

UM MODELO MATEMÁTICO EM DINÂMICA DE POPULAÇÕES I

[A dynamics of populations mathematical model I]

Edison Pereira dos SANTOS ^{1,2}

RESUMO

Este trabalho apresenta o desenvolvimento de um modelo matemático em dinâmica de populações, através de equações de diferença finita, e a análise da estabilidade dos pontos de equilíbrio.

PALAVRAS-CHAVE: biologia populacional, equações de diferença

ABSTRACT

This paper presents the development of a dynamics of populations mathematical model, by means of difference equations, and the analysis of the stability of the equilibrium points.

KEY WORDS: population biology, difference equations

1. INTRODUÇÃO

As espécies biológicas com reprodução contínua (aproximadamente constante durante o ano todo) têm sua dinâmica representada através de equações diferenciais (BEVERTON & HOLT, 1957). Se a reprodução for periódica (mais intensa numa certa época do ano), são mais adequadas as equações de diferença finita (GOLDBERG, 1967), com tempo (t) considerado discreto e tendo por base a época de reprodução.

Este trabalho desenvolve um modelo

matemático (determinístico), através de equações de diferença, mais geral que os comumente usados em Investigação Pesqueira.

Aqui, população é um conjunto de indivíduos da mesma espécie, separados de outras populações dessa espécie (se existirem) por barreiras geográficas que impedem cruzamentos sexuais. Coorte é um conjunto de indivíduos que nasce numa mesma época de reprodução.

2. O MODELO

2.1. Mortalidade

Seja:

$N_{i,t}$ = número de indivíduos da coorte *i* no instante *t*,

$N_{i,t+\Delta t}$ = idem no instante *t*+ Δt e
 Δt = intervalo de tempo

$$N_{i,t+\Delta t} = N_{i,t} S^*(\Delta t) = N_{i,t} e^{-Z\Delta t}$$

onde:

$S^*(\Delta t)$ = taxa de sobrevivência total em Δt ,

$Z\Delta t = -\ln [S^*(\Delta t)]$ = coeficiente de mortalidade total e

Z = coeficiente instantâneo de mortalidade total.

(1) Bolsista do CNPq junto à Divisão de Pesca Marítima - Instituto de Pesca - CPA / SAA
(2) Endereço / Address: Av. Bartholomeu de Gusmão, 192 - CEP 11030-906 - SANTOS - SP

Se houver só mortalidade natural (sem pesca), tem-se:

$$N_{i,t+\Delta t} = N_{i,t} e^{-M\Delta t}$$

onde: $M\Delta t$ = coeficiente de mortalidade natural e

M = coeficiente instantâneo de mortalidade natural.

Supondo haver só mortalidade por pesca (sem natural):

$$N_{i,t+\Delta t} = N_{i,t} e^{-F\Delta t}$$

onde: $F\Delta t$ = coeficiente de mortalidade por pesca e,

F = coeficiente instantâneo de mortalidade por pesca.

Como $e^{-Z\Delta t}$, $e^{-M\Delta t}$, $e^{-F\Delta t}$ variam de 0 a 1 e medem probabilidades, na presença de ambas as mortalidades tem-se:

$$N_{i,t+\Delta t} = N_{i,t} e^{-Z\Delta t} = N_{i,t} e^{-M\Delta t} e^{-F\Delta t}$$

isto é, para um indivíduo sobreviver é necessário que ele sobreviva à mortalidade natural e (\cap) àquela por pesca; logo:

$$Z = M + F$$

Seja:

$H(\Delta t)$ = número total de indivíduos mortos em Δt ,

$G(\Delta t)$ = número de indivíduos mortos por causas naturais e

$C(\Delta t)$ = número de indivíduos capturados.

$$H(\Delta t) = G(\Delta t) + C(\Delta t) = N_{i,t} [1 - e^{-Z\Delta t}]$$

$H^*(\Delta t) = 1 - e^{-Z\Delta t}$ = taxa de mortalidade total,

$G_p^*(\Delta t) = 1 - e^{-M\Delta t}$ = probabilidade de morte natural e

$C_p^*(\Delta t) = 1 - e^{-F\Delta t}$ = probabilidade de morte por pesca.

$$H^*(\Delta t) = G_p^*(\Delta t) + C_p^*(\Delta t) - G_p^*(\Delta t) C_p^*(\Delta t)$$

Fazendo:

$$\frac{G(\Delta t)}{H(\Delta t)} = \frac{N_{i,t} [1 - e^{-M\Delta t}]}{N_{i,t} [1 - e^{-Z\Delta t}]} = \frac{1 - e^{-M\Delta t}}{1 - e^{-Z\Delta t}} \cong \frac{M}{Z}$$

pois:

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{1 - e^{-M\Delta t}}{1 - e^{-Z\Delta t}} = \frac{M}{Z} \quad (\text{L'Hôpital})$$

assim:

$$\frac{C(\Delta t)}{H(\Delta t)} \cong \frac{F}{Z} \text{ e } \frac{H(\Delta t)}{Z} \cong \frac{G(\Delta t)}{M} \cong \frac{C(\Delta t)}{F} \quad (\text{I})$$

Seja (RICKER, 1958):

$$G_c^*(\Delta t) = \frac{G(\Delta t)}{N_{i,t}} = \text{expectativa de morte natural e}$$

$$C_c^*(\Delta t) = \frac{C(\Delta t)}{N_{i,t}} = \text{expectativa de morte por pesca.}$$

$$H^*(\Delta t) = G_c^*(\Delta t) + C_c^*(\Delta t)$$

Não se trata de probabilidades pois, na presença das duas mortalidades, essas expectativas não podem assumir valor 1, individualmente.

Os aparelhos de pesca capturam, por unidade de esforço (intensidade de pesca), os indivíduos que se encontram numa sub-região de área (ou volume) a , na região de área (ou volume) A , onde a população vive. O valor de a deve ser pequeno em relação a A para evitar sobreposição. Assim, para o esforço $f(\Delta t)$:

$$\frac{C(\Delta t)}{af(\Delta t)} \cong \frac{N_{i,t}}{A}$$

$$\frac{C(\Delta t)}{f(\Delta t)} \cong \frac{a}{A} N_{i,t} = pN_{i,t} \quad (\text{II})$$

$$C_e^*(\Delta t) = \frac{C(\Delta t)}{N_{i,t}} = pf(\Delta t)$$

como: $\frac{G(\Delta t)}{M} \cong \frac{C(\Delta t)}{F}$

temos: $F \cong \frac{M}{G_e^*(\Delta t)} pf(\Delta t)$

$$F \cong qf(\Delta t)$$

q = coeficiente de capturabilidade e completando a relação (I) tem-se:

$$\frac{H^*(\Delta t)}{Z\Delta t} \cong \frac{G_e^*(\Delta t)}{M\Delta t} \cong \frac{C_e^*(\Delta t)}{F\Delta t} \cong \frac{p}{q} \quad \text{(III)}$$

2.2. Dinâmica da População

Seja:

N_t = número de indivíduos em reprodução (todas as coortes),

$N_{0,t}$ = número de indivíduos que nascem em $t=N_0(N_t)$ (função de natalidade ou reprodução),

$\Delta t = 1$,

t_r = idade de primeira reprodução (número inteiro),

t_R = idade de recrutamento ($0 \leq t_R \leq t_r$),

R_t = número de recrutas em $t_R = R(N_{0,t}) = R(N_t)$,

M = constante para as diferentes coortes e independente de N_t .

Assim:

$$N_{t+1} = R_t e^{-Z(t-t_R)} + N_t e^{-Z} \quad \text{(IV)}$$

EQUAÇÃO (de diferença) DA DINÂMICA DA POPULAÇÃO, com equilíbrio:

$$N_t = N_{t+1} = N_E$$

Para o estudo da estabilidade dos pontos de equilíbrio, usa-se o método indireto de Liapunov (LA SALLE, 1977), onde a reta tangente (N_t', R_t') no ponto (N_E, R_E) substitui $R(N_t)$ numa região próxima ao ponto.

Assim:

$$\frac{dR_t}{dN_t} = \frac{R_t' - R_E}{N_t' - N_E} \cong \frac{R_t - R_E}{N_t - N_E}$$

$$R_t \cong R_E + \frac{dR_t}{dN_t} (N_t - N_E)$$

onde: dR_t/dN_t é a derivada de $R(N_t)$ no ponto (N_E, R_E).

De (IV) resulta:

$$N_{t+1} = \left[R_E - \frac{dR_t}{dN_t} N_E \right] e^{-Z(t-t_R)} + \left[\frac{dR_t}{dN_t} e^{-Z(t-t_R)} + e^{-Z} \right] N_t$$

com solução:

$$N_t = N_E + (N_0 - N_E) \Omega^t$$

onde: $\Omega = \frac{dR_t}{dN_t} e^{-Z(t-t_R)} + e^{-Z} \quad \text{(V)}$

e N_0 = valor inicial de N_t

O equilíbrio será estável para $-1 < \Omega < 1$, instável para $-1 > \Omega > 1$, oscilante para $\Omega < 0$ e oscilante amortecido para $-1 < \Omega < 0$. Portanto a população só pode existir se $|\Omega| < 1$.

O valor crítico do esforço (f_c), que destroi a população é dado por: $|\Omega(f_c)| = 1$

$$\Omega(f_c) = \frac{dR_t}{dN_t} e^{-(M+qf_c)(t-t_0) + e^{-M-qf_c}}$$

2.3. Rendimento

A função de rendimento é a relação entre a produção (em número de indivíduos ou peso total) e o esforço.

Assim, da definição de expectativa de morte por pesca e (III) resulta:

$$C_t = \frac{R_t q f}{M+qf} \left[1 - e^{-(M+qf)(t-t_0)} \right] + \frac{N_t q f}{M+qf} \left[1 - e^{-M-qf} \right]$$

onde: C_t = número de indivíduos capturados no ano que inicia em t .

No equilíbrio (rendimento sustentável):

$$C_s = \frac{R_s q f}{M+qf} \left[1 - e^{-(M+qf)(t-t_0)} \right] + \frac{N_s q f}{M+qf} \left[1 - e^{-M-qf} \right]$$

$$Y_s = C_s \bar{W}_E \quad (VI)$$

onde: Y_s = peso total dos C_s indivíduos e \bar{W}_E = peso médio desses indivíduos.

A produção máxima sustentável (Y_{ms}) e o esforço ótimo (f_m) que a produz, assim como o valor de t_R que maximiza Y_s , são dados por:

$$\frac{dY_s}{df} = 0 \quad \text{e} \quad \frac{dY_s}{dt_R} = 0$$

2.4. Determinação de \bar{W}_E

Suponha-se a população em equilíbrio e que:

1) a reprodução se dê a intervalos Δt de tempo,

2) a unidade de tempo seja Δt , assim: $t = T\Delta t$ e $t_R = T_R\Delta t$, e

3) a expressão matemática da curva de crescimento seja a de von BERTALANFFY (1938):

$$L_{T\Delta t} = L_\infty \left[1 - e^{-K(T+T_0+T_R)\Delta t} \right]$$

com $t_0 = T_0\Delta t$

Como R é constante ou por imposição do modelo ou pela situação de equilíbrio, pode-se escrever:

$$L_E = \frac{\sum_{T=T_R}^{\infty} R e^{-ZT\Delta t} L_{T\Delta t}}{\sum_{T=T_R}^{\infty} R e^{-ZT\Delta t}} =$$

$$= L_\infty \left[1 - \frac{\sum_{T=T_R}^{\infty} e^{-(Z-K)T\Delta t}}{\sum_{T=T_R}^{\infty} e^{-ZT\Delta t}} e^{-K(T_0+T_R)\Delta t} \right] =$$

$$= L_\infty \left[1 - \frac{1 - e^{-Z\Delta t}}{1 - e^{-(Z+K)\Delta t}} e^{-K(t_0+t_R)} \right] =$$

$$= L_\infty \left[1 - \frac{Z}{Z+K} e^{-K(t_0+t_R)} \right]$$

pois: $\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{1 - e^{-Z\Delta t}}{1 - e^{-(Z+K)\Delta t}} = \frac{Z}{Z+K}$ (L'Hôpital)

Sendo: $W = \phi L^{\theta}$ (SANTOS, 1978) resulta:

$$\bar{W}_E \cong W_\infty \left[1 - \frac{Z}{Z+K} e^{-K(t_0+t_R)} \right]^{\theta} \quad (VII)$$

2.5. Um Caso Particular

Suponha-se $R_t = R$ [R constante, independente de N_t , de acordo com BEVERTON & HOLT (1957)].

De (IV) a (VII) resulta a equação da dinâmica:

$$N_{t+1} = R e^{-Z(t, t_R)} + N_t e^{-Z}$$

com equilíbrio:

$$N_E = \frac{R e^{-Z(t, t_R)}}{1 - e^{-Z}} \quad 0 < \Omega = e^{-Z} < 1 \quad \text{único e estável}$$

sem esforço crítico: $f_c < 0$ ou $f_c = \infty$

e função de rendimento:

$$Y_s = \frac{Rqf}{M + qf} W_\infty \left[1 - \frac{M + qf}{M + K + qf} e^{-K(t_0 + t_R)} \right]^\theta$$

$$\text{com: } t_R = -\frac{1}{K} \ln \left[\frac{M(Z + K)}{Z(M + K^\theta)} \right] - t_0$$

obtido substituindo R por $R e^{M(t_R - t_R)}$, onde t_R é o valor atual de t_R .

Y_{ms} e f_m são determinados por cálculo numérico.

2.6. Estimaciones

SANTOS (1978) apresenta a metodologia para a estimação dos parâmetros aqui presentes. A premissa fundamental imposta é que a região ocupada pela população permanece constante à medida que N_t varia. Neste caso, a densidade é que varia, e a captura (produção) por unidade de esforço fica proporcional ao tamanho da população (II). O parâmetro H^* pode ser estimado pela variação no número de indivíduos, por classe etária, capturado por unidade de esforço. Lançado num gráfico Z contra f , deve resultar uma relação linear, pois $Z = M + qf$, que permite estimar M e q por regressão. Com Z , M e as relações apresentadas, pode-se estimar todos os outros parâmetros.

3. CONCLUSÕES

Uma população biológica, cuja dinâmica é descrita pela equação de diferença finita:

$$N_{t+1} = R_t e^{-(M+qf)(t, t_R)} + N_t e^{-M+qf}$$

onde:

N_t = número de indivíduos em reprodução no instante t ,

t_r = idade de primeira reprodução (número inteiro),

t_R = idade de recrutamento ($0 \leq t_R \leq t_r$),

R_t = número de recrutas em $t_R = R(N_t)$,

M = coeficiente de mortalidade natural, constante para as diferentes coortes e independente de N_t ,

q = coeficiente de capturabilidade e

f = esforço (medida qualquer de intensidade de pesca),

apresenta estabilidade dos pontos de equilíbrio dada por:

$$\Omega(f) = \frac{dR_t}{dN_t} e^{-(M+qf)(t, t_R)} + e^{-M+qf}$$

e o esforço crítico (f_c), que destrói a população, por:

$$|\Omega(f_c)| = 1$$

A função de rendimento será:

$$C_t = \frac{R_t q f}{M + q f} \left[1 - e^{-(M + q f)(t - t_k)} \right] + \frac{N_t q f}{M + q f} \left[1 - e^{-M - q f} \right]$$

onde: C_t = número de indivíduos capturados no ano que inicia em t , através do esforço f .

No caso particular em que $R_t = R$ [constante, independente de N_t segundo BEVERTON & HOLT (1957)] resulta:

$$N_{t+1} = R e^{-(M + q f)(t - t_k)} + N_t e^{-M - q f}$$

com equilíbrio único e estável:

$$N_E = \frac{R e^{-(M + q f)(t - t_k)}}{1 - e^{-M - q f}}$$

sem esforço crítico: $f_c < 0$ ou $f_c = \infty$ e função de rendimento:

$$Y_s = \frac{R q f}{M + q f} W_\infty \left[1 - \frac{M + q f}{M + K + q f} e^{-K(t_0 + t_k)} \right]^0$$

$$\text{com: } t_R = -\frac{1}{K} \ln \left[\frac{M(Z + K)}{Z(M + K^0)} \right] - t_0$$

onde: Y_s = produção sustentável, em peso, em função de f e

t_k = idade de recrutamento, que maximiza Y_s .

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BERTALANFFY, L. von 1938 A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*, 10 (2): 181-213.
- BEVERTON, R. J. H. & HOLT, S. J. 1957 On the dynamics of exploited fish populations. *U. K. Min. Agr. Fish., Fish. Invest. Ser.*, 2 (19), 533 p.
- GOLDBERG, S. 1967 *Introduction to difference equations*. John Wiley & Sons, 260 p.
- LA SALLE, J. P. 1977 *Stability theory for difference equations*. J. Halle - Math. Assoc. Amer.
- RICKER, W. E. 1958 Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 119, 300 p.
- SANTOS, E. P. dos 1978 *Dinâmica de populações aplicada à pesca e piscicultura*. HUCITEC - EDUSP, 129 p.