 = 140.0; %instante de inicio da desova da especie 2
  %% Parametros iniciais
19 A = 80.0;
  a1 = 0.03;      a2 = 0.1;
21 c1 = 0.006;    c2 = 1.95;
  m1 = 1.00;      m2 = 10.0;
23 nu1 = 0.04169; nu2 = 5.08;
  mu1 = 0.9;      mu2 = 0.0009;
25 %%
  y(1) = A/a1-(mu1*nu1)/(a1*c1*(m1-mu1));
27 y(2) = ((m1-mu1)/nu1)*y(1);
  y(3) = (A-a1*y(1))/a2-(mu2*nu2)/(a2*c2*(m2-mu2-a2*c1*y(2)))-(c1*nu2*y(2))/(c2*(
    m2-mu2-a2*c1*y(2)));
29 y(4) = ((m2-mu2-a2*c1*y(2))/nu2)*y(3);

```

```

31 z(1,:) = [y(1) y(2) y(3) y(4)];
    %%
33 for ii = 1:(Nmax-1)

35     k1 = h*f(t,y,ii,inicio1,delta1, inicio2, delta2);

37     k2 = h*f(t+h/2, y+k1/2,ii,inicio1,delta1, inicio2, delta2);

39     k3 = h*f(t+h/2, y+k2/2,ii,inicio1,delta1, inicio2, delta2);

41     k4 = h*f(t+h, y+k3,ii,inicio1,delta1, inicio2, delta2);

43     y = y + (k1+2*k2+2*k3+k4)/6;

45     t = t + h;

47     z(ii+1,:) = [y(1), y(2) y(3) y(4)];

49 end
51
    tt = linspace(0,T,Nmax);
53 tinic = floor(4*365/h);
    tfin = floor(9*365/h);
55 I = trapz(tt(tinic:tfin),z(tinic:tfin,3));

57 string = sprintf('Integral do 4 ao 9 ano: d.', I);
    disp(string);

59
    plot(tt,z(:,1),tt,z(:,3))
61 legend({'L_1','L_2'},'Location','southwest')
    xlabel('Tempo (dias)')

63
    toc
65 function v = f(t,y,~, inicio1, delta1, inicio2, delta2)

67 A = 80.0;
    a1 = 0.03;      a2 = 0.1;
69 c1 = 0.006;     c2 = 1.95;
    m1 = 1.00;     m2 = 10.0;
71 nu1 = 0.04169; nu2 = 5.08;
    mu1 = 0.9;     mu2 = 0.0009;

73
    F1 = (A - a1*y(1));
75 if F1 < 0
    F1 = 0;

```

```

77 end

79 F2 = (A - a1*y(1) - a2*y(3));
    if F2 < 0
81   F2 = 0;
    end

83
    epoca = mod(t,365);
85 if (epoca > inicio1) && (epoca < inicio1 + delta1)
        m1 = 1;
87 else
        m1 = 0.0;
89 end

91 if (epoca > inicio2) && (epoca < inicio2 + delta2)
        m2 = 10;
93 else
        m2 = 0.0;
95 end

97 if epoca > 100 && epoca < 191

99     mu1=(-log(1-99.0/100))/(90);
        nu1=(-log(1-99.0/100))/(90);
101    mu2=(-log(1-99.0/100))/(90);
        nu2=(-log(1-99.0/100))/(90);
103 else
        mu1=(-log(1-99.0/100))/(365);
105    nu1=(-log(1-99.0/100))/(365);
        mu2=(-log(1-99.0/100))/(365);
107    nu2=(-log(1-99.0/100))/(365);
    end

109
    v(1) = c1*y(2)*F1 - mu1*y(1);
111 v(2) = m1*y(1) - c1*y(2)*F1 - nu1*y(2);
        v(3) = c2*y(4)*F2 - mu2*y(3) - a2*y(3)*c1*y(2);
113 v(4) = m2*y(3) - c2*y(4)*F2 - nu2*y(4);

115 end

```

B.2 VARIANDO O INÍCIO DA ESTAÇÃO REPRODUTIVA DAS ESPÉCIES

B.2.1 Variando o início da estação reprodutiva da espécie 1

Código Fonte 3 – Variando início da estação reprodutiva da espécie 1

```

1 clear all
  clc
3 tic
  %%
5 t    = 0.0;
  anos = 10;
7 T    = anos*365.0; %Tempo total
  h    = 0.3000; %passo
9
  %%
11 Nmax = floor(T/h);
  z     = zeros(Nmax,2); % Armazena os valores de N1 e L1
13 %%
  delta1 = 60.0; %periodo da desova
15 %%
  A      = 80.0;
17 a1    = 0.03;
  c1     = 0.006;
19 m1    = 1.00;
  nu1    = 0.04169;
21 mu1   = 0.9;
  %%
23 y(1)  = A/a1-(mu1*nu1)/(a1*c1*(m1-mu1));
  y(2)  = ((m1-mu1)/nu1)*y(1);
25
  z(1,:) = [y(1) y(2)];
27 %% Variando inicio

29 id    = 2; %intervalo entre desovas
  iinic = 1; %inicio inicial
31 ifin  = 365; %inicio final
  l     = length([iinic:id:ifin]);
33 M     = zeros(l,2);
  cont  = 0; %contador pra corrigir as linhas de M
35 tt   = linspace(0,T,Nmax);
  %%
37
  for jj = iinic:id:ifin
39
  I      = 0;
41 inicio1 = jj*1.0 %#ok<*NOPTS>
  cont   = cont+1;
43
  z      = zeros(Nmax,2);
45 y(1)   = A/a1-(mu1*nu1)/(a1*c1*(m1-mu1));
  y(2)   = ((m1-mu1)/nu1)*y(1);

```

```

47     z(1,:) = [y(1) y(2)];
49
50     for ii=1:(Nmax-1)
51
52
53         k1 = h*f(t,y,ii, inicio1, delta1);
54
55         k2 = h*f(t+h/2, y+k1/2, ii, inicio1, delta1);
56
57         k3 = h*f(t+h/2, y+k2/2, ii, inicio1, delta1);
58
59         k4 = h*f(t+h, y+k3, ii, inicio1, delta1);
60
61         y = y + (k1+2*k2+2*k3+k4)/6;
62
63         t = t + h;
64
65         z(ii+1,:)= [y(1), y(2)];
66
67     end
68     tinic = floor((4*365)/h);
69     tfinal = floor((9*365)/h);
70     I      = trapz(tt(tinic:tfinal),z(tinic:tfinal,1));
71
72     M(cont,1) = inicio1; %armazenando o valor do inicio
73     M(cont,2) = I;      %armazenando o valor da integral
74
75 end
76
77 [rr,cc] = find(M==max(M(:,2)));
78 io      = M(rr,1); %Instante otimo
79
80 string = sprintf('Para um periodo de reproducao de %d dias, o instante otimo para
81               comecar e no dia %d, produzindo uma quantidade de %d adultos.',...
82               delta1, io, M(rr,2));
83
84 disp(string);
85
86 plot(M(1:175,1),M(1:175,2), 'LineWidth',1)
87 legenda = sprintf('Estacao reprodutiva de %d dias',delta);
88 legend(legenda);
89 xlabel('Inicio da estacao reprodutiva','FontSize',12)
90 ylabel('Quantidade de adultos do quarto ao nono ano','FontSize',12)
91 hold on;
92
93 x_highlight = M(rr,1);
94 y_highlight = M(rr,2);

```

```

93 plot(x_highlight, y_highlight, 'ro', 'MarkerSize',4);

95 %%

97 toc
function v = f(t,y~,inicio1,delta1)
99
100 A = 80.0;
101 a1 = 0.03;
102 c1 = 0.006;
103 m1 = 1.00;
104 nu1 = 0.04169;
105 mu1 = 0.9;

107 F1 = (A - a1*y(1));

109 if F1 < 0
110     F1 = 0;
111 end

113 epoca = mod(t,365);
114 if (epoca > inicio1) && (epoca < inicio1 + delta1)
115     m1 = 1;
116 else
117     m1 = 0.0;
118 end
119
120 if epoca > 100 && epoca < 191
121
122     mu1 = (-log(1-99.0/100))/(90);
123     nu1 = (-log(1-99.0/100))/(90);
124 else
125     mu1 = (-log(1-99.0/100))/(365);
126     nu1 = (-log(1-99.0/100))/(365);
127 end
128 v(1) = c1*y(2)*F1 - mu1*y(1);
129 v(2) = m1*y(1) - c1*y(2)*F1 - nu1*y(2);

131 end

```

B.2.2 Variando o início da estação reprodutiva da espécie 2

Código Fonte 4 – Variando início da estação reprodutiva da espécie 2

```

1
clear all

```

```

3  clc
   tic
5  %%
   t    = 0.0;
7  anos = 10;
   T    = anos*365.0; %tempo total
9  h    = 0.0045;    %passo
   %%
11 Nmax = floor(T/h);
   z    = zeros(Nmax,4); % armazena os valores de N1 e L1
13 %%
   delta1 = 60.0; %periodo da desova da especie 1
15 inicio1 = 142.0; %instante de inicio da desova da especie 2

17 delta2 = 60.0; %periodo da desova da especie 1
   %%
19 A    = 80.0;
   a1   = 0.03;    a2 = 0.1;
21 c1   = 0.006;    c2 = 1.95;
   m1   = 1.00;    m2 = 10.0;
23 nu1  = 0.04169; nu2 = 5.08;
   mu1  = 0.9;     mu2 = 0.0009;
25 %%
   y(1) = A/a1-(mu1*nu1)/(a1*c1*(m1-mu1));
27 y(2) = ((m1-mu1)/nu1)*y(1);
   y(3) = (A-a1*y(1))/a2-(mu2*nu2)/(a2*c2*(m2-mu2-a2*c1*y(2)))-(c1*nu2*y(2))/(c2*(
       m2-mu2-a2*c1*y(2)));
29 y(4) = ((m2-mu2-a2*c1*y(2))/nu2)*y(3);

31 z(1,:) = [y(1) y(2) y(3) y(4)];
   %% Variando inicio
33 di    = 100;
   df    = 190;
35 id    = 20; %intervalo entre desovas
   b     = length(di:id:df);
37 M     = zeros(b,2);
   cont  = 0; %contador pra corrigir as linhas de M
39 tt    = linspace(0,T,Nmax);
   %%
41
   for jj = di:id:df
43
       I        = 0.0;
45       inicio2 = jj*1.0 %#ok<NOPTS>
       cont     = cont+1;
47
       z        = zeros(Nmax,4);

```

```

49     y(1)    = A/a1-(mu1*nu1)/(a1*c1*(m1-mu1));
        y(2)    = ((m1-mu1)/nu1)*y(1);
51     y(3)    = (A-a1*y(1))/a2-(mu2*nu2)/(a2*c2*(m2-mu2-a2*c1*y(2)))-(c1*nu2*y(2))/(
        c2*(m2-mu2-a2*c1*y(2)));
        y(4)    = ((m2-mu2-a2*c1*y(2))/nu2)*y(3);
53
        z(1,:) = [y(1) y(2) y(3) y(4)];
55
        for ii=1:(Nmax-1)
57
59             k1 = h*f(t,y,ii,inicio1, delta1, inicio2, delta2);
61
63             k2 = h*f(t+h/2, y+k1/2,ii, inicio1, delta1, inicio2, delta2);
65
67             k3 = h*f(t+h/2, y+k2/2, ii, inicio1, delta1, inicio2, delta2);
69
71             k4 = h*f(t+h, y+k3, ii, inicio1, delta1, inicio2, delta2);
73
75             y = y + (k1+2*k2+2*k3+k4)/6;
77
79             t = t + h;
81
83             z(ii+1,:)= [y(1), y(2) y(3) y(4)];
85
87         end
89
91         tinic = floor((4*365)/h);
           tfinal = floor((9*365)/h);
           I      = trapz(tt(tinic:tfinal),z(tinic:tfinal,3));
93
95         M(cont,1) = inicio2; %armazenando o valor do inicio
97         M(cont,2) = I;      %armazenando o valor da integral
99
101        end
103
105        [rr,cc] = find(M==max(M(:,2)));
           io      = M(rr,1); %instante otimo
107
109        string = sprintf('Para um periodo de reproducao de %d dias, o instante otimo para
           comecar e no dia %d, gerando uma quantidade de %d adultos.',delta2, io, M(rr
           ,2));
111
113        disp(string);
115
117        plot(M(:,1),M(:,2), 'LineWidth',1)
           xlabel('Inicio da estacao reprodutiva','FontSize',12)

```

```
93 ylabel('Quantidade de adultos do quarto ao nono ano','FontSize',12)
    hold on;
95
    x_highlight = M(rr,1);
97 y_highlight = M(rr,2);
    plot(x_highlight, y_highlight, 'ro', 'MarkerSize',4);
99
    %%
101
    toc
103 function v = f(t,y,~,inicio1, delta1,inicio2, delta2)

105 A = 80.0;
    a1 = 0.03;      a2 = 0.1;
107 c1 = 0.006;     c2 = 1.95;
    m1 = 1.00;     m2 = 10.0;
109 nu1 = 0.04169; nu2 = 5.08;
    mu1 = 0.9;     mu2 = 0.0009;
111

113 epoca = mod(t,365);
    if (epoca > inicio1) && (epoca < inicio1 + delta1)
115     m1 = 1.0;
        else
117     m1 = 0.0;
        end
119
    if (epoca > inicio2) && (epoca < inicio2 + delta2)
121     m2 = 10.0;
        else
123     m2 = 0.0;
        end
125
    if epoca > 100 && epoca < 191
127
        mu1 = (-log(1-99.0/100))/(90);
129     nu1 = (-log(1-99.0/100))/(90);
        mu2 = (-log(1-99.0/100))/(90);
131     nu2 = (-log(1-99.0/100))/(90);
        else
133     mu1 = (-log(1-99.0/100))/(365);
        nu1 = (-log(1-99.0/100))/(365);
135     mu2 = (-log(1-99.0/100))/(365);
        nu2 = (-log(1-99.0/100))/(365);
137 end

139
```

```

F1 = (A - a1*y(1));
141
if F1 < 0
143   F1 = 0;
end
145
F2 = (A - a1*y(1) - a2*y(3));
147
if F2 < 0
149   F2 = 0;
end
151

153 v(1) = c1*y(2)*F1 - mu1*y(1);
v(2) = m1*y(1) - c1*y(2)*F1 - nu1*y(2);
155 v(3) = c2*y(4)*F2 - mu2*y(3) - a2*y(3)*c1*y(2);
v(4) = m2*y(3) - c2*y(4)*F2 - nu2*y(4);
157
end

```

B.3 VARIANDO DURAÇÃO DA ESTAÇÃO REPRODUTIVA

B.3.1 Variando duração da estação reprodutiva da espécie 1

Código Fonte 5 – Variando duração da estação reprodutiva da espécie 1

```

2 clear all
   clc
4 tic
   %%
6 t = 0.0;
   anos = 10;
8 T = anos*365.0; %Tempo total
   h = 0.3000; %passo
10
   %%
12 Nmax = floor(T/h);
   z = zeros(Nmax,2); % armazena os valores de N1 e L1
14 %% Parametros iniciais
   A = 80.0;
16 a1 = 0.03;
   c1 = 0.006;
18 m1 = 1.00;
   nu1 = 0.04169;

```

```

20 mu1 = 0.9;
   %%
22 y(1)=A/a1-(mu1*nu1)/(a1*c1*(m1-mu1));
   y(2)=((m1-mu1)/nu1)*y(1);
24
   z(1,:)=[y(1) y(2)];
26 %% Variando inicio

28 id  = 3; %intervalo entre desovas
   cont = 0; %contador pra corrigir as linhas de M
30 tt  = linspace(0,T,Nmax);

32 %% Variando duracao da desova

34 pmin = 121; %menor desova
   pmax = 364; %maior desova
36 N    = zeros(pmax-pmin+1,2);
   in   = 1; %intervalo entre dias
38 b    = length(pmin:in:pmax);
   cont1 = 0;
40 %%

42 for kk = pmin:in:pmax

44     delta = kk*1.0 %#ok<*NOPTS>
       cont1 = cont1+1;
46     M     = zeros(floor(365/id),2);
       io    = 0.0; %Instante otimo %#ok<NASGU>
48

50 for jj = 1:id:100

52     inicio = jj*1.0; %#ok<*NOPTS>
       cont   = cont+1;
54     rr     = 0;
       cc     = 0;
56     I      = 0.0;

58     z      = zeros(Nmax,2);
       y(1)   = A/a1-(mu1*nu1)/(a1*c1*(m1-mu1));
60     y(2)   = ((m1-mu1)/nu1)*y(1);

62     z(1,:) = [y(1) y(2)];

64 for ii=1:(Nmax-1)

66

```

```
k1 = h*f(t,y,ii, inicio, delta);
68
k2 = h*f(t+h/2, y+k1/2, ii, inicio, delta);
70
k3 = h*f(t+h/2, y+k2/2, ii, inicio, delta);
72
k4 = h*f(t+h, y+k3, ii, inicio, delta);
74
y = y + (k1+2*k2+2*k3+k4)/6;
76
t = t + h;
78
z(ii+1,:) = [y(1), y(2)];
80
end
82
tinic = floor((4*365)/h);
84 tfinal = floor((9*365)/h);
I = trapz(tt(tinic:tfinal), z(tinic:tfinal, 1));
86
M(cont, 1) = inicio; %armazenando o valor do inicio
88 M(cont, 2) = I; %armazenando o valor da integral
90
end
92
[rr, cc] = find(M==max(M(:, 2)));
94 io = M(rr, 1);
N(cont1, 1) = delta;
96 N(cont1, 2) = io;
98 end
100 plot(N(1:b, 1), N(1:b, 2))
xlabel('Duracao do periodo de reproducao')
102 ylabel('Instante otimo')
104
%%
106
toc
108 function v = f(t,y,~, inicio, delta)
110 A = 80.0;
a1 = 0.03;
112 c1 = 0.006;
m1 = 1.00;
```

```

114 nu1 = 0.04169;
    mu1 = 0.9;
116
    F1 = (A - a1*y(1));
118
    if F1 < 0
120     F1 = 0;
    end
122
    epoca = mod(t,365);
124 if (epoca > inicio) && (epoca < inicio + delta)
        m1 = 1.0;
126 else
        m1 = 0.0;
128 end

130 if epoca > 100 && epoca < 191

132     mu1=(-log(1-99.0/100))/(90);
        nu1=(-log(1-99.0/100))/(90);
134 else
        mu1=(-log(1-99.0/100))/(365);
136     nu1=(-log(1-99.0/100))/(365);
    end
138
    v(1) = c1*y(2)*F1 - mu1*y(1);
140 v(2) = m1*y(1) - c1*y(2)*F1 - nu1*y(2);

142 end

```

B.3.2 Variando duração da estação reprodutiva da espécie 2

Código Fonte 6 – Variando duração da estação reprodutiva da espécie 2

```

1 clear
  clc
3 tic
  %%
5 t = 0.0;
  anos = 10;
7 T = anos*365.0; %Tempo total
  h = 0.0045; %passo
9 %%
  Nmax = floor(T/h);
11 z = zeros(Nmax,4); % armazena os valores de N1 e L1
  %%

```

```

13 delta1 = 90.0; %periodo da desova
    inicio1 = 113.0; %instante de inicio da desova
15 %% Parametros iniciais
    A = 80.0;
17 a1 = 0.03;      a2 = 0.1;
    c1 = 0.006;    c2 = 1.95;
19 m1 = 1.00;      m2 = 10.0;
    nu1 = 0.04169; nu2 = 5.08;
21 mu1 = 0.9;      mu2 = 0.0009;
    %%
23 y(1) = A/a1-(mu1*nu1)/(a1*c1*(m1-mu1));
    y(2) = ((m1-mu1)/nu1)*y(1);
25 y(3) = (A-a1*y(1))/a2-(mu2*nu2)/(a2*c2*(m2-mu2-a2*c1*y(2)))-(c1*nu2*y(2))/(c2*(
        m2-mu2-a2*c1*y(2)));
    y(4) = ((m2-mu2-a2*c1*y(2))/nu2)*y(3);
27
    z(1,:) = [y(1) y(2) y(3) y(4)];
29 %% Variando inicio
    di = 1;
31 df = 92;
    id = 1; %intervalo entre desovas
33 d = length(di:id:df);
    cont = 0; %contador pra corrigir as linhas de M
35 tt = linspace(0,T,Nmax);
    %% Variando duracao da desova
37
    pmin = 30; %menor desova
39 pmax = 120;%maior desova
    in = 1; %intervalo entre dias
41 b = length(pmin:in:pmax);
    N = zeros(b,2);
43 cont1 = 0;
    %%
45
    for kk = pmin:in:pmax
47
        delta2 = kk*1.0 %#ok<*NOPTS>
49
        cont1 = cont1+1;
        M = zeros(d,2);
51
        rr = 0;
        cc = 0;
53
        io = 0.0; %Instante otimo %#ok<NASGU>

55
        for jj = di:id:df
57
            I = 0.0;

```

```

59     inicio2 = jj*1.0
        cont = cont+1;
61
        y(1) = A/a1-(mu1*nu1)/(a1*c1*(m1-mu1));
63     y(2) = ((m1-mu1)/nu1)*y(1);
        y(3) = (A-a1*y(1))/a2-(mu2*nu2)/(a2*c2*(m2-mu2-a2*c1*y(2)))-(c1*nu2*y(2))/(
            c2*(m2-mu2-a2*c1*y(2)));
65     y(4) = ((m2-mu2-a2*c1*y(2))/nu2)*y(3);
67
        z(1,:) = [y(1) y(2) y(3) y(4)];
69 for ii = 1:(Nmax-1)
71
            k1 = h*f(t,y,ii,inicio1,delta1, inicio2, delta2);
73
            k2 = h*f(t+h/2, y+k1/2,ii,inicio1,delta1, inicio2, delta2);
75
            k3 = h*f(t+h/2, y+k2/2,ii,inicio1,delta1, inicio2, delta2);
77
            k4 = h*f(t+h, y+k3,ii,inicio1,delta1, inicio2, delta2);
79
            y = y + (k1+2*k2+2*k3+k4)/6;
81
            t = t + h;
83
            z(ii+1,:) = [y(1), y(2) y(3) y(4)];
85
87 end
89
        tinic = floor((4*365)/h);
91     tfinal = floor((9*365)/h);
        I = trapz(tt(tinic:tfinal),z(tinic:tfinal,3));
93
        M(cont,1) = inicio2; %armazenando o valor do inicio
95     M(cont,2) = I; %armazenando o valor da integral
        end
97
        [rr, cc] = find(M==max(M(:,2)));
99     io = M(rr,1);
        N(cont1,1) = delta2;
101    N(cont1,2) = io;
103 end

```

```
105 plot(N(1:b,1),N(1:b,2))
    xlabel('Duracao da estacao reprodutiva')
107 ylabel('Inicio otimo')

109
    toc
111 function v = f(t,y,~,inicio1,delta1,inicio2,delta2)

113 A = 80.0;
    a1 = 0.03;      a2 = 0.1;
115 c1 = 0.006;     c2 = 1.95;
    m1 = 1.00;     m2 = 10.0;
117 nu1 = 0.04169; nu2 = 5.08;
    mu1 = 0.9;     mu2 = 0.0009;

119
    F1 = (A - a1*y(1));
121 if F1 < 0
        F1 = 0;
123 end

125 F2 = (A - a1*y(1) - a2*y(3));
    if F2 < 0
127     F2 = 0;
    end

129
    epoca = mod(t,365);
131 if (epoca > inicio1) && (epoca < inicio1 + delta1)
        m1 = 1.0;
133 else
        m1 = 0.0;
135 end

137 if (epoca > inicio2) && (epoca < inicio2 + delta2)
        m2 = 10;
139 else
        m2 = 0.0;
141 end

143 if epoca > 100 && epoca < 191

145     mu1 = (-log(1-99.0/100))/(90);
        mu2 = (-log(1-99.0/100))/(90);
147     nu1 = (-log(1-99.0/100))/(90);
        nu2 = (-log(1-99.0/100))/(90);
149 else
        mu1 = (-log(1-99.0/100))/(1*365);
151     mu2 = (-log(1-99.0/100))/(1*365);
```

```

    nu1 = (-log(1-99.0/100))/(1*365);
153    nu2 = (-log(1-99.0/100))/(1*365);
    end
155
    v(1) = c1*y(2)*F1 - mu1*y(1);
157 v(2) = m1*y(1) - c1*y(2)*F1 - nu1*y(2);
    v(3) = c2*y(4)*F2 -mu2*y(3) -a2*y(3)*c1*y(2);
159 v(4) = m2*y(3) - c2*y(4)*F2 -nu2*y(4);
161 end

```

B.4 VARIANDO INSTANTE ÓTIMO DA ESPÉCIE 1

Código Fonte 7 – Variando instante ótimo da espécie 1

```

2 clear
  clc
4 tic
  %%
6 t = 0.0;
  anos = 10;
8 T = anos*365.0; %Tempo total
  h = 0.0045; %passo
10 %%
  Nmax = floor(T/h);
12 z = zeros(Nmax,4); % armazena os valores de N1 e L1
  %%
14 delta1 = 30; %duracao do periodo de desova
  inicio1 = 173;
16
  delta2 = 30;
18
  %% Parametros iniciais
20 A = 80.0;
  a1 = 0.03; a2 = 0.1;
22 c1 = 0.006; c2 = 1.95;
  m1 = 1.00; m2 = 10.0;
24 nu1 = 0.04169; nu2 = 5.08;
  mu1 = 0.9; mu2 = 0.0009;
26 %%
  y(1) = A/a1-(mu1*nu1)/(a1*c1*(m1-mu1));
28 y(2) = ((m1-mu1)/nu1)*y(1);
  y(3) = (A-a1*y(1))/a2-(mu2*nu2)/(a2*c2*(m2-mu2-a2*c1*y(2)))-(c1*nu2*y(2))/(c2*(
    m2-mu2-a2*c1*y(2)));
30 y(4) = ((m2-mu2-a2*c1*y(2))/nu2)*y(3);

```

```

32 z(1,:) = [y(1) y(2) y(3) y(4)];
    %% Variando inicio
34
    iin = 109; %inicio inicial
36 ifin = 153; %inicio final
    id = 1; %intervalo entre desovas
38 b = length(iin:id:ifin);
    M = zeros(b,2);
40 cont = 0; %contador pra corrigir as linhas de M
    tt = linspace(0,T,Nmax);
42 %%

44 for jj = iin:id:ifin

46     I = 0.0; %#ok<NASGU>
    inicio2 = 1.0*jj %#ok<*NOPTS>
48     cont = cont+1;

50
    y(1) = A/a1-(mu1*nu1)/(a1*c1*(m1-mu1));
52     y(2) = ((m1-mu1)/nu1)*y(1);
    y(3) = (A-a1*y(1))/a2-(mu2*nu2)/(a2*c2*(m2-mu2-a2*c1*y(2)))-(c1*nu2*y(2))/(
        c2*(m2-mu2-a2*c1*y(2)));
54     y(4) = ((m2-mu2-a2*c1*y(2))/nu2)*y(3);

56     z(1,:) = [y(1) y(2) y(3) y(4)];

58 for ii = 1:(Nmax-1)

60
    k1 = h*f(t,y,ii,inicio1,delta1, inicio2, delta2);
62
    k2 = h*f(t+h/2, y+k1/2,ii,inicio1,delta1, inicio2, delta2);
64
    k3 = h*f(t+h/2, y+k2/2,ii,inicio1,delta1, inicio2, delta2);
66
    k4 = h*f(t+h, y+k3,ii,inicio1,delta1, inicio2, delta2);
68
    y = y + (k1+2*k2+2*k3+k4)/6;
70
    t = t + h;
72
    z(ii+1,:) = [y(1), y(2) y(3) y(4)];
74

76 end

```

```
78  tinic = floor((4*365)/h);
    tfinal = floor((9*365)/h);
80      I = trapz(tt(tinic:tfinal),z(tinic:tfinal,3));

82  M(cont,1) = inicio2; %armazenando o valor do inicio
    M(cont,2) = I;      %armazenando o valor da integral
84 end

86 [rr,cc] = find(M==max(M(:,2)));
    io      = M(rr,1); %Instante otimo
88

90 plot(M(:,1),M(:,2))
    xlabel('Inicio do periodo de reproducao')
92 ylabel('Quantidade de adultos')
    hold on;
94
    x_highlight = M(rr,1);
96 y_highlight = M(rr,2);
    plot(x_highlight, y_highlight, 'ro', 'MarkerSize',5);
98
    toc
100 function v = f(t,y~,inicio1,delta1,inicio2,delta2)

102 A = 80.0;
    a1 = 0.03;      a2 = 0.1;
104 c1 = 0.006;     c2 = 1.95;
    m1 = 1.00;     m2 = 10.0;
106 nu1 = 0.04169; nu2 = 5.08;
    mu1 = 0.9;     mu2 = 0.0009;
108
    F1 = (A - a1*y(1));
110 if F1 < 0
        F1 = 0;
112 end

114 F2 = (A - a1*y(1) - a2*y(3));
    if F2 < 0
116     F2 = 0;
    end
118
    epoca = mod(t,365);
120 if (epoca > inicio1) && (epoca < inicio1 + delta1)
        m1 = 1.0;
122 else
        m1 = 0.0;
```

```
124 end

126 if (epoca > inicio2) && (epoca < inicio2 + delta2)
    m2 = 10;
128 else
    m2 = 0.0;
130 end

132 if epoca > 100 && epoca < 191

134     mu1 = (-log(1-99.0/100))/(90);
    mu2 = (-log(1-99.0/100))/(90);
136     nu1 = (-log(1-99.0/100))/(90);
    nu2 = (-log(1-99.0/100))/(90);
138 else
    mu1 = (-log(1-99.0/100))/(1*365);
140     mu2 = (-log(1-99.0/100))/(1*365);
    nu1 = (-log(1-99.0/100))/(1*365);
142     nu2 = (-log(1-99.0/100))/(1*365);
    end
144
    v(1) = c1*y(2)*F1 - mu1*y(1);
146 v(2) = m1*y(1) - c1*y(2)*F1 - nu1*y(2);
    v(3) = c2*y(4)*F2 -mu2*y(3) -a2*y(3)*c1*y(2);
148 v(4) = m2*y(3) - c2*y(4)*F2 -nu2*y(4);

150 end
```