

# Modelos Populacionais Aplicados à Aquicultura

Mariana U. Cildozi<sup>1</sup>,

Fundação Parque Tecnológico Itaipu - FPTI, 85.867-900, Foz do Iguaçu/PR.

Sonia Palomino<sup>2</sup>,

Depto. Matemática, UFSC, 88.040-900, Florianópolis/SC.

**Resumo.** Neste trabalho são apresentados dois modelos matemáticos aplicados à aquicultura. O primeiro de tipo unidimensional descreve 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, descreve a interação mutualística entre espécies na aquicultura. Ambos serão acompanhados de simulações para a descrição dos modelos no tempo.

**Palavras-chave:** *Modelagem matemática, Equações diferenciais ordinárias, Dinâmica populacional, Mutualismo.*

## 1. Introdução

A Biomatemática é uma área da Matemática Aplicada que, através da Modelagem Matemática e a Teoria de Equações Diferenciais, fornece uma boa descrição quantitativa e qualitativa de problemas vindos da aquicultura, agricultura, biologia, ecologia, medicina, etc.

Neste trabalho, não pretendemos aprofundar os conceitos da Modelagem Matemática nem os da Teoria de Equações Diferenciais Ordinárias, que por si só já possuem vários tratados encontrados na literatura especializada. O nosso intuito será abordar como essas ferramentas podem ser úteis para descrever quantitativamente alguns problemas referentes à aquicultura.

Desde que a pesca extrativa não consegue cobrir a crescente demanda de peixes e outras espécies aquáticas no Brasil, a aquicultura se torna uma importante ferramenta de produção de espécies aquáticas para suprir tal demanda

---

<sup>1</sup>mariana.uzeda@gmail.com

<sup>2</sup>sonia.palomino@ufsc.br

no mercado nacional. 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 aquíferas. 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.

A modelagem matemática na aquicultura apresenta modelos de vários tipos, desde simples com formulações que podem ser resolvidas analiticamente, até os mais complexos, cujas formulações só conseguem ser resolvidas numericamente através de iterações computacionais. Nesse sentido, o presente trabalho apresentará dois modelos voltados à aquicultura. 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 de peixes. Para ambos os casos, simulações no tempo serão realizadas para uma melhor compreensão dos fenômenos envolvidos.

A continuação, a Seção 2 introduz o modelo unidimensional de Bertalanffy, que se argumenta em parte no Princípio da Alometria, e cuja solução proporciona as equações que descrevem os crescimentos em peso e comprimento do peixe. A seção 3 apresenta os modelos bidimensionais de Roughgarden para interações mutualísticas, argumentando-se em características inerentes a cada caso de mutualismo. Finalmente, na Seção 4, as conclusões do trabalho são emitidas. Nelas se pondera a importância das análises de equilíbrio dos sistemas dinâmicos apresentados, assim como dos valores experimentais e de simulação.

## 2. Modelos Unidimensionais na Aquicultura

### 2.1 Princípio da Alometria

O Princípio da Alometria é muito utilizado na biomatemática e estabelece que, num indivíduo, *a razão entre os crescimentos específicos de seus órgãos é constante*. Sendo assim, sejam  $y(t)$  e  $x(t)$  os “tamanhos” dos órgãos ou partes distintas do corpo de um indivíduo, num dado instante  $t$ . Então, o modelo matemático que traduz o Princípio da Alometria é dado por,

---

\**Oreochromis Niloticus*.

$$\frac{\frac{dy}{dt}}{\frac{dx}{dt}} = \alpha \quad (2.1)$$

$$\frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = \alpha \frac{1}{x} \frac{dx}{dt}, \quad (2.2)$$

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

Além disso, como as variáveis  $x$  e  $y$  são dependentes de  $t$ , a partir da regra da cadeia podemos reescrever a equação (2.2) na forma de uma equação autônoma,

$$\frac{dy}{dx} = \alpha \frac{y}{x}. \quad (2.3)$$

Logo, integrando ambos os lados em 2.3 obtemos,

$$\int \frac{dy}{y} = \int \frac{dx}{x} \quad (2.4)$$

$$\ln y = \alpha \ln x + k. \quad (2.5)$$

$$y = ax^\alpha \quad (2.6)$$

desde que  $k = \ln a$ ,  $a > 0$ . A equação (2.6) fornece a relação alométrica entre as variáveis  $x$  e  $y$ , que será utilizada na seguinte subseção para o desenvolvimento do modelo de Bertalanffy, o qual estabelece uma relação entre o peso e a área do peixe.

## 2.2 Modelo Matemático de von Bertalanffy

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 (Scapim, 2008). 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 (Scapim, 2008).

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)* (Bassanezi, 2002). Assim, é expresso por

$$\frac{dp}{dt} = \alpha A - \beta p, \quad (2.7)$$

em que,  $\alpha$  é a taxa de anabolismo<sup>†</sup> 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),  $\beta$  é a taxa de catabolismo ou taxa de diminuição de massa por unidade de massa,  $A$  representa a superfície externa do peixe. Além disso, como o peso dos peixes é proporcional ao volume do seu corpo, e este é proporcional ao cubo do seu comprimento, então  $p = k_1 l^3$  ( $k_1$  constante). E, por outro lado, como a superfície é proporcional ao quadrado do comprimento,  $A = k_2 l^2$  ( $k_2$  constante), pelo Princípio da Alometria, temos que

$$A = kp^{\frac{2}{3}}. \quad (2.8)$$

Logo, substituindo (2.8) em (2.7), é possível obter

$$\frac{dp}{dt} = \alpha p^{\frac{2}{3}} - \beta p, \quad (2.9)$$

a Equação Diferencial de Bertalanffy.

### 2.2.1 Equação de Bertalanffy para o peso do peixe

A equação (2.9) é uma equação de Bernoulli com  $n = \frac{2}{3}$ , então será resolvida como tal (Sanches e Jafelice, 2004). Para isto, inicialmente realizaremos uma mudança de variável. Fazendo  $z = p^{n-1}$ , ou seja  $z = p^{\frac{1}{3}}$  em (2.9) e logo derivando  $z = p^{\frac{1}{3}}$  temos,

$$\frac{dz}{dt} = \frac{1}{3} p^{-\frac{2}{3}} \frac{dp}{dt} \quad (2.10)$$

logo, substituindo (2.9) em (2.10) obtemos

---

<sup>†</sup>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 (Bassanezi, 2002).

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

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

$$z(t) = \frac{\alpha}{\beta} + ce^{-\frac{\beta t}{3}} \quad (2.11)$$

$$z(t) = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right) \left(1 + \frac{\beta}{\alpha}ce^{-\frac{\beta t}{3}}\right) \quad (2.12)$$

onde  $c$  é constante de integração. Assim, (2.12) é a solução *geral* da equação diferencial (2.9). Para achar a solução *particular* de (2.9), 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,

$$p(0) = 0 = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right) \left(1 + \frac{\beta}{\alpha}c\right) \Leftrightarrow c = -\frac{\alpha}{\beta}. \quad (2.13)$$

Assim, substituindo (2.13) em (2.12), temos que

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

e, quando  $t \rightarrow \infty$ ,

$$p_{\infty} = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^3 = \lim_{t \rightarrow \infty} p(t), \quad (2.14)$$

é o peso limite ou peso máximo para o peixe. Dessa forma, fazendo  $k = \frac{\beta}{3}$  e substituindo (2.14) em (2.12) obtemos,

$$p(t) = p_{\infty}(1 - e^{-kt})^3 \quad (2.15)$$

a solução particular de (2.12) ou *equação de Bertalanffy para o peso do peixe*.

## 2.2.2 Análise de Estabilidade da Equação de Bertalanffy para o Peso do Peixe

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  $\frac{d^2p}{dt^2} = 0$  (Bassanezi, 2002). A primeira e segunda derivada da equação de Bertalanffy (2.15), são dadas respectivamente por

$$\frac{dp}{dt} = 3kp_{\infty}(1 - e^{-kt})^2 e^{-kt} \quad (2.16)$$

$$\frac{d^2p}{dt^2} = 3k^2 p_{\infty} e^{-kt} (1 - e^{-kt}) (3e^{-kt} - 1) \quad (2.17)$$

cujos pontos críticos de são,

$$\frac{dp}{dt} = 0 \Leftrightarrow t = 0 \quad (2.18)$$

$$\frac{d^2p}{dt^2} = 0 \Leftrightarrow t = 0 \wedge t = \frac{3 \ln 3}{\beta}. \quad (2.19)$$

Analisando os pontos críticos (2.18) e (2.19), e como  $t \in R_+$ , concluímos que  $\frac{dp}{dt} > 0$  se  $t > 0$ . Então,

$$t^* = \frac{3 \ln 3}{\beta} \quad (2.20)$$

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  $t = t^*$ . Dessa forma, o ponto de inflexão  $t^*$  é também um *ponto de estabilidade* no crescimento em peso do peixe<sup>‡</sup>. Finalmente, o valor do peso correspondente ao ponto de inflexão (2.20) é,

$$p(t^*) = p_{\infty}(1 - e^{-\ln 3})^3 = 0.296p_{\infty}. \quad (2.21)$$

Na prática, muitas vezes o controle de pesca é baseado na equação última equação. 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  $p(t^*) = 3$

<sup>‡</sup>Na análise de estabilidade um ponto crítico não necessariamente é um ponto de inflexão, e nem uma inflexão implica em estabilidade.

logo,  $p_\infty = \frac{3}{0.296} \sim 10$  kg. E que um peixe desta espécie, com menos de 3 kg, ainda não procriou (Bassanezi, 2002).

### 2.2.3 Equação de Bertalanffy para o comprimento do peixe

Como havíamos afirmado anteriormente, temos que  $A = k_2 l^2$  e  $p = k_1 l^3$ , com  $k_1$  e  $k_2$  constantes. Então, a derivada de  $p$  com respeito ao tempo é

$$\frac{dp}{dt} = \frac{d}{dt} (k_1 l^3) = 3k_1 l^2 \frac{dl}{dt}. \quad (2.22)$$

Logo, substituindo (2.22) em (2.7) obtemos,

$$3k_1 l^2 \frac{dl}{dt} = \alpha k_2 l^2 - \beta k_1 l^3 \quad (2.23)$$

$$\frac{dl}{dt} = \lambda - kl \quad (2.24)$$

com  $\lambda = \frac{\alpha k_2}{3k_1}$  e  $k = \frac{\beta}{3}$ . Cujas solução geral é dada por,

$$l(t) = \frac{\lambda}{k} (1 - e^{-kt}). \quad (2.25)$$

E quando  $t \rightarrow \infty$ , o comprimento limite ou comprimento máximo do peixe será,

$$l_\infty = \frac{\lambda}{k}. \quad (2.26)$$

Dessa forma, substituindo (2.26) em (2.25) obtemos,

$$l(t) = l_\infty (1 - e^{-kt}) \quad (2.27)$$

a equação de Bertalanffy para o comprimento do peixe.

## 2.3 Estimação dos parâmetros

### 2.3.1 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 (2.11) como segue,

$$\frac{\Delta z}{\Delta t} = \frac{\alpha}{3} - \frac{\beta}{3} z \quad (2.28)$$

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  $\alpha$  e  $\beta$  utilizaremos ajuste linear. Uma vez encontrados, acharemos os valores de

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

### 2.3.2 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 (Bassanezi, 2002). Com uma tabela de valores experimentais dos comprimentos, podemos achar os valores de  $l_\infty$  e  $k$ . Para isto, faremos um ajuste linear dos valores  $l(t)$  e  $l(t+1)$ , ou seja,

$$l(t+1) = ml(t) + n. \quad (2.29)$$

Uma vez obtidos os valores de  $m$  e  $n$ , das equações (2.27) e (2.29) temos que,

$$l_\infty - l_\infty e^{-kt} e^{-k} = ml_\infty - ml_\infty e^{-kt} + n. \quad (2.30)$$

cujos limites quando  $t \rightarrow \infty$  é dado por

$$l_\infty = \frac{n}{1-m}. \quad (2.31)$$

Portanto,

$$m = e^{-k} \Rightarrow k = -\ln m \quad (2.32)$$

$$n = l_\infty - ml_\infty \Rightarrow n = l_\infty(1 - e^{-k}) \quad (2.33)$$

## 2.4 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



$$p = k_1 l^3. \quad (2.34)$$

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

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^j 2[p_i - k_1 l_i^3](-l_i^3) &= 0 \\ \sum_{i=1}^j -p_i l_i^3 + k_1 \sum_{i=1}^j l_i^6 &= 0. \end{aligned}$$

Portanto,

$$k_1 = \frac{\sum_{i=1}^j p_i l_i^3}{\sum_{i=1}^j l_i^6}. \quad (2.35)$$

Uma vez encontrado o valor da constante  $k_1$ , substituindo-o em (2.34) obtemos a relação procurada.

## 2.5 Simulações

Nesta seção, simularemos os crescimentos em peso e comprimento da Tilápia do Nilo. Estes crescimentos estão representados pelas equações (2.15), (2.27) e (2.34). Para isto, utilizaremos dados experimentais coletados no Centro de Pesquisas Ictiológicas de Pentecoste localizado no Ceará (Bassanezi, 2002). Segue uma tabela dos mesmos,

Tabela 1: Tabela de valores experimentais

<b>Tempo <math>t</math> (mês)</b>	<b>Comprimento médio <math>l</math> (cm)</b>	<b>Peso <math>p</math> (g)</b>
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

### 2.5.1 Crescimento em comprimento da Tilápia do Nilo

Utilizando os últimos quatro valores da Tabela (1) - quando o peso do peixe esta se estabilizando, aplicamos o método de Ford-Walford (2.29) e, através de ajuste linear obtemos,

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

cujo gráfico é ilustrado na Figura 1. Logo, por (2.31) e (2.32) temos,

$$l_{\infty} = \frac{10,0025}{1 - 0,6775} = 31,0164, \quad (2.36)$$

$$k = -\ln 0,6775 = 0,3893. \quad (2.37)$$

Assim, substituindo esses parâmetros na equação (2.27) obtemos o crescimento em comprimento da Tilápia do Nilo,

$$l(t) = 31,0164(1 - e^{-0,3893t}), \quad (2.38)$$

cujo gráfico é apresentado na Figura 2.

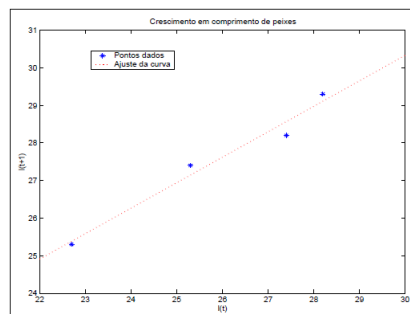


Figura 1: Ajuste Linear dos dados de comprimento do peixe

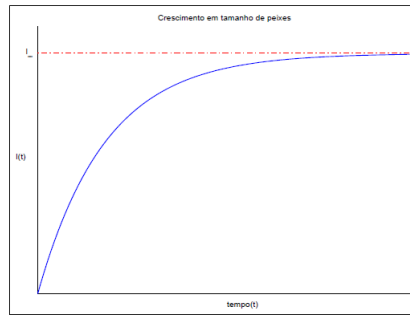


Figura 2: Crescimento em comprimento do peixe

### 2.5.2 Crescimento em peso da Tilápia do Nilo

Através da aproximação linear (2.28) para o peso do peixe, acharemos os parâmetros necessários para a equação de Bertalanffy de crescimento em peso (2.27).

Fazendo ajuste de curva de (2.28) na tabela de valores (1) temos,

$$3\Delta z = 10,3133 - 1,2797z \quad (2.39)$$

que proporciona o valor do parâmetro  $k$ ,

$$k = \frac{\beta}{3} = \frac{1,2797}{3} = 0,4266 \quad (2.40)$$

e o valor do peso máximo  $p_\infty$ ,

$$p_\infty = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^3 = \left(\frac{10,3133}{1,2797}\right)^3 = 523,4678. \quad (2.41)$$

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

$$t^* \cong \frac{\ln 3}{k} = 2,5753. \quad (2.42)$$

Logo, o gráfico do crescimento em peso do peixe será dado pela Figura 3.

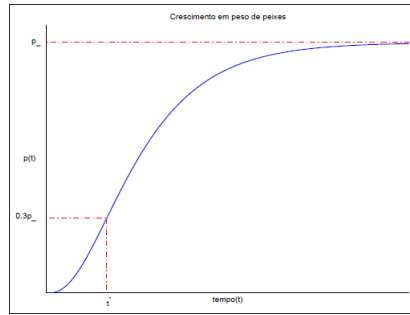


Figura 3: Crescimento em peso do peixe

### 2.5.3 Crescimento do peso em função do comprimento

Para a simulação do peso em função do comprimento partimos da equação (2.34), para achar o valor  $k_1$  fazemos um ajuste da equação (2.35) utilizando os valores da Tabela (1).

Logo,

$$k_1 = 0,0206.$$

O gráfico deste crescimento é dado pela Figura 4.

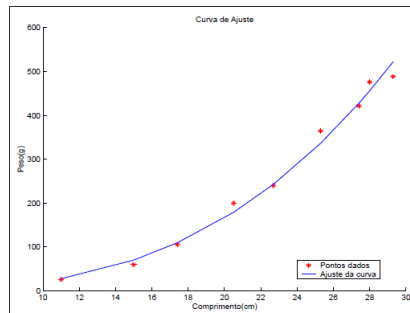


Figura 4: Ajuste de curva do peso em função ao comprimento

## 3 Modelos Bidimensionais na Aquicultura

### 3.1 Modelos Matemáticos para 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 (Roughgarden, 1998).

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 (Graves et al., 2006).

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<sup>§</sup> em Senegal é aquele entre a Tilápia Eurialina\* e nano-algas clorelas<sup>†</sup>.

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 (Gilles et al., 2008).

Uma característica importante nos modelos de interações mutualísticas é

---

<sup>§</sup>Sylvain Gilles, Gérard Lacroix e Xavier Lazzaro do IRD (Institute of Research for Development).

\**Sarotherodon melanotheron* heudelotti.

<sup>†</sup>*Chlorella* sp.

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 crescería paralelamente ao tamanho populacional, ou seja, seria proporcional a este. O crescimento linear da taxa seria denotado como segue,

$$r = aN. \quad (3.43)$$

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

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (3.44)$$

logo, substituindo (3.43) em (3.44) obtemos,

$$\frac{dN}{dt} = aN^2 \quad (3.45)$$

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 (Roughgardem, 1998).

### 3.2 Modelo matemático de Roughgardem para Mutualismo não-simbiótico

Os modelos de dinâmica populacional do mutualismo não-simbiótico freqüentemente 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  $\alpha_{ij}$  e de capacidade de suporte  $K_i$ , tem uma interpretação especial em relação à competição,

e não transportam a um mutualismo (Roughgarden, 1998). O modelo para Mutualismo não-simbiótico apresentado por Roughgarden é o seguinte:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (r_1 - b_1N_1 + \beta_{12}N_2)N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = (r_2 - b_2N_2 + \beta_{21}N_1)N_2 \end{cases} \quad (3.46)$$

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,  $\beta_i$  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  $+\beta_{ij}N_j$ .

### 3.2.1 Análise da Estabilidade

Neste modelo o equilíbrio de coexistência é dado por,

$$\frac{r_i}{b_i - \beta_{ij}}. \quad (3.47)$$

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

Assim, (3.47) será positivo se  $b_i > \beta_{ij}$ , ou seja, se o efeito interindividual de competição intra-específica exceder o efeito interindividual de mutualismo interespecífico.

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. Uma ilustração gráfica da coexistência entre duas espécies em Mutualismo não-simbiótico pode ser apreciada na Figura 5.

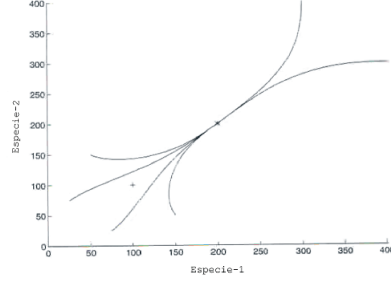


Figura 5: Mutualismo não-simbiótico: Um nó estável é marcado com asterisco.

### 3.3 Modelo Matemático de Roughgarden para Mutualismo simbiótico

No mutualismo simbiótico, o modelo matemático desenvolvido para esta interação precisa representar a união física entre ambos simbiontes<sup>§</sup>. 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 (Roughgarden, 1998).

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:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \left( B_1 - D_1 - b_1 N_1 + \frac{\beta_{12}}{D_2} N_2 \right) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = \left( B_2 - D_2 - b_2 N_2 + \frac{\beta_{21}}{D_1} N_1 \right) N_2 \end{cases} \quad (3.48)$$

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 nascimen-

<sup>§</sup>Simbionte é um organismo que vive em simbiose.



tos<sup>†</sup> (ou sub-componente de  $r_i$ ),  $D_i$  é a taxa intrínseca de mortes<sup>‡</sup> (ou sub-componente de  $r_i$ ),  $b_i$  é o efeito interindividual de competição intra-específica,  $\beta_{ij}$  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  $\beta_{ij}$  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.

### 3.3.1 Análise da Estabilidade

O equilíbrio de coexistência<sup>§</sup> no mutualismo simbiótico é dado por:

$$\frac{-D_i(D_i - B_i)}{b_i D_i - \beta_{ij}}, \quad (3.49)$$

e este será positivo quando duas condições forem cumpridas,

$$B_i > D_i, \quad (3.50)$$

$$b_i D_i > \beta_{ij}. \quad (3.51)$$

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  $\beta_{ij}$ .

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 (Roughgarden, 1998).

Então, na análise do Jacobiano<sup>¶</sup>, 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.

---

<sup>†</sup>Born

<sup>‡</sup>Death

<sup>§</sup>encontrado com ajuda do software Matlab ©.

<sup>¶</sup>feita com ajuda do software Matlab ©.

Neste modelo, para que o equilíbrio de coexistência seja um nó estável, as condições (3.50) e (3.51) 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.

### 3.4 Modelo matemático de Roughgarden 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 (1981) 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 (Goldbarg et al., 2008).

No modelo para mutualismo simbiótico descrito anteriormente (3.48), 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 conformado por três equações, sendo que cada uma delas representará a dinâmica populacional de cada integrante do fenômeno.

Então, o modelo será descrito da seguinte forma:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -aN_1N_2 + cN_3 + rN_1 \left(\frac{1-N_1}{K}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} = -aN_1N_2 + cN_3 + rN_2 \left(\frac{1-N_2}{K}\right) \\ \frac{dN_3}{dt} = aN_1N_2 - cN_3 + sN_3 \left(\frac{1-N_3}{L}\right) \end{cases} \quad (3.52)$$

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 intrínseco do simbiote,  $K$  é a capacidade de suporte das espécies 1 e 2,  $L$  é a capacidade de suporte do simbiote.

Na equação (3.52), 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 (3.52).

Segundo a teoria de Margulis (Rutz e Hirakawa, 2008), a condição *pré-simbiote* para que uma endossimbiose 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.

### 3.4.1 Análise da Estabilidade

Devido à dificuldade de analisar a estabilidade deste modelo de forma analítica, será apresentado um exemplo numérico desta interação. Assim, si-

mulando 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 Roughgarden (1998) para as variáveis da equação (3.52) 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 do sistema na Figura 6. As coordenadas destes pontos são

$$(97.0551, 0.0104, 100.0579) \text{ e } (0.0104, 97.0551, 100.0579)$$

respectivamente. Isto significa que ambos os equilíbrios<sup>||</sup> 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.

---

<sup>||</sup>Também chamados de pontos críticos.

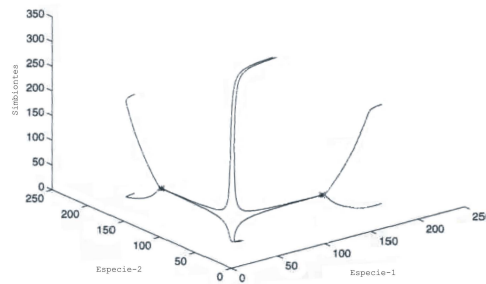


Figura 6: Formação da endossimbiose: Dois equilíbrios estáveis são marcados com asteriscos.

## 4 Conclusões

Os modelos matemáticos de fenômenos biológicos, e em particular os modelos de Bertalanffy e de Roughgardem, 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 que se produz o maior crescimento em peso.

Já nos modelos de Roughgardem, 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.

## Referências

- Bassanezi, R. C. (2002). *Ensino-aprendizagem com modelagem matemática*. Ed. Contexto, S.Paulo.
- Gilles, S., Lacroix, G., e Lazzaro, X. (2008). Mutualism between euryhaline tilapia *sarotherodon melanocheilus* and *chlorella* sp - implications for nano-algal production in warmwater phytoplankton-based recirculating systems. *Aquacultural Engineering*, 39.
- Goldbarg, M. C., Bagi, L. B., e Goldbarg, E. F. G. (2008). Algoritmo transgenético aplicado ao problema do caixeiro comprador capacitado simétrico. *Pesquisa Operacional*, 28:93 – 121.
- Graves, W. G., Peckham, B. B., e Pastor, J. (2006). A 2d differential equations model for mutualism. Technical report, University of Minnesota, Minnesota, USA.
- Margulis, L. (1981). *Symbiosis in Cell Evolution*. W. H. Freeman.
- McFadden, G. I. (2001). Primary and secondary endosymbiosis and the origin of plastids. *J. of Phycology*, 37(6):951–959.

Roughgarden, J. (1998). *Primer of Ecological Theory*. Prentice Hall.

Rutz, S. e Hirakawa, C. E. (2008). Um modelo matemático da evolução por endossimbiose. In Matemática, S., editor, *Tratamento Clínico da AIDS*. Cadernos do IME, vol. 20 edition.

Sanches, C. F. M. e Jafelice, R. S. M. (2004). Modelagem Matemática para o crescimento de peixes. *FAMAT em Revista*, 03:13–26.

Scapim, J. (2008). Modelo de von bertalanffy generalizado aplicado à curvas de crescimento animal. *Biomatemática*, 18:1–14.

Witzany, G. (2006). Serial endosymbiotic theory (set): The biosemiotic update. *Acta Biotheoretica*, 54:103–117.

