

**Universidade Federal de Santa Catarina
Curso de Especialização em Formação de
Professores de Matemática**

**Modelos Populacionais
Unidimensionais e Bidimensionais
aplicados à Aqüicultura**

Mariana Uzeda Cildo

**Foz do Iguaçu
Fevereiro de 2011**

**Universidade Federal de Santa Catarina
Curso de Especialização em Formação de
Professores de Matemática**

**Modelos Populacionais Unidimensionais e
Bidimensionais aplicados à Aqüicultura**

**Monografia de especialização em Ma-
temática apresentada à Pro-Reitoria
de Pós Graduação sob a orientação
da Profa. Sonia Palomino Bean.**

**Mariana Uzeda Cildo
Foz do Iguaçu
Fevereiro de 2011**



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS FÍSICAS E MATEMÁTICAS**

Departamento de Matemática

Curso de Especialização em Matemática-Formação de Professor na modalidade a distância

"Modelos de População Unidimensionais e Bidimensionais Aplicados na Aquicultura"

Monografia submetida à Comissão de avaliação do Curso de Especialização em Matemática-Formação do professor em cumprimento parcial para a obtenção do título de Especialista em Matemática.

APROVADA PELA COMISSÃO EXAMINADORA em 18/03/2011

Dr^a. Sonia Palomino Bean (CFM/UFSC - Orientadora)

Dr. Celso Melchiades Doria (CFM/UFSC - Examinador)

Dr. Licio Hernanes Bezerra (CFM/UFSC - Examinador)

Blawalho
Dra. Neri Terezinha Both Carvalho

Coordenadora do Curso de Especialização em Matemática-Formação de Professor

Foz do Iguaçu, Paraná, março de 2011.

“As idéias só podem ser comunicadas através de uma linguagem, um conjunto de regras de descrição associados a significados. Para descrever fenômenos mecânicos usam-se equações matemáticas.”

Junior Barrera.

Agradecimentos

A Deus e à minha família por terem me apoiado, à minha orientadora Professora Sonia Palomino Bean, por ter acreditado em minha capacidade e pelo excelente trabalho de orientação, paciência e confiança que me passou durante o desenvolvimento deste trabalho.

Resumo

Neste trabalho serão apresentados dois modelos matemáticos aplicados à aqüicultura. O primeiro de tipo unidimensional descreverá a relação do peso e o comprimento de uma dada espécie de peixe, fazendo uso do modelo de Von Bertalanffy. O segundo, de tipo bidimensional, descreverá a interação mutualística entre espécies na aqüicultura. Ambos serão acompanhados de simulações para a descrição dos modelos no tempo.

Palavras-chave: Modelagem matemática, equações diferenciais ordinárias, dinâmica populacional, mutualismo.

Conteúdo

Resumo	i
Introdução	1
1 Preliminares	4
1.1 Modelagem Matemática	4
1.2 Equações Diferenciais Ordinárias	6
1.3 Modelos Matemáticos na Aqüicultura	7
1.4 Motivação do trabalho	8
1.4.1 A Tilápia do Nilo	9
1.4.2 Modelos de dinâmica mutualística	9
2 Modelos Unidimensionais na Aqüicultura	13
2.1 Princípio da Alometria	13
2.2 Modelo Matemático de von Bertalanffy	15
2.2.1 Método Matemático	15
2.2.2 Equação de Bertalanffy para o peso do peixe	17
2.2.3 Equação de Bertalanffy para o comprimento do peixe	21
2.2.4 Estimação dos parâmetros	22
2.2.5 Crescimento do peso em função do comprimento	24
2.2.6 Simulações	25

3 Modelos Bidimensionais na Aqüicultura	30
3.1 Modelos Matemáticos para Mutualismo	35
3.1.1 Modelo matemático de Roughgardem para Mutualismo não-simbiótico	37
3.1.2 Modelo matemático de Roughgardem para Mutualismo simbiótico	40
3.1.3 Modelo matemático de Roughgardem para Mutualismo endossimbiótico	43
4 Conclusões	47
A Códigos Matlab para Mutualismo	49
A.1 Códigos para Matlab	49
A.1.1 Mutualismo não-simbiótico	49
A.1.2 Mutualismo simbiótico	53
A.1.3 Mutualismo endossimbiótico	55
B Equações diferenciais	58
B.1 Definições	58
B.1.1 Equações diferenciais ordinárias (EDO)	58
B.1.2 Equações diferenciais parciais	58
B.1.3 Soluções de uma Equação Diferencial Ordinária	59
B.2 Equações diferenciais de primeira ordem	60
B.3 Existência da solução única	61
C Análise de Estabilidade	63
C.1 Critério de estabilidade para sistemas lineares	64
C.2 Critério de estabilidade para sistemas não-lineares	66
Bibliografia	68

Lista de Figuras

2.1	Ajuste Linear dos dados de comprimento do peixe	26
2.2	Crescimento em comprimento do peixe	27
2.3	Crescimento em peso do peixe	29
2.4	Ajuste de curva do peso em função ao comprimento	29
3.1	Mutualismo não-simbiótico: Um nó estável é marcado com asterisco.	39
3.2	Formação da endossimbiose: Dois equilíbrios estáveis são marcados com asteriscos.	45

Lista de Tabelas

2.1 Tabela de valores experimentais	25
---	----

Introdução

A Biomatemática é uma área da Matemática Aplicada que usando a Modelagem Matemática e teoria das Equações Diferenciais (ordinárias e parciais) dão uma boa descrição quantitativa e qualitativa de problemas vindos da aqüicultura, biologia, ecologia, agricultura, medicina, etc. Neste trabalho não pretendemos aprofundar os conceitos da Modelagem Matemática nem os da teoria das Equações Diferenciais Ordinárias que por si sós já possuem vários tratados encontrados na literatura especializada. O nosso intuito será colocar como essas ferramentas podem ser úteis para descrever quantitativamente alguns problemas da aqüicultura que serão aqui tratados.

A demanda pelo consumo de peixes e outras espécies aquáticas é cada vez maior, e a pesca extrativa não consegue cobrir esta demanda, é assim que a aqüicultura começa a ser uma importante forma de produção de espécies aquáticas. E, na medida em que os anos passam, a modelagem matemática tem cada vez papéis mais importantes nos diferentes processos envolvidos no cultivo de espécies aqüíferas. A Tilápia é a espécie mais cultivada no Brasil, e a sua subespécie Tilápia do Nilo* é a mais utilizada para o cultivo por apresentar o melhor desempenho, mais especificamente a linhagem Chitralada.

Os modelos matemáticos desenvolvidos na aqüicultura são de vários tipos, desde modelos simples com formulações que podem ser resolvidas analiticamente, até os mais complexos cujas formulações só conseguem ser resolvidas através de cálculos

**Oreochromis niloticus*

numéricos e iterações computacionais.

Neste trabalho serão apresentados dois modelos voltados à aqüicultura. O primeiro, de tipo unidimensional, descreverá o crescimento em peso e comprimento de uma dada espécie de peixe. E, o segundo, de tipo bidimensional, descreverá a interação mutualística entre duas espécies. Ambos serão acompanhados de simulações para uma melhor visualização dos fenômenos estudados.

No Capítulo 1, as preliminares do trabalho apresentam as justificativas teóricas para a utilização dos modelos de Bertalanffy e de Roughgarden. Também veremos algumas características importantes dos modelos matemáticos em geral, e explicaremos o porquê da importância da Modelagem Matemática na aqüicultura. Logo, a motivação para a elaboração do trabalho será exposta, assim como uma descrição da modelagem de dinâmicas mutualísticas.

O Capítulo 2, introduz o modelo unidimensional de Bertalanffy, que se argumenta em parte no Princípio da Alometria. A solução deste modelo proporciona as equações que descrevem os crescimentos em peso e comprimento do peixe. Os métodos de Ford-Walford e dos Mínimos Quadrados foram empregados para achar os parâmetros das equações de Bertalanffy, assim como para obter uma expressão que descreva o peso em função do crescimento do peixe. Posteriormente, apresentaremos as simulações destas equações de crescimento utilizando valores experimentais da Tilápia do Nilo com ajuda software matemático Matlab ©.

O Capítulo 3, apresenta os modelos bidimensionais de Joan Roughgarden para interações mutualísticas. Para uma melhor compreensão dos modelos apresentados por Roughgarden é abordado introdutoriamente o modelo de Lotka-Volterra para Competição. Posteriormente são introduzidas as formulações matemáticas respectivas, argumentando-se em características inerentes a cada caso de mutualismo, logo isto, análises dos equilíbrios de coexistência são realizados com ajuda do Matlab ©, assim como simulações de exemplos numéricos para cada caso de mutualismo.

No Capítulo 4 as conclusões do trabalho são emitidas, nelas se pondera a importância das análises de equilíbrio dos sistemas de equações apresentados, assim como dos valores experimentais e das simulações, isto para uma descrição correta dos fenômenos biológicos. A proposta de continuidade do trabalho é baseada nas conclusões.

Para finalizar, três apêndices são apresentados: O Apêndice A contém os códigos computacionais utilizados tanto na análise dos equilíbrios de coexistência dos modelos de Roughgarden como nas simulações dos mesmos. O Apêndice B aborda brevemente algumas definições de Equações Diferenciais, e o Apêndice C apresenta os critérios matemáticos usados nas análises de estabilidade dos modelos de Roughgarden.

Capítulo 1

Preliminares

1.1 Modelagem Matemática

A Modelagem Matemática consiste na arte de transformar problemas da realidade em problemas matemáticos e resolvê-los interpretando suas soluções na linguagem do mundo real. O tratamento destes problemas pressupõe multidisciplinaridade, e é por isso que a modelagem vai ao encontro de diversas áreas de pesquisa.[1]

Os modelos matemáticos podem ser:

Determinísticos, se caracteriza pelo uso de informações precisas na construção do modelo, o que proporcionará resultados precisos; ou *Probabilísticos*, possuem esta denominação por trabalhar com conceitos provenientes da área de probabilidade e estatística.

Estáticos, há uma correspondência biunívoca entre as variáveis da formulação e as variáveis físicas do sistema caracterizado, estas utilizam

geralmente conceitos ligados à área de geometria onde a variável tempo não tem interesse (são atemporais) e neste tipo de formulação a previsão do fenômeno fora do intervalo estudado é garantida; ou *Dinâmicos*, o tempo é geralmente a sua variável independente, são expressos por equações diferenciais e pretendem que a sua relação funcional possa fazer boas previsões do comportamento do fenômeno fora do intervalo pesquisado.

Mesoscópicos, há uma preocupação explícita de relacionar as tendências gerais seguidas pelo modelo com fatores localizados; ou *Macroscópicos*, em que o objetivo é descrever de forma geral a tendência do fenômeno, e muitas vezes funcionam como uma suavização de modelos mesoscópicos.[1]

Um dos métodos mais utilizados para a estimação de parâmetros ou ajuste de curvas é o método dos *Quadrados Mínimos* ou Mínimos Quadrados, e através deste método é possível fazer ajustes lineares e não-lineares.

Na Modelagem Matemática, quantidades que influenciam num processo dinâmico são denominadas Variáveis, ou Parâmetros e algumas vezes Constantes - não existe diferença precisa entre estes termos - a distinção é apenas convencional:

Variáveis, são grandezas que se modificam durante o processo;

Parâmetros, são medidas auxiliares e podem ou não mudar durante o processo;

Constantes, são quantidades que não variam e têm seus valores fixados a priori.

Dependendo do fenômeno estudado as variáveis podem ser contínuas ou discretas.

A modelagem matemática de fenômenos não matemáticos tem como característica essencial a evolução do sistema, e é ali que entra o conceito de *taxa de variação*. Este conceito se aplica a variações de crescimentos, mortalidades, densidades, etc.[1]

1.2 Equações Diferenciais Ordinárias

As equações diferenciais são adequadas quando as situações modeladas envolvem *variáveis contínuas evoluindo em relação a outras variáveis contínuas*. As relações existentes entre estas variáveis são definidas através de hipóteses formuladas referentes às taxas de variação instantânea.[1]

Se o modelo matemático é uma equação diferencial, nem sempre podemos obter informações ou projeções da realidade modelada através da solução explícita desta equação, isto acontece porque só algumas equações diferenciais têm solução na forma de uma função analiticamente explícita. Modelos simples, formulados através de equações diferenciais lineares autônomas, conseguem obter soluções explícitas, porém estes só descrevem um esboço da situação estudada. Sendo assim, quanto melhor um modelo matemático conseguir descrever uma situação, mais complexo este será.

A principal estratégia de resolução analítica de uma equação diferencial não-linear é a mudança de variáveis, o objetivo desta mudança é transformar a equação diferencial não-linear numa equação diferencial linear para assim resolvê-la como tal. Sem o uso desta estratégia a resolução de equações diferenciais não-lineares (com exceção de alguns casos) só poderia ser obtida através de métodos numéricos computacionais. Por esse motivo o estudo dos métodos de resolução de equações diferenciais lineares são importantes.

Uma questão fundamental na modelagem matemática de processos evolutivos é a *analogia* na utilização dos modelos, a sua importância como instrumento de transferência de conhecimentos é marcante em qualquer situação.

Isto implica que uma mesma equação diferencial pode servir para modelar situações distintas, mas que são fenotípicas em relação à suas manifestações variacionais. Assim, o fato de um modelo matemático ser aplicável a diferentes situações ocasiona

constantes variações evolutivas do modelo em termos matemáticos.[1]

A ordem de uma equação diferencial é estabelecida pela maior ordem das derivadas que aparecem em sua formulação.[1]

1.3 Modelos Matemáticos na Aqüicultura

A aplicação de modelos matemáticos na Biologia vem sendo cada vez mais útil no estudo de fenômenos biológicos diversos. No entanto, uma formulação matemática somente se torna um *modelo* quando as variáveis inter-relacionadas têm significados próprios provenientes da situação modelada.[1]

Devido à demanda no consumo de peixes, que vai se incrementando a cada ano, o planejamento da atividade pesqueira torna-se uma eficiente alternativa para uma boa produção pesqueira. E é no planejamento que os modelos matemáticos contribuem, já seja no manejo de estoques pesqueiros, na redução de descarte, no consumo de espécies não consumidas usualmente, na intensificação da aqüicultura, no estudo de interações biológicas no ecossistema, etc. Com modelos de crescimento alométrico, por exemplo, podem se obter taxas de crescimento, taxas de ganho e graus de maturidade em qualquer estágio de desenvolvimento do animal, que são fatores importantes na avaliação de desempenho produtivo e econômico da criação (ALVES, 1986).

A complexidade dos problemas apresentados demanda estudos com modelos que integrem os componentes biológicos, físicos, ambientais e até sócio-econômicos. Além disso, as simulações dos modelos são um excelente método para avaliar e refinar técnicas de manejo em muitos sistemas de produção, assim como os impactos econômicos e ecológicos deste tipo de produção.

A modelagem matemática é uma ferramenta importante para aumentar racionalmente a produção de pescados, no entanto, encontram-se obstáculos na previsão de

respostas biológicas às variações físicas do meio ambiente.

Diferentemente da pesca extrativa, na Aqüicultura há maior controle dos fatores que intervêm na produção pesqueira, assim as variáveis que traduzem estes fatores conseguem ser mais precisas, o que implica no desenvolvimento de modelos matemáticos também mais precisos. Atualmente, existe o desafio de introduzir variáveis sócio-econômicas, as quais são aparentemente subjetivas, mas que após uma coleta de dados viram números a serem utilizados nos modelos, isto porque os viveiros onde os peixes são cultivados são sistemas complexos, onde fatores bióticos (algas, etc.) e abióticos (vento, etc.) estão em constante interação.[8]

1.4 Motivação do trabalho

Uma variedade de curvas de crescimento tem sido desenvolvida a fim de modelar a dinâmica populacional de espécies, tanto isoladas quanto em interação. A maioria destes modelos preditivos são variações da equação clássica de crescimento logístico de Verhulst.

A Modelagem Matemática da dinâmica populacional de uma determinada espécie descreve as diferentes variações no tamanho populacional dessa espécie. Nessa descrição, as variáveis, parâmetros e constantes caracterizam os fenômenos bióticos e abióticos que afetam o tamanho populacional dessa espécie.

A Engenharia da Aqüicultura atua no meio ambiente e fornece projetos e novas técnicas de produção que explorem de forma sustentável os produtos aquáticos, nesta área modelos de dinâmicas populacionais são importantes para compreender o que ocorre nos ecossistemas em equilíbrio, além de se constituir numa ferramenta importante para o aprimoramento das formas de cultivo, principalmente nos modelos de avaliação de estoques pesqueiros, cujo objetivo principal é o de fornecer recomendações para a exploração ótima dos recursos aquáticos vivos, que

são renováveis, mas limitados [16].

Este trabalho foi elaborado com o objetivo de ser uma introdução ao estudo de modelos matemáticos n-dimensionais de dinâmicas populacionais na aqüicultura, e visa contribuir com o aprimoramento e planejamento desta atividade.

1.4.1 A Tilápia do Nilo

O modelo de Bertalanffy foi utilizado porque além de ser um modelo simples, tem uma qualidade elevada de ajuste, além de estimativas condizentes com a realidade quando comparado a outros modelos. A sua formulação básica “O crescimento do peso do peixe é proporcional à área da sua superfície externa (anabolismo) e o decaimento é proporcional à energia consumida (catabolismo)” pode ser aplicada ao crescimento de outras espécies.

O modelo de Bertalanffy é importante no estudo do crescimento alométrico de seres vivos, e talvez um dos mais utilizados. [3]

1.4.2 Modelos de dinâmica mutualística

Nas últimas décadas, os modelos matemáticos para interações entre espécies se centraram bastante nas interações de predação, competição e parasitismo, deixando de lado outros tipos de interações como o mutualismo.

Recentemente, os pesquisadores começaram a aprofundar estudos na dinâmica mutualística, na qual existe um benefício mútuo entre as espécies que interagem o mesmo que provoca um ganho na melhoria da sua aptidão biológica. Talvez o mais notável exemplo deste tipo de interação seja o da entomofilia ou polinização inseto-planta.

As relações mutualísticas jogam um papel fundamental na ecologia e biologia

evolutiva. Um exemplo disto é a relação micorriza* que é essencial para o 70% das plantas terrestres. Outro papel importante do mutualismo está no incremento da biodiversidade. Isto pode ser visualizado na polinização entre insetos e angiospermas†. Devido a que estas últimas possuem elasticidade morfológica e capacidade de adaptação a diferentes agentes polinizadores, existe uma co-evolução e com isto uma grande proliferação de ambos os tipos de organismos. [7]

Alguns exemplos empíricos de interações mutualísticas em espécies aquáticas foram extraídos de [17] e seguem a continuação.

Em muitos dos recifes de coral no mar Indo-Pacífico, gobies e camarões vivem juntos em tocas construídas pelos camarões. E, à medida que o camarão constrói a toca escavando, vai desenterrando microcrustáceos que irão servir de alimento para os gobies. Assim, os camarões dessa região proporcionam habitat e alimento aos gobies. Em troca desses benefícios, os gobies advertem ao camarão da presença de predadores através de movimentos de cauda rápida. Se os gobies não fizerem isto, os camarões não continuariam escavando, assim como não teriam possibilidade de sair da toca. Por conseguinte, o crescimento dos camarões e presumivelmente a sua reprodução, dependem da presença de gobies. E ao mesmo tempo, a quantidade de habitat disponível para os gobies assim como a sua taxa de mortalidade são favorecidas pela presença dos camarões.

Muitas anêmonas, hidróides, e esponjas que se estabelecem em caranguejos ermitãos, e vieiras, respectivamente, se beneficiam dessa associação com a aquisição de mobilidade para fugir de predadores ou condições ambientais adversas. Já os hospedeiros invertebrados móveis se beneficiam pelas picadas que os epibiontes dão

*A micorriza é uma associação mutualística das raízes vegetais superiores com fungos. A planta auxilia na transferência dos nutrientes do solo à planta e o fungo é abastecido por esta com carbono orgânico.

†As angiospermas representam o grupo de maior diversidade entre as plantas terrestres. Nelas, o surgimento de flores coincidiu com o surgimento de animais polinizadores, e a estrutura reprodutiva destas plantas foi selecionada de forma a atrair estes animais, surgindo então uma miríade de formas, tamanhos, cores, aromas e texturas, cada uma de acordo com uma estratégia mais ou menos específica de atração de polinizadores.

em seus predadores, permitindo assim que os hospedeiros escapem.

Em muitos corais, caranguejos e camarões alfeídos protegem as ramificações dos corais beliscando e mordendo em animais que comem os pólipos do coral. Em contraparte, além de proporcionar segurança aos crustáceos, corais que abrigam caranguejos e camarões produzem freqüentemente uma mucosa que é consumida pelos mesmos.

As interações mutualísticas podem ser de três tipos: simbióticas, não-simbióticas e endossimbióticas. A associação bacteriorriza é um exemplo de mutualismo simbiótico. Nela as bactérias do gênero *rhizobium* cedem para as plantas leguminosas compostos nitrogenados, e as leguminosas por sua vez cedem às bactérias algumas substâncias orgânicas. [2]

A polinização inseto-planta é um exemplo de mutualismo não-simbiótico. E, através da sua Teoria da Endossimbiose[†], Lynn Margulis nos apresenta um exemplo do que seria um mutualismo endossimbiótico.

A modelagem matemática para Mutualismo apresentada neste trabalho foi proposta pela bióloga americana Joan Roughgarden [2], e introduz três modelos diferentes, um para cada caso de mutualismo. Estes modelos foram formulados em base ao modelo de Lotka-Volterra para competição, e levam em conta as características de cada uma das interações mutualísticas.

No caso dos modelos de Roughgarden, os valores experimentais necessários para uma simulação envolvendo interações mutualísticas com a espécie Tilápia do Nilo não puderam ser coletados devido à dificuldade de coleta deste tipo de informação, o que acaba também ocasionando pouca disponibilidade de publicações que contenham os mesmos[§]. Porém, tanto a simulação como a análise de estabilidade dos equilíbrios de coexistência serão realizadas com valores fictícios e com a utilização do software matemático Matlab ©, além disso, no Apêndice A serão colocados os

[†]que será abordada na seção 3.1.3

[§]A validade com dados experimentais será uma questão futura a ser colocada em prática como continuidade deste trabalho.

códigos computacionais empregados assim como uma esquematização [2] da forma de como foram construídas tanto a simulação quanto a análise. Depois de abordado o procedimento, posteriormente, com dados experimentais reais a simulação poderá ser realizada sem complicações.

Capítulo 2

Modelos Unidimensionais na Aqüicultura

2.1 Princípio da Alometria

O Princípio da Alometria é muito utilizado em biomatemática e estabelece que, num indivíduo *a razão entre os crescimentos específicos (relativos) de seus órgãos é constante.*

Sejam $y(t)$ e $x(t)$ os “tamanhos” dos órgãos ou partes distintas do corpo de um indivíduo, num instante t . Então o modelo matemático que traduz o Princípio da Alometria é dado por:

$$\frac{\frac{dy}{dt}}{y} = \alpha \frac{\frac{dx}{dt}}{x}$$

ou,

$$(2.1) \quad \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = \alpha \frac{1}{x} \frac{dx}{dt},$$

com $x(t), y(t) \geq 0$ e $t \geq 0$. Em que α é a taxa de proporcionalidade do crescimento relativo, ou coeficiente de alometria.

Como as variáveis x e y são dependentes de t . Logo, usando a regra da cadeia (ou dividindo) podemos reescrever a equação (2.1) na forma de uma equação autônoma, isto é

$$\frac{dy}{dx} = \alpha \frac{y}{x}.$$

Integrando temos,

$$\int \frac{dy}{y} = \int \frac{dx}{x},$$

$$(2.2) \quad \ln y = \alpha \ln x + k.$$

Sendo k a constante de integração. Logo, escrevendo k como $k = \ln a$, com $a \geq 0$. E, aplicando propriedades de logaritmos temos,

$$\ln y = \ln(ax^\alpha)$$

que após aplicar a função exponencial em ambos os lados fica como

$$(2.3) \quad y = ax^\alpha,$$

com $a > 0$. Assim, a equação (2.3) fornece a relação alométrica entre as variáveis x e y .

A continuação, o Princípio da Alometria será utilizado no desenvolvimento do modelo de Bertalanffy para estabelecer uma relação entre o peso e a área do peixe.

2.2 Modelo Matemático de von Bertalanffy

2.2.1 Método Matemático

O biólogo australiano von Bertalanffy, no ano de 1938, formulou um modelo matemático para analisar o crescimento em peso de peixes. Seu modelo pode ser considerado uma variação da curva de crescimento logístico de Verhulst com a finalidade de acomodar características metabólicas baseadas em argumentações fisiológicas. [3]

O modelo de Bertalanffy é um dos modelos mais usados para o estudo do crescimento alométrico de organismos aquáticos, e inclusive serve de base para formulação ou melhoramento de outros modelos matemáticos na mesma área de estudo. É um modelo determinístico, formado por uma equação diferencial ordinária não-linear do tipo Bernoulli. [3]

Este modelo afirma que: *O crescimento do peso do peixe é proporcional à área da sua superfície externa (anabolismo) e o decaimento é proporcional à energia consumida (catabolismo).* [1]

Assim, é expresso por

$$(2.4) \quad \frac{dp}{dt} = \alpha A - \beta p,$$

em que:

α é a taxa de anabolismo* ou taxa de síntese de massa por unidade de área do peixe;

p é o peso do peixe em relação ao tempo (unidade de tempo);

β é a taxa de catabolismo ou taxa de diminuição de massa por unidade de massa;

A representa a superfície externa do peixe.

Como o peso dos peixes é proporcional ao volume do seu corpo, e o volume é proporcional ao cubo do seu comprimento, então

$$p = k_1 l^3.$$

Além disso, como a superfície é proporcional ao quadrado do comprimento

$$A = k_2 l^2,$$

então pelo Princípio da Alometria,

$$(2.5) \quad A = kp^{\frac{2}{3}}.$$

Logo, substituindo (2.5) em (2.4) obtemos,

*Se considerarmos as taxas de anabolismo e catabolismo como sendo constantes, então o nosso modelo será do tipo macroscópico, e terá como objetivo principal determinar tendências gerais seguidas pelo fenômeno, sem relacioná-las com fatores localizados. Por outra parte, se considerarmos que há períodos em que nos seres vivos as taxas de anabolismo e catabolismo são maiores ou menores, consideraremos estas como variando em relação ao tempo, teremos então um modelo mais próximo da realidade e com mais variabilidade, logo obteremos um modelo mesoscópico. Os modelos macroscópicos funcionam como uma suavização dos modelos mesoscópicos. [1]

$$(2.6) \quad \frac{dp}{dt} = \alpha p^{\frac{2}{3}} - \beta p$$

a equação diferencial de Bertalanffy.

2.2.2 Equação de Bertalanffy para o peso do peixe

A equação diferencial de Bertalanffy (2.6) é uma equação de Bernoulli com $n = \frac{2}{3}$, então será resolvida como tal. [4]

Para isto, inicialmente realizaremos uma mudança de variável. Fazendo $z = p^{n-1}$, ou seja $z = p^{\frac{1}{3}}$ em (2.6) e logo derivando $z = p^{\frac{1}{3}}$ temos,

$$(2.7) \quad \frac{dz}{dt} = \frac{1}{3} p^{-\frac{2}{3}} \frac{dp}{dt}$$

logo, substituindo (2.6) em (2.7) temos

$$\begin{aligned} \frac{dz}{dt} &= \frac{1}{3} p^{-\frac{2}{3}} (\alpha p^{\frac{2}{3}} - \beta p) \\ &= \frac{\alpha}{3} - \frac{\beta}{3} p^{\frac{1}{3}} \end{aligned}$$

como $z = p^{\frac{1}{3}}$,

$$(2.8) \quad \frac{dz}{dt} = \frac{\alpha}{3} - \frac{\beta}{3} z$$

é uma equação diferencial linear de primeira ordem cuja solução é,

$$\begin{aligned} z(t) &= \frac{\alpha}{\beta} + ce^{-\frac{\beta t}{3}} \\ &= \left(\frac{\alpha}{\beta}\right) \left(1 + \frac{\beta}{\alpha} ce^{-\frac{\beta t}{3}}\right) \end{aligned}$$

com c é constante de integração. Assim,

$$(2.9) \quad z(t) = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right) \left(1 + \frac{\beta}{\alpha} ce^{-\frac{\beta t}{3}}\right)$$

é a solução *geral* da equação diferencial (2.6).

Para achar a solução *particular* de (2.6), devemos caracterizar alguns parâmetros de forma a descrever o fenômeno estudado através da solução encontrada. Assumindo que no tempo $t = 0$ o peso é insignificante, ou seja, $p(0) \simeq 0$. Logo,

$$p(0) = 0 = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right) \left(1 + \frac{\beta}{\alpha} c\right)$$

assim, a constante de integração c deverá ser da forma,

$$(2.10) \quad c = -\frac{\alpha}{\beta}.$$

Substituindo (2.10) em (2.9), temos que

$$p(t) = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^3 \left(1 - e^{-\frac{\beta t}{3}}\right)^3$$

e quando $t \rightarrow \infty$,

$$(2.11) \quad p_{\infty} = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^3 = \lim_{t \rightarrow \infty} p(t).$$

o peso limite ou peso máximo é dado por (2.11). Assim, fazendo $k = \frac{\beta}{3}$ e substituindo (2.11) em (2.9) obtemos,

$$(2.12) \quad p(t) = p_{\infty}(1 - e^{-kt})^3$$

a solução particular de (2.9) ou *equação de Bertalanffy para o peso do peixe*.

Análise da Estabilidade

Para algumas espécies o amadurecimento das gônadas (que é uma condição necessária para o acasalamento) acontece quando a variação do crescimento em peso é máxima, ou seja, quando a função peso $p(t)$ tem a sua máxima variação. Em termos matemáticos, o valor de $p(t)$ que maximiza $\frac{dp}{dt}$ é obtido considerando $\frac{d^2p}{dt^2} = 0$.

[1]

A primeira derivada da equação de Bertalanffy (2.12) é dada por,

$$(2.13) \quad \frac{dp}{dt} = 3kp_{\infty}(1 - e^{-kt})^2 e^{-kt}$$

e a segunda derivada por,

$$(2.14) \quad \frac{d^2p}{dt^2} = 3k^2 p_{\infty} e^{-kt} (1 - e^{-kt}) (3e^{-kt} - 1)$$

Logo, os pontos críticos de (2.13) são,

$$\frac{d^2p}{dt^2} = 0 \Leftrightarrow t = 0 \wedge t = \frac{3 \ln 3}{\beta}.$$

Assim, como os pontos críticos de (2.12) são,

$$\frac{dp}{dt} = 0 \Leftrightarrow t = 0.$$

Analisando os pontos críticos acima e como $t \in R_+$, concluímos que

$$\frac{dp}{dt} > 0 \quad \text{se} \quad t > 0$$

Então,

$$(2.15) \quad t^* = \frac{3 \ln 3}{\beta}$$

é um ponto de inflexão de $p(t)$. Além de que $t = t^*$ é o instante de maior variação do peso do peixe, já que $\frac{dp}{dt}$ atinge seu valor máximo em $t = t^*$.

Desta forma, o ponto de inflexão t^* é também um *ponto de estabilidade* no crescimento em peso do peixe[†]

Finalmente, o valor do peso correspondente ao ponto de inflexão (2.15) é

$$(2.16) \quad p(t^*) = p_\infty(1 - e^{-\ln 3})^3 = 0.296p_\infty.$$

[†]Na análise de estabilidade um ponto crítico não necessariamente é um ponto de inflexão, e nem uma inflexão implica em estabilidade.

Na prática, muitas vezes o controle de pesca é baseado na equação (2.16). Por exemplo, no pantanal mato-grossense um Pacu só pode ser pescado se estiver com peso superior a 3 kg. Então, considera-se que se $p(t^*) = 3$ logo,

$$p_\infty = \frac{3}{0.296} \sim 10 \text{ kg.}$$

E que um peixe desta espécie, com menos de 3 kg. ainda não procriou. [1]

2.2.3 Equação de Bertalanffy para o comprimento do peixe

Como havíamos afirmado anteriormente,

$$A = k_2 l^2 \text{ e } p = k_1 l^3 \text{ com } k_1 \text{ e } k_2 \text{ constantes,}$$

então,

$$(2.17) \quad \frac{dp}{dt} = \frac{d}{dt} (k_1 l^3) = 3k_1 l^2 \frac{dl}{dt}.$$

Logo, substituindo (2.17) em (2.4) temos,

$$3k_1 l^2 \frac{dl}{dt} = \alpha k_2 l^2 - \beta k_1 l^3$$

ou,

$$(2.18) \quad \frac{dl}{dt} = \lambda - kl$$

com $\lambda = \frac{\alpha k_2}{3k_1}$ e $k = \frac{\beta}{3}$. A solução de (2.18) é dada por,

$$(2.19) \quad l(t) = \frac{\lambda}{k} (1 - e^{-kt}).$$

e, quando $t \rightarrow \infty$, o comprimento limite ou comprimento máximo do peixe é,

$$(2.20) \quad l_{\infty} = \frac{\lambda}{k}.$$

Substituindo (2.20) em (2.19) temos,

$$(2.21) \quad l(t) = l_{\infty}(1 - e^{-kt})$$

a equação de Bertalanffy para o comprimento do peixe.

2.2.4 Estimação dos parâmetros

Parâmetros da Equação de Bertalanffy para o peso do peixe

Com ajuda de uma tabela com valores experimentais de $p(t)$, podemos escrever a equação (2.8) como segue,

$$(2.22) \quad \frac{\Delta z}{\Delta t} = \frac{\alpha}{3} - \frac{\beta}{3}z$$

em que $\Delta z = z_{i+1} - z_i$, com $i = 1, 2, \dots, n$ e $z_i = p_i^{\frac{1}{3}}$.

Para determinar os parâmetros α e β utilizaremos ajuste linear. Uma vez encontrados, acharemos os valores de

$$p_{\infty} = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^3 \quad \text{e} \quad t^* = \frac{\ln 3}{k}, \quad \text{onde } k = \frac{\beta}{3}.$$

Parâmetros da Equação de Bertalanffy para o comprimento do peixe

Para determinar os parâmetros correspondentes à equação de Bertalanffy para o comprimento utilizaremos o método de Ford-Walford, que consiste em considerar $l(t) = l(t+1)$ quando o comprimento está estabilizado. [1]

Com uma tabela de valores experimentais dos comprimentos, podemos achar os valores de l_{∞} e k . Para isto, faremos um ajuste linear dos valores $l(t)$ e $l(t+1)$, ou seja,

$$(2.23) \quad l(t+1) = ml(t) + n.$$

Uma vez obtidos os valores de m e n , das equações (2.21) e (2.23) temos que,

$$(2.24) \quad l_{\infty} - l_{\infty}e^{-kt}e^{-k} = ml_{\infty} - ml_{\infty}e^{-kt} + n.$$

Achando o limite de (2.24) quando $t \rightarrow \infty$, e isolando l_{∞} temos

$$(2.25) \quad l_{\infty} = \frac{n}{1-m}.$$

Assim,

$$(2.26) \quad m = e^{-k} \quad \Rightarrow \quad k = -\ln m$$

$$(2.27) \quad n = l_\infty - ml_\infty \quad \Rightarrow \quad n = l_\infty(1 - e^{-k})$$

2.2.5 Crescimento do peso em função do comprimento

A continuação, será apresentada uma expressão que descreve a relação entre os crescimentos em peso e comprimento do peixe. Isto é, como o peso é proporcional ao volume e este é proporcional ao cubo do comprimento, podemos afirmar que

$$(2.28) \quad p = k_1 l^3.$$

Com uma tabela de valores experimentais do peso e comprimento, através de ajuste linear podemos achar o valor da constante k_1 .

Para isto, devemos determinar o valor de k_1 que minimiza a soma $\sum_{i=1}^j [p_i - k_1 l_i^3]^2$, logo, derivando em k_1 e igualando a zero para encontrar os pontos críticos, temos

$$\sum_{i=1}^j 2[p_i - k_1 l_i^3](-l_i^3) = 0$$

$$\sum_{i=1}^j -p_i l_i^3 + k_1 \sum_{i=1}^j l_i^6 = 0.$$

Por tanto,

$$(2.29) \quad k_1 = \frac{\sum_{i=1}^j p_i l_i^3}{\sum_{i=1}^j l_i^6}.$$

Uma vez encontrado o valor da constante k_1 , substituindo-o em (2.28) obtemos a relação procurada.

2.2.6 Simulações

Nesta seção, simularemos os crescimentos em peso e comprimento da Tilápia do Nilo. Estes crescimentos estão representados pelas equações (2.12), (2.21) e (2.28). Para isto, utilizaremos dados experimentais coletados no Centro de Pesquisas Ictiológicas de Pentecoste localizado no Ceará [1]. Segue uma tabela dos mesmos,

Tempo t (mês)	Comprimento médio l (cm)	Peso p (g)
0	11.0	26.0
1	15.0	59.5
2	17.4	105.4
3	20.6	200.2
4	22.7	239.5
5	25.3	361.2
6	27.4	419.8
7	28.2	475.4
8	29.3	488.2

Tabela 2.1: Tabela de valores experimentais

Crescimento em comprimento da Tilápia do Nilo

Utilizando os últimos quatro valores da Tabela (2.1) - quando o peso do peixe esta se estabilizando, aplicamos o método de Ford-Walford (2.23) e, através de ajuste linear obtemos,

$$l(t + 1) = 0,6775(t) + 10,0025$$

cujo gráfico é,

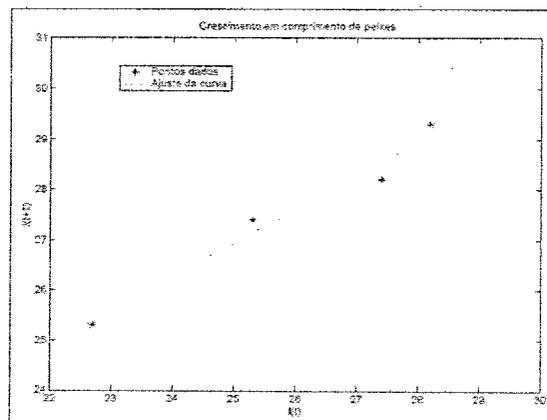


Figura 2.1: Ajuste Linear dos dados de comprimento do peixe

Logo, por (2.25) e (2.26) temos,

$$(2.30) \quad l_{\infty} = \frac{10,0025}{1 - 0,6775} = 31,0164,$$

$$(2.31) \quad k = -\ln 0,6775 = 0,3893.$$

Assim, obtemos os parâmetros da equação (2.21) para o crescimento em comprimento da Tilápia do Nilo, logo substituindo esses parâmetros temos,

$$(2.32) \quad l(t) = 31,0164(1 - e^{-0,3893t}).$$

Cujo gráfico é apresentado na Figura 2.2

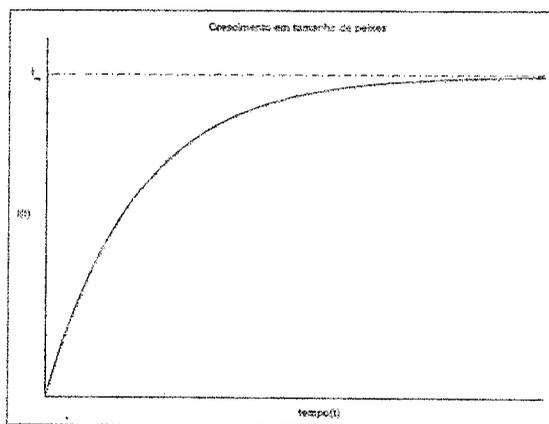


Figura 2.2: Crescimento em comprimento do peixe

Crescimento em peso da Tilápia do Nilo

Através da aproximação linear (2.22) para o peso do peixe, acharemos os parâmetros necessários para a equação de Bertalanffy de crescimento em peso (2.21).

Fazendo ajuste de curva de (2.22) na tabela de valores (2.1) temos,

$$(2.33) \quad 3\Delta z = 10,3133 - 1,2797z$$

que proporciona o valor do parâmetro k ,

$$(2.34) \quad k = \frac{\beta}{3} = \frac{1,2797}{3} = 0,4266$$

e o valor do peso máximo p_∞ ,

$$(2.35) \quad p_\infty = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^3 = \left(\frac{10,3133}{1,2797}\right)^3 = 523,4678.$$

O equilíbrio de estabilidade ou ponto de maior variação do crescimento do peso $p(t)$ será dado por,

$$(2.36) \quad t^* \cong \frac{\ln 3}{k} = 2,5753.$$

Logo, o gráfico do crescimento em peso do peixe será dado pela Figura 2.3.

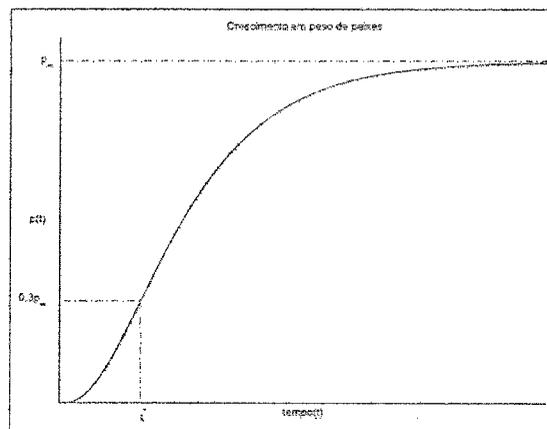


Figura 2.3: Crescimento em peso do peixe

Crescimento do peso em função do comprimento

Para a simulação do peso em função do comprimento partimos da equação (2.28), para achar o valor k_1 fazemos um ajuste da equação (2.29) utilizando os valores da Tabela (2.1).

Logo,

$$k_1 = 0,0206.$$

O gráfico deste crescimento é dado pela Figura 2.4.

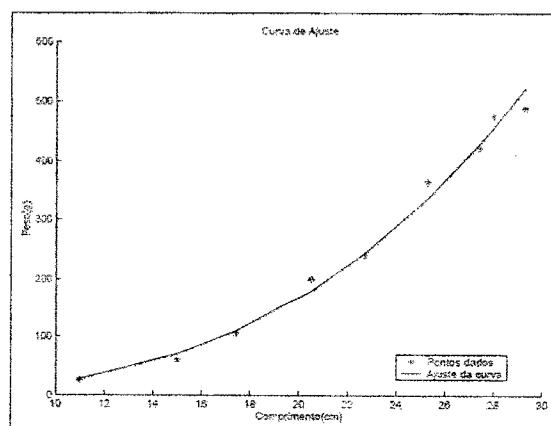


Figura 2.4: Ajuste de curva do peso em função ao comprimento

Capítulo 3

Modelos Bidimensionais na Aqüicultura

Modelos Matemáticos para Interações entre espécies

Num habitat com mais de duas espécies podem se destacar interações de tipo harmônico e desarmônico. As interações *harmônicas* ou positivas (+) são aquelas onde não há prejuízos para as espécies participantes e há vantagens para pelo menos uma destas. E, as interações *desarmônicas* ou negativas (-) são aquelas onde pelo menos uma das espécies participantes é prejudicada, podendo existir benefícios para uma delas.

As principais interações do tipo desarmônico são a Competição e a Predação, e do tipo harmônico o Mutualismo. A idéia darwiniana da *sobrevivência do mais apto* como meio de seleção natural, dirigiu a atenção aos aspectos competitivos da natureza, em consequência, a importância da cooperação entre as espécies na natureza foi subestimada. Até recentemente, as interações harmônicas não têm recebido tanto estudo quantitativo como as interações desarmônicas. [2]

Entre os modelos para interações entre duas espécies (ou bidimensionais) é pre-

ciso destacar os modelos de Competição e Predação de Lotka-Volterra. Muito foi escrito e pesquisado sobre estes modelos, dando lugar a uma grande quantidade de produção científica, o que derivou também em modelos alternativos ou variações dos mesmos. Estes modelos tiveram sua origem nas pesquisas de Lotka (1925), Volterra (1926) e Kostitzin, entre outros. [1]

Neste trabalho focaremos o nosso estudo na interação Mutualística. Mas, antes disso, a modo de introdução e para uma melhor compreensão dos conteúdos descreveremos o modelo de Competição de Lotka-Volterra. [20]

Modelo matemático de Lotka-Volterra para Presa-Predador

A matemática do clássico modelo Presa-Predador é baseada no modelo malthusiano* e na Lei de ação das massas†. As variações deste modelo podem ser observadas em diversas áreas como nos modelos epidemiológicos, biodigestores, crescimento de tumores, aplicações quimioterápicas, uso de herbicidas etc. [1]

Neste modelo se assume que, as presas dispõem de alimentos em abundância e os predadores tem como suprimento alimentar exclusivo a população de presas. Além disso, se considera que num dado intervalo de tempo, o meio não muda, favorecendo à população de predadores (e que caso haja uma adaptação genética, esta será suficientemente lenta).

Devido a que o modelo descreve a interação entre duas espécies, o modelo é conformado por duas equações: Uma delas para a variação do tamanho populacional das presas, e a outra para a variação do tamanho populacional dos predadores. A formulação mais simples do modelo é a seguinte:

*Os modelos de Malthus e Logístico contínuo (Verhurst), serviram de base para o desenvolvimento de outros modelos onde o crescimento populacional seja estudado.

†Lei da ação das massas (Guldberg-Waage) "A velocidade de uma reação é diretamente proporcional às concentrações molares dos reagentes elevadas a expoentes que são iguais aos respectivos coeficientes da equação química ajustada".

$$(3.1) \quad \begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax - bxy \\ \frac{dy}{dt} = -\alpha y + \beta xy \end{cases}$$

em que,

x é a densidade populacional das presas;

y é a densidade populacional dos predadores;

ax é a taxa intrínseca de crescimento das presas na ausência de predadores;

αy é a taxa de mortalidade dos predadores na ausência de presas (esta é proporcional à sua população);

xy é a quantidade de encontros possíveis;

b é a taxa de destruição das presas ao interagir com predadores;

β é a taxa de nascimentos dos predadores ao interagir com as presas.

Modelo matemático de Lotka-Volterra para Competição

Quando dois ou mais espécies vivem em proximidade e compartilham algum recurso (alimento, espaço, território, etc.) que é limitante[‡], haverá então entre elas uma competição interespecífica[§]. [2]

Nesta interação, quando uma das espécies é competitivamente superior, ela influencia negativamente a outra espécie, reduzindo assim, o tamanho populacional ou as taxas de crescimento da espécie competitivamente inferior. Ao mesmo tempo, esta espécie competitivamente inferior também afeta o tamanho populacional e as

[‡]Um recurso limitante é alguma coisa cuja demanda é maior que a sua produção.

[§]Competição interespecífica é aquela que ocorre entre membros de espécies diferentes

taxas de crescimento da espécie competitivamente superior. Interações competitivas podem ter grande influência na evolução de espécies, estruturação de comunidades, e distribuição de espécies. [5]

Através da análise do equilíbrio de coexistência do modelo de Lotka-Volterra para competição, é possível saber quando duas espécies podem ou não coexistir e quando uma espécie é competitivamente superior a outra levando-la à extinção. Este modelo foi desenvolvido a partir da equação logística de Verhurst para competição intra-específica[¶], cuja formulação é a seguinte:

$$(3.2) \quad \frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right)$$

em que,

K é a capacidade de suporte;

N é o tamanho populacional;

r é a taxa intrínseca de variação populacional (ou taxa de crescimento populacional).

Nela, a taxa de crescimento populacional $\frac{dN}{dt}$ é limitada pela competição intra-específica $\left(\frac{K-N}{K}\right)$ (ou *dependência de densidade*^{||}), e com esta limitação, a taxa de crescimento populacional $\frac{dN}{dt}$ diminui a medida que o tamanho populacional N aumenta, até a população alcançar a *capacidade de suporte*** K . O primeiro termo do lado direito da equação, rN , descreve a variação do tamanho populacional na ausência de competição (*crescimento independente da densidade* ou crescimento exponencial).

[¶]competição intra-específica é aquela que ocorre entre membros da mesma espécie

^{||}A Dependência de densidade descreve um fator que influencia os indivíduos de uma população em um grau que varia em relação a quanto de aglomerada (denso) esta essa população.

**capacidade de suporte é o número máximo de indivíduos de uma espécie que o habitat tem capacidade de suportar(K).

Para incluir os efeitos de competição interespecífica, além dos efeitos existentes de competição intra-específica, a equação logística (3.2) pode ser modificada como segue:

$$(3.3) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2} \right). \end{cases}$$

Assim, obtemos o modelo de Lotka-Volterra para competição interespecífica. Da equação (3.2) anterior, foram acrescentados os termos $\alpha_{12}N_2$ e $-\alpha_{21}N_1$. Estes termos acrescentados estão compostos pelos coeficientes de competição interespecífica^{††} α_{ij} multiplicados pelo tamanho populacional N_i .

Quando o coeficiente de competição α_{12} é menor do que 1, o efeito da espécie-2 sobre a espécie-1 é menor que o efeito da espécie-1 sobre seus próprios membros. E quando o coeficiente de competição α_{12} é maior do que 1, o efeito da espécie-2 sobre a espécie-1 é maior do que o efeito da espécie-1 sobre seus próprios membros.

Assim, $\alpha_{12}N_2$, representa o efeito de um número equivalente de indivíduos da espécie-2 em relação à espécie-1.

Analogamente, o coeficiente de competição α_{21} que representa o efeito da espécie-1 sobre a espécie-2, será interpretado da mesma maneira.

Este modelo assume que não há migração e que as capacidades de suporte e os coeficientes de competição são constantes. Isso não é realístico, mas essas simplificações são necessárias para a construção do modelo.

^{††}Os coeficientes de competição interespecífica representam o efeito que uma espécie tem sobre a outra. E, na denotação o primeiro subscrito representa sempre a espécie sendo afetada.

3.1 Modelos Matemáticos para Mutualismo

Mutualismo

O mutualismo é definido como uma interação entre espécies que é benéfica para ambas as espécies. O mutualismo pode ser simbiótico (obrigatório), não-simbiótico (facultativo) e endossimbiótico.

O mutualismo simbiótico se caracteriza pela necessidade imperativa de associação física a longo prazo entre as espécies, a tal ponto que a sua vida chega a se ver ameaçada caso não exista tal associação. Além disso, neste tipo de mutualismo um indivíduo que ajuda o seu parceiro irá beneficiar a si próprio com a condição de melhora do seu parceiro. Por exemplo, os Líquens constituem associações entre algas unicelulares e certos fungos. As algas sintetizam matéria orgânica e fornecem aos fungos parte do alimento produzido. Esses, por sua vez, retiram água e sais minerais do substrato, fornecendo-os às algas. Além disso, os fungos envolvem com suas hifas o grupo de algas, protegendo-as contra desidratação. [2]

Já no mutualismo não-simbiótico, o mutualista facultativo é uma espécie que se beneficia da interação com outra espécie, mas não necessariamente requer dessa interação. Um exemplo deste tipo de mutualismo é encontrado na relação entre o pássaro palito e o crocodilo, na qual o pássaro penetra na boca do crocodilo para alimentar-se de restos alimentares e vermes, esta ação é benéfica também para o crocodilo porque o libera de vermes. [15]

Existe também o mutualismo endossimbiótico, no qual além de associação física entre as espécies, desenvolve-se também uma necessidade de caráter metabólico.

É assim, que os seres vivos crescem, sobrevivem e se reproduzem a uma taxa mais alta quando interagem com a espécie com quem têm uma relação mutualística.

Um exemplo de mutualismo em Tilápias que foi recentemente descoberto^{##} em Senegal é aquele entre a Tilápia Eurialina* e nano-algas clorelas[†]. Nesta descoberta o mutualismo foi induzido, ou seja, se recriaram em laboratório as situações necessárias para o sucesso da experiência. Através dela, os cientistas concluíram que a interação mutualística entre as espécies citadas para a produção em massa de fitoplâncton é prometedora na otimização de sistemas fotossintéticos de crescimento suspenso. [11]

Métodos Matemáticos

Uma característica importante nos modelos de interações mutualísticas é que as suas formulações não podem ser expressas sem a inclusão de parâmetros que envolvam outros tipos de interações. Pois, de ser assim, o crescimento populacional seria ilimitado e sem nenhum tipo de restrição - em termos de interações ecológicas. Isto ocasionaria que a sua condição de abundância melhorasse cada vez mais, e com isso a sua taxa intrínseca de crescimento populacional r seria cada vez maior. Assim, a taxa cresceria paralelamente ao tamanho populacional, ou seja, seria proporcional a este. O crescimento linear da taxa seria denotado como segue,

$$(3.4) \quad r = aN.$$

E, como o Crescimento independente da densidade ou crescimento exponencial é dado por,

^{##}Sylvain Gilles, Gérard Lacroix e Xavier Lazzaro do IRD (Institute of Research for Development).

**Sarotherodon melanotheron heudelotti*.

†*Chlorella* sp.

$$(3.5) \quad \frac{dN}{dt} = rN$$

logo, substituindo (3.4) em (3.5) obtemos,

$$(3.6) \quad \frac{dN}{dt} = aN^2$$

isto é, a taxa de crescimento populacional não só será exponencial, senão também *autocatalítica*. Um processo autocatalítico implica num crescimento populacional extremamente alto. Com um crescimento deste tipo o tamanho populacional iria para o infinito num tempo finito. Como o mutualismo tem uma tendência para a autocatálise, então os modelos matemáticos para esta interação acabaram sendo construídos com suficiente dependência de densidade, para manter a autocatálise sob controle. Por este motivo, os modelos mutualísticos são incorporados junto a fatores que forneçam limitações e possivelmente estabilidade. [2]

3.1.1 Modelo matemático de Roughgarden para Mutualismo não-simbiótico

Os modelos de dinâmica populacional do mutualismo não-simbiótico frequentemente foram escritos como um conjunto de equações de competição de Lotka-Volterra, com coeficientes de competição negativos. Mas os parâmetros de Lotka-Volterra, especialmente os coeficientes de competição α_{ij} e de capacidade de suporte K_i , tem uma interpretação especial em relação à competição, e não transportam a um mutualismo. [2]

O modelo para Mutualismo não-simbiótico apresentado por Roughgarden é o seguinte:

$$(3.7) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (r_1 - b_1N_1 + \beta_{12}N_2) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = (r_2 - b_2N_2 + \beta_{21}N_1) N_2 \end{cases}$$

em que,

r_i é a taxa intrínseca de crescimento populacional (ou componente de crescimento independente da densidade);

b_i é o efeito interindividual de competição intra-específica;

β_i é o efeito interindividual de mutualismo interespecífico;

N_i é a densidade da espécie.

Neste modelo se assume que um dos componentes do crescimento independente de densidade, r_i , é diminuído por uma competição intra-específica $-b_iN_i$ e aumentado por um mutualismo interespecífico $+\beta_{ij}N_j$.

Análise da Estabilidade

Neste modelo o equilíbrio de coexistência* é dado por,

$$(3.8) \quad \frac{r_i}{b_i - \beta_{ij}}$$

Quando o equilíbrio de coexistência for positivo, haverá mais abundância para as espécies quando estas estiverem juntas, do que quando estiverem separadas.

*ver Apêndice A

Assim, (3.8) será positivo se $b_i > \beta_{ij}$, ou seja, se o efeito interindividual de competição intra-específica exceder o efeito interindividual de mutualismo interspecífico.

E será exatamente com esta condição que a autocatálise será controlada, isto porque o efeito da competição inibirá o efeito mutualístico entre os indivíduos.

Além disso, analisando a matriz jacobiana, quando o determinante e o traço da mesma forem positivo e negativo respectivamente, então o equilíbrio de coexistência será estável[†]. Esta condição será satisfeita quando $b_i > \beta_{ij}$ (que é a mesma condição para o equilíbrio de coexistência ser positivo). E, finalmente essa mesma condição garantirá que o discriminante da matriz jacobiana seja positivo, logo então o equilíbrio de coexistência além de ser estável será um nó.

Condições e tipos de equilíbrios podem ser vistos no Apêndice C. No Apêndice A foram colocados códigos para Matlab ©, com os que é possível analisar o equilíbrio de coexistência de uma dada interação mutualística, e inclusive fazer uma ilustração gráfica da coexistência entre duas espécies em Mutualismo não-simbiótico que corresponde à Figura 3.1.

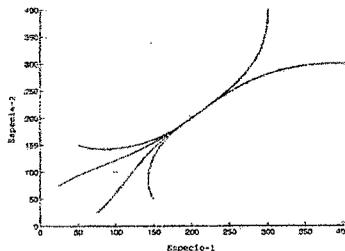


Figura 3.1: Mutualismo não-simbiótico: Um nó estável é marcado com asterisco.

[†]ver Apêndice A

3.1.2 Modelo matemático de Roughgarden para Mutualismo simbiótico

No mutualismo simbiótico, o modelo matemático desenvolvido para esta interação precisa representar a união física entre ambos simbiosites[§]. E também expressar que o benefício recebido por um parceiro depende de o outro parceiro estar vivo.

No mutualismo não-simbiótico, os benefícios totais recebidos por uma das partes dependem apenas do número de outros participantes com os quais ele pode interagir. Já no mutualismo simbiótico, o benefício total recebido por uma das partes depende tanto do número de parceiros potenciais, quanto de se um *estado de simbiose intacta persiste*, e esta por sua vez depende da expectativa de vida do parceiro. [2]

Um possível modelo para incorporar estas características foi formulado a partir do modelo anterior, fazendo uma decomposição de r_i em componentes de nascimento B_i e morte D_i , e assumindo que competição e o mutualismo afetam nascimentos B_i e não mortes. É assim que o modelo da Roughgarden para mutualismo simbiótico é obtido, e segue a continuação:

$$(3.9) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \left(B_1 - D_1 - b_1 N_1 + \frac{\beta_{12}}{D_2} N_2 \right) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = \left(B_2 - D_2 - b_2 N_2 + \frac{\beta_{21}}{D_1} N_1 \right) N_2 \end{cases}$$

em que,

r_i é a taxa intrínseca de crescimento populacional (ou componente de Crescimento independente da densidade);

B_i é a taxa intrínseca de nascimentos[†] (ou sub-componente de r_i);

[§]Simbionte é um organismo que vive em simbiose.

[†]Born

D_i é a taxa intrínseca de mortes[†] (ou sub-componente de r_i);

b_i é o efeito interindividual de competição intra-específica;

β_{ij} é o efeito interindividual de mutualismo interespecífico;

N_i é a densidade da espécie;

$\frac{1}{D_j}$ é a expectativa de vida.

Neste modelo, em comparação ao anterior, a taxa intrínseca de crescimento populacional r_i , foi decomposta em suas componentes de nascimento B_i e morte D_i , logo $r_i = B_i - D_i$. Além disso, o efeito interindividual de mutualismo interespecífico β_{ij} foi ponderado pela expectativa de vida do seu parceiro $\frac{1}{D_j}$, e logo multiplicado pela quantidade de parceiros mutualistas N_j com quem a espécie interage.

Análise da Estabilidade

O equilíbrio de coexistência[§] no mutualismo simbiótico é dado por:

$$(3.10) \quad \frac{-D_i(D_i - B_i)}{b_i D_i - \beta_{ij}},$$

e este será positivo quando duas condições forem cumpridas,

$$(3.11) \quad B_i > D_i$$

$$(3.12) \quad b_i D_i > \beta_{ij}.$$

[†]Death

[§]encontrado com ajuda do software Matlab ©, ver Apêndice A.

Isto é, a taxa de nascimentos B_i deve ser maior que a taxa de mortes D_i . E por outro lado, o efeito de competição intra-específica b_i multiplicado pela taxa de mortes D_i , deve ser maior do que o efeito de mutualismo interespecífico β_{ij} .

Assim, com estas condições a autocatálise será controlada. Uma vez cumpridas as duas condições, a dinâmica do modelo mutualístico será a mesma que a do modelo não-mutualístico apresentada anteriormente. [2]

Então, na análise do Jacobiano[¶], quando o traço e o determinante forem negativo e positivo respectivamente, o equilíbrio de coexistência será estável. Além disso, se o discriminante for positivo, então o equilíbrio de coexistência será um nó estável.

Neste modelo, para que o equilíbrio de coexistência seja um nó estável, as condições (3.11) e (3.12) devem ser satisfeitas.

Em relação à condição inicial, $b_i D_i > \beta_{ij}$, embora esta seja uma necessidade para a coexistência positiva das espécies, ela é curiosamente interessante porque se a taxa intrínseca de morte D_i for muito alta, então a expectativa de vida da espécie- i estará sendo afetada, se tornando baixa. E isto diminuirá o efeito mutualístico, trazendo menos benefícios para as espécies que interagem, e inclusive podendo chegar a afetar a condição de persistência do estado de simbiose intacta.

Assim, modelos mutualísticos devem permitir a coevolução de características mutuamente úteis a ambas espécies. O rendimento de uma espécie- j se eleva quando a taxa de morte do seu parceiro, D_i , for baixa, e vice-versa.

Concluindo, o efeito direto é de incrementar a os benefícios de ambas as espécies, mas também de desestabilizar as relações. Isto porque, como coevoluções levam a baixas taxas de mortalidade D_i , então se o efeito de competição intra-específica b_i não for suficientemente alto, a condição inicial $b_i D_i > \beta_{ij}$ estará perto de não ser cumprida.

[¶]feita com ajuda do software Matlab ©, ver Apêndice A.

3.1.3 Modelo matemático de Roughgardem para Mutualismo endossimbiótico

A teoria da evolução endossimbiótica representa um aperfeiçoamento na teoria da Simbiogenese proposta por Ivan Wallin em seu livro "*Symbiogenesis and the Origin of Species*" publicado em 1926.

A Teoria Serial Endossimbiótica, desenvolvida por diversos autores (McFadden, 2001; Witzany, 2006), foi popularizada por Margulis (1991) e diz que organismos que evoluíram de forma independente são capazes de se unir em um sistema simbiótico e, eventualmente, constituir um só organismo.

Isto sugere, portanto, que a competição não representa a única via promotora do aperfeiçoamento genético. [14]

No modelo para mutualismo simbiótico descrito anteriormente (3.9), assumimos que os indivíduos das duas espécies que interagem conservam a sua identidade, estando eles num estado simbiótico ou não. No entanto, no caso da endossimbiontes, se levantam a questão de mudança de identidade.

É por isso que no modelo para mutualismo endossimbiótico, assumiremos que além de haver uma interação simbiótica entre duas espécies diferentes, houve a constituição de um terceiro organismo resultante dessa interação.

Também assumiremos que este novo organismo é diferente e independente dos indivíduos que o constituíram. Em virtude disso, o modelo apresentado será confor- mado por três equações, sendo que cada uma delas representará a dinâmica popu- lacional de cada integrante do fenômeno.

Então o modelo será descrito da seguinte forma:

$$(3.13) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -aN_1N_2 + cN_3 + rN_1 \left(\frac{1-N_1}{K}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} = -aN_1N_2 + cN_3 + rN_2 \left(\frac{1-N_2}{K}\right) \\ \frac{dN_3}{dt} = aN_1N_2 - cN_3 + sN_3 \left(\frac{1-N_3}{L}\right) \end{cases}$$

em que,

a é a taxa de associação das espécies 1 e 2;

N_i é a densidade da espécie i ;

c é a taxa de colapso (dissociação) do simbiote;

r é a taxa de crescimento intrínseco das espécies 1 e 2;

s é a taxa de crescimento instrínseco do simbiote;

K é a capacidade de suporte das espécies 1 e 2;

L é a capacidade de suporte do simbiote.

Na equação (3.13), o termo aN_1N_2 significa que houve uma associação entre as populações das espécies 1 e 2, e que a intensidade desta associação pode variar segundo a taxa a . Este termo será diminuído das equações que representam a variação populacional das espécies 1 e 2, e acrescentado na equação que representa a variação populacional do simbiote. Isto porque esta associação favorece ao simbiote.

Além disso, o termo cN_3 expressa que o simbiote também podem dissociar-se com uma taxa de colapso c . Esta dissociação incrementará a variação populacional das espécies 1 e 2, e diminuirá a variação populacional do simbiote, como acontece na equação (3.13)

Segundo a teoria de Margulis, [13] a condição *pré-simbiote* para que uma endosimbiose possa se desenvolver, é que as taxas de crescimento intrínseco das espécies 1 e 2 devem ser aproximadamente iguais. Logo, por simplicidade assumimos a mesma

taxa de crescimento intrínseco r para ambas as espécies. Também por simplicidade será considerada a mesma capacidade de suporte K para estas espécies.

Para o simbiote, a taxa intrínseca de crescimento s e a capacidade de suporte L não necessariamente serão iguais às apresentadas para as espécies 1 e 2.

Análise da Estabilidade

Devido à dificuldade de analisar a estabilidade deste modelo de forma analítica, será apresentado um exemplo numérico desta interação. Assim, simulando o modelo apresentado por Roughgarden para a endossimbiose, visualizaremos algumas características deste sistema de equações, assim como a existência de pontos de equilíbrio.

Atribuindo valores obtidos de [2] para as variáveis da equação (3.13) temos,

$$a = 1; c = 0.01; r = 1; s = r; K = 100; L = K.$$

Após feita a simulação com os valores atribuídos acima**, obtemos a representação gráfica 3.2.

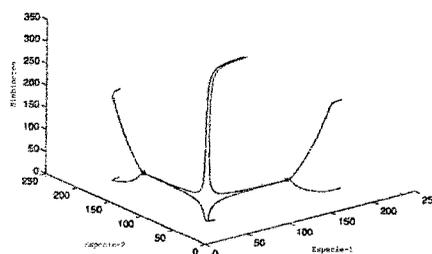


Figura 3.2: Formação da endossimbiose: Dois equilíbrios estáveis são marcados com asteriscos.

As coordenadas destes pontos[†] são (97.0551,0.0104,100.0579) e (0.0104,97.0551,100.0579)

**ver Apêndice A

†ver Apêndice A

respectivamente.

Isto significa que ambos os equilíbrios^{||} estão sob controle, ou seja, são equilíbrios estáveis. No primeiro, num estado de simbiose, existe uma espécie-1 perto da Capacidade de Suporte, na qual uma espécie-2 esta quase ausente. O segundo equilíbrio estável caracteriza uma espécie-2 perto da capacidade de suporte e a pouca existência de espécies-1. Como dizemos que uma simbiose só é possível num estado de equilíbrio, então, diante dos valores obtidos pelo exemplo numérico, poderíamos afirmar que numa endossimbiose há uma espécie que é simbiote obrigatória - que seria a espécie com poucos indivíduos, e uma espécie que é simbiote facultativa - que seria a espécie com a população perto da capacidade de suporte. A atribuição de qual delas ser a facultativa e qual a obrigatória iria a depender a condição inicial.

^{||}também chamados de pontos críticos

Capítulo 4

Conclusões

Os modelos matemáticos de fenômenos biológicos, e em particular os modelos de Bertalanffy e de Roughgarden, são expressos através de equações diferenciais ordinárias devido a que estes retratam as constantes variações que as entidades biológicas sofrem ao decorrer do tempo. Assim, como os modelos matemáticos dinâmicos são de ampla utilização na biologia, a maioria dos modelos nesta área terá o tempo como a variável independente nas suas equações, e muitos deles poderão ser denotados em forma de equações autônomas, sendo esta uma qualidade que facilitará o seu estudo.

Um quesito muito importante nos modelos matemáticos populacionais é a análise de estabilidade das equações diferenciais que os conformam, isto porque através dela é possível obter informações valiosas sobre a natureza geométrica das soluções destas equações. No modelo de Bertalanffy, o ponto de estabilidade encontrado foi exatamente o ponto de inflexão da curva de crescimento, interpretado como a idade do peixe em se produz o maior crescimento em peso. Já nos modelos de Roughgarden, os pontos de estabilidade são interpretados como os valores populacionais em que existe um equilíbrio de coexistência estável entre as espécies participantes, além disso, pelo fato dos equilíbrios encontrados serem positivos, as espécies coexistem

juntas provocando-se benefícios mútuos.

No modelo de Bertalanffy, podemos visualizarmos as curvas de crescimento da Tilápia do Nilo através de simulações. E, para isto, os parâmetros corretos foram encontrados ajustando um conjunto de valores experimentais coletados pelo CPIP - Ceará. Verificamos logo, que este modelo tem um bom grau de aproximação.

Os modelos de Roughgarden simulados denotaram graficamente os pontos onde as espécies coexistem separadamente e onde coexistem juntas em mutualismo, para isto foram utilizados parâmetros sugeridos pela autora. Não foi possível obter valores experimentais de mutualismo em Tilápias.

Assim, os valores experimentais são peças fundamentais na simulação do fenômeno e verificação do grau de aproximação dos modelos elaborados.

Dada estas conclusões, consideramos como continuidade deste trabalho o estudo da estabilidade de equilíbrios de coexistência de sistemas autônomos n -dimensionais. A aplicação dos métodos matemáticos estudados a valores experimentais será também uma perspectiva a ser abordada na continuidade deste trabalho.

Apêndice A

Códigos Matlab para Mutualismo

Neste apêndice apresentamos os códigos para Matlab ©, com os quais fizemos as análises de estabilidade correspondentes a cada caso de mutualismo do modelo de Roughgarden introduzido no Capítulo 3, assim como simulações de exemplos numéricos propostos para os três casos de mutualismo [2].

Os critérios para a existência de estabilidade e para a classificação dos tipos de estabilidade utilizados nas análises foram definidos no Apêndice C.

A.1 Códigos para Matlab

A.1.1 Mutualismo não-simbiótico

A continuação, apresentaremos os códigos necessários para a análise de estabilidade do modelo proposto por Roughgarden para mutualismo não-simbiótico.

Inicialmente ingressamos as equações digitando:

```
>>dn1='(r-b*n1+beta*n2)*n1'
```

```
>>dn2='(r-b*n2+beta*n1)*n2'
```

A continuação, os equilíbrios ou pontos críticos são obtidos digitando:

```
>>[n1hat n2hat] = solve(dn1,dn2,'n1,n2')
```

e obtemos,

```
n1hat = [      0]
         [      0]
         [    r/b]
         [r/(b-beta)]
```

```
n2hat = [      0]
         [    r/b]
         [      0]
         [r/(b-beta)]
```

Onde os equilíbrios resultantes correspondem em ordem: à extinção total (0,0), à existência de cada espécie separadamente (0,r/b) e (r/b,0), e ao equilíbrio de coexistência para ambas as espécies quando estas interagem (r/(b-beta)).

A continuação, para analisar a estabilidade do equilíbrio de coexistência utilizaremos o critério apresentado no Apêndice C. Para achar os valores do traço, do determinante, e do discriminante da matriz Jacobiana em (r/(b-beta)), digitamos:

```
>>jacob=jacobian(sym([dn1','dn2]), sym('[n1,n2]'));
>>jacob=subs(jacob,sym(n1hat,4,1),'n1');
>>jacob=subs(jacob,sym(n2hat,4,1),'n2');
>>jacob=simple(jacob);
```

```
>>trace=simple(symop(sym(jacob,1,1),'+',sym(jacob,2,2)))
>>determinant=simple(determ(jacob))
>>discriminant=simple(symop(trace,'^','2','-', '4','*',determinant))
```

Que dará como resultado,

```
trace=-2*r*b/(b-beta)
determinant=r^2*(b+beta)/(b-beta)
discriminant=4*beta^2*r^2/(b-beta)^2
```

Com estes resultados poderemos determinar as condições para o traço ser negativo, o determinante positivo e o discriminante também positivo.

Simulação

Para simular um exemplo numérico inicialmente criamos uma função no Editor de texto e a guardamos como `mutual.m`:

```
function ndot=mutual(t,n)
global r b beta;
ndot(1,1)=(r-b*n(1)+beta*n(2))*n(1);
ndot(2,1)=(r-b*n(2)+beta*n(1))*n(2);
```

A continuação, atribuímos valores numéricos para r , b , e β , e calculamos os valores do equilíbrio de coexistência, do traço, do determinante, e do discriminante, digitando:

```
>>global r b beta;  
>>r=1; b=0.01; beta=0.005;  
>>n1hat_n=eval(sym(n1hat,4,1))  
>>n2hat_n=eval(sym(n2hat,4,1))  
>>trace_n=eval(trace)  
>>determinant_n=eval(determinant)  
>>discriminant_n=eval(discriminant)
```

Assim obtemos,

```
n1hat_n = 200  
n2hat_n = 200  
trace_n = -4  
determinant_n = 3  
discriminant_n = 4
```

Para ilustrar o par de espécies coexistindo, digite:

```
>>figure  
>>hold on  
>>plot(n1hat_n,n2hat_n,'*')  
>>plot(r/b,r/b,'+')  
>>[time n]=ode45('mutual',0,10,[0.75*(r/b);0.25*(r/b)]);  
>>plot(n(:,1),n(:,2))  
>>[time n]=ode45('mutual',0,10,[0.25*(r/b);0.75*(r/b)]);  
>>plot(n(:,1),n(:,2))  
>>[time n]=ode45('mutual',0,10,[0.75*n1hat_n;0.25*n2hat_n]);
```

```

>>plot(n(:,1),n(:,2))
>>[time n]=ode45('mutual',0,10,[0.25*n1hat_n;0.75*n2hat_n]);
>>plot(n(:,1),n(:,2))
>>[time n]=ode45('mutual',0,10,[1.50*n1hat_n;2.00*n2hat_n]);
>>plot(n(:,1),n(:,2))
>>[time n]=ode45('mutual',0,10,[2.00*n1hat_n;1.50*n2hat_n]);
>>plot(n(:,1),n(:,2))

```

E, a Figura 3.1 aparecerá*. Na ausência de mutualismo as espécies podem coexistir no ponto marcado com +. Quando há mutualismo, ambas as espécies podem coexistir com maior do que quando estão sós.

A.1.2 Mutualismo simbiótico

O procedimento para encontrar os equilíbrios e fazer a análise de estabilidade para o mutualismo simbiótico é similar ao do mutualismo não-simbiótico. Primeiramente introduzimos as equações do sistema (2.7) digitando:

```

>>dn1='((bo-d)-b*n1+beta*n2/d)*n1'
>>dn2='((bo-d)-b*n2+beta*n1/d)*n2'

```

A continuação, achamos os pontos de estabilidade digitando:

```

>>[n1hat n2hat] = solve(dn1,dn2,'n1,n2')

```

*ver Capítulo 3

e obtemos,

```
n1hat = [           0]
         [           0]
         [      -(d-bo)/b]
         [-d*(d-bo)/(b*d-beta)]
```

```
n2hat = [           0]
         [      -(d-bo)/b]
         [           0]
         [-d*(d-bo)/(b*d-beta)]
```

Onde $(0,0)$ é o equilíbrio da extinção total, $(0, -(d-bo)/b)$ e $(-(d-bo)/b,0)$ são os equilíbrios de cada uma das espécies quando estas não interagem entre si, e $(-d*(d-bo)/(b*d-beta))$ corresponde ao equilíbrio de coexistência das espécies interagindo juntas. Para achar o traço, o determinante e o discriminante da matriz Jacobiana do equilíbrio de coexistência, digitamos:

```
>>jacob=jacobian(sym([dn1';'dn2']), sym('[n1,n2]'));
>>jacob=subs(jacob,sym(n1hat,4,1),'n1');
>>jacob=subs(jacob,sym(n2hat,4,1),'n2');
>>jacob=simple(jacob);
>>trace=simple(symop(sym(jacob,1,1),'+',sym(jacob,2,2)))
>>determinant=simple(determ(jacob))
>>discriminant=simple(symop(trace,'^','2','-', '4','*',determinant))
```

que nos retornará,

```
trace=2*b*d(d-bo)/(b*d-beta)
determinant=(d-bo)^2*(b*d+beta)/(b*d-beta)
discriminant=4*beta^2*(d-bo)^2/(b*d-beta)^2
```

Logo, analisamos as condições necessárias para haver estabilidade nesse ponto de equilíbrio, isto é, para o traço ser negativo, o determinante positivo e o discriminante também positivo.

Simulação

Para simulação de um exemplo numérico e posterior obtenção do gráfico se utilizam exatamente os mesmos códigos que foram usado para a simulação no mutualismo não-simbiótico.

A.1.3 Mutualismo endossimbiótico

Simulação

Para fazer a simulação de um exemplo numérico de mutualismo endossimbiótico, proceda da seguinte forma:

Primeiramente, abra o Editor de texto, crie a seguinte função e guarde-a como symbios.m:

```
function ndot=symbios(t,n)
global r k a c s l;
ndot(1,1)=r*n(1)*(1-n(1)/k)-a*n(1)*n(2)+c*n(3);
ndot(2,1)=r*n(2)*(1-n(2)/k)-a*n(1)*n(2)+c*n(3);
ndot(3,1)=s*n(3)*(1-n(3)/l)+a*n(1)*n(2)-c*n(3);
```

Logo, para atribuir valores às variáveis da equação (2.12) e produzir o seu gráfico, digite:

```
>>global r k a c s l;
>>r=1; k=100; a=1; c= .01; s=r; l=k;
>>m=2*k; n=k/2; tstop=7.5;
>>[time na]=ode45('symbios',0,tstop,[m+1;n-1;m]);
>>[time nb]=ode45('symbios',0,tstop,[m-1;m+1;m]);
>>[time nc]=ode45('symbios',0,tstop,[m;n;m]);
>>[time nd]=ode45('symbios',0,tstop,[m;n;0]);
>>[time ne]=ode45('symbios',0,tstop,[n;m;m]);
>>[time nf]=ode45('symbios',0,tstop,[n;m;0]);
>>[time ng]=ode45('symbios',0,tstop,[n+1;n-1;0]);
>>[time nh]=ode45('symbios',0,tstop,[n-1;n+1;0]);
>>figure
>>plot3(na(:,1),na(:,2),na(:,3),'y',nb(:,1),nb(:,2),nb(:,3),'r',...
>>      nc(:,1),nc(:,2),nc(:,3),'y',nd(:,1),nd(:,2),nd(:,3),'y',...
>>      ne(:,1),ne(:,2),ne(:,3),'r',nf(:,1),nf(:,2),nf(:,3),'r',...
>>      ng(:,1),ng(:,2),ng(:,3),'y',nh(:,1),nh(:,2),nh(:,3),'r',...
>>      na(length(na),1),na(lenght(na),2),na(length(na),3),'*c',...
>>      nb(length(nb),1),nb(lenght(nb),2),nb(length(nb),3),'*c')
```

Assim, será obtida a figura 3.2 do Capítulo 3, que mostra dois equilíbrios estáveis marcados com asteriscos. As localizações destes pontos serão achadas digitando:

```
nhat1_n=[na(length(na),1),na(length(na),2),na(length(na),3)]
```

```
nhat2_n=[nb(length(nb),1),nb(length(nb),2),nb(length(nb),3)]
```

Assim obtemos as coordenadas,

```
nhat1_n= 97.0551    0.0104    100.0579
```

```
nhat2_n= 0.0104    97.0551    100.0579
```

Estas coordenadas indicam que a simbiose só pode ocorrer quando um simbiote for facultativo e o outro obrigatório. E as atribuições de quem é facultativo e quem é obrigatório irão a depender de condições iniciais[†].

[†]ver análise mais completa no Capítulo 3.

Apêndice B

Equações diferenciais

B.1 Definições

A continuação, abordaremos alguns aspectos teóricos elaborados em base a [19].

Uma equação diferencial é qualquer relação entre uma função e as suas derivadas.

Existem dois tipos de equações diferenciais: as ordinárias e as parciais.

B.1.1 Equações diferenciais ordinárias (EDO)

Dada uma função $y(x)$. A forma geral de uma equação diferencial ordinária é $F(x, y, y', y'', \dots) = 0$, em que a ordem da equação é a maior ordem das derivadas que aparecem na equação.

B.1.2 Equações diferenciais parciais

Dada uma função $u(x, z, t, \dots)$ de várias variáveis. Uma equação diferencial parcial é uma relação entre u , as suas variáveis independentes x, z, t, \dots , e as derivadas parciais de u .

Neste apêndice focaremos nosso estudo em algumas características das Equações diferenciais ordinárias.

B.1.3 Soluções de uma Equação Diferencial Ordinária

A solução explícita de uma equação diferencial ordinária é qualquer função $y(x)$ cuja diferencial se verifique com a equação num dado intervalo $a < x < b$.

A solução implícita de uma EDO é uma relação $G(x; y) = 0$ cuja diferencial verifica-se com a equação. Uma solução implícita pode dar origem a várias outras soluções implícitas.

Exemplo. As funções:

$$y_1(x) = e^{5x} \quad \text{e} \quad y_2(x) = e^{-3x}$$

são **soluções explícitas** da equação diferencial,

$$y'' - 2y' - 15y = 0$$

Podemos verificar isto por simples substituição das soluções e suas derivadas na equação diferencial respectiva, a seguir

$$25e^{5x} - 10e^{5x} - 15e^{5x} = 0$$

$$9e^{3x} + 6e^{-3x} - 15e^{-3x} = 0.$$

Exemplo. A função:

$$x + y + e^{xy} = 0$$

é **solução implícita** da equação diferencial,

$$(1 + xe^{xy}) \frac{dy}{dx} + 1 + ye^{xy} = 0$$

de fato,

$$\begin{aligned}\frac{d}{dx}(x + y + e^{xy}) &= 0 \\ 1 + y' + e^{xy}\frac{d(xy)}{dx} &= 0 \\ 1 + y' + (y + xy')e^{xy} &= 0 \\ (1 + xe^{xy}\frac{dy}{dx} + 1 + ye^{xy}) &= 0\end{aligned}$$

B.2 Equações diferenciais de primeira ordem

As equações diferenciais ordinárias de primeira ordem são da forma $F(x, y, y') = 0$, mas geralmente por simples manipulação algébrica conseguem ser re-escritas na forma de uma ou mais equações do tipo,

$$(B.1) \quad \frac{dy}{dx} = f(x, y)$$

cuja forma inversa é,

$$(B.2) \quad \frac{dx}{dy} = \frac{1}{f(x, y)}$$

Sendo que qualquer solução implícita das equações (B.1) ou (B.2) é também solução implícita da sua inversa. Além disso, se a inversa de uma solução explícita $y(x)$ existir, esta será solução da respectiva equação diferencial inversa.

A equação (B.1) também pode ser escrita na chamada forma diferencial,

$$(B.3) \quad f(x, y)dx - dy = 0$$

Existem em geral muitas soluções para uma equação diferencial de primeira ordem. Mas, dado um valor inicial $y(x_0) = y_0$, é possível calcular $y'(x_0)$ e geralmente podemos encontrar uma curva que passe pelo ponto (x_0, y_0) cuja derivada seja igual a $f(x, y)$ em todos os pontos.

Assim, o problema do valor inicial

$$\frac{dy}{dx} = f(x, y) \quad e \quad y(x_0) = y_0$$

consiste em encontrar a curva integral que passa pelo ponto (x_0, y_0) .

B.3 Existência da solução única

As condições suficientes para a existência da solução única numa equação diferencial de primeira ordem são definidas pelo teorema de Picard.

Teorema B.1. Teorema de Picard.

Considere o problema de valor inicial,

$$\frac{dy}{dx} = f(x, y) \quad e \quad y(x_0) = y_0$$

Se a função f e a derivada parcial $\frac{\partial f}{\partial y}$ são contínuas numa vizinhança do ponto (x_0, y_0) , existe então uma solução única $y = g(x)$ para certa vizinhança do ponto (x_0, y_0) que verifica a condição inicial $g(x_0) = y_0$.

O intervalo onde existe a solução única pode ser maior ou menor que o intervalo onde a função f e a sua derivada parcial $\frac{\partial f}{\partial y}$ são contínuas.

As condições do teorema de Picard são condições suficientes, mas não necessárias para a existência de solução única. Quando f ou a sua derivada parcial $\frac{\partial f}{\partial y}$ não são contínuas, o teorema não nos permite concluir nada.

Exemplo. A relação

$$x^2 + y^2 - c^2 = 0,$$

com c constante positiva. É solução implícita da equação

$$\frac{dx}{dy} = -\frac{x}{y}.$$

De fato, derivando a relação temos,

$$x^2 + y^2 - c^2 = 0$$

$$2x + 2yy' = 0$$

$$y' = -\frac{x}{y}$$

onde a função $f = -\frac{x}{y}$ e sua derivada parcial $\frac{\partial f}{\partial y} = \frac{x}{y^2}$ são contínuas para quaisquer pontos do eixo dos x . Da solução implícita temos que,

$$y_1 = \sqrt{c^2 - x^2} \quad y_2 = -\sqrt{c^2 - x^2}$$

para o intervalo $-c < x < c$.

O teorema de Picard nada conclui para o ponto $y = 0$. Mas segundo o resultado acima, em $y = 0$ existem duas soluções y_1 e y_2 .

Apêndice C

Análise de Estabilidade

Neste apêndice será apresentada a fundamentação teórica para as análises de estabilidade feitas no desenvolvimento do trabalho, as informações aqui foram baseadas em [18]. Quando um sistema de equações diferenciais não é linear, em geral não é possível achar soluções em termos de funções elementares.

A continuação, veremos que é possível obter informações valiosas sobre a natureza geométrica destas soluções analisando um tipo de *soluções constantes especiais* chamadas **pontos críticos** ou **pontos de equilíbrio**, e procurando soluções periódicas na vizinhança destes.

Os pontos de equilíbrio são classificados em **estáveis** ou **instáveis**, conforme o comportamento das soluções na suas vizinhanças.

A análise de estabilidade dos pontos críticos pode ser utilizada para descrever o comportamento geométrico das soluções tanto em equações diferenciais autônomas lineares como não-lineares. E, os critérios de estabilidade definidos para estas análises são válidos para ambos os tipos de equações, devido à linearização das equações não-lineares.

As soluções $X(t) = (x(t), y(t))$ de um **sistema autônomo plano**

$$(C.1) \quad \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= P(x, y) \\ \frac{dy}{dt} &= Q(x, y) \end{aligned}$$

podem ser **pontos críticos** (correspondentes a soluções constantes), **arcos** (em que a curva solução não se intercepta), ou **ciclos** (que correspondem a soluções periódicas).

Os pontos críticos são obtidos igualando a zero as equações de (C.1) e resolvendo o seguinte sistema algébrico,

$$(C.2) \quad \begin{aligned} P(x, y) &= 0 \\ Q(x, y) &= 0, \end{aligned}$$

Enquanto que soluções periódicas podem ser encontradas com a passagem para coordenadas polares.

C.1 Critério de estabilidade para sistemas lineares

Quando o sistema autônomo $X' = AX$ é linear, e tem um único ponto crítico $(0, 0)$, ou seja $\det A \neq 0$, pode-se obter uma descrição geométrica precisa das soluções na vizinhança do ponto $(0, 0)$, desde que conheçamos os autovalores* e autovetores da matriz A dos coeficientes do sistema. Este ponto crítico será classificado como **nó estável** ou **instável**, ponto espiral estável ou **instável**, **centro** ou **sela**.

*Sendo estes as raízes da equação característica $\det(A - \lambda I) = 0$

A continuação, serão apresentados os critérios de segundo as características dos autovalores λ_1 e λ_2 . Se os autovalores forem:

Distintos

- Ambos negativos: NÓ ESTÁVEL.
- Ambos positivos: NÓ INSTÁVEL.
- Sinais diferentes: PONTO DE SELA.

Iguais. Nós degenerados.

- Se negativos: ESTÁVEL.
- Se positivos: INSTÁVEL.

Complexos.

- Parte real nula: CENTRO.
- Parte real não-nula: PONTOS ESPIRAIS.
Se negativa: ESTÁVEL.
Se positiva: INSTÁVEL.

Podemos concluir assim, que quando ambos os autovalores tiverem parte real negativa o ponto crítico será **estável**, e quando algum dos autovalores tiver parte real positiva o ponto crítico será **instável**.

C.2 Critério de estabilidade para sistemas não-lineares

Quando o sistema autônomo plano é não-linear, podemos classificar um ponto crítico isolado $X_1 = (x_1, y_1)$ determinando os autovalores da matriz Jacobiana

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial P}{\partial x}|_{(x_1, y_1)} & \frac{\partial P}{\partial y}|_{(x_1, y_1)} \\ \frac{\partial Q}{\partial x}|_{(x_1, y_1)} & \frac{\partial Q}{\partial y}|_{(x_1, y_1)} \end{pmatrix}$$

Se os autovalores de A têm partes reais negativas, então X_1 é um ponto crítico **assintoticamente estável**. Se A tem um autovalor com parte real positiva, então X_1 é um ponto crítico **instável**.

Em cinco casos separados (nó estável, ponto espiral estável, ponto espiral instável, nó instável e sela) o ponto crítico do sistema não-linear pode ser categorizado como o ponto crítico no sistema linear correspondente $X' = AX$, e as soluções na vizinhança do ponto crítico têm as mesmas características geométricas gerais que as soluções do sistema linear. Quando os autovalores de A são imaginários puros, entretanto, não se podem formular conclusões, tornando-se necessária uma análise mais profunda.

O **método do plano de fases** procura determinar y como função de x resolvendo a equação diferencial de primeira ordem

$$\frac{dy}{dx} = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)}$$

O método pode eventualmente ser usado para traçar o esboço de curvas solução e para decidir se um ponto crítico é um ponto espiral estável, um ponto espiral instável ou um centro.

Os sistemas autônomos planos podem servir como modelos matemáticos para uma diversidade de fenômenos físicos.

Bibliografia

- [1] BASSANEZI, R. C. *Ensino-Aprendizagem com Modelagem Matemática*. Editora Contexto, 2002.
- [2] ROUGHGARDEM, Joan. *Primer of Ecological Theory*. Prentice Hall, New Jersey, 1998.
- [3] SCAPIM, Juliana. *Modelo de von Bertalanffy generalizado aplicado à curvas de crescimento animal*. Departamento de Matemática Aplicada, UNICAMP, 2008.
- [4] SANCHEZ, Carolina F. M.; JAFELICE, Rosana S. da M. *Modelagem Matemática para o crescimento de peixes*. FAMAT, Universidade de Uberlândia, 2004.
- [5] TRIGO, José Roberto. *Ecologia de populações: Competição interespecífica. Modelo Matemático de Lotka e Volterra*. UNICAMP, 2010.
- [6] LAKE, James A. *Evidence for an early prokaryotic endosymbiosis*. Nature, No.460, p.967-971.
- [7] THOMPSON, J. N. *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press, 2005.
- [8] VOGT, Carlos. *Peixes transformados em números*. Com Ciência, No.28, Editorial SBPC/Labjor, 2002.

- [9] SEBRAE. *Aqüicultura e pesca: Tilápias, Estudos de mercado*. Editora SEBRAE/ESPM, Série Mercado, 2008.
- [10] GUERRA, Carlos A. M.; FILHO, Mario A. M. *Cultivo da Tilápia*. Instituto Agronômico de Pernambuco, 2008.
- [11] GILLES, Sylvain; LACROIX, Gérard; LAZZARO, Xavier. *Mutualism between euryhaline tilapia *Sarotherodon melanotheron heudelotii* and *Chlorella sp* - Implications for nano-algal production in warmwater phytoplankton-based recirculating systems*. *Aquacultural Engineering*, No.39, 2008.
- [12] MATHIAS, João. *Tilápia*. *Globo Rural*, No.296, Editorial Globo, 2010.
- [13] RUTZ, S. da F.; HIRAKAWA, C. E. *Um Modelo Matemático da evolução por Endossimbiose*. *Cadernos do IME, Série Matemática*, Vol.20, 2008.
- [14] GOLDBARG, M. C.; BAGI, L. B.; GOLDBARG, E. F. G. *Algoritmo transgenético aplicado ao problema do caixeiro comprador capacitado simétrico*. *Pesqui. Oper.*, Vol.28, No.1, 2008.
- [15] GRAVES, W. G.; PECKHAM, B. B.; PASTOR, John. *A 2D Differential Equations Model for Mutualism*. Technical Report TR 2006-2, University of Minnesota, 2006.
- [16] SILVA, Márcia C. N. *Dinâmica populacional do Camarão Cascudo *Macrobrachium Amazonicum* da ilha de Combú - Belém-Pa.*. Universidade Federal do Pará, Belém, 2006.
- [17] THOMPSON, A. R.; NISBET, R. M.; SCHMITT, Russell. *Dynamic of mutualist population that are demographically open*. *Journal of Animal Ecology*, No.75, p.1239-1251, 2006.

- [18] DENNIS, Zill G.; CULLER, Michael R. *Equações Diferenciais*. Editora MAKRON Books, Vol.2, 3ra Ed., 2001.
- [19] VILLATE, Jaime E. *Equações Diferenciais e Equações de Diferenças*. Universidade do Porto, 2009.
- [20] GONÇALVES, T. L. E.; PALOMINO BEAN, S. *Relação alométrica entre o peso do corpo e branquias em Tilápia do Nilo*. IV Congresso da Sociedade brasileira de Aquicultura e Biologia Aquática, Setembro, Recife 2010. C
- PALOMINO BEAN S., *Modelagem Matemática, Análise de Estabilidade, Bifurcações e Simulações Numéricas dos efeitos de Preferência, Defesa de Grupo e Refúgio em Dinâmica de Populações*. Escola de Verão, UFSC, 2008. C
- PALOMINO BEAN S., BARBARESCO C., VILCARROMERO A., *Sistemas Switching Generalizados: uma interface..* VIII Encontro Regional de Matemática Aplicada, UFU, Uberlândia, 2008. C
- PALOMINO BEAN S., VILCARROMERO A., BONATO O., FERNANDES J., *Co-existência de Espécies em Sistemas Presa-Predador com Switching, Tendências em Matemática Aplicada e Computacional*. TEMA, vol 7 (2), pp. 317-326, 2006. R
- VILCARROMERO A., PALOMINO BEAN S., *Stability Analysis and Numerical Simulation of a predator-prey model with group defense and predator switching*. Atas em CDROM do Congresso da Sociedade Latino Americana de Biologia Matematica, XIV CLAB, UNICAMP, Campinas, 2007. C
- PALOMINO BEAN S., COUTINHO D. F., BARBOSA K., *A Convex Approach for Controlled Lotka Volterra Multi-Species Model*. Abstract Book Of the II Conference On Computational and Mathematical Population Dynamics, CMPD2, pp. 121, Campinas, 2007. C

PALOMINO BEAN S., *Controle num modelo de multi-espécies Lotka Volterra*. Congresso Nacional de Matemática Aplicada e Computacional, Atas em CDROM do XXIX CNMAC, SP, 2006. C

VILCARROMERO A., PALOMINO BEAN S., BONATO O., FERNANDES J., *Comportamento switching em interações tróficas*. Congresso Nacional de Matemática Aplicada e Computacional, Atas em CDROM do XXIX CNMAC, SP, 2006. C

S. PALOMINO BEAN, PORTO L. M., *Co-existência on predator-prey multi-species with control* 4th Workshop in Mathematical Methods and Modeling of Biophysical Phenomena, Angra dos Reis, RJ, 2006 . C

PALOMINO BEAN S. , VILCARROMERO A., *Switching behaviour and Stability in Predator-Prey Systems*. Workshop in Mathematical Methods and Modeling of Biophysical Phenomena, Angra dos Reis, RJ, 2005. C

PALOMINO BEAN S., COUTINHO D.F., TROFINO A., CURY J. E. R. *Stability analysis and guaranteed domain of attraction for a class of hybrid systems: an LMI approach*. International Journal of Robust and Nonlinear Control, v. 13, n. 5, p. 465-481, 2003. R