

Módulo 3

Crescimento com regulação - contínuos

A matemática do crescimento descontrolado é assustadora. Uma única célula da bactéria E. coli pode, em circunstâncias ideais, dividir-se de 20 em 20 minutos. A coisa pode parecer inofensiva enquanto não se pensa nela a sério. O facto é que a bactéria multiplica-se geometricamente: uma transforma-se em duas, duas em quatro, quatro em oito e assim por diante. Desta forma, pode-se mostrar que num só dia uma célula de E. coli poderia originar uma super-colónia de massa e tamanho idêntico a todo o planeta.

M. Crichton. 1969. The Andromeda Strain. Dell, NY, NY, US.

Alguém viu o filme "A Ameaça de Andrómeda" ? Quantas células de *E. coli* haveria então ao fim do dia ?

O número de indivíduos da grande maioria das populações está sujeito a consideráveis flutuações. Existem populações que flutuam frequentemente, outras que permanecem estáveis por longos períodos de tempo entre duas flutuações, populações que flutuam com padrões regulares e outras que o fazem sem que se consiga detectar qualquer regularidade. As causas são muito variadas e na maior parte dos casos mal conhecidas. Por vezes é possível identificar um factor particular como sendo a principal causa das flutuações, seja este de natureza abiótica (e.g. acção da temperatura sobre a taxa de mortalidade), biótica e extrínseca à população (e.g. flutuações em outras populações que interactivam com a primeira) ou biótica e intrínseca à própria população, como se verá neste capítulo. A aparente irregularidade das flutuações de muitas populações pode sugerir a inexistência deste último factor. Com efeito, a subida ou descida do efectivo populacional aparenta por vezes ocorrer de forma aleatória ou, pelo menos, se existem mecanismos regulatórios, estes parecem estar totalmente fora do controle da própria população. Contudo, é pouco provável que assim seja. Se uma população fôr completamente destituída de mecanismos de regulação da sua própria densidade, nada impede que os seus "altos e baixos" se dirijam predominantemente numa única direcção, mais tarde ou mais cedo levando a população à extinção ou ao esgotamento dos recursos do habitat. A grande maioria das populações reais não faz isto, pelo menos se o seu habitat não fôr severamente perturbado. Pelo contrário, não obstante evidentes flutuações de geração para geração, as populações tendem a manter um nível de abundância característico, de tal forma que nos habituamos a dizer que a espécie A é "muito abundante" e que a espécie B "é rara". É mesmo frequente, que após perturbações relativamente rápidas que desloquem as populações do seu nível habitual de abundância, algum tempo depois estas tendam a retornar ao nível em que estavam antes da perturbação.

É provável portanto que todas as populações possuam mecanismos próprios de regulação da sua densidade populacional. É possível que estes mecanismos actuem apenas fora de uma certa gama de valores da densidade populacional. Dentro dessa gama as flutuações da população serão principalmente determinadas por factores extrínsecos, porém, logo que o efectivo da população diminui perigosamente ou aumenta para níveis incomportáveis, fazem-se sentir os efeitos correctores dos mecanismos de regulação. Nenhuma população pode portanto crescer ou decrescer indefinidamente com taxa constante, seguindo as leis do crescimento exponencial. Se a população cresce ($\lambda > 1$), mais tarde ou mais cedo limitações de espaço e/ou de alimento obrigam ao despoletar de processos de auto-regulação. A teoria clássica da Dinâmica Populacional ensina que a densidade das populações naturais tende, aumentando ou diminuindo, para uma densidade equilibrada máxima (K) (nos textos ingleses, K é em geral designada por "carrying capacity") em que os recursos espaciais e energéticos do meio equilibram exactamente a população nessa densidade. Se, num dado instante, a densidade fôr menor que K, a população cresce utilizando o excesso de recursos disponíveis; se fôr maior, a população diminui, porque os recursos do meio são insuficientes para a manter. Esta tendência, intrínseca à população, de regular a sua própria densidade em função dos recursos do meio, chama-se auto-regulação.

Os recursos do meio, em função dos quais se regula a densidade populacional, podem ser bióticos ou físicos. A variação de uns ou de outros podem fazer deslocar a densidade K. Assim, as populações de uma comunidade biótica tendem a ajustar ou regular as suas densidades em função umas das outras. Por exemplo, o aumento da densidade de uma dada população pode causar a diminuição da densidade de outra população de uma espécie diferente com a qual compete na utilização de recursos limitados do meio, e, indirectamente, o aumento da densidade de uma terceira de que a segunda é predador, e por aí adiante ao longo da teia trófica. Estas causas de variação da densidade são intrínsecas à comunidade biótica, já que dependem das densidades das populações que a constituem. As populações tendem também a regular as suas densidades em resposta a variações (aleatórias, sazonais, cíclicas ou seculares) do meio físico. Estas causas de variação, extrínsecas à comunidade, não dependem em geral das densidades populacionais.

Neste módulo estudam-se as possíveis consequências dos mecanismos de auto-regulação numa população de reprodutores sazonais com gerações separadas. A pergunta central que aqui se procura responder é uma das mais simples possíveis em Dinâmica Populacional: *que tipo de comportamento pode exibir uma população num ambiente com recursos limitados ?* A título ilustrativo, pense-se por exemplo num microorganismo limitado pelo espaço de uma caixa de Petri e pela taxa de renovação do seu meio de cultura. Esta limitação de recursos exclui desde logo a possibilidade de crescimento ilimitado e impõe a entrada em acção dos mecanismos de auto-regulação. Por muito simples que sejam estes mecanismos, a sua representação nos modelos matemáticos de crescimento da população transforma estes modelos em equações *não-lineares*. Como se mostrará, o comportamento dinâmico destes modelos é surpreendentemente complexo, mesmo quando as equações não-lineares às diferenças são de aparência muito simples.

4. Reprodutores Contínuos.

Em algumas espécies em que a reprodução é, em grande medida, independente da sucessão das estações do ano, como por exemplo a nossa própria espécie e, especialmente, a de espécies mantidas em condições ambientais constantes dos biotérios e culturas laboratoriais, não existem épocas de reprodução bem definidas, e os nascimentos e mortes ocorrem durante todo o ano. Consequentemente as gerações não se sucedem separadas umas das outras e não se formam classes de idade separadas naturalmente por descontinuidades no tempo. Enquanto as populações de reprodutores sazonais são adequadamente representadas por equações às diferenças, os modelos matemáticos apropriados para estudar a variação da grandeza das populações de reprodutores contínuos são *equações diferenciais*.

4.1 Introdução à representação do crescimento contínuo: O crescimento exponencial.

Os modelos clássicos do crescimento contínuo podem derivar-se da equação de recorrência das populações de reprodutores sazonais:

$$N_{t+1} = N_t + B_t - D_t \quad [4.1]$$

Nas populações de reprodutores contínuos os nascimentos e as mortes ocorrem todo o ano. Numa população suficientemente grande pode então admitir-se que ocorrem continuamente. Suponha-se que a densidade da população é avaliada entre dois instantes de tempo muito perto um do outro, t e $t + \Delta t$. Sendo Δt o intervalo entre estes dois instantes. A taxa de crescimento no intervalo Δt é então

$$N_{t+\Delta t} - N_t = (B_t - D_t) \Delta t \quad [4.2]$$

ou seja,

$$\frac{N_{t+\Delta t} - N_t}{\Delta t} = B_t - D_t \quad [4.3]$$

Ocorrendo os nascimentos e mortes continuamente, a medição do crescimento da população será tanto mais precisa quanto menor for o intervalo Δt . No limite, Δt tende para zero e a equação [4.3] pode ser aproximada pela seguinte equação diferencial ordinária:

$$\frac{d N_t}{d t} = B_t - D_t \quad [4.4]$$

que representa a taxa instantânea de crescimento da população quando a sua grandeza é N_t , i.e. no instante t . Substitua-se agora os números de nascimentos e de mortes por quantidades que sejam proporcionais à grandeza populacional N_t , usando para isso as taxas de nascimento (b_t) e de mortalidade (d_t) já encontradas na Secção 3.1. Note-se, contudo, que enquanto nos reprodutores sazonais com gerações separadas a taxa de

mortalidade era dada pelo número de mortes (D_t) a dividir pelo número de nascimentos (B_t) (uma vez que B_t era o número de indivíduos no início de cada intervalo de tempo discreto), nos reprodutores contínuos faz sentido obter a taxa de mortalidade dividindo D_t pelo número de indivíduos em cada instante t (N_t). Assim,

$$b_t = B_t / N_t \text{ é a taxa de natalidade por indivíduo e,}$$

$$d_t = D_t / N_t \text{ é a taxa de mortalidade por indivíduo}$$

A equação diferencial que representa o crescimento contínuo é então¹

$$\frac{d N_t}{d t} = (b_t - d_t) N_t \tag{4.5}$$

A equação [4.5] é por vezes conhecida por Lei de Malthus, e a diferença $(b_t - d_t)$ representa-se em geral por r (érre minúsculo, para se distinguir do R dos reprodutores sazonais - mas ver adiante, a propósito da equação [4.7], uma explicação mais completa do significado de r). A equação foi utilizada por Malthus, no seu tratado "*An essay on the Principle of Population*" (1798), para estudar o crescimento da população humana. Este trabalho de Malthus foi o primeiro tratamento teórico rigoroso de Dinâmica Populacional, tendo na época causado sensação na comunidade científica. Com base em [4.5], Malthus defendeu que, na ausência de grandes desastres naturais, a população humana cresceria exponencialmente, enquanto os seus recursos cresceriam apenas aritmeticamente. A população esgotaria os recursos do planeta, estando a nossa espécie condenada à morte pela fome.

EXERCÍCIO. Justificar o raciocínio de Malthus, usando [4.5]. (Sugestão: qual é a solução analítica da equação?). Apresentar argumentos pró e contra o raciocínio de Malthus.

Convém desde já fazer notar que r não pode permanecer constante por longos periodos de tempo. Para verificar esta afirmação, procure-se a solução analítica de [4.5] (o velho livro de cálculo continua-nos a perseguir). O primeiro passo para resolver [4.5] consiste em separar variáveis:

$$\frac{dN}{N} = r dt \tag{4.6}$$

e o segundo passo em integrar ambos os lados da equação

¹ Esta equação pode deduzir-se também da seguinte forma: No instante t , quando a população é N_t , a probabilidade de qualquer indivíduo dar origem a 1 nascimento no intervalo infinitesimal dt é $b_t dt$, e a probabilidade de que qualquer indivíduo morra no mesmo intervalo dt é $d_t dt$; o incremento infinitesimal dN_t por indivíduo da população N_t (no instante t), dN_t/N_t , é portanto igual à diferença dessas duas probabilidades:

$$dN_t / N_t = (b_t - d_t) dt$$

$$\int_0^t \frac{dN}{N} = r \int_0^t dt$$

donde,

$$\ln N_t - \ln N_0 = r t$$

isto é,

$$N_t = N_0 e^{r t}$$

sendo N_0 a grandeza da população na origem da contagem do tempo e N_t a sua grandeza decorrido o tempo t . Se $r > 0$ (i.e. $b_t > d_t$) a população cresce exponencialmente para grandezas incomportáveis com os recursos do meio; se $r < 0$ (i.e. $b_t < d_t$) a população diminui exponencialmente e extingue-se.

EXERCÍCIO. O que sucede no caso improvável em que $b_t = d_t$?

Traçar o gráfico de [4.6] num sistema de eixos coordenados em que as abcissas são o tempo (t) e as ordenadas o logaritmo da densidade populacional.

4.2 A equação logística de Verhulst-Pearl

Quarenta anos após o ensaio de Malthus, Verhulst (1838) apresentou pela primeira vez a equação logística no seu trabalho "*Notice sur la loi que la population suite dans son accroissement*", a segunda grande contribuição para o desenvolvimento da Dinâmica Populacional. Para que a população não cresça exageradamente nem se extinga, a taxa de natalidade e/ou a taxa de mortalidade devem poder variar em função da própria densidade populacional. Se a densidade subir acima de níveis sustentáveis pelo meio ambiente, deve ocorrer uma retroacção negativa que incida sobre a taxa de natalidade, diminuindo-a, e/ou sobre a taxa de mortalidade, aumentando-a. Em termos biológicos, isto resulta de que quanto maior fôr a densidade populacional, maior é a interferência dos indivíduos uns com os outros: por exemplo reduzindo o espaço disponível, cometendo actos de canibalismo, ou esgotando nutrientes limitados. Inversamente, quando a população está em níveis abaixo da capacidade de sustentação do meio, a taxa de natalidade deve aumentar e/ou a taxa de mortalidade deve diminuir.

A forma analítica mais simples de exprimir estas ideias é admitir que b_t e d_t são funções lineares, respectivamente decrescente e crescente de N_t :

$$b_t = b_0 - p N_t \tag{4.7}$$

$$d_t = d_0 + q N_t$$

em que b_0 e d_0 são as taxas de natalidade e de mortalidade que se observam quando a densidade populacional for tão baixa que os indivíduos não interfiram nocivamente uns com os outros (teóricamente quando $N_t \approx 0$). Os parâmetros b_0 e d_0 são portanto, respectivamente, a taxa de natalidade máxima e a taxa de mortalidade mínima, específicas da espécie para cada conjunto de circunstâncias ambientais. A sua diferença ($b_0 - d_0$) simboliza-se por r , a taxa intrínseca de crescimento populacional ou parâmetro malthusiano. É evidente que na natureza r deve ser sempre positivo, ou a população extingue-se.

Os símbolos p e q representam os declives das rectas [4.7] e medem a rapidez com que natalidade e mortalidade, respectivamente, diminuem e aumentam à medida que a densidade populacional cresce.

Substituindo [4.7] em [4.5], obtém-se a equação diferencial

$$\frac{d N_t}{d t} = (b_0 - d_0) N_t - (p + q) N_t^2 \quad [4.8]$$

EXERCÍCIO. Demonstrar [4.8].

A equação [4.8] é designada por equação logística de Verhulst-Pearl. No entanto, a sua forma clássica, aquela que mais frequentemente se vê nos livros de ecologia, não é aquela, mas sim uma outra em que a taxa instantânea de crescimento (dN_t / dt) é expressa em função da capacidade de sustentação do meio, K . Para tal, escreva-se [4.8] substituindo $(b_0 - d_0)$ por r e colocando N_t em evidência

$$\frac{d N_t}{d t} = [r - (p + q) N_t] N_t \quad [4.9]$$

o que mostra que a derivada de N_t em ordem ao tempo (i.e. a variação instantânea da densidade) se anula quando $N_t = 0$ e quando $N_t = r / (p + q)$. Este segundo ponto corresponde a uma situação em que a taxa instantânea de crescimento da população é nula e, portanto, a população permanece inalterada à medida que o tempo passa: é, por definição, um ponto de equilíbrio, neste caso um equilíbrio não-trivial.

Represente-se este ponto de equilíbrio por K , ($K = r / (p + q)$). Substituindo agora $(p + q)$ por r/K em [4.9], obtém-se

$$\frac{d N_t}{d t} = r N_t - \frac{r}{K} N_t^2 \quad [4.10]$$

ou

$$\frac{d N_t}{d t} = r N_t \frac{K - N_t}{K} \quad [4.11]$$

EXERCÍCIO. Demonstrar as duas formas da logística [4.10] e [4.11].

Escrita na forma [4.11], a equação logística tem os seus dois principais componentes em evidência: O componente $(r N_t)$ que representa o crescimento da população quando os recursos do meio são muito abundantes em relação à densidade populacional (ver eq. [4.5]), isto é, quando N_t é muito pequeno em relação a K , e o componente $(K - N_t) / K$ que representa o efeito regulador de retroacção negativa. À medida que N_t cresce para K , o componente regulador toma valores sucessivamente mais pequenos, até que se anula (quando $K = N_t$). Nessa altura a população pára de crescer ($dN_t/dt = 0$). Quando N_t é maior do que K , o termo regulador é negativo e portanto o crescimento é também negativo ($dN_t/dt < 0$), a população decresce até atingir K .

EXERCÍCIO. Geométricamente, a forma diferencial da equação logística (eq. [4.11]) é uma parábola (Fig. 4.1A). Demonstrar que, segundo o modelo logístico, o crescimento mais rápido ocorre quando $N_t = K/2$.

FALTA FIG

A. SLIDE 17; B. SLIDE 19

Figura 4.1. **A.** Relação entre a taxa de crescimento instantâneo dN_t/dt e a densidade populacional segundo o modelo logístico dos reprodutores contínuos (eq. [4.11]). **B.** Crescimento logístico para diferentes valores de r , usando a forma integral do modelo logístico (eq. [4.13]). O valor de K é 100. Note-se a forma do crescimento quando N_0 se encontra abaixo e acima de K .

Existem muitas outras formas de deduzir a equação logística dos reprodutores contínuos. A título exemplificativo, ver Roughgarden (1979) (Cap. 16).

As expressões [4.10] e [4.11] representam a equação logística na sua forma diferencial. Para calcular as dimensões da população, N_t , em qualquer instante t , é necessário encontrar a solução da forma diferencial. A solução de [4.11] encontra-se integrando a equação (ver ANEXO abaixo).

O resultado é:

$$N_t = \frac{K N_0}{N_0 + (K - N_0) e^{-rt}} \quad [4.13]$$

Atribuindo valores aos parâmetros K e r , podem-se determinar os sucessivos valores de N_t , à medida que t aumenta, por meio da equação [4.13]. A Figura 4.1B apresenta o resultado deste tipo de exercícios, quer quando a população se inicia com valores acima do equilíbrio ($N_0 > K$) quer quando se inicia abaixo do equilíbrio ($N_0 < K$). Neste último caso, a curva de crescimento tem forma sigmóide: de início exponencial, mas depois inflectindo para uma assíntota em K .

Note-se duas coisas importantes neste modelo de crescimento contínuo. Em primeiro lugar, K é um ponto de equilíbrio estável, mais, é um ponto *globalmente* estável. Em segundo lugar, a população tende a aproximar-se de K *monotonicamente*, sem oscilações, qualquer que seja a grandeza inicial da população e qualquer que seja r (note-se na Fig. 4.1 que r apenas influencia a rapidez com que a população tende para K). K é uma assíntota de N_t .

Cabe então perguntar porque é que o crescimento das populações de reprodutores contínuos é diferente do das populações que se reproduzem sazonalmente, em que a população pode descrever oscilações ao aproximar-se do seu ponto de equilíbrio estável, ter equilíbrios cíclicos, ou até comportamento caótico. É possível dar uma resposta intuitiva a esta pergunta. Nos reprodutores sazonais, a variação da grandeza populacional decorre entre o início e o fim de um intervalo de tempo finito, mais ou menos longo, definido pelas épocas de reprodução. Essa variação pode ser muito grande, podendo a população ultrapassar largamente o seu valor de equilíbrio estável antes que tenha oportunidade de se auto-regular. Nos reprodutores contínuos, o intervalo de variação da população é um intervalo infinitesimal, dada a natureza contínua da reprodução. A variação da grandeza populacional também é infinitesimal, a população auto-regula-se instantaneamente, e, por isso, K nunca é atingido no modelo contínuo, muito menos ultrapassado como no modelo discreto. Por outras palavras, podem-se formar oscilações no modelo discreto porque neste *a regulação se efectua com atraso*: a resposta a desvios do ponto de equilíbrio é feita após um intervalo de tempo finito. No modelo contínuo nunca se formam oscilações porque neste a resposta a desvios do equilíbrio é *instantânea*.

Evidentemente, em populações reais de reprodutores contínuos verificam-se oscilações da densidade populacional. Embora a razão para estas oscilações possa ser procurada em variações das condições ambientais (que determinam variações em K e/ou em r) é possível conceber modelos de reprodutores contínuos mais aperfeiçoados que a equação logística [4.11] e que permitem explicar esse comportamento. O número de críticas que se podem fazer à equação logística é grande. Aperfeiçoamentos da equação, por forma a torná-la biologicamente mais aceitável, têm sido sugeridos por vários autores, mas conduzem quase sempre a maior complicação matemática. Nas duas Secções abaixo revejo duas destas tentativas de correção de defeitos importantes da equação logística.

4.3 Um modelo contínuo que leva em conta a densidade crítica de rarefação (O efeito de Allee).

A equação logística, quer no caso dos reprodutores contínuos (eq. [4.11]), quer no caso dos reprodutores sazonais, pressupõe que a população cresce sempre, ainda que tenha densidade muito baixa. De facto, essas são as circunstâncias em que o modelo pressupõe mesmo um crescimento mais rápido, do tipo exponencial (ou do tipo geométrico, no caso dos reprodutores sazonais).

EXERCÍCIO. Cobrir os parágrafos que se seguem com um papel. Reflectir sobre este pressuposto e criticá-lo.

Se bem que *à priori* isto pareça aceitável, uma vez que abundam os recursos para os poucos indivíduos presentes, uma reflexão mais cuidadosa sobre o assunto leva-nos a questionar a legitimidade deste pressuposto.

Pelo menos para certas populações, é admissível que haja uma densidade mínima abaixo da qual a probabilidade de encontros efectivos entre indivíduos (ou células reprodutoras) dos dois sexos seja tão baixa que a população não consegue repôr a sua densidade no mesmo valor. Pense-se, por exemplo, em populações aquáticas, com reprodução externa, cuja densidade populacional seja muito baixa. Dispersos numa área demasiado grande, indivíduos (ou células) masculinos e femininos, encontram-se demasiado raramente para que sejam deixados para a geração seguinte um número médio mínimo de dois descendentes por casal. Acima dessa densidade, a probabilidade de encontros efectivos é suficiente para fazer a população crescer. A densidade mínima que corresponde a uma taxa de incremento (r) que permite a população manter-se exactamente com a mesma densidade (i.e. $r = 0$), designa-se por densidade mínima crítica (simboliza-se por E), ou densidade crítica de rarefação². É, evidentemente, muito inferior a K . Entre E e K , existe uma gama de densidades intermédias em que $r > 0$.

Na densidade mínima crítica, a população é incapaz de crescer ($r = 0$, ou $R = 1$ no caso dos sazonais), mas também não tem necessariamente que se extinguir: permanece em equilíbrio até que agentes perturbadores a desloquem de E . Se a população crescer ligeiramente acima de E , a probabilidade de encontros efectivos entre indivíduos dos dois sexos aumenta e, imediatamente, $r > 0$. A população começa então a crescer até K . Se a população descer a uma densidade ligeiramente inferior a E , a probabilidade de encontros diminui o suficiente para que $r < 0$, e a população tende irreversivelmente para a extinção. As consequências da existência de uma densidade mínima crítica para o crescimento da população designa-se por *efeito de Allee* (foi descrito pela primeira vez por Allee em 1931).

EXERCÍCIO Que tipo de equilíbrio é E ?

Wilson and Bossert (1971) notaram que a inexistência de uma densidade crítica de rarefação, E , no modelo logístico clássico, é um defeito que pode ser corrigido se, na equação [4.11], se introduzir um termo que faça com que a variação da densidade populacional seja negativa logo que seja inferior a E :

²No caso dos reprodutores sazonais, trata-se da densidade mínima correspondente a uma taxa de incremento (R) exactamente igual a 1, quando a população repõe exactamente a sua densidade na geração seguinte.

$$\frac{d N_t}{d t} = r N_t \frac{K - N_t}{K} \frac{N_t - E}{N_t} \quad [4.14]$$

isto é,

$$\frac{d N_t}{d t} = r \frac{K - N_t}{K} (N_t - E) \quad [4.15]$$

A forma integral de [4.15] (equivalente a [4.13]) é:

$$N_t = E + \frac{(N_0 - E)(K - E)}{(N_0 - E) + (K - N_0) e^{-rt}} \quad [4.16]$$

e permite calcular a densidade populacional no instante t.

EXERCÍCIO. Que formas geométricas, correspondentes às da Fig. 4.1, terão as equações [4.15] e [4.16]?

ANEXO AO MÓDULO 4 – DEDUÇÃO DA SOLUÇÃO DA EQ. LOGÍSTICA

Para encontrar a solução integral da equação [4.11] começa-se por separar variáveis, integrando-se em seguida ambos os lados da equação:

$$\frac{d N_t}{N_t dt} = r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$$

$$\int \frac{d N_t}{N_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)} = \int r dt$$

$$\int \left(\frac{1}{N_t} + \frac{1}{K} \frac{1}{1 - \frac{N_t}{K}} \right) dN_t = \int r dt$$

Primitivando,

$$\ln N_t - \ln \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) = rt + C$$

Quando $t = 0$, $N_t = N_0$ e portanto a constante de integração C toma os valores presentes no lado esquerdo da equação, substituindo N_t por N_0 :

$$C = \ln N_0 - \ln \left(I - \frac{N_0}{K} \right)$$

donde,

$$\ln N_t - \ln \left(I - \frac{N_t}{K} \right) = r t + \ln N_0 - \ln \left(I - \frac{N_0}{K} \right)$$

multiplicando tudo por -1 e usando a regra da diferença entre logaritmos,

$$\ln \frac{I - \frac{N_t}{K}}{N_t} = -r t + \ln \frac{I - \frac{N_0}{K}}{N_0}$$

tirando logaritmos (levantando ambos os lados da equação à base dos logaritmos neperianos) é possível chegar à expressão

$$N_0 \left(I - \frac{N_t}{K} \right) = \left(I - \frac{N_0}{K} \right) e^{-r t} N_t$$

multiplicando ambos os lados por K :

$$N_0 (K - N_t) = (K - N_0) e^{-r t} N_t$$

A partir desta expressão pode-se explicitar N_t em função de t e pode-se explicitar t em função de N_t :

$$N_t = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0) e^{-r t}} \quad [4.27]$$

$$t = \frac{1}{r} \ln \frac{N_t (K - N_0)}{N_0 (K - N_t)} \quad [4.28]$$

Literatura Citada

Roughgarden J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. MacMillan Pub., NY.

Wilson EO, and WH Bossert. 1971. *A Primer of Population Biology*. Sinauer