

Introdução à Dinâmica de Populações

Carlos Frederico Borges Palmeira (PUC – Rio)

Paulo José Abreu Leitão de Almeida (UFRJ)

MC 4 Sala CAA – 107 Segunda a Quinta 15:00 – 17:00 (16:30)

Introdução

O estudo das populações é uma das abordagens fundamentais da Ecologia, não somente pela importância de se compreender as variações de abundância dos organismos, mas também para o entendimento dos fenômenos ecológicos de escalas maiores, como comunidades e ecossistemas. Interações entre populações, diversidade de espécies, e funcionamento de ecossistemas são processos em escalas diferentes, mas cada vez mais interligados .

Conceitos ecológicos importantes.

De forma simples podemos dizer que a ecologia estuda fenômenos que se referem a relação entre os seres vivos, e também a relação dos seres vivos com o seu entorno.

Dessa forma a ecologia possui abordagens que possibilitam o estudo em escalas diferentes, já que os fenômenos ecológicos podem ter seu foco na compreensão de apenas uma espécie indo até escalas onde se busca a compreensão de como várias espécies co-existem.

Assim, para fins didáticos vamos introduzir alguns conceitos importantes para entender as principais abordagens da ecologia como ciência:

- Espécie - é um conceito fundamental da Biologia que designa a unidade básica do sistema na classificação científica dos seres vivos. Espécies são grupos de populações naturais que estão ou têm o potencial de estar se inter cruzando, e que estão reprodutivamente isolados de outros grupos.

- Populações

Grupo de indivíduos de uma mesma espécie que vive em uma determinada área (ou *habitat*).

- Comunidade

Grupo de populações que vive em uma determinada área, podendo ser composto por populações de espécies diferentes, como, por exemplo, a comunidade de um rio que será composta por algumas espécies de peixes, de anfíbios, de plâncton, etc, mas todos submetidos ao mesmo regime das condições ambientais (essas não são o foco do estudo, e sim a relação entre as populações presentes). Dentro do estudo de comunidades, há três conceitos ecológicos importantes: o conceito de riqueza, o de diversidade e o de equidade.

Riqueza- número total de espécies de uma determinada área

Diversidade – A diversidade é uma função do número de espécies e da equitabilidade.

Ex:

amostra A	amostra B								
<table><tr><td>25</td><td>25</td></tr><tr><td>25</td><td>25</td></tr></table>	25	25	25	25	<table><tr><td>96</td><td>1</td></tr><tr><td>1</td><td>2</td></tr></table>	96	1	1	2
25	25								
25	25								
96	1								
1	2								
(#)									

Tanto a amostra A quanto a amostra B possuem a mesma riqueza de espécies ($S=4$). No entanto, a amostra A possui alta equitabilidade e baixa dominância, enquanto a amostra B, alta dominância e baixa equitabilidade. Assim, pode-se concluir que a comunidade A possui maior diversidade. O índice mais usado para medir a diversidade de uma comunidade é o índice de Shannon – Wiener.

Extraído de “Análise de Dados Ecológicos”, de Gomes, A. e Ferreira, S. Niterói. 2004.

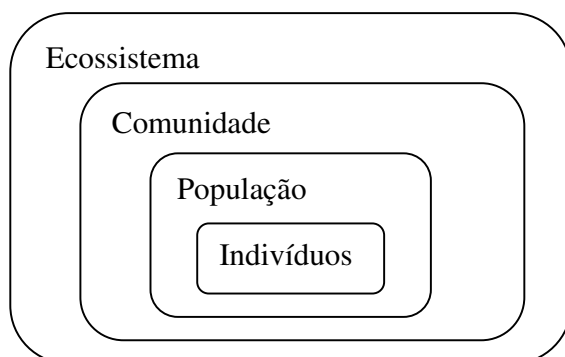
Equidade

Expressa a maneira pela qual o número de indivíduos está distribuído entre as diferentes espécies, isto é, indica se as diferentes espécies possuem abundância (número de indivíduos) semelhantes ou divergentes. A equitabilidade é mais comumente expressada pelo *Índice de Pielou*

- Ecossistema

Um ecossistema é composto pela comunidade e seu ambiente físico, dessa forma além de levar em consideração as relações entre as populações da comunidade também se observa a dinâmica da comunidade com o ambiente físico. No exemplo do rio, incluiríamos no estudo de um ecossistema, a dinâmica das águas e como isso influenciaria a comunidade: um rio (em contrapartida a uma barragem) possui caráter lótico, dessa forma os parâmetros da sua comunidade (como por exemplo a riqueza) podem ser diferentes.

De forma didática podemos pensar que esses conceitos ecológicos formam sub-conjuntos:



- Metapopulação

Com o crescente fenômeno da fragmentação, o conceito de metapopulação vem sendo cada vez mais usado. Uma metapopulação se caracteriza por um grupo da mesma espécie que formam populações relativamente isoladas entre si, mas que mantém um fluxo de troca gênica, ou seja, indivíduos das diferentes populações freqüentemente transitam entre elas.

- Cadeia alimentar

A energia passa através do ecossistema pela seqüência de relações tróficas chamada de cadeia alimentar. A cadeia alimentar possui muitos elos chamados de níveis tróficos (ex: herbívoros e carnívoros). É importante também o conceito de pirâmide de energia nos ecossistemas, com menos energia alcançando cada nível trófico superior, em função do trabalho realizado em cada nível e pela ineficiência das transformações biológicas de energia. Pode –se dizer que a energia entra como luz e sai como calor. Dessa forma a ecologia também pode ser chamada de “Economia da Natureza”, por tratar, por exemplo, de recursos limitados. Nessa idéia de “economia” poderíamos pensar a energia como uma moeda do ecossistema, e assim alguns ecossistemas são mais ricos que outros.

Relações intra-específicas

As interações que ocorrem dentro de uma mesma espécie são chamadas de intraespecíficas, em particular a dependência da densidade é um dos mais importantes fenômenos que ocorre em uma população. O conceito de dependência da densidade é aplicado a populações onde o crescimento é limitado, e sua taxa de crescimento diminui conforme a população se aproxima de um patamar, que pode ser chamado de capacidade de suporte.

Relações inter-específicas

Todas as formas de vida são tanto consumidoras quanto vítimas de consumidores. A predação, a herbivoria, o parasitismo e outros tipos de consumo são as interações mais fundamentais da Natureza. As relações predador-presa, herbívoro-planta e parasita-hospedeiro são todas exemplos de interações consumidor-recurso, que organizam as comunidades biológicas numa série de cadeias de consumidores.

		Efeitos da espécie 1 sobre a espécie 2		
Efeitos da espécie 2 sobre a espécie 1	A	A	N	D
	N	+ +	+ 0	+ -
	D	0 +	0 0	0 -
		- +	- 0	- -

A interação entre espécies, embora possa ocorrer de várias formas (luta entre animais, sombra em plantas, etc.), possui três efeitos básicos: aumento (A [+]), decrescimento (D [-]) ou neutralidade (N [0]) na sobrevivência, crescimento ou fecundidade da espécie. Estes efeitos estão mostrados simbolicamente na tabela acima.

- (+ -) predação, herbivoria, parasitismo
- (+ 0) comensalismo: as condições de sobrevivência são fornecidas por outra espécie sem detrimento dela própria. (saprofitismo entre fungos e certas plantas)
- (- 0) amensalismo: inverso do comensalismo: ex.: alelopatia
- (+ +) mutualismo
- (- -) competição: dependendo do grau, uma espécie pode ser muito mais prejudicada que a outra, tornando-se então amensalismo.

Tabela 1(*)

É comum nas interações consumidor-recurso, que os consumidores se beneficiem e o com isso sua abundância populacional aumente, enquanto as populações de recurso são diminuídas. Dessa forma, apesar da energia e os nutrientes se moverem para cima na cadeia de consumidores, as populações são controladas tanto de baixo pelos recursos, quanto de cima pelos consumidores.

As figuras e as equações assinaladas com “*” foram extraídas do material do curso “Modelagem em Ecologia de populações”, ministradas pelo professor Michel Iskin em 2008.1. A maior parte desse material, e adicionalmente outras aplicações da matemática à Ecologia, podem ser encontradas no livro do professor Michel Iskin citado na bibliografia dessa apostila ([I]).

A modelagem matemática na Ecologia

A dinâmica populacional possui hoje princípios básicos estabelecidos, mas ainda assim tem importantes questões a serem respondidas, muitas delas através da modelagem matemática. Modelos matemáticos em outras ciências são usados corriqueiramente, como na Economia ou na Física, quando comparadas à Ecologia. Particularmente na academia Brasileira a modelagem matemática tem muito a oferecer na compreensão dos fenômenos ecológicos, e na formulação de novas teorias, mas é ainda relativamente pouco utilizada pelos pesquisadores no Brasil

A modelagem chama a atenção para fenômenos que muitas vezes são contra-intuitivos. Alguns fenômenos importantes da Ecologia que podem ser observados a partir da construção de modelos são o Paradoxo do Enriquecimento, e os controles do tipo Bottom Up e Top-down.

Modelos básicos

Como varia uma população ?

$$\Delta N = B + I - (D + E)$$

$$N(t+1) = N(t) + B + I - D - E$$

Onde B=nascimentos (do inglês *Birth*); I=imigração; D=morte (do inglês *death*); e E=emigração.

Se tivermos uma população que se reproduz continuamente podemos modelar a população pela equação diferencial:

$$\frac{dN}{dt} = B - D + I - E$$

Na modelagem com equações diferenciais ordinárias não é considerado explicitamente variações da população no espaço dessa forma, sendo essa uma premissa, passamos a considerar um modelo de população fechado como sendo:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= B - D \\ &= bN(t) - dN(t) \\ &= (b - d)N(t) \\ &= rN(t)\end{aligned}$$

Onde r é a taxa de crescimento, que resulta da taxa de natalidade menos a taxa de mortalidade ($b-d$). Resolvendo:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \\ \int \frac{1}{N} dN &= \int r dt\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\ln N &= rt + c_1 \\ N &= Ce^{rt}\end{aligned}$$

Fazendo $N(0) = N_0$ com $r > 0$

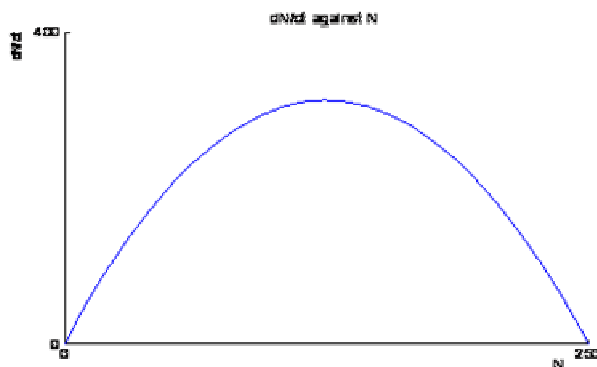
$$\begin{aligned}N &= N_0 e^{rt} \\ \lim_{t \rightarrow \infty} N &= \infty\end{aligned}$$

Considerando interações intra-específicas.

Em 1838 foi introduzido por Pierre Verhulst um modelo em que o crescimento seria limitado pela capacidade do ambiente. Esse modelo foi resgatado por Pearl em 1919, quando tentou enunciá-lo como uma “lei da natureza”. Entre 1930-1932 o biólogo Gause realizou experimentos controlados em laboratório com populações de protozoários e bactérias (esse ultimo grupo seria o recurso que o protozoário teria para se alimentar, e como os outros recursos (como espaço, por exemplo,) eram abundantes, o fator limitante do

ambiente seria o alimento dos protozoários). Os experimentos corroboraram o modelo introduzido por Verhulst: até certo ponto a população crescia exponencialmente, quando então havia um ponto de inflexão e seu crescimento desacelerava chegando até um patamar, que é chamado que capacidade de suporte (designado por K). Devido ao trabalho de Gause esse crescimento sigmoidal, ou logístico, aplicado as populações como ficou conhecido como “lei de Gause”. Entretanto, conforme Hardin chamou atenção anos depois, esse fenômeno populacional (a limitação e estabilização do crescimento) não pode ser considerado uma “lei”, já que flutuações de outros tipos foram observadas como as mais frequentes.

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$



Vamos encontrar N em função de t, para isso integramos a equação logística:

$$\frac{1}{N(1 - \frac{N}{K})} dN = r dt$$

$$\int \frac{1}{N(1 - \frac{N}{K})} dN = \int r dt = rt + c$$

$$\frac{1}{N(1-\frac{N}{K})} = \frac{1}{N} + \frac{\frac{1}{K}}{(1-\frac{N}{K})}$$

$$\begin{aligned}\int \frac{1}{N(1-\frac{N}{K})} dN &= \int \frac{1}{N} + \int \frac{\frac{1}{K}}{(1-\frac{N}{K})} \\ &= \ln|N| - \ln\left|1-\frac{N}{K}\right| \\ &= \ln\left|\frac{N}{1-\frac{N}{K}}\right|\end{aligned}$$

$$\ln\left|\frac{N}{1-\frac{N}{K}}\right| = rt + c$$

$$\frac{N}{1-\frac{N}{K}} = C e^{rt}$$

$$C = \frac{N_0}{1-\frac{N_0}{K}}, \quad N(0) = N_0$$

$$\frac{N}{1-\frac{N}{K}} = \frac{N_0}{1-\frac{N_0}{K}} e^{rt}$$

$$N(1-\frac{N_0}{K}) = N_0 e^{rt} - N_0 \frac{N}{K} e^{rt}$$

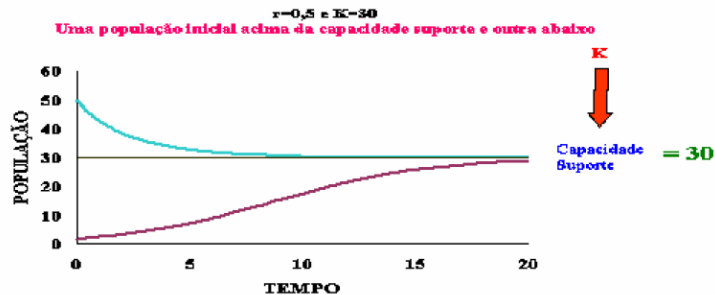
$$N(1-\frac{N_0}{K} + \frac{N_0}{K} e^{rt}) = N_0 e^{rt}$$

$$\therefore N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{K - N_0 + N_0 e^{rt}}$$

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0) e^{-rt}}$$

Considerando t tendendo ao infinito teremos:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K = \frac{r}{k}$$



(*)

Outro fenômeno populacional comum a algumas espécies é o chamado efeito Allee. As espécies que apresentam essa característica possuem uma abundância populacional chamada de crítica, porque abaixo desse valor elas vão para extinção. Esse fenômeno pode caracterizar espécies onde a densidade é importante para a reprodução por exemplo. A equação que modela o efeito Allee com a população dependente da densidade

$$\text{é: } \frac{dN}{Ndt} = r \left(\frac{N}{K} - \frac{N_c}{K} \right) \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$

Analisando interações entre populações

Vamos analisar os fatores que influenciam a predação antes de apresentarmos a dinâmica predador-presa.

Os predadores respondem de duas maneiras à medida em que a população de presas aumenta: o aumentando sua taxa de consumo de presas (resposta funcional do predador), e ganhando mais energia, devido ao maior consumo de presas, a sua abundância aumenta (resposta numérica dos predadores).

Para entendermos melhor a resposta funcional do predador vamos supor que um predador tenha uma capacidade perceptual dado por uma área de círculo de raio r , e se mova a uma velocidade constante s durante um tempo de procura T_s (figura 1).

A área percorrida pelo predador neste intervalo de tempo será:

$$\text{área percorrida} = \underbrace{s}_{\text{velocidade do predador}} \times \underbrace{2r}_{\text{diâmetro do círculo}} \times \underbrace{T_s}_{\text{tempo de procura}} \quad (*)$$

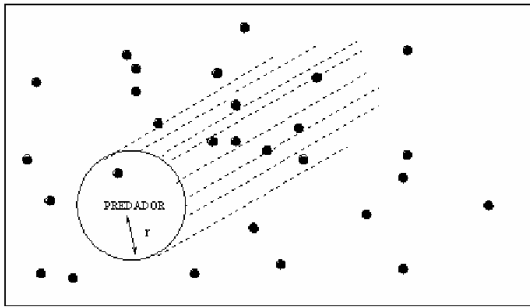


Figura 1(*)

Partimos do pressuposto que nem todas as presas são detectadas nesse movimento, então apenas uma fração é capturada dependendo da capacidade perceptual do predador (k , que varia entre 0 e 1). Dessa forma o número de presas detectadas será:

$$\underbrace{V_a}_{\text{número de presas detectadas}} = \underbrace{k}_{\text{detectabilidade}} \times \underbrace{2rT_s s}_{\text{área varrida}} \times \underbrace{V}_{\text{presa por unidade de área}} \quad (*)$$

onde V_a é o número de presas detectadas e V é a densidade de presas. Tomando $k2rs=a$, temos que

$$(1) \quad V_a = aT_s V \quad (*)$$

Mas somente um fração f de presas é capturadas, assim

$$\underbrace{V_c}_{\text{número de presas capturadas}} = fV_a = f a T_s V \quad (*)$$

Agora vamos encontrar o tempo que o predador gasta para procurar a presa (T_s). Para isso tome T_t como o tempo disponível total para atividades de alimentação em uma unidade de tempo. Sendo T_c for o tempo médio de caça por presa e T_m o tempo de manipulação médio por presa capturada, logo:

$$\underbrace{T_s}_{\text{tempo de procura}} = \underbrace{T_t}_{\text{tempo total de alimentação}} - \underbrace{T_c V_a}_{\text{tempo de perseguição após a detecção da presa}} - \underbrace{T_m f V_a}_{\text{tempo de manipulação}} \quad (*)$$

Colocando em evidência o número de presas:

$$T_s = T_t - V_a(T_c + f T_m) \quad (*)$$

e tomando T_h como o tempo total de manipulação por presa capturada

$$T_h = T_c + f T_m \quad (*)$$

Temos que

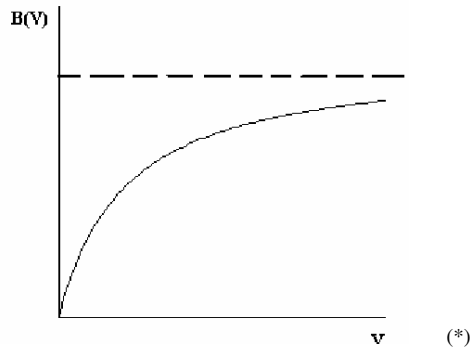
$$T_s = T_t - V_a T_h, \quad (2) \quad (*)$$

igualando as expressões (1) e (2) a partir de T_s , temos:

$$V_a = \frac{a V T_t}{1 + a T_h V}. \quad (*)$$

Acabamos de montar a resposta funcional do predador (essa é conhecida como resposta funcional do tipo 2). Iremos aplicar essa função no modelo predador presa que

veremos mais a frente. A resposta funcional em função do número de presas possui uma saturação, conforme vemos abaixo:

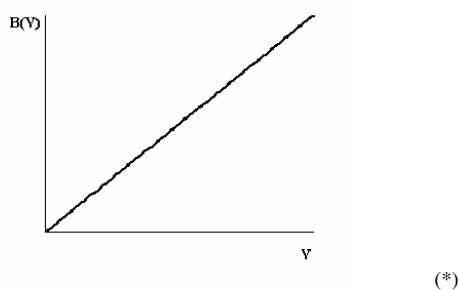


Outros tipos de resposta funcional.

A resposta funcional pode ser considerada conforme a espécie em questão, ou ainda se quisermos simplificar a modelagem por outras razões.

Se quisermos supor que o tempo de manipulação é igual a zero, teremos que:

$$B(V) = \frac{1}{\frac{1}{aV}} = aV. \quad (*)$$

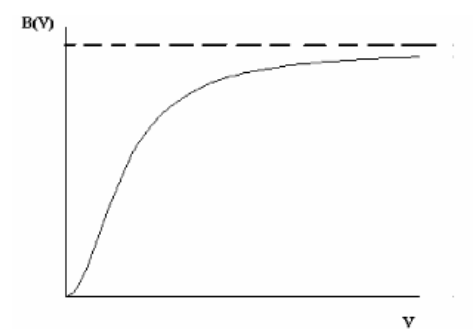


Ou seja a resposta funcional cresce linearmente com o aumento das presas. Essa função é conhecida como resposta funcional do tipo 1.

Agora vamos considerar que a taxa de encontro, a , não seja constante e sim crescente com a abundância de presas. Isso pode ser suposto, por exemplo, no caso em que

predadores precisem de um constante reforço de imagem da presa, ou seja, com uma maior densidade eles capturam mais, com sua capacidade perceptual aumentada. Com essa idéia fazemos $a(V) = aV$, assim

$$B(V) = \frac{V_a(V)}{T_t} = \frac{aVV}{1 + aVT_hV} = \frac{aV^2}{1 + aT_hV^2} \quad (*)$$



(*)

Finalmente o modelo predador presa:

Denominando as presas por x , e y os predadores um modelo predador-presa pode ser escrito da seguinte forma :

$$\frac{dx}{dt} = \text{taxa de crescimento das presas} - \text{resposta funcional do predador} \times \text{predadores}$$

$$\frac{dy}{dt} = \text{resposta numérica dos predadores} - \text{mortalidade}$$

(*)

Inclusão da resposta funcional

Vamos incluir a resposta funcional $f(x)$ na equação das presas:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - f(x) y$$

$$\frac{dy}{dt} = c f(x) y - qy \quad (*)$$

A isóclina das presas será:

$$rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - bf(x)y = 0, \quad (*)$$

$$y = \frac{rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)}{f(x)}. \quad (*)$$

Utilizando a resposta funcional tipo II, obtemos,

$$y = \frac{rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) (1 + dx)}{a} \quad (*)$$

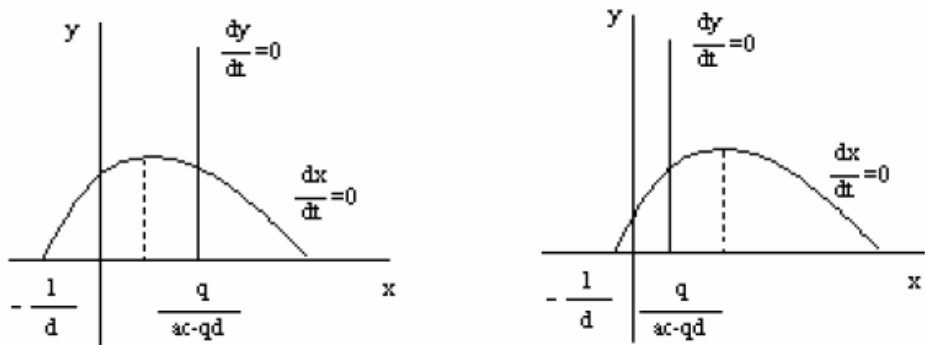
E a isóclina dos predadores

$$0 = \frac{caxy}{1 + dx} - qy, \quad (*)$$

as soluções são, $y = 0$ (eixo x) ou $x = q/(ac - qd)$ (uma isóclina vertical).

A isóclina das presas é uma parábola cujo máximo se encontra em

$$x_{\max} = \frac{K - \frac{1}{d}}{2} \quad (*)$$



(*)

A isoclina das presas intercepta o eixo x em $-1/d$ e K

Competição

A competição é qualquer uso ou defesa de um recurso que reduz a disponibilidade desse para outros grupo. A competição é umas das formas mais importantes nas quais as atividades dos indivíduos afetam o bem estar dos outros, seja pertencente a uma mesma espécie, uma interação chamada de competição intra-específica, ou entre espécies diferentes, ou inter-específicas.

Um recurso é qualquer substância, ou fator, que é consumido por um organismo e que sustenta taxas de crescimento populacionais crescentes a medida que sua disponibilidade no ambiente aumenta. Um recurso pode ser não apenas o que é consumido como alimento, mas também outros fatores como o espaço, como, por exemplo, no caso animais sesséis (animais que não se movem, assim os lugares disponíveis para eles se fixarem são um recurso). Tocas e esconderijos também serão recursos para presas em que a sobrevivência depende de se esconderem de predadores: à medida em que as tocas vão sendo ocupadas, parte da população vai tendo que se abrigar em lugares menos favoráveis, sofrendo assim uma mortalidade mais alta.

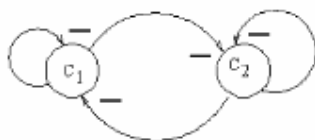
No entanto temos que ter atenção, pois nem todos os fatores são recursos: a temperatura, por exemplo, não é um recurso. Temperaturas mais altas podem elevar a taxa de reprodução, mas os indivíduos não consomem a temperatura, isto é, um indivíduo não muda a temperatura em detrimento do outro.

A partir do conceito da Lei do mínimo de Leibig foram feitos experimentos de competição, um dos primeiro foi feito pelo biólogo Gause com duas espécies de protozoários competindo por um recurso limitante como alimento. Os resultados acumulados levaram ao princípio da exclusão competitiva, que estabelece que duas espécies não podem coexistir indefinidamente sobre um mesmo recurso limitante.

Podemos começar a modelar a competição considerando duas diferentes dinâmicas competidor/recurso: a competição por interferência (implícita), onde a presença dos recursos não é expressa em uma equação separada, e a competição por exploração (explícita), quando temos a dinâmica resultante de três equações, ou seja, modelando dois competidores e um recurso.

Competição por interferência.

Nesse tipo de competição consideramos que as espécies lutam por um recurso comum. Pode ser representada da seguinte forma:



(*)

As duas espécies possuem a competição intraespecífica também (crescimento logístico) representado pela seta que volta para o mesmo círculo.

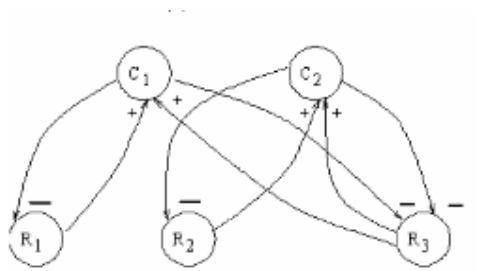
A competição por interferência pode ser encontrado entre espécies que lutam para obter o recurso, dessa forma existe uma “equivalência” no uso dos recursos entre as duas espécies. Vamos enunciar as equações para melhor compreensão:

$$\underbrace{\frac{dN_1}{dt}}_{\text{Taxa de variação instantânea da população } N_1} = r_1 N_1 \left(\underbrace{1 - \frac{N_1}{K_1}}_{\text{Competição intraespecífica}} - \underbrace{\alpha_{12} \frac{N_2}{K_1}}_{\substack{\text{Converte o número de indivíduos da espécie 2 em indivíduos da espécie 1} \\ \text{Competição interespecífica}}} \right) \quad (*)$$

$$\underbrace{\frac{dN_2}{dt}}_{\text{Taxa de variação instantânea da população } N_2} = r_2 N_2 \left(\underbrace{1 - \frac{N_2}{K_2}}_{\text{Competição intraespecífica}} - \underbrace{\alpha_{21} \frac{N_1}{K_2}}_{\substack{\text{Converte o número de indivíduos da espécie 1 em indivíduos da espécie 2} \\ \text{Competição interespecífica}}} \right) \quad (*)$$

Competição por exploração

Esse tipo de competição ocorre quando duas espécies depletam diretamente o recurso uma da outra, mas sem necessariamente haver um encontro entre as duas, como por exemplo, uma espécie de hábitos noturnos e a outra de hábitos diurnos. O modelo pode ser representado pelo seguinte esquema:



(*)

Nesse caso as espécies C1, C2, não são especialistas e usam mais de um recurso. Mas apenas o recurso 3 (R3) é comum as duas.

A dinâmica da competição por um recurso será dado pelo modelo:

$$\underbrace{\frac{dR}{dt}}_{\substack{\text{Taxa de} \\ \text{variação} \\ \text{instantânea de} \\ \text{recurso} \\ R}} = \underbrace{\frac{I}{K}}_{\substack{\text{Taxa} \\ \text{de} \\ \text{entrada} \\ \text{constante} \\ \text{de} \\ \text{recurso}}} - \underbrace{\frac{I}{K}R}_{\substack{\text{taxa de} \\ \text{perda} \\ \text{de} \\ \text{recurso}}} - \underbrace{\frac{u_1 R B_1}{B_1}}_{\substack{\text{taxa de} \\ \text{consumo de} \\ \text{recurso} \\ \text{por} \\ B_1}} - \underbrace{\frac{u_2 R B_2}{B_2}}_{\substack{\text{taxa de} \\ \text{consumo de} \\ \text{recurso} \\ \text{por} \\ B_2}}$$

(*)

$$\underbrace{\frac{dB_1}{dt}}_{\substack{\text{Taxa de} \\ \text{variação} \\ \text{instantânea} \\ \text{da densidade} \\ \text{do consumidor} \\ B_1}} = B_1 \left(\underbrace{\frac{w_1 u_1 R}{B_1}}_{\substack{\text{Resposta} \\ \text{numérica} \\ \text{do consumidor } B_1}} - \underbrace{\frac{d_1}{B_1}}_{\substack{\text{taxa de} \\ \text{mortalidade} \\ \text{per capita} \\ \text{do consumidor } B_1}} \right)$$

(*)

$$\underbrace{\frac{dB_2}{dt}}_{\substack{\text{Taxa de} \\ \text{variação} \\ \text{instantânea} \\ \text{da densidade} \\ \text{do consumidor} \\ B_2}} = B_2 \left(\underbrace{\frac{w_2 u_2 R}{B_2}}_{\substack{\text{Resposta} \\ \text{numérica} \\ \text{do consumidor } B_2}} - \underbrace{\frac{d_2}{B_2}}_{\substack{\text{taxa de} \\ \text{mortalidade} \\ \text{per capita} \\ \text{do consumidor } B_2}} \right)$$

(*)

Nesse caso a habilidade de competição é a taxa de consumo do recurso, que será dada pela taxa de ataque u . O resultado dessa dinâmica será a exclusão competitiva de uma das espécies.

Modelagem de rede trófica

Uma rede trófica se caracteriza pela sequência de relações tróficas pela qual a energia passa e pode ser modelada por equações diferenciais segundo o modelo abaixo.

$$\begin{aligned}\frac{dR}{dt} &= rR \left(1 - \frac{R}{K} \right) - aRC \\ \frac{dC}{dt} &= aRC - d_c C - bCP \\ \frac{dP}{dt} &= bCP - d_p P\end{aligned}$$

Nesse exemplo, assume-se uma cadeia simples tri trófica onde a população do recurso (R) cresce logisticamente quando não há a presença de consumidores atingindo a capacidade suporte (K). Já os consumidores crescem em função de um consumo sobre seus recursos e decrescem através de sua taxa de mortalidade independente da densidade.

Quando trabalhamos com redes tróficas podemos modelar varias populações interagindo, seja competindo ou em relações de predação. Mas nem sempre é possível conseguir uma solução analítica para analisarmos a dinâmica resultante do modelo, nesse caso recorremos aos métodos numéricos, implementando algoritmos, que partem da idéia do método de Euler para encontrar uma solução aproximada.

Modelo de predação de Lotka-Volterra

Durante a 1ª guerra mundial (1914-1918) a atividade pesqueira no Mediterrâneo diminuiu bastante. Ao se retomar a pesca em 1918, verificou-se que a proporção de seláqueos nas redes dos portos italianos havia aumentado em relação aos dados de antes da guerra. D'Ancona, biólogo que estuda o assunto trouxe o problema para Volterra, que elaborou o modelo abaixo, conhecido como modelo de Volterra-Lotka, por ter sido estudado independentemente, um ano antes, nos Estados Unidos por Lotka.

O modelo considera dois tipos de peixes: os que comem não se alimentam de outros peixes (as presas) e os que se alimentam de outros peixes (os predadores). As equações propostas são:

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha - \beta y)$$

$$\frac{dy}{dt} = -y(\gamma - \delta x)$$

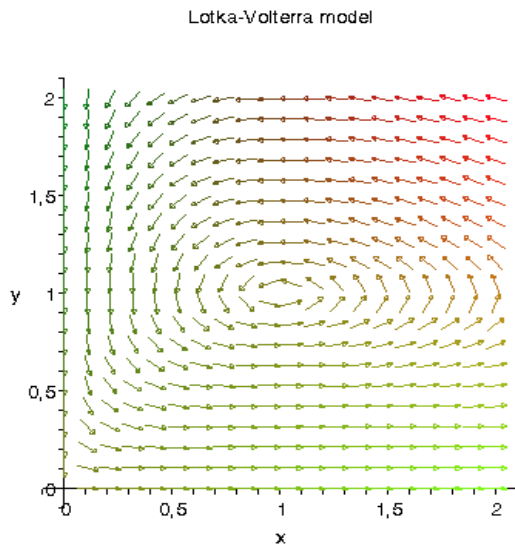
onde x é a presa e y é o predador. Todas as constantes α β γ δ são positivas. A ideia é que sem predador, a quantidade de presas cresce exponencialmente, sem presas a quantidade de predadores decresce, e os encontros (representados pelos termos xy) fazem aumentar a população de predadores e diminuir a de presas.

É fácil fazer uma análise qualitativa no plano xy , onde as curvas $(x(t), y(t))$ representam a evolução das duas populações no tempo.

Consideramos apenas o 1º quadrante, pois x e y são positivos, e podemos desenhar o campo de vetores definido por $\left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt}\right)$. vemos que a componente horizontal muda de

sinal na reta $y = \frac{\alpha}{\beta}$ e a componente vertical troca de sinal na reta $x = \frac{\gamma}{\delta}$. Temos um ponto

singular (ponto de equilíbrio) em $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$. A figura fica:



Não é claro se as trajetórias são fechadas ou se são espirais (abrindo ou fechando).

Podemos examinar a parte linear do campo no ponto de equilíbrio, e sabemos que se não há autovalores imaginários puros, então, perto do ponto de equilíbrio, o comportamento das trajetórias é o mesmo que o comportamento da parte linear (este teorema se encontra em qualquer livro de teoria qualitativa de equações diferenciais). No nosso caso, temos a

função $F(x,y) = (x(\alpha - \beta y), -y(\gamma - \delta x))$, cuja derivada é $\begin{pmatrix} \alpha - \beta y & -\beta x \\ \delta y & -\gamma + \delta x \end{pmatrix}$ e no ponto de

equilíbrio, temos $\begin{pmatrix} 0 & -\beta\gamma/\delta \\ \delta\alpha/\beta & 0 \end{pmatrix}$, cujos autovalores são $i\alpha\gamma$ e $-i\alpha\gamma$. E nada se pode

dizer sobre o comportamento das trajetórias do campo a partir do exame da sua parte linear.

Neste caso é fácil obter as equações das trajetórias na forma $f(x,y)=K$. Basta dividir uma equação pela outra, obtendo uma equação diferencial de variáveis separáveis:

$\frac{dy}{dx} = \frac{-y(\gamma - \delta x)}{x(\alpha - \beta y)}$ cuja solução é $x^\gamma y^\alpha e^{-(\delta x + \beta y)} = K$. Temos curvas de nível, logo não podem

ser espirais, e sim curvas fechadas, o que indica que as populações oscilam. Na verdade o valor médio das populações é exatamente o valor do equilíbrio, isto é, se chamamos de T o período de uma trajetória arbitrária $(x(t), y(t))$ e calculamos $\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt$ obtemos γ/δ . Da

mesma forma, $\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \alpha/\beta$.

A conta é simples: $\int_0^T \frac{1}{y(t)} \frac{dy}{dt} = \ln(y(T)) - \ln(y(0)) = 0$ já que a função é periódica de período

T . Usando a equação diferencial, temos:

$$\frac{1}{y(t)} \frac{dy}{dt} = \delta x - \gamma, \text{ logo } \frac{1}{T} \int_0^T \frac{1}{y(t)} \frac{dy}{dt} = 0 = \frac{1}{T} \int_0^T (\delta x - \gamma) dt, \text{ logo}$$

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \gamma/\delta. \text{ Analogamente se faz o cálculo para a média de } y(t).$$

Suponhamos agora que introduzimos a pesca, representada por um termo extra $-ex$ na 1ª equação e um termo extra $-\zeta y$ na segunda. O que ocorre é que temos um novo $\alpha = \alpha - \epsilon$ e um novo $\gamma = \gamma + \zeta$. Ou seja o equilíbrio se desloca para um ponto com x maior e y menor, isto é, mais presas e menos predadores. A interrupção da pesca tem o efeito inverso: menos presas e mais predadores.

Este modelo foi aplicado a uma praga do algodão (inseto), nos Estados Unidos, que vivia em equilíbrio com um predador natural (besouro). A introdução do DDT fez aumentar a praga, pois afetou mais o seu predador.

Modernamente este modelo simples é contestado, entre outras coisas, porque não é estruturalmente estável (autovalores imaginários), e assim não é razoável que ocorra na natureza.

A importância deste modelo vem de que ele é a base de outros utilizados até hoje, como os modelos já apresentados, de espécies em competição, com resposta funcional.

Modelos de propagação de doenças infecto-contagiosas

A procura de modelos para a propagação de doenças infecto-contagiosas, como gripe, sarampo, catapora, caxumba, aids é importante para o desenvolvimento de estratégias de controle, em particular ,na prevenção de epidemias. Vamos apresentar 2 modelos básicos: SIR e SEIR. Esta aula está baseado no livro A Mathematical Introduction to Population Dynamics, de H. Weiss, publicado pelo IMPA, nas notas do 27º Colóquio Brasileiro de Matemática.

O modelo SIR divide a população em 3 categorias: os suscetíveis, os infectados e os removidos. Supõe-se que a população está em equilíbrio, ou seja $S+I+R$ é constante. Vamos escrever equações para dS/dt , dI/dt e dR/dt , obtendo um campo vetorial em \mathbb{R}^3 , mas como $S+I+R = N$ é constante, na verdade tudo se passa em um certo plano, e podemos sempre eliminar uma das variáveis e ficar com um sistema em \mathbb{R}^2 . As equações são:

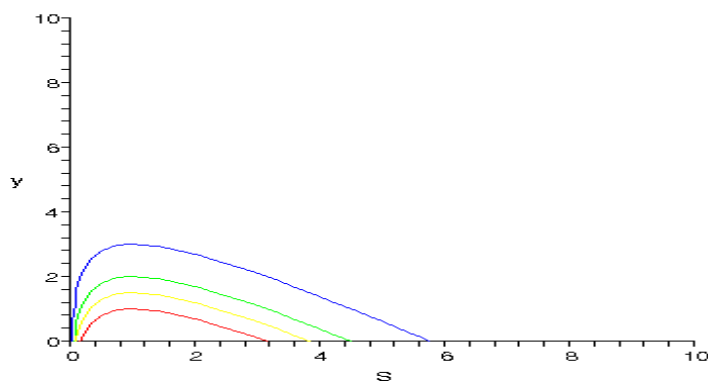
$$\frac{dS}{dt} = -\beta SI \quad \frac{dI}{dt} = \beta SI - \vartheta I \quad \frac{dR}{dt} = \vartheta I$$

Como se vê, os suscetíveis se tornam infectados, a uma taxa proporcional aos contatos com os infectados, os infectados aumentam pelo contato com os suscetíveis, e são removidos a uma taxa proporcional à quantidade de infectados (removido quer dizer ficou curado e imune, ou morreu), e os removidos são os que deixam de ser infectados. É fácil ver que a soma dos lados direitos das 3 equações dá zero, o que reflete a hipótese de população constante.

Este é um modelo simplificado, que supõe a população misturada, não privilegia faixas etárias, o que não é muito razoável pois os jovens circulam mais, logo estão mais expostos que os velhos e os bebês que circulam menos. Não há período de latência.

Como $R=N-I-S$, basta estudar as duas primeiras equações. De novo podemos dividir uma pela outra, obtendo uma equação de variáveis separáveis, cuja solução é:

$$I-I_0 = \frac{\theta}{\beta} \ln(S) + S_0 - S \text{ onde } (S_0, I_0) \text{ é um ponto de passagem.}$$



Cuidado, a análise do campo de linhas mostra que o campo vetorial aponta para a esquerda, isto é, S decresce sempre,

O máximo de I é obtido para $S = \frac{\theta}{\beta}$. A partir deste valor, I decresce. Então, para impedir uma epidemia, definida como uma situação onde I cresce, o que se quer é que S_0 já esteja a esquerda de $\frac{\theta}{\beta}$, ou seja queremos que R_0 definido como $S_0 \frac{\beta}{\theta}$ seja menor que 1. R_0 chama-se índice básico de reprodução, e estratégias de combate a epidemias visam diminuir R_0 , diminuindo S_0 através de vacinas, diminuindo o coeficiente de transmissão β através de barreiras, com máscaras no caso da gripe, aumentando o coeficiente de recuperação θ através de anti-virais.

Uma observação interessante sobre vacinação é que se ρ é a fração de S_0 que é vacinada, e supomos que a vacina é 100% eficiente, o S_0 fica multiplicado por $(1-\rho)$ e R_0 também. Para que o novo R_0 fique menor que 1, é preciso que ρ fique maior que $1 - 1/R_0$. Por exemplo no caso da polio que tem $R_0 = 6$, basta $\rho > 0.84$, ou seja, segundo este modelo simplificado, vacinando 84% da população previne-se a epidemia.

Uma variante deste modelo é o SIS, no qual não há imunidade, os infectados voltam a ser suscetíveis. É o caso, por exemplo da gonorréia. As equações são :

$$dS/dt = -bSI + vI \quad e \quad dI/dt = bSI - vI$$

Tal como antes, $S+I=N$ constante, e substituindo S por $N-I$ na 2ª equação, vem:
 $dS/dt = (bN-v)I - bI^2$, que é a equação logística, bem conhecida.

O modelo SEIR:

Este é uma variante do anterior, introduzindo-se a classe dos expostos, que nem sempre ficam infectados. As equações são:

$$dS/dt = -bSI \quad dE/dt = bSI - aE \quad dI/dt = aE - vI \quad dR/dt = vI$$

Tal como antes, $S+E+I+R=N$ constante, e o sistema se reduz a 3 equações.

Considerações finais

Todos esses modelos têm sido modificados e aperfeiçoados para levar em conta outros aspectos, como sazonalidade, nascimentos e mortes que ocorrem naturalmente nas populações, etc.

Mais recentemente, tem-se usado equações diferenciais parciais, especialmente a equação da difusão, para levar em conta os deslocamentos das populações no espaço.

Para terminar, fica a frase de J.E.Cohen, citada por Weiss[W]:

Matemática é o novo microscópio da Biologia, só que melhor.

Biologia é a nova Física para a Matemática, só que melhor.

Bibliografia

[I] Iskin, M. & Godoy, W., Fundamentos da Ecologia Teórica. Manole, 2010.

[W] H.Weiss, A Mathematical Introduction to Population Dynamics, IMPA, notas do 27º Colóquio Brasileiro de Matemática.

[S] Shone, R., Economic Dynamics, Cambridge University Press, 2002.

[E] Ricklefs, R.E., A Economia da Natureza. 5ª ed, Editora Guanabara Koogan, 2003.