

Capítulo 9

Biomatemática

Carlos Braumann
Departamento de Matemática
Universidade de Évora

Resumo

Depois de falarmos do que é a Biomatemática e da interacção entre a Matemática e as Ciências Biológicas para uma melhor compreensão do mundo, falaremos de uma área muito delimitada da Biomatemática, a Dinâmica de Populações, e, mesmo aí, limitaremos o nosso estudo à dinâmica de uma população isolada, única forma de podermos respeitar o limite temporal atribuído a esta conferência. Trataremos do modelo malthusiano de crescimento populacional, do mesmo modelo quando o ambiente tem perturbações aleatórias que afectam a taxa de crescimento (com uma digressão às bolsas de valores, onde o modelo também se aplica), dos modelos logístico e de Gompertz (com uma digressão a modelos de crescimento individual e suas aplicações na exploração pecuária) e, finalmente, dos modelos de pesca (em que estudamos as formas de otimizar os recursos pesqueiros sem delapidar as populações). Em muitos casos, usam-se apenas conhecimentos acessíveis a alunos do final do secundário, podendo os professores adaptar estes modelos para projectos escolares multidisciplinares que permitam aos estudantes ver a Matemática em acção ao serviço do Homem.

9.1 Introdução

Talvez seja boa ideia começar por dizer o que é a Biomatemática. As opiniões podem variar, mas, para mim, é a utilização de métodos e modelos matemáticos no estudo de problemas biológicos.

Naturalmente, a natureza de certos problemas biológicos nem sempre permite a mera aplicação de resultados matemáticos já conhecidos, exigindo, por vezes, o estabelecimento de novos resultados matemáticos quando não mesmo o desenvolvimento de novas teorias matemáticas, cuja utilidade se pode vir a estender posteriormente a outras áreas do saber. Por vezes, são os processos biológicos que inspiram novas técnicas matemáticas destinadas a resolver problemas matemáticos ou de outras áreas do saber. É o caso, por

exemplo, dos algoritmos genéticos que se inspiram nos processos biológicos de selecção, mutação e recombinação (que, de alguma forma, optimizam a adaptação das populações ao seu meio) e se destinam a determinar, de forma mais eficiente que os algoritmos clássicos (aliás muito lentos), máximos e mínimos de funções de muitas variáveis. Um outro exemplo, são as redes neuronais que permitem imitar o funcionamento das redes de neurónios em problemas de optimização e em inteligência artificial.

Esta fertilização cruzada entre a Matemática e as Ciências Biológicas tem contribuído para o extraordinário desenvolvimento da Biologia mas também para o próprio desenvolvimento da Matemática. Há mesmo sociedades científicas internacionais (como a Society for Mathematical Biology, a European Society for Mathematical and Theoretical Biology) ou nacionais e são várias as revistas científicas de topo nesta área, sem prejuízo de quase todas as revistas científicas biológicas publicarem artigos que requerem a utilização de ferramentas matemáticas com graus de sofisticação variáveis. E é melhor nem falar dos milhares de livros na área da Biomatemática (a bibliografia aqui recomendada dá apenas uma pequena amostra).

Como referi, uma das formas de estudar realidades biológicas é a utilização de modelos matemáticos. É uma ferramenta muito útil mas, por natureza, os modelos são simplificações da realidade (e, portanto, até certo ponto, caricaturas) que focam a atenção nos seus aspectos essenciais de forma a poder formular um esquema matemático que permita a dedução de propriedades e a compreensão do fenómeno biológico. Mais do que a compreensão, pretende-se também a capacidade de previsão e do estudo das consequências da manipulação do fenómeno biológico. Na medicina, nas agressões ambientais, na preservação de espécies e ecossistemas, na actividade piscatória e em muitas outras matérias, esta capacidade de estudar as consequências de certos acontecimentos ou políticas através de um modelo em vez de através de experimentação longa de consequências porventura irreversíveis, é certamente muito importante.

Que métodos e teorias matemáticas são usadas? Quase todos, desde sistemas dinâmicos em tempo discreto e em tempo contínuo, probabilidades, estatística e processos estocásticos, equações diferenciais ordinárias e às derivadas parciais, álgebra linear, teoria de grupos, e é melhor parar para não alongar demasiado o texto.

Que áreas da Biologia é que são abrangidas? Todas. Bons exemplos são o estudo de Ecosistemas, a Fisiologia, a Hemodinâmica, as Neurociências, a Morfogénese, a Epidemiologia, a Sequenciação genética, a Genética de populações e a evolução, a Demografia, a Imagiologia, os Ensaio clínicos e, mais uma vez vou parar para não alongar o texto.

Isso põe-me um enorme problema. Não é possível numa hora falar disso todo. Nem uma licenciatura chegaria.

Por isso, falaremos apenas de uma única área, a Dinâmica de Populações biológicas. Mas, mesmo neste área delimitada que muito deve aos pioneiros da primeira metade do século XIX (Lotka, Volterra, Kostitzin,...), para não falar de percussores como Pearl ou Verhulst, temos um mundo a explorar. Temos modelos de uma população isolada ou de várias populações inter-actantes (com fenómenos como a competição, a predação, o parasitismo ou o mutualismo). Podemos estar interessados apenas na evolução do tamanho global da população ou estudar a evolução da sua estrutura etária e sexual (demografia) ou da sua estrutura em termos de outras características (fenotípicas, genéticas, comportamentais), tendo ou não em atenção a aleatoriedade demográfica (variações

amostrais dos nascimentos e mortes, particularmente importantes em populações pequenas). Podemos querer estudar o efeito de fenómenos migratórios ou da dispersão geográfica (que influencia os encontros e interacções entre indivíduos e populações). Podemos querer estudar o efeito das variações determinísticas ou aleatórias (aleatoriedade ambiental) das condições ambientais que afectam as taxas de natalidade e de mortalidade. Podemos querer estudar a propagação de epidemias (epidemiologia) e maneiras de as prevenir. Podemos querer estudar as consequências da pesca ou da caça sobre as populações a elas sujeitas e as consequências das políticas de pesca ou caça adoptadas.

Desse imenso mundo vamos explorar apenas um pequeno cantinho, designadamente modelos de dinâmica de uma população isolada (sem migrações nem interacções com outras populações), sujeita apenas aos fenómenos de natalidade e mortalidade e sem distinguir nela as diferenças individuais de sexo, idade, tamanho e outras características individuais. Ignoraremos ainda a aleatoriedade demográfica.

Começamos com o modelo mais simples (o modelo malthusiano), em que supõe um ambiente constante e recursos abundantes. É um modelo que usa uma equação diferencial muito simples. Veremos depois o que pode suceder se o ambiente tiver condições médias constantes mas estiver sujeito a perturbações aleatórias que afectam a taxa de crescimento da população. Curiosamente o modelo resultante, uma equação diferencial estocástica, é o mesmo modelo que é usado na modelação financeira da cotação de acções nas bolsas de valores (e aqui fazemos uma pequena excursão fora da Biomatemática, só para mostrar a unidade fundamental da Matemática e a aplicabilidade dos mesmos métodos e teorias nos mais variados domínios).

Depois consideraremos modelos mais realistas de crescimento populacional que têm em atenção que os recursos são limitados (modelos logístico, de Gompertz e outros). Faremos então uma pequena excursão pelo crescimento de um indivíduo (em vez de uma população) desde o nascimento até à maturidade, tendo em conta que as condições de crescimento são afectadas pelas perturbações aleatórias do ambiente (interno e externo) e falaremos de um projecto de investigação em curso que procura estudar as consequências na actividade económica da criação de gado.

Em seguida falaremos das consequências da pesca (ou caça) e das políticas de pesca adoptadas de forma a maximizar a exploração dos recursos pesqueiros sem os delapidar.

Para terminar, espreitaremos os modelos de várias populações inter-actantes.

Procuramos, sempre que possível, explorar o uso de modelos simples que possam ser tratados com ferramentas relativamente elementares acessíveis a estudantes dos últimos anos do secundário, de forma a que os professores interessados as possam eventualmente utilizar em projectos escolares multidisciplinares em que a Matemática possa ser vista em acção, ao serviço do Homem. Mantenho alguma informalidade no tratamento matemático de certas questões, que os leitores me desculparão, para tornar a leitura mais fácil.

9.2 Modelo malthusiano de crescimento populacional

Consideremos uma população (de animais, bactérias, etc.) isolada (sem migrações nem interacção com outras populações) e seja $N(t)$ o número de indivíduos na população no instante $t \geq 0$ (por vezes, prefere-se trabalhar com a biomassa total da população ou com a densidade populacional, isto é o número de indivíduos por unidade de área do território ocupado pela população). Ao contar apenas o número de indivíduos, estamos a ignorar as diferenças individuais de sexo, idade, tamanho, características genéticas ou outras. Seja $N(0) = N_0 > 0$ a população inicial.

Vamos supor que não há variações ambientais e que os recursos são abundantes, pelo que, seja qual for o tamanho da população, a taxa de natalidade e a taxa de mortalidade *per capita* (por indivíduo) se mantêm constantes. Seja r a taxa instantânea de crescimento *per capita*, isto é a diferença entre as taxas instantâneas de natalidade e mortalidade *per capita*. Abreviando, chamaremos a r simplesmente taxa de crescimento.

Num pequeno intervalo de tempo $[t, t + \Delta t]$, com $\Delta t > 0$, o acréscimo do tamanho da população $\Delta N(t) = N(t + \Delta t) - N(t)$ será aproximadamente proporcional ao tamanho da população, sendo a constante de proporcionalidade a taxa de crescimento $r \Delta t$ naquele intervalo. Logo

$$\Delta N(t) \cong (r \Delta t) N(t).$$

A razão incremental será então

$$\frac{\Delta N(t)}{\Delta t} \cong r N(t).$$

Passando ao limite quando $\Delta t \rightarrow 0$, obtemos o chamado modelo malthusiano de crescimento populacional na forma da equação diferencial

$$\frac{dN(t)}{dt} = r N(t),$$

que também podemos escrever na forma

$$dN(t) = r N(t) dt.$$

Façamos o gráfico que nos dá a taxa de crescimento instantânea da população dN/dt como função do seu tamanho (ver Figura 1, lado esquerdo). Trata-se de uma recta que passa pela origem com declive r . Na figura supusemos que $r > 0$.

A população está em equilíbrio quando a taxa de crescimento da população $dN/dt = 0$ (se ela fosse positiva, $N(t)$ seria uma função crescente e, se fosse negativa, seria função decrescente; sendo 0, a população $N(t)$ mantém-se constante). Isso apenas sucede quando $N = 0$, isto é, quando a população está extinta. Pode ver-se que, supondo $r > 0$, é um equilíbrio instável pois qualquer pequeno desvio em relação ao equilíbrio (note-se que o desvio só pode ser para a direita pois não há populações negativas), torna a derivada dN/dt positiva, o que implica que a função $N(t)$ irá crescer, desviando-se ainda mais do equilíbrio na direcção da seta. Claro que, se fosse $r < 0$ (não é o caso da Figura 1), isto é,

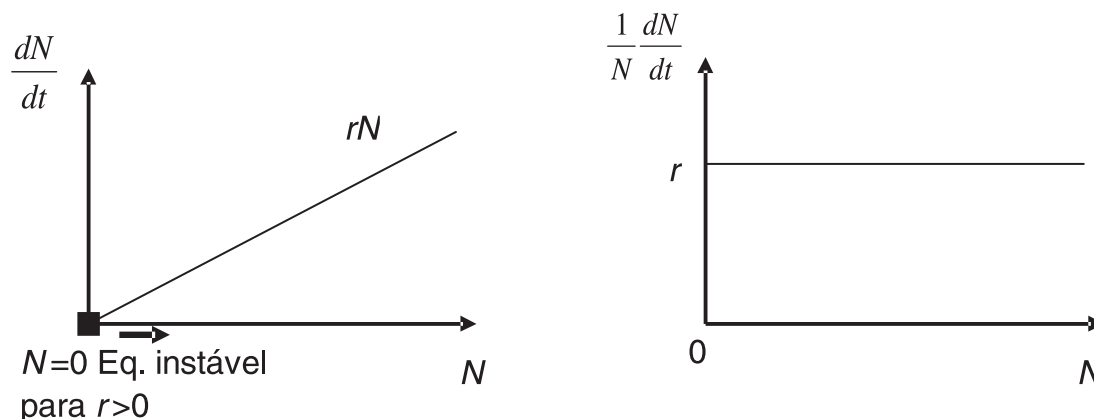


Figura 9.1: Modelo malthusiano: taxa de crescimento $\frac{dN}{dt}$ e taxa de crescimento per capita $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$

a taxa de natalidade *per capita* inferior à de mortalidade, já um pequeno desvio tornaria a derivada positiva, implicando o decréscimo de $N(t)$ e o seu retorno em direcção ao ponto de equilíbrio $N=0$. Neste caso, teríamos um equilíbrio assintoticamente estável, isto é, $N(t)$ aproximar-se-ia do equilíbrio 0 à medida que o tempo passasse, tendo-se $N(t) \rightarrow 0$ quando $t \rightarrow +\infty$ (uma demonstração rigorosa deste facto seria obviamente necessária mas vamos omiti-la aqui).

A taxa de crescimento *per capita* é, por definição, a taxa de crescimento da população dividida pelo seu tamanho e, para o modelo malthusiano, essa taxa é constante, a constante r , como está representado na Figura 1, lado direito.

Ora $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r$ equivale a $\frac{d \ln N}{dt} = r$. Primitivando membro a membro vem $\ln N(t) = rt + C$, onde C é uma constante de primitivação. Pondo $t=0$, e notando que $N(0) = N_0$, vem $C = \ln N_0$, donde resulta $\ln N(t) = \ln N_0 + rt$, pelo que obtemos finalmente para solução da equação diferencial

$$N(t) = N_0 e^{rt}.$$

Esta solução indica que a evolução do tamanho da população com o tempo tem um crescimento exponencial (também dito malthusiano em homenagem à lei de Malthus de que, enquanto as populações têm crescimento geométrico, outra forma de dizer exponencial, os recursos crescem apenas de acordo com uma progressão aritmética). A Figura 2 ilustra este crescimento para o caso de $r>0$ e de $r<0$, sendo que no primeiro caso a população cresce sem limite (note-se que o único equilíbrio $N=0$ é instável) e no segundo caso, a população tende para a extinção (note-se que o único equilíbrio $N=0$ é assintoticamente estável).

Se N_0 representasse o capital posto num depósito bancário com taxa de juro instantânea r e juros compostos continuamente, a evolução do capital seguiria exactamente o mesmo modelo e o capital no instante t seria dado por $N(t) = N_0 e^{rt}$. Temos pois um mesmo modelo matemático a descrever dois fenómenos na aparência muito diferentes.

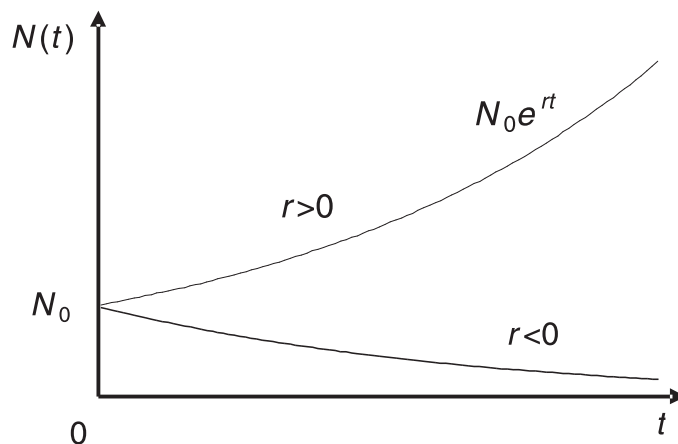


Figura 9.2: Modelo malthusiano: crescimento exponencial do tamanho da população em função do tempo

9.3 Modelo malthusiano em ambiente aleatório

Se o ambiente onde a população vive estiver sujeito a perturbações aleatórias de múltiplas origens que afectem as taxas de natalidade e mortalidade e, portanto, a taxa de crescimento r , vamos designar por $B(t)$ o efeito acumulado (desde o instante 0 até ao instante t) dessas perturbações sobre a taxa de crescimento. Então, para estudar a alteração do tamanho da população $\Delta N(t) = N(t + \Delta t) - N(t)$ num pequeno intervalo de tempo $[t, t + \Delta t]$, teremos de considerar não apenas a taxa média de crescimento $r\Delta t$ nesse intervalo, mas também as perturbações (em torno da média) da taxa de crescimento nesse intervalo, que serão dadas por $\Delta B(t) = B(t + \Delta t) - B(t)$. Temos então

$$\Delta N(t) \cong (r\Delta t + \Delta B(t))N(t).$$

Passando ao limite quando $\Delta t \rightarrow 0$, obtemos como modelo de crescimento populacional a equação diferencial estocástica (assim chamada porque tem um termo aleatório)

$$dN(t) = rN(t)dt + N(t)dB(t).$$

Vamos tentar arranjar um bom modelo para o comportamento de $B(t)$. Além de depender do tempo, depende obviamente das perturbações aleatórias do ambiente, dito mais simplesmente, depende do acaso. Trata-se pois de um processo estocástico. Claro que $B(0) = 0$ pois no início ainda não se acumularam perturbações. Sendo $B(t)$ o resultado acumulado de inúmeras pequenas perturbações que podemos supor aproximadamente independentes, o teorema do limite central sugere que a sua distribuição de probabilidade seja aproximadamente normal. A média deve ser nula (são perturbações à volta do valor médio da taxa de crescimento) e a variância deverá ser aproximadamente a soma das variâncias das múltiplas pequenas perturbações, sendo o número destas aproximadamente proporcional ao tempo decorrido; logo a variância deve ser proporcional ao tempo, isto é, sendo σ^2 a constante de proporcionalidade, $B(t) \cap N(0, \sigma^2 t)$. Os incrementos $\Delta B(t) = B(t + \Delta t) - B(t)$ em intervalos de tempo não-sobrepostos devem ser aproximadamente independentes no pressuposto da independência aproximada

das pequenas perturbações que ocorrem nesses intervalos. Nós vamos supor que $B(t)$ é exactamente um processo estocástico de incrementos independentes tal que $B(t) \cap N(0, \sigma^2 t)$. Um processo com estas características chama-se um processo de Wiener ou movimento Browniano (por ter sido usado por Einstein em 1905 para descrever o movimento browniano de uma partícula suspensa num fluido); esse processo tinha já sido usado por Bachelier em 1900 para descrever o comportamento de uma acção na bolsa de valores (embora não seja um modelo muito apropriado para esse fim). Foi estudado rigorosamente por Wiener e por Lévy por volta de 1920.

Vamos trabalhar com o processo de Wiener padrão $W(t) = B(t)/\sigma \cap N(0, t)$.

A nossa equação diferencial estocástica pode agora escrever-se na forma

$$dN(t) = rN(t) dt + \sigma N(t)dW(t).$$

Claro que agora a solução vai depender do acaso, isto é, das perturbações ambientais que efectivamente ocorrerem e a trajetória, pese embora ter um comportamento médio de crescimento exponencial, exhibe flutuações aleatórias em torno desse comportamento médio, tendo um aspecto bastante irregular. Podemos agora calcular probabilidades tais como a de a população ter num certo instante futuro um tamanho superior a certo valor ou situado num certo intervalo. O tempo necessário para a população atingir um certo tamanho será agora uma variável aleatória pois dependerá do acaso.

Este mesmo modelo descreve também muito bem o comportamento de uma acção na bolsa de valores com taxa de rendimento médio r mas em que a taxa efectiva de rendimento está sujeita às perturbações aleatórias dos mercados financeiros. Ao parâmetro σ , que mede a intensidade das perturbações aleatórias, chama-se neste caso volatilidade. O modelo é conhecido na literatura financeira por modelo de Black-Scholes e foi usado para derivar o cálculo do preço de produtos derivados (como as opções), dando origem às modernas Matemáticas Financeiras (Scholes e Merton receberam por estes trabalhos o Prémio Nobel da Economia; Black já tinha falecido). A Figura 3 mostra dados da cotação de uma acção na Bolsa de Valores de Lisboa durante um ano em escala logarítmica (para visualizar um crescimento exponencial como linear), notando-se o seu comportamento irregular.

9.4 Modelo logístico

Em populações naturais, os recursos (alimento, território, etc.) são limitados, pelo que, à medida que a população aumenta, os recursos disponíveis para cada indivíduo sobreviver e se reproduzir, diminuem. Logo a taxa de crescimento *per capita* $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$, em lugar de ser constante, deve diminuir à medida que o tamanho da população aumenta (dizemos que há dependência da densidade populacional). Claro que a forma como essa diminuição ocorre pode ser muito variada. A forma mais simples é que a diminuição seja linear, que é a que está representada no lado direito da Figura 4. Note-se que, para populações muito elevadas, a taxa de crescimento *per capita* se torna mesmo negativa pois os recursos por indivíduo são tão escassos que a mortalidade ultrapassa a natalidade. Representamos por $r > 0$ a taxa máxima de crescimento *per capita*, também chamada taxa intrínseca de crescimento e por $K > 0$, chamada a capacidade de sustento do meio, o tamanho da

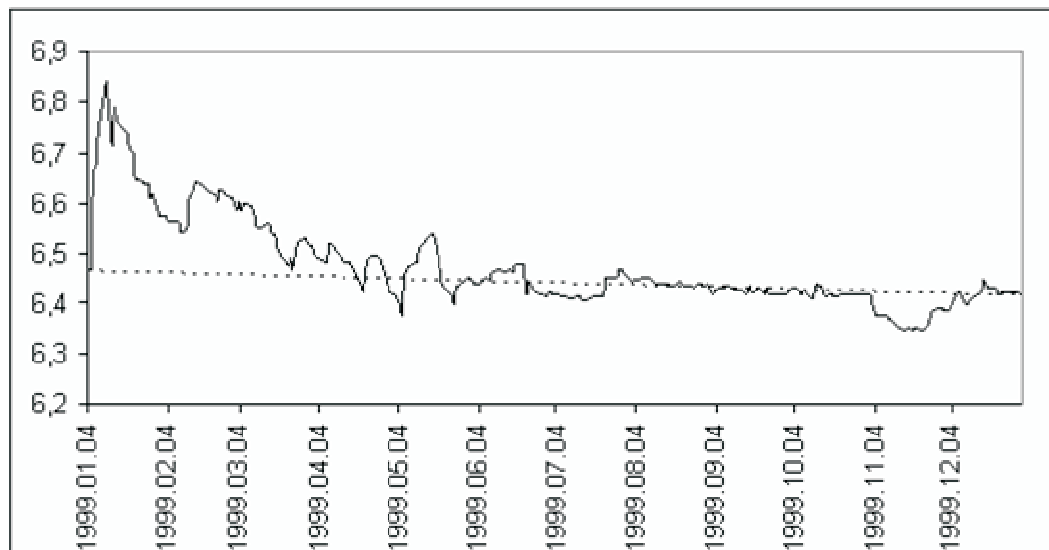


Figura 9.3: Comportamento da cotação de uma ação na Bolsa de Valores de Lisboa, representando o eixo vertical o logaritmo da cotação da ação

população para além do qual a taxa de crescimento *per capita* se torna negativa. Temos o chamado modelo logístico ou de Pearl-Verhulst

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

Em termos da taxa de crescimento total da população dN/dt , vem

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

(ver lado esquerdo da Figura 4). Os pontos de equilíbrio (em que a derivada dN/dt se anula) são $N=0$ e $N=K$. O equilíbrio de extinção $N=0$ é instável pois um pequeno desvio (necessariamente para a direita) torna a taxa de crescimento dN/dt positiva, o que torna $N(t)$ crescente, afastando-se do equilíbrio (na direção da seta). Já o equilíbrio $N=K$ é assintoticamente estável pois, como as setas do lado esquerdo da Figura indicam, um pequeno desvio para a direita torna a taxa de crescimento dN/dt negativa (o que torna $N(t)$ decrescente, retornando ao equilíbrio) e um pequeno desvio para a esquerda torna a taxa de crescimento dN/dt positiva (o que torna $N(t)$ crescente, retornando ao equilíbrio). Assim, a população aproximar-se-á, à medida que o tempo passa, do valor de equilíbrio K , que é o tamanho da população que o ambiente é capaz de sustentar em equilíbrio.

Representando a derivada dN/dt por N' , vem $\frac{N'}{N(1-N/K)} = r$, que se pode escrever na forma $\frac{N'}{N} - \frac{(-1/K)N'}{1-N/K} = r$ ou $(\ln N)' - (\ln(1-N/K))' = r$. Primitivando termo a termo, vem $\ln N(t) - \ln(1-N(t)/K) = rt + C$. Pondo $t=0$, vê-se que $C = \ln N_0 - \ln(1-N_0/K)$, pelo que obtemos, após algumas contas, como solução explícita da equação diferencial

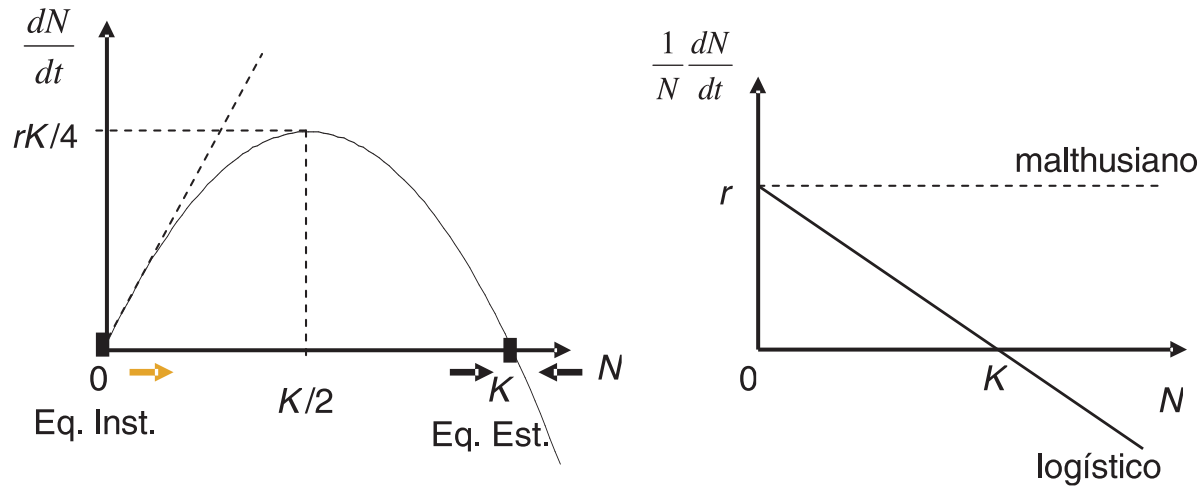


Figura 9.4: Modelo logístico: taxa de crescimento $\frac{dN}{dt}$ e taxa de crescimento per capita $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$

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

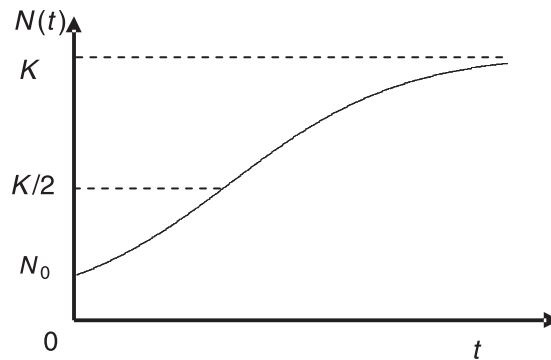


Figura 9.5: Modelo logístico: crescimento do tamanho da população em função do tempo

A Figura 5 apresenta o gráfico tipicamente em forma de sigmóide desta função, que descreve a evolução do tamanho da população com o tempo. Note-se que $N(t) \rightarrow K$ quando $t \rightarrow +\infty$.

9.5 Outros modelos com dependência da densidade

Claro que há formas não-lineares de dependência da densidade populacional. Por exemplo, no modelo de Gompertz (ver Figura 6), a taxa de crescimento *per capita* $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$ diminui à medida que o tamanho da população aumenta mas log-linearmente (linearmente com o logaritmo do tamanho da população), isto é

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

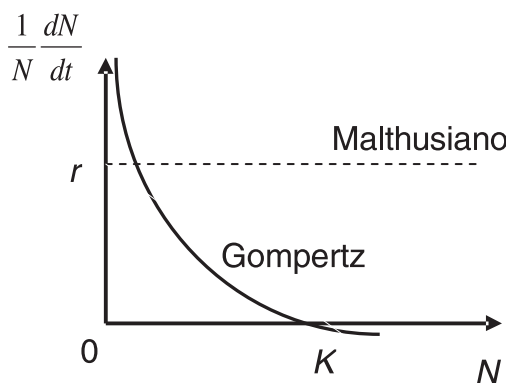


Figura 9.6: Modelo de Gompertz: taxa de crescimento per capita $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$

Mais uma vez se verifica, por raciocínio semelhante ao que fizemos para o modelo logístico, que o equilíbrio $N=0$ é instável e que o equilíbrio $N=K$ é assintoticamente estável, convergindo o tamanho da população para K quando $t \rightarrow +\infty$.

Será isto específico dos modelos logístico e de Gompertz ou será verdade para formas mais gerais de dependência da densidade. Esta questão é importante porque, além dos modelos logístico e de Gompertz há muitos outros modelos possíveis e, como habitualmente temos poucos dados sobre as populações naturais que estudamos, é difícil saber qual é o que melhor se ajusta a cada população em estudo.

Para isso consideramos um modelo geral

$$\frac{1}{N(t)} \frac{dN(t)}{dt} = g(N(t)),$$

onde $g(N):]0, +\infty[\mapsto]-\infty, +\infty[$ (a função que traduz a dependência da densidade) deve ser um função de classe C_1 estritamente decrescente tal que $\lim_{N \rightarrow +\infty} g(N) < 0$, isto é, tal que, se a população for muito grande, a taxa de natalidade seja inferior à de mortalidade e tenhamos, portanto, taxa de crescimento *per capita* negativa.

Podemos também escrever equivalentemente

$$dN(t) = g(N(t)) N(t) dt.$$

Vejamos o caso de $g(0^+) := \lim_{x \rightarrow 0^+} g(N)$ ser positivo, isto é, de, quando a população é pequena, os recursos permitirem taxas de crescimento *per capita* positivas (era o que sucedia nos modelos logístico e de Gompertz). Neste caso, por raciocínio semelhante ao que fizemos para o modelo logístico, vê-se que o equilíbrio $N=0$ é instável e que o equilíbrio $N=K$ é assintoticamente estável, convergindo o tamanho da população para K quando $t \rightarrow +\infty$. Aqui K é a o único zero da função $g(N)$ para $N \in]0, +\infty[$.

No caso, porém, de $g(0^+) < 0$, isto é de, mesmo para populações pequenas, os recursos serem insuficientes para que a taxa de crescimento *per capita* seja positiva, então a extinção é inevitável convergindo o tamanho da população para 0, que é agora um equilíbrio estável e é aliás o único equilíbrio (pois $g(N)$ nunca se anula para $N > 0$, pelo que o mesmo sucede à taxa de crescimento da população dN/dt).

9.6 Modelos em ambientes aleatórios

O modelo mais geral quando há dependência da densidade e perturbações aleatórias do ambiente assume agora a forma

$$dN(t) = g(N(t)) N(t) dt + \sigma N(t) dW(t),$$

com $g(N)$ nas condições da secção anterior representando a taxa média de crescimento *per capita*. Usamos o cálculo de Stratonovich para resolver a equação diferencial estocástica (o que corresponde a escolher para g a taxa média geométrica de crescimento *per capita*); esta é uma questão técnica com que o leitor não tem de se preocupar agora e que pode ser vista em Braumann (2005).

Conseguí demonstrar num artigo publicado em 1999 (ver referência em Braumann 2005) que, no caso $g(0^+) < 0$, também o tamanho da população tendia para 0.

No caso $g(0^+) > 0$, demonstrei que a população não se extingue, só que também não converge para K visto as perturbações aleatórias do ambiente a desviarem de um possível valor de equilíbrio. Pelo contrário, o tamanho da população varia aleatoriamente com uma distribuição de probabilidade que depende do instante t . Sucede, porém que, embora o tamanho da população não convirja para um equilíbrio, a sua distribuição de probabilidade converge para uma distribuição de probabilidade de equilíbrio (que se distribui à volta de K), uma espécie de equilíbrio estocástico que substitui o anterior equilíbrio determinístico.

Para estes modelos podemos calcular coisas interessantes, como, por exemplo, a probabilidade de o tamanho da população descer abaixo de um limiar reduzido (embora positivo) que corresponda na prática à extinção da população. Podemos ainda prever tamanhos futuros da população em termos de intervalos de confiança onde esperamos (com um certo grau de confiança) que o verdadeiro tamanho (que depende do acaso) virá a estar.

Claro que, para estes modelos, é necessário estimar os parâmetros da função g que utilizamos a partir das observações feitas sobre o tamanho da população em instantes passados. A título de exemplo, mostro a Figura 7, onde se mostram dados de Gause sobre a densidade de uma cultura de protozoários *Paramecia Caudatum* observados nos instantes indicados na linha quebrada; a linha a cheio indica, apenas para termos uma ideia, qual seria a curva que se obteria com o modelo de Gompertz (caso de $g(N) = r \ln(K/N)$) se não houvesse perturbações aleatórias do ambiente (isto é, se σ fosse igual a 0, o que não sucede). A curva a tracejado foi construída usando as estimativas dos parâmetros r e K obtidas a partir dos dados observados pelo método da máxima verosimilhança. Por exemplo, obtivemos $58,2 \pm 23,2$ indivíduos por cm³ como intervalo de confiança aproximado a 95% para K . O intervalo é muito grande, o que traduz a nossa margem de incerteza, mas tal não é de espantar porque a estimativa foi baseada em apenas 17 observações, o que é muito pouco (mas são os dados de que dispomos).

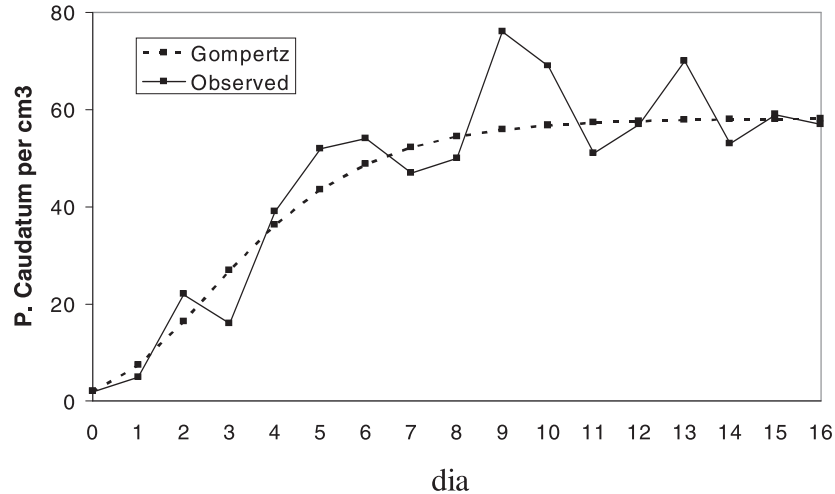


Figura 9.7: Dados de Gause para a densidade de uma cultura de *P. caudatum*. A linha quebrada une as observações. A linha cheia ajusta o modelo de Gompertz na ausência de perturbações aleatórias do ambiente

9.7 Modelo de crescimento individual em ambiente aleatório

Num projecto financiado pela FCT (Fundação para a Ciência e a Tecnologia), eu e a Dr^a Patrícia Filipe estamos a usar o modelo de Gompertz estocástico referido na secção anterior (e outros modelos semelhantes), não para estudar como evolui o tamanho de um população, mas como evolui o tamanho (peso, comprimento ou outra medida adequada) de um indivíduo desde o nascimento até à maturidade quando o seu crescimento está condicionado pelas perturbações aleatórias do meio. Estamos a fazer o estudo teórico e a aplicar a dados de bovinos mertolengos da estirpe rosilho fornecidos pelo Prof. Carlos Roquete.

A Figura 8 mostra a evolução do peso de um dos animais e o ajustamento do modelo de Gompertz feito de forma semelhante à usada na Figura 7. Estimámos para intervalo de confiança aproximado a 95% do peso na maturidade $407,1 \pm 64,9$ Kg.

Os objectivos, além da capacidade de estimar os parâmetros a partir dos dados e de fazer previsões de pesos futuros, pretendem também estudar questões como o tempo que falta para atingir a maturidade (ou melhor, conhecer a sua distribuição de probabilidade, o tempo médio e o desvio-padrão), qual a data economicamente mais conveniente para o abate do animal, qual a distribuição de probabilidade do peso do animal num instante futuro, etc. Naturalmente, a ideia não é somente trabalhar com um animal de cada vez mas considerar o conjunto dos animais de uma exploração.

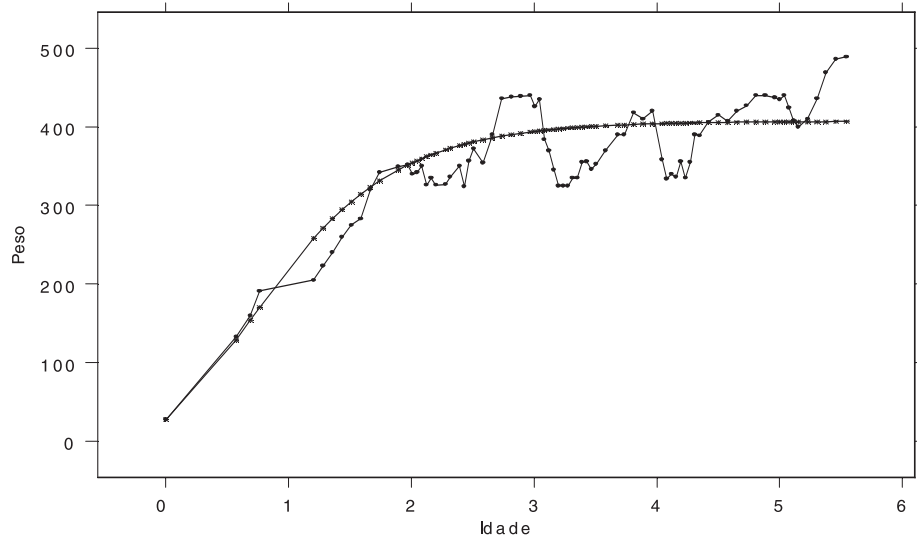


Figura 9.8: Dados de C. Roquete relativos ao peso de um bovino mertolengo da estirpe rosilho desde o nascimento até cerca de 6 anos de idade (linha quebrada). A linha cheia ajusta o modelo de Gompertz na ausência de perturbações aleatórias do ambiente

9.8 Modelo logístico de pesca com política de captura constante

Consideremos uma população sujeita a pesca (ou a caça) e que, na ausência de pesca, seguiria um modelo logístico de crescimento populacional (este é apenas um exemplo pois podemos utilizar o modelo que melhor se adequar). Suponhamos que temos uma quota fixa C de capturas por unidade de tempo que está autorizada. A taxa de crescimento dN/dt da população será a diferença entre a sua taxa de crescimento natural $rN(1-N/K)$ determinada pelo modelo logístico e a taxa de mortalidade adicional C provocada pela pesca. Logo

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) - C.$$

A Figura 9 ilustra o comportamento da taxa de crescimento dN/dt como função do tamanho da população. A parábola representa a taxa de crescimento natural e a recta horizontal a taxa de capturas C , sendo a diferença (distância entre a parábola e a recta) a taxa de crescimento líquida (efectivamente observada quando a população está sujeita a pesca). Se a parábola está acima da recta, a população tem taxa de crescimento líquida positiva e vai portanto aumentar. Quando a parábola está abaixo da recta, a taxa de crescimento líquida é negativa e a população irá diminuir. Os pontos de equilíbrio (que estão assinalados na figura) correspondem aos pontos onde a parábola encontra a recta. Olhando para o ponto de equilíbrio à esquerda (correspondente à população mais baixa dos dois pontos de equilíbrio), vemos que um desvio para a direita torna a taxa de crescimento líquida positiva fazendo a população de peixes crescer e que um desvio para a esquerda provoca o decréscimo da população (ver setas); isto, é, o equilíbrio é

instável e qualquer pequeno desvio provoca o afastamento do equilíbrio. Se o desvio (e há sempre desvios ocasionais provocados por pequenas alterações imprevisíveis) calhar a ser para a direita, a população vai crescer e aproximar-se do outro equilíbrio mas, se calhar a ser para a esquerda a população caminhará para a extinção. Olhando agora para o ponto de equilíbrio à direita (correspondente à população mais alta dos dois pontos de equilíbrio), uma análise semelhante (ver setas) mostra que ele é assintoticamente estável, seguindo-se um retorno ao equilíbrio após qualquer pequeno desvio (claro que um desvio muito grande pode levar a população para junto do outro equilíbrio e possivelmente para a extinção).

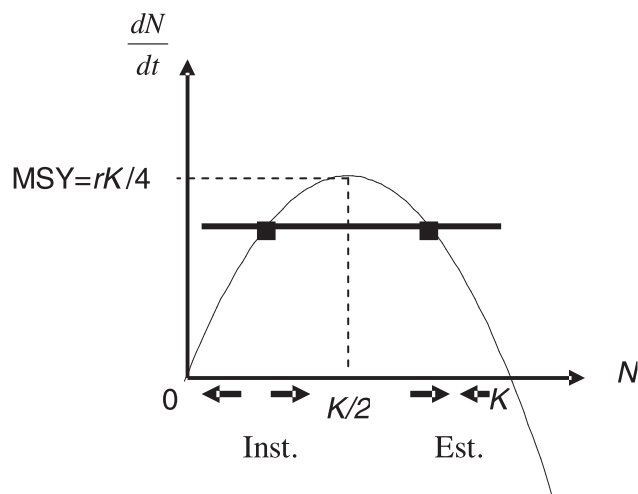


Figura 9.9: Modelo logístico com pesca com taxa de captura constante C . A parábola é a taxa de crescimento natural e a recta horizontal a taxa de capturas. Os pontos de equilíbrio estão assinalados e a sua estabilidade estudada (ver setas).

Havendo um equilíbrio estável, não haverá problemas desde que mantenhamos o tamanho da população junto desse equilíbrio. Imaginemos agora que queremos ser mais ambiciosos e aumentamos a quota C . Se ela aumentar para cima de $rK/4$ (o pico da parábola), não haverá nenhum ponto de equilíbrio e estaremos a pescar a uma taxa superior à taxa de crescimento natural, pelo que a taxa líquida é sempre negativa e a população irá diminuir até se extinguir. Assim $rK/4$ é a taxa máxima de capturas em regime sustentado (isto é, com existência de um equilíbrio), pelo que é chamada “maximum sustainable yield” (abreviadamente MSY) e o natural seria, para maximizar as capturas de peixe, que fixássemos como quota C precisamente o MSY. Porém, nesse caso, a parábola toca a recta num único ponto, precisamente no pico da parábola, que será o único equilíbrio. Infelizmente, esse equilíbrio é instável pois qualquer desvio tornaria a taxa de crescimento líquida negativa, pelo que, se o desvio calhar a ser para a esquerda, a população caminhará para a extinção.

Assim, é prudente escolher um valor da quota ligeiramente abaixo do MSY para que haja dois equilíbrios, um dos quais estável. Quanto mais próxima a quota estiver de MSY, mais se pesca mas é arriscado escolher uma quota muito próxima do MSY pois o equilíbrio estável ficará muito próximo do instável, pelo que só haverá retorno ao equilíbrio estável se os desvios acidentais forem muito pequenos. O risco de os desvios

serem grandes e nos aproximarmos do equilíbrio instável com risco de extinção seriam muito grandes. Por outro lado, se houver um pequeno erro no cálculo do r ou do K (e normalmente só é possível estimá-los com um certo erro, não tão pequeno como isso), o pico da parábola pode estar mais abaixo do que pensamos, correndo o risco de a quota escolhida, ao contrário do que pensávamos, estar acima e não abaixo do pico, caso em que a extinção seria a consequência. Por tudo isso, é da mais elementar prudência escolher uma quota de pesca razoavelmente abaixo do MSY, mas isso provoca que estejamos a pescar menos.

9.9 Modelo de pesca com esforço constante

Como as políticas de quota constante ou são prudentes mas limitam a pesca ou são imprudentes, surgiu a ideia de adoptar uma política de pesca que, em vez de fixar a quota, fixa o esforço de pesca (por exemplo, fixando o número e tipo de embarcações que podem pescar ou fixando o número total de dias de pesca). São políticas de esforço constante. Naturalmente a quantidade de peixe capturada depende do peixe existente, isto é do tamanho da população. A taxa de capturas será proporcional ao tamanho da população, isto é da forma EN , onde E mede o esforço de pesca autorizado (vamos chamar a E esforço de pesca, embora na literatura especializada, o termo esforço tenha um significado um pouco diferente, mas sendo proporcional a E).

O modelo será agora da forma

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

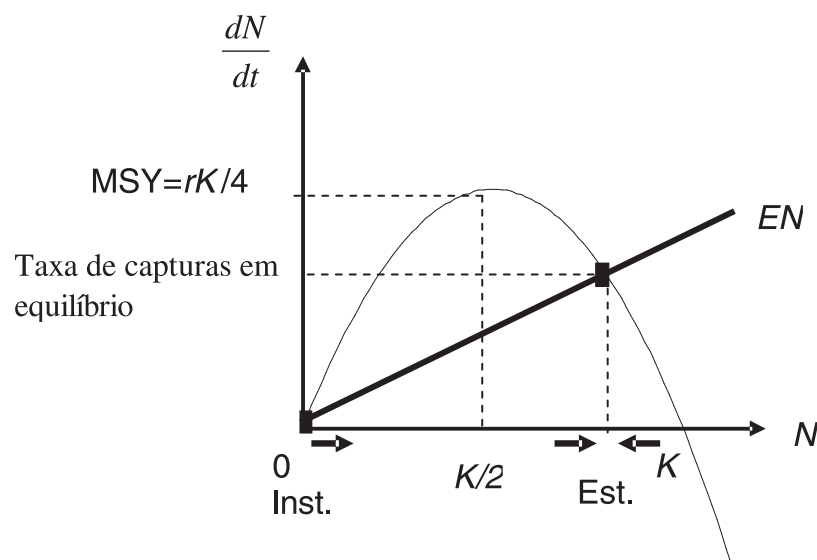


Figura 9.10: Modelo logístico com pesca com esforço constante. A parábola é a taxa de crescimento natural e a recta oblíqua a taxa de capturas. Os pontos de equilíbrio estão assinalados e a sua estabilidade estudada (ver setas).

A Figura 10 ilustra a situação. Há dois pontos de equilíbrio, um deles correspondendo à extinção mas que é instável. O outro equilíbrio é estável e permite uma taxa de capturas sustentada (isto é, em equilíbrio estável) indicada na Figura 10. Note-se, porém, que esta taxa de capturas é inferior ao MSY. Portanto, faz sentido aumentar o esforço de pesca E de forma que a recta que representa as capturas passe pelo pico da parábola, de forma que o equilíbrio fique precisamente nesse pico e assim a taxa de capturas sustentada seja precisamente o MSY, isto é, o maior valor possível em regime sustentado. Dessa forma, ao contrário do que sucedia com políticas de quota constante conseguimos atingir capturas com a taxa igual ao MSY sem correr riscos visto estarmos em situação de equilíbrio estável (ver Figura 11). O valor de E que otimiza assim a taxa de capturas sustentada é $E_{\text{opt}} = r/2$.

Se utilizarmos um esforço maior do que este esforço ótimo, o ponto de equilíbrio ficará abaixo do pico da parábola e estaremos a pescar com uma taxa de capturas inferior ao MSY. Aliás, se exagerarmos e escolhermos um esforço demasiado elevado $E \geq r$, a recta já só cruza a parábola na origem, havendo nesse caso um só equilíbrio $N=0$, que neste caso é estável, pelo que a população se extinguirá.

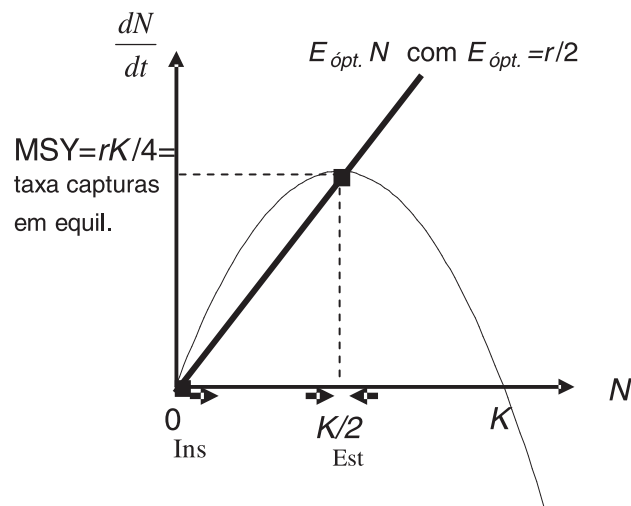


Figura 9.11: Modelo logístico com pesca com esforço constante ótimo $E_{\text{opt}} = r/2$, que permite uma taxa de capturas sustentada igual ao MSY.

9.10 Conclusão

Seria muito interessante analisar modelos com várias populações inter-actuantes a fim de estudar o comportamento de ecossistemas em que há fenómenos como a competição, a predação, o parasitismo e o mutualismo. Mas isso ficará para outra ocasião. O nosso objectivo foi apenas dar, no pouco tempo disponível, uma pequena amostra das potencialidades da Biomatemática para um melhor conhecimento dos sistemas biológicos e para que as nossas intervenções e manipulações desses sistemas possam ser devidamente informadas de forma a minimizar os riscos e maximizar os benefícios.

AGRADECIMENTOS

Quero agradecer à Comissão Organizadora da Escola de Verão de Matemática 2007 o gentil convite para apresentar esta conferência.

Esta acção de divulgação foi desenvolvida no âmbito do CIMA-UE (Centro de Investigação em Matemática e Aplicações da Universidade de Évora) e do Projecto de Investigação PTDC/MAT/64297/2006, ambos financiados pela FTC (Fundação para a Ciência e a Tecnologia).

Bibliografia

Leituras recomendadas:

Frauenthal, J. C. (1980). *Mathematical Modeling in Epidemiology*. Springer-Verlag, Berlin.

Ginzburg, L. R. e Golenberg, E. M. (1985). *Lectures in Theoretical Population Biology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Hallam, T. G. e Levin, S. A. (editores) (1986). *Mathematical Ecology. An Introduction*. Springer-Verlag, Berlin.

Hillion, A. (1986). *Les théories Mathématiques des Populations*. Colecção “Que sais-je?”, Presses Universitaires de France, Paris

Hoppensteadt, F. C. e Peskin, C. S. (1992). *Mathematics in Medicine and the Life Sciences*. Springer-Verlag, New York.

Murray, J. D. (1989, third edition, 2003). *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, Berlin.

Tuljapurkar, S. D. e Caswell, H. (1996). *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Population and Community Biology, Series 18. Chapman and Hall.

Wilson, E. O. e Bossert, W. H. (1971). *A Primer of Population Biology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Outra bibliografia:

Arnold (1974). *Stochastic Differential Equations: Theory and Applications*. Wiley, New York.

Bailey, N. T. J. (1964; Wiley Classics Library Edition 1990). *The Elements of Stochastic Processes with applications to the natural sciences*. Wiley, New York.

Braumann, C. A. (2005). *Introdução às Equações Diferenciais Estocásticas e Aplicações*. Edições SPE, Lisboa.

Caswell, H. (1989, 2nd edition 2001). *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Crow, J. F. & Kimura, M. (1970). *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper & Row, New York.

Doolittle, D. P. (1987). *Population Genetics: Basic Principles*. Springer-Verlag, Berlin.

Edelstein-Keshet, L. (1988). *Mathematical Models in Biology*, Random House, New York. (geral, útil para uma primeira abordagem)

Hirsch, M. W. and Smale S. (1974). *Differential Equations, Dynamical Systems, and Linear Algebra*. Academic Press, New York.

Karlin, S. e Taylor, H. M. (1975). *A First Course in Stochastic Processes. (second edition)*. Academic Press, New York.

Karlin, S. e Taylor, H. M. (1981). *A Second Course in Stochastic Processes*. Academic Press, Orlando.

Luenberger, D. G. (1979). *Introduction to Dynamic Systems: Theory, Models, and Applications*. John Wiley and Sons. New York.

Mangel, M. (editor) (1990). *Classics of Theoretical Biology (Part one)*. Special issue of the *Bulletin of Mathematical Biology* **52**.

Mangel, M. (editor) (1991). *Classics of Theoretical Biology (Part two)*. Special issue of the *Bulletin of Mathematical Biology* **53**.

Mangel, M. (editor) (1992). *Bioeconomics and Behavioural Ecology*. Special issue of the *Bulletin of Mathematical Biology* **54**.

Nagilaky, T. (1992). *Introduction to Theoretical Population Genetics*. Springer-Verlag, Berlin.

Øksendal, B. (1985; sixth edition 2003). *Stochastic Differential equations. An Introduction with Applications*. Springer-Verlag. Berlin.

Scudo, F. M. e Ziegler, J. R. (1978). *The Golden Age of Theoretical Ecology:1923-1940. A Collection of Works by V. Volterra, V. A. Kostitzin, A. J. Lotka and A. N. Kolmogoroff*. Springer-Verlag, Berlin.

Seber, G. A. F. (1982). *The estimation of animal abundance and related parameters (2nd ed.)*, London: Charles W. Griffin.

Tuljapurkar, S. D. (1990). *Population Dynamics in Variable Environments*. Springer-Verlag, New York.

Williams, B.K, Nichols, J.D., and Conroy, M. (2002). *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press.

Yodzis, P. (1989). *Introduction to Theoretical Ecology*. Harper & Row, New York.