

UFRRJ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
MODELAGEM MATEMÁTICA E COMPUTACIONAL

DISSERTAÇÃO

**Um Estudo Hipotético Baseado em Modelos de
Crescimento e Competição para a Dinâmica
Populacional do Mexilhão Dourado**

Charles Henrique Xavier Barreto Barbosa

2022



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE CIÊNCIAS EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM MODELAGEM
MATEMÁTICA E COMPUTACIONAL**

**UM ESTUDO HIPOTÉTICO BASEADO EM MODELOS DE
CRESCIMENTO E COMPETIÇÃO PARA A DINÂMICA
POPULACIONAL DO MEXILHÃO DOURADO**

CHARLES HENRIQUE XAVIER BARRETO BARBOSA

Sob orientação de
Claudia Mazza Dias

e co-orientação de
Dayse Haime Pastore

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre** no Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática e Computacional, Área de Concentração em Modelagem Matemática e Computacional.

Seropédica, RJ, Brasil
Julho de 2022

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro
Biblioteca Central / Seção de Processamento Técnico

Ficha catalográfica elaborada
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

B238e Barbosa, Charles Henrique Xavier Barreto, 1992-
Um Estudo Hipotético Baseado em Modelos de
Crescimento e Competição para a Dinâmica Populacional
do Mexilhão Dourado / Charles Henrique Xavier Barreto
Barbosa. - Paracambi, 2022.
133 f.: il.

Orientadora: Claudia Mazza Dias.
Coorientadora: Dayse Haime Pastore.
Dissertação(Mestrado). -- Universidade Federal
Rural do Rio de Janeiro, PPGMMC, 2022.

1. Modelagem Matemática. 2. Modelo de Competição.
3. Dinâmica Populacional. 4. Análise de Estabilidade.
5. Biomatemática. I. Dias, Claudia Mazza, 20/12/1969
, orient. II. Pastore, Dayse Haime, 31/05/1977-,
coorient. III Universidade Federal Rural do Rio de
Janeiro. PPGMMC. IV. Título.



ATA N° 3330/2022 - PPGMMC (12.28.01.00.00.00.61)

N° do Protocolo: 23083.048057/2022-36

Seropédica-RJ, 06 de agosto de 2022.

CHARLES HENRIQUEXAVIER BARRETO BARBOSA

Dissertação submetida como requisito parcial para a obtenção de grau de **Mestre**, no Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática e Computacional PPGMMC, área de Concentração em Modelagem Matemática e Computacional.

DISSERTAÇÃO APROVADA EM 26/07/2022

Conforme deliberação número 001/2020 da PROPPG, de 30/06/2020, tendo em vista a implementação de trabalho remoto e durante a vigência do período de suspensão das atividades acadêmicas presenciais, em virtude das medidas adotadas para reduzir a propagação da pandemia de Covid-19, nas versões finais das teses e dissertações as assinaturas originais dos membros da banca examinadora poderão ser substituídas por documento(s) com assinaturas eletrônicas. Estas devem ser feitas na própria folha de assinaturas, através do SIPAC, ou do Sistema Eletrônico de Informações (SEI) e neste caso a folha com a assinatura deve constar como anexo ao final da tese / dissertação.

Claudia Mazza Dias Dr^a (Orientadora, Presidente da Banca-UFRRJ)

Rosane Ferreira de Oliveira Dr^a (membro interno-UFRRJ)

Edilson Fernandes de Arruda Dr^o (University of Southampton-UK-Inglaterra-Externo à Instituição)

José Carlos Rubianes Silva Dr^o (CEFET-RJ- Externo à Instituição)

João Frederico da Costa Azevedo Meyer Dr^o (UNICAMP-Externo à Instituição)

(Assinado digitalmente em 07/08/2022 11:45)

CLAUDIA MAZZA DIAS

PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR

DeptTL/IM (12.28.01.00.00.90)

Matrícula: 1712672

(Assinado digitalmente em 08/08/2022 17:49)

ROSANE FERREIRA DE OLIVEIRA

PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR

DeptM (12.28.01.00.00.00.63)

Matrícula: 377679

(Assinado digitalmente em 08/08/2022 00:50)

JOSÉ CARLOS RUBIANES SILVA

ASSINANTE EXTERNO

Passaporte: 4479179

(Assinado digitalmente em 07/08/2022 16:17)
JOÃO FREDERICO DA COSTA AZEVEDO MEYER

ASSINANTE EXTERNO

CPF: 378.941.888-91

(Assinado digitalmente em 08/08/2022 05:58)

EDILSON FERNANDES ARRUDA

ASSINANTE EXTERNO

CPF: 525.697.481-53

Dedico este trabalho aos meus pais.

AGRADECIMENTOS

O caminho até aqui se mostrou desafiador, poder fazer parte da construção de conhecimento através da pesquisa exige preparo, esforço, criatividade e, sobretudo, persistência. O caso é que não estaria escrevendo um texto de agradecimentos se tivesse tentado trilhar este caminho sozinho. Seria impossível. Ou talvez sem sentido? Toda conclusão é uma conquista quando há com quem compartilhá-la. Afinal, a jornada é tão importante quanto seu desfecho. Nesse sentido, as pessoas que contribuíram com meu caminho me marcaram de alguma maneira e, com isso, certamente marcaram meu trabalho.

Portanto, agradeço primeiramente aos meus pais, Charles e Maristela, que me apoiaram e motivaram além de qualquer circunstância. Aos meus irmãos, Luis e João, que tratam com tanto zelo e respeito o que faço. A minha namorada, Vanessa, que esteve comigo ao longo de todo o percurso, não me deixando desistir e compartilhando as frustrações e sucessos.

Ainda, devo agradecer a todos docentes e discentes do Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática e Computacional da UFRRJ (PPGMMC-UFRRJ), em especial o Prof. Carlos Andrés, a Prof. Rosane Ferreira e Douglas Filgueiras, que transformaram tão naturalmente dever em privilégio.

Aos colegas do grupo de pesquisa Mexilhão Dourado: Prof. Anna Corbos, Prof. Carlos Rubianes, Prof. Issac Santos, Ramoni Azevedo e Raquel Figueira, que tornaram através do exemplo toda jornada mais inspiradora.

Finalmente, um último agradecimento as minhas tão caras orientadoras, Prof. Claudia Mazza e Prof. Dayse Pastore. Pela magnânima solicitude, pela paciência, pelos ensinamentos e pelos conselhos, muito obrigado! Vocês marcaram tanto quanto eu todas essas páginas.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

*"...Bravo!
Há esperança entre sinais e trampolins
E a certeza que milhões de Benjamins
Estão no palco sob as luzes da ribalta
Salta, menino..."*

Acadêmicos Do Salgueiro, 2020.

XAVIER BARRETO BARBOSA, Charles Henrique. **Um Estudo Hipotético Baseado em Modelos de Crescimento e Competição para a Dinâmica Populacional do Mexilhão Dourado**. 2022. 119f. Dissertação (Mestrado em Modelagem Matemática e Computacional). Instituto de Ciências Exatas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2022.

A presença do invasor mexilhão dourado em águas brasileiras representa uma sorte de impactos, sejam eles ecológicos ou econômicos. Diante desse cenário, uma alternativa de controle populacional se faz promissora: a imersão de uma espécie geneticamente modificada com o objetivo de, em contato com o molusco selvagem, produzir futuras gerações inférteis. Dessa forma, uma proposta de modelo matemático que contemple tal competição torna-se de grande valia, uma vez que pode fornecer informações para nortear experimentos de laboratório. No entanto, o modelo de competição necessita de uma dinâmica de crescimento bem estabelecida. Assim sendo, esse trabalho apresenta dois modelos para a dinâmica do mexilhão selvagem, que serão estudados de forma analítica e numérica. O estudo analítico expõe as soluções de equilíbrio, sua estabilidade local nos pontos estacionários e uma análise de sensibilidade dos números de reproduções basais (R_0 's). A partir da sensibilidade dos parâmetros que compõem os R_0 's, escolhe-se um dos modelos de crescimento para receber as parcelas de competição. Definido um modelo mais adequado, é proposto um sistema de equações diferenciais ordinárias para modelar a competição com o mexilhão modificado. São realizadas simulações numéricas para o sistema de equações a fim de aferir possíveis desfechos da competição, fazendo uso do método de Runge-Kutta de quarta ordem. O estudo é capaz de apresentar dois pontos conclusivos importantes: que a erradicação pode ser atingida e que há necessidade de vantagens competitivas para que a estratégia funcione. A sensibilidade dos parâmetros e as aproximações numéricas do modelo de competição, atestam que uma maior eficiência reprodutiva e um mexilhão modificado menos suscetível à predação são as vantagens mais promissoras. Finalmente, à vista de um tópico tão importante, esse trabalho é necessário para que essa estratégia de controle populacional seja estudada e testada para auxiliar no desenvolvimento da espécie modificada e respeitar a ecologia.

Palavras-chave: Modelagem Matemática, Modelo de Competição, Dinâmica Populacional, Análise de Estabilidade, Biomatemática.

ABSTRACT

XAVIER BARRETO BARBOSA, Charles Henrique. **A Hypothetical Study Based on Growth and Competition Models for Golden Mussel Population Dynamics**. 2022. 119p. Dissertation (Master in Mathematical and Computational Modeling). Instituto de Ciências Exatas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2022.

The presence of the invasive golden mussel in Brazilian waters represents a series of impacts, whether ecological or economic. Given this scenario, an alternative for population control is promising: the immersion of a genetically modified species to produce, in contact with the wild mollusc, future infertile generations. Thus, a proposal for a mathematical model that contemplates such competition becomes of great value, since it can provide information to guide laboratory experiments. However, the competition model needs a well-established growth dynamic. Therefore, this work presents two models for the dynamic of wild mussels, which will be studied analytically and numerically. The analytical study exposes the equilibrium solutions, their local stability at stationary points and a sensitivity analysis of the basal reproduction numbers (R_0 's). Through the sensitivity of the parameters that compose the R_0 's, one of the growth models is chosen to receive the competition parcels. Once a more adequate model is defined, a system of ordinary differential equations is proposed to model the competition with the modified mussel. Numerical simulations are performed for the system of equations in order to assess possible outcomes of the competition, using the fourth order Runge-Kutta method. The study presents two important conclusive points: eradication can be achieved and there is a need for competitive advantages for the strategy to work. The sensitivity of the parameters and the numerical approximation of the competition model attest that greater reproductive efficiency and a modified mussel less susceptible to predation are the most promising advantages. Finally, in view of such an important topic, this work is necessary so that this population control strategy can be studied and tested to help the development of the modified species and respect the ecology.

Keywords: Mathematical Modeling, Competition Model, Population Dynamics, Stability Analysis, Biomathematics.

1	INTRODUÇÃO	1
1.1	O Mexilhão Dourado	1
1.2	O Modelo Matemático	4
1.3	Objetivo do Trabalho	5
2	REVISÃO TEÓRICA	8
2.1	Noções sobre Equações Diferenciais Ordinárias	8
2.2	Modelos de Crescimento Populacional	10
2.2.1	Modelo de Crescimento de Malthus	10
2.2.2	Modelo de Crescimento de Verhulst	11
2.3	Competição entre duas Espécies	13
2.4	Obtenção de um Sistema Adimensional	14
2.5	Estado Estacionário e Soluções de Equilíbrio	15
2.6	Análise de Estabilidade para Sistemas Lineares	17
2.7	Análise de Estabilidade Local para Sistemas Não Lineares	22
2.8	Análise de Estabilidade dos Pontos de Equilíbrio	26
2.8.1	Primeira solução: extinção de ambas as populações	26
2.8.2	Segunda solução: prevalescimento da primeira espécie sobre a segunda	27
2.8.3	Terceira solução: prevalescimento da segunda espécie sobre a primeira	28
2.8.4	Quarta solução: coexistência entre as espécies em competição	28
2.9	Ferramentas para Aproximação Numérica	31
2.9.1	Os Métodos de Runge-Kutta	32
2.9.2	Aplicação para Competição entre Duas Espécies	33
2.9.3	Coexistência	34
2.9.4	Extinção	35
3	ESTUDO DE CRESCIMENTO PARA O MEXILHÃO DOURADO	38
3.1	Modelo I	38
3.1.1	Elaboração do Modelo de Crescimento I	38
3.1.2	Métodos para o Modelo I	41
3.1.2.1	Versão Adimensional para o Modelo I	41
3.1.2.2	Soluções Estacionárias	43

3.1.2.3	Análise de Estabilidade das Soluções Estacionárias do Modelo I.....	46
3.1.2.4	Análise de Sensibilidade dos Parâmetros de Reprodução Basal para o Modelo I.....	50
3.1.2.5	Parâmetros para Solução Numérica do Modelo I.....	51
3.2	Modelo II	52
3.2.1	Modelagem para o Modelo II.....	53
3.2.2	Métodos para o Modelo II	54
3.2.2.1	Versão Adimensional para o Modelo II	54
3.2.2.2	Soluções Estacionárias para o Modelo II.....	57
3.2.2.3	Análise de Estabilidade das Soluções Estacionárias do Modelo II.....	58
3.2.2.4	Análise de Sensibilidade dos Parâmetros de Reprodução Basal para o Modelo II.....	60
3.2.2.5	Parâmetros para Aproximação Numérica do Modelo II - Dimensional	61
3.3	Resultados e Discussões	61
3.3.1	Versões Adimensionais	61
3.3.2	Soluções Estacionárias.....	62
3.3.3	Estabilidade das Soluções Estacionárias.....	62
3.3.3.1	Soluções Triviais	62
3.3.3.2	Solução de Coexistência para Larva e Mexilhão	63
3.3.3.3	Solução de Prevalhecimento das Algas.....	63
3.3.4	Aproximações Numéricas.....	64
3.3.4.1	Condição de Infestação	64
3.3.5	Considerações Finais	70
4	ESTUDO DE COMPETIÇÃO HIPOTÉTICA PARA O MEXILHÃO DOURADO	71
4.1	Metodologia	72
4.1.1	O Modelo Matemático Proposto	72
4.1.2	Parâmetros para as Aproximações Numéricas.....	75
4.1.3	A Proporção de Transmissão	76
4.1.4	Casos Estudados	77
4.2	Resultados e Discussões	79
4.2.1	Sem Vantagens Competitivas	79
4.2.2	Reprodução Mais Eficiente	83
4.2.3	Maturação Mais Breve	87
4.2.4	Mexilhões Mais Resistentes	92
4.2.5	Larvas Mais Resistentes	96
4.2.6	Maior Eficiência Reprodutiva Com Mexilhões Mais Resistentes	101
4.2.7	Resultado Mesclado para Oscilação da Proporção de Transmissão	103
4.2.8	Resultados para Diferentes Níveis de Limpeza.....	104
4.2.9	Diferentes Condições Iniciais para os Modificados.....	107
4.2.10	Proporção das Populações	108
4.3	Considerações Finais	110
5	CONCLUSÕES	112
6	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	115

Lista de Figuras

Figura 1.1 – Grades de Atucha. Fonte: [3].	3
Figura 1.2 – Mapeamento da infestação pela América Latina. Fonte: [3].	3
Figura 2.1 – Soluções exponenciais do modelo de Malthus. Fonte: [28].	11
Figura 2.2 – Soluções do crescimento logístico. Fonte: [34].	12
Figura 2.3 – Solução malthusiana e solução logística. Fonte: [2].	13
Figura 2.4 – Plano de fase com dois autovalores reais distintos e negativos. Fonte: [28].	19
Figura 2.5 – Plano de fase com dois autovalores reais distintos e positivos. Fonte: [28].	19
Figura 2.6 – Plano de fase com dois autovalores reais de sinais distintos. Fonte: [28].	20
Figura 2.7 – Plano de fase para autovalores complexos com parte real. Fonte: [28].	21
Figura 2.8 – Plano de fase com dois autovalores puramente complexos com $\beta < 0$. Fonte: [28].	22
Figura 2.9 – Estabilidade com as condições (2.66) e (2.67) cumpridas. Fonte: adaptado de [5].	23
Figura 2.10 – Estabilidade assintótica com as condições (2.66) e (2.68) cumpridas. Fonte: adaptado de [5].	24
Figura 2.11 – Fluxograma de contextualização das etapas de desenvolvimento em um modelo. Fonte: adaptado de [42].	31
Figura 2.12 – Aproximação pelo método de Euler. Fonte: [6].	33
Figura 2.13 – Resultados para coexistência de populações.	35
Figura 2.14 – Resultados para extinção de uma das populações.	36
Figura 2.15 – Resultados para extinção de uma das populações com ambos $a_{i,j} > 1$.	37
Figura 3.1 – Diagrama de Compartimento para elaboração do Modelo I de crescimento.	39
Figura 3.2 – Comportamento qualitativo das interações. Fonte: desenvolvida pelo autor.	54
Figura 3.3 – Resultados para densidade de larvas no Modelo I.	65
Figura 3.4 – Resultados para densidade de larvas no Modelo II.	65
Figura 3.5 – Resultados para densidade de algas no Modelo I.	66
Figura 3.6 – Resultados para densidade de algas no Modelo II.	66
Figura 3.7 – Resultados para proporção de densidade dos mexilhões em 1 ano de simulação.	67
Figura 3.8 – Resultados para proporção de densidade dos mexilhões em 2 anos de simulação.	67
Figura 3.9 – Resultados para proporção de densidade de todas as espécies em 2 anos de simulação.	68

Figura 3.10 – Resultados para proporção de densidades com r_1 modificado.....	69
Figura 3.11 – Resultados para proporção de densidades com b modificado.	69
Figura 3.12 – Resultados para proporção de densidades com r_1 e b modificados.	70
Figura 4.1 – Resultados para densidades de mexilhões selvagens e modificados em 1 ano de simulação.....	79
Figura 4.2 – Resultados para densidades de mexilhões selvagens e modificados em 2 anos de simulação.....	80
Figura 4.3 – Resultados para densidades de mexilhões selvagens e modificados em 10 anos de simulação.....	80
Figura 4.4 – Resultados para densidades de larvas selvagens e modificadas em 1 ano de simulação.....	81
Figura 4.5 – Resultados para densidades de larvas selvagens e modificadas em 2 anos de simulação.....	81
Figura 4.6 – Resultados para densidades de larvas selvagens e modificadas em 10 anos de simulação.....	82
Figura 4.7 – Resultados para densidades de algas em 1 ano de simulação.....	82
Figura 4.8 – Resultados para densidades de algas em 2 anos de simulação.....	83
Figura 4.9 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{r}_1 = 0,08$	83
Figura 4.10 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{r}_1 = 0,09$	84
Figura 4.11 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{r}_1 = 0,1$	84
Figura 4.12 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{r}_1 = 0,08$	85
Figura 4.13 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{r}_1 = 0,09$	85
Figura 4.14 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{r}_1 = 0,1$	86
Figura 4.15 – Resultados para densidades de algas com $\bar{r}_1 = 0,08$	86
Figura 4.16 – Resultados para densidades de algas com $\bar{r}_1 = 0,09$	87
Figura 4.17 – Resultados para densidades de algas com $\bar{r}_1 = 0,1$	87
Figura 4.18 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{\lambda} = 0,035$	88
Figura 4.19 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{\lambda} = 0,04$	88
Figura 4.20 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{\lambda} = 0,045$	89
Figura 4.21 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{\lambda} = 0,035$	89
Figura 4.22 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{\lambda} = 0,04$	90
Figura 4.23 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{\lambda} = 0,045$	90
Figura 4.24 – Resultados para densidades de algas com $\bar{\lambda} = 0,03$	91
Figura 4.25 – Resultados para densidades de algas com $\bar{\lambda} = 0,035$	91
Figura 4.26 – Resultados para densidades de algas com $\bar{\lambda} = 0,04$	92
Figura 4.27 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{b} = 0,009$	92
Figura 4.28 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{b} = 0,0085$	93
Figura 4.29 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{b} = 0,0075$	93
Figura 4.30 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{b} = 0,009$	94
Figura 4.31 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{b} = 0,0085$	94
Figura 4.32 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{b} = 0,0075$	95
Figura 4.33 – Resultados para densidades de algas com $\bar{b} = 0,009$	95
Figura 4.34 – Resultados para densidades de algas com $\bar{b} = 0,0085$	96
Figura 4.35 – Resultados para densidades de algas com $\bar{b} = 0,0075$	96
Figura 4.36 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{\mu} = 0,0036$	97
Figura 4.37 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{\mu} = 0,0034$	97
Figura 4.38 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{\mu} = 0,003$	98
Figura 4.39 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{\mu} = 0,0036$	98

Figura 4.40 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{\mu} = 0,0034$	99
Figura 4.41 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{\mu} = 0,003$	99
Figura 4.42 – Resultados para densidades de algas com $\bar{\mu} = 0,0036$	100
Figura 4.43 – Resultados para densidades de algas com $\bar{\mu} = 0,0034$	100
Figura 4.44 – Resultados para densidades de algas com $\bar{\mu} = 0,003$	101
Figura 4.45 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{r}_1 = 0,08$ e $\bar{b} = 0,009$	101
Figura 4.46 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$	102
Figura 4.47 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{r}_1 = 0,1$ e $\bar{b} = 0,0075$	102
Figura 4.48 – Resultados para densidades de mexilhões para diferentes χ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos.	103
Figura 4.49 – Resultados para densidades de mexilhões para diferentes χ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos.	103
Figura 4.50 – Resultados para densidades de mexilhões para $\chi = 1$ (transmissão perfeita) com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos – contexto inactivo.	104
Figura 4.51 – Resultados para densidades de mexilhões para $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando o contexto de pós limpeza (utilizado até então).	104
Figura 4.52 – Resultados para densidades de mexilhões para $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando o contexto de limpeza de 70%.	105
Figura 4.53 – Resultados para densidades de mexilhões para $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando o contexto de limpeza de 80%.	105
Figura 4.54 – Resultados para densidades de mexilhões para $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando o contexto de limpeza de 90%.	106
Figura 4.55 – Resultados para densidades de larvas para $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando o contexto de limpeza de 70%.	106
Figura 4.56 – Resultados para densidades de algas para $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando o contexto de limpeza de 70%.	107
Figura 4.57 – Dinâmica das densidades considerando a entrada de larvas e mexilhões modificados em 10% da capacidade suporte.	107
Figura 4.58 – Dinâmica das densidades considerando apenas a entrada de larvas modificadas em 10% da capacidade suporte.	108
Figura 4.59 – Dinâmica das densidades considerando apenas a entrada de mexilhões modificados em 10% da capacidade suporte.	108
Figura 4.60 – Resultados para as proporções populacionais com $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando limpeza de 70%.	109
Figura 4.61 – Resultados para as proporções populacionais com $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,1$ e $\bar{b} = 0,0075$ em 10 anos considerando limpeza de 90%.	110

Lista de Tabelas

Tabela 2.1 – Soluções estacionárias encontradas para o modelo de competição entre duas espécies.....	16
Tabela 2.2 – Dados de entrada e condições iniciais para as simulações da competição entre duas espécies.....	34
Tabela 3.1 – Soluções estacionárias para o Modelo I em sua forma adimensional e dimensional.....	46
Tabela 3.2 – Valores dos parâmetros da solução numérica do Modelo I.	52
Tabela 3.3 – Parâmetros do método numérico e condições iniciais.	52
Tabela 3.4 – Valores adotados para os parâmetros de simulação do Modelo II.	61
Tabela 3.5 – Número de parâmetros dos modelos em suas respectivas versões: dimensional e adimensional.	62
Tabela 3.6 – Comparação entre soluções estacionárias dos modelos.	62
Tabela 3.7 – Estabilidade da solução trivial para os modelos I e II.	63
Tabela 3.8 – Números de reprodução basal para os modelos I e II.	63
Tabela 3.9 – Valores de reprodução basal para os modelos I e II.	64
Tabela 3.10 – Parâmetros do método e condições iniciais para estratégia de contenção.	68
Tabela 4.1 – Condições iniciais para os possíveis cenários.....	75
Tabela 4.2 – Condições iniciais para as populações modificadas em qualquer contexto....	76
Tabela 4.3 – Relações de diferentes eficiências para a taxa de crescimento (reprodutividade) das larvas modificadas frente às selvagens.	77
Tabela 4.4 – Relações de diferentes maturações das larvas modificadas frente às selvagens.	77
Tabela 4.5 – Relações de diferentes mortalidades dos mexilhões modificados frente os selvagens.	78
Tabela 4.6 – Condições iniciais para diferentes níveis de limpeza a serem considerados. .	78
Tabela 4.7 – Novas condições iniciais para as populações modificadas.....	79
Tabela 4.8 – Resumo dos desfechos para os testes simulados.	110

O equilíbrio em um ecossistema aquático é definido por adaptações corriqueiras das espécies que nele vivem. Dessa forma, caracteriza-se demasiado risco para a flora e fauna local a admissão de uma espécie invasora [49, 39]. Decerto, se faz importante ressaltar que tal admissão se relaciona à atividade humana e seu desenvolvimento, visto que o número de relatos de espécies invasivas aumentam à medida que a humanidade dispõe de mais tecnologia [49]. Como exemplo, destaca-se o avanço do comércio entre países por vias marítimas, que promove, a partir da bioincrustação nos cascos ou água de lastro (transporte na fase larval), a transferência de espécies [39].

O Brasil não foge a esse cenário, apresentando um acréscimo nos casos registrados de bioinvasores ao longo do século XX [49]. A introdução dessas espécies pode provocar danos à biodiversidade local através de uma competição por recursos com espécies nativas. Os invasores, ainda, podem não encontrar predadores naturais, se mostrar resilientes ao novo meio, ser indiferentes aos efeitos sazonais da região e perturbar a cadeia trófica. Todos esses desfechos atingem às atividades econômicas locais, como a pesca, lazer e transporte [39, 3]. Além dos impactos às comunidades, invasores que alcançam altas densidades populacionais representam riscos sanitários e possíveis danos à atividade industriária, como, por exemplo, geração de energia em plantas hidroelétricas [3].

A principal ferramenta a favor do combate à bioinvasão é a prevenção, uma vez que estratégias de remoção podem ser danosas ao meio, ineficientes e caras [49]. Ademais, são adotados planos de ações interdisciplinares (federação, estados, municípios e sociedade civil) para o controle e registro de invasões [39, 43]. No Brasil, especificamente, a Portaria SBio/MMA nº 3 de 2018 define as ações, os articuladores, colaboradores e respectivos prazos para esse controle [43]. A espécie invasora que será objeto principal de estudo para esse trabalho é o mexilhão dourado. A infestação desse molusco representa malefícios, visto que sua admissão perturba a cadeia trófica e suas altas densidades populacionais impactam a economia local [49, 39, 45].

1.1 O Mexilhão Dourado

O invasor *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), conhecido como mexilhão dourado, é um molusco originário de rios e estuários do sudeste asiático. É considerado um molusco bivalve, por possuir concha composta por duas valvas, e de água doce [3, 39]. O animal se apresenta como uma espécie invasora na América Latina, culminando em diversos impactos ambientais e econômicos [49]. Sobre suas repercussões ambientais, é necessário comentar que o mexilhão dourado é uma espécie que se alimenta por filtração, processo baseado na sucção,

o qual o molusco admite a entrada de fitoplâncton e microalgas que estão suspensas na coluna de água [3]. Desse modo, e através de tal processo pode haver uma redução da disponibilidade de nutrientes e microalgas no meio, conforme fora o caso do mexilhão zebra (*Dreissena polymorpha*) [25].

A reprodução do molusco ocorre de forma externa, após o encontro dos gametas. Em sequência, dá-se início às fases larvais, que duram por volta de 30 dias [10]. Durante esse período, as larvas, que estão suspensas na coluna de água, espalham-se de acordo com o fluxo, propagando a infestação. Uma vez que a fase larval se finda, o início da fase adulta começa. Nesse sentido, o mexilhão é chamado de recruta até encontrar um substrato para aderir. Diante das possibilidades de aderência, o molusco indica preferência por substratos lisos e sólidos. Essa configuração é obtida com frequência em ambientes antrópicos (i.e., alterados pelo homem), o que sugere problemas de coexistência [10, 3, 39].

As consequências da infestação do molusco se alastram por diversas áreas. De um modo geral, a combinação do transporte na fase larval de acordo com o fluxo, da alta reprodutividade do molusco e da alta resiliência à hostilidade do ambiente, faz com que altas densidades populacionais sejam atingidas [45]. Nesse contexto, o alto nível populacional do invasor provoca um desbalanceamento dos níveis de nutrientes do meio, fitoplâncton e microalgas. Essa perturbação atinge a cadeia trófica do meio, prejudicando, por exemplo, a pesca [45, 13].

Um específico problema da infestação do molusco é relatado por usinas hidrelétricas (UHE's). Como as larvas são direcionadas através do fluxo de corrente, são admitidas com facilidade ao meio das plantas industriais. Quando as larvas se tornam adultas, os mexilhões se encontram em um ambiente de constante fluxo de água (que facilita a filtração) e repleto de substratos antrópicos para aderência [45, 13]. A presença significativa do invasor acaba por bloquear tubulações e trocadores de calor. Dessa forma, a presença de altas densidades do mexilhão em tubulações está relacionada à perda de carga, que acarreta em gastos com limpezas [47].

Ademais, o molusco se mostra resiliente às brandas variações sazonais, tornando-se uma ameaça global que demanda receio por conta de suas altas densidades populacionais. Como exemplo, dois anos depois de encontrado no Rio de La Plata, colônias de 82.150 moluscos m^{-2} foram encontradas ao longo da costa do estuário. Ainda, as densidades encontradas nos rios Uruguai e Paraná são superiores a 50.000 moluscos m^{-2} [39]. Para fins de comparação, a invasão do mexilhão zebra também causou significativos impactos nos Estados Unidos ao fim da década de 80 com malefícios similares aos que o mexilhão dourado apresenta em solo nacional atualmente. Os Estados Unidos gastam por volta de \$500 milhões (US) anuais para lidar com a invasão em complexos industriais na região dos Grandes Lagos (*The Great Lakes*) [12].

Na América Latina, estima-se que o invasor tenha atingido o litoral no início da década de 80. Em sequência sua presença foi constatada na planta industrial de Atucha em 1996, uma usina nuclear localizada a 100 km de Buenos Aires, bem como seus distintos impactos [3]. A Fig. 1.1 mostra a grade da usina que protege o fluxo de entrada de água limpa (à esquerda) e infestada 9 meses depois (à direita).

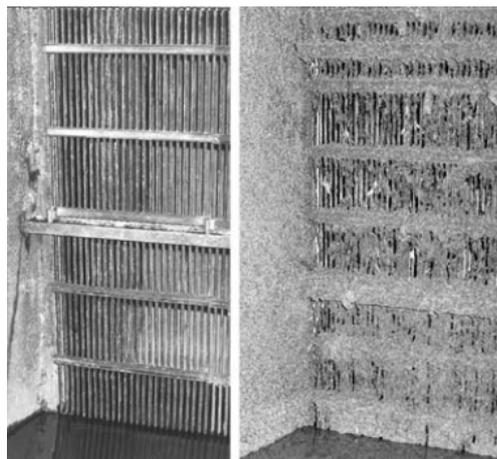


Figura 1.1 – Grades de Atucha. Fonte: [3].

Apesar de ter tido sua presença registrada primeiramente na Argentina, no estuário do Rio de la Plata, o molusco conseguiu se proliferar mesmo contra corrente, contaminando os rios Uruguai e Paraná, seguindo ao norte. Conseqüentemente, não tardou para ter sido notado no Brasil e representar risco para UHE's brasileiras. A Fig. 1.2 apresenta um mapeamento da infestação pela América do Sul, destacando os quilômetros de conquista já atingidos em relação ao tempo.

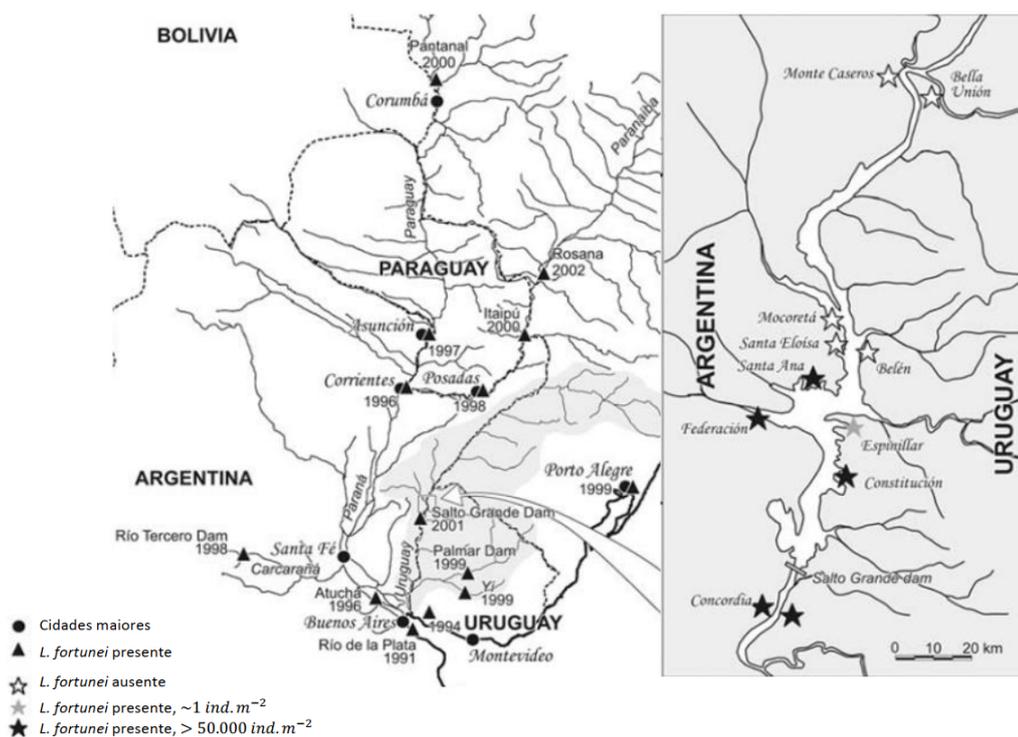


Figura 1.2 – Mapeamento da infestação pela América Latina. Fonte: [3].

Diante desse cenário, faz-se pertinente a análise de estratégias para lidar com a infestação. Métodos convencionais de contenção consistem em ataque químico ao meio ou remoção física do invasor. O primeiro, além de agredir o invasor, também agride o meio, visto que não há dissociação entre as larvas do invasor e a fauna, o que representa um problema crítico. O segundo, por outro lado, apresenta-se como uma remoção por raspagem de paredes e substratos,

um método laborioso e ineficiente de controle do mexilhão adulto. Em ambos os casos, todavia, o nível populacional do molusco faz com que sejam estratégias inviáveis, do ponto de vista de eficácia e preservação do meio ambiente [45, 39].

À vista da dificuldade de combater a infestação com respostas convencionais, estratégias distintas recebem destaque. Por exemplo, a contenção (ou erradicação) da infestação de uma espécie invasora por meio de uma competição planejada pode acusar resultados interessantes. Trabalhos nesse sentido já foram desenvolvido em teoria e, alguns, postos em práticas, em artigos aplicados à matemática [36, 44, 59] e à biologia [31]. Especificamente sobre o mexilhão dourado, o trabalho estuda uma estratégia de competição planejada entre o molusco selvagem e um molusco modificado geneticamente a ser inserido no meio. Embora essa estratégia se encontre em desenvolvimento por meio do projeto de P&D ANEEL: Controle da Infestação do Mexilhão Dourado por Indução Genética de Infertilidade, esse trabalho admite considerações próprias para que a competição possa ser estudada matematicamente. Essa decisão foi necessária, uma vez que maiores informações a respeito da espécie modificada estão indisponíveis. Assim sendo, o estudo admite uma competição na qual o encontro dos gametas selvagens com modificados pode promover larvas modificadas. Essa larva modificada pode produzir um mexilhão modificado infértil, que transmite a infertilidade para para próximas gerações [15]. Portanto, a estratégia almeja conter a população de mexilhões através de um possível colapso populacional, favorecido pela infertilidade e pela natural disputa por recursos no meio. Bem como o estudo de competição entre espécies, o desenvolvimento de modelos matemáticos que visam a dinâmica do mexilhão dourado são apoiados e financiados por empresas do setor energético (CTG Brasil, SPIC Brasil, Tijoá Energia e ANEEL).

O plano de inserção da espécie geneticamente modificada levanta algumas importantes questões, como, por exemplo, viabilidade, eficiência e condições necessárias, todavia, a preocupação ecológica merece destaque. O desenvolvimento de modelos matemáticos e simulações computacionais tornam-se necessários para nortear o estudo e desenvolvimento em um ambiente seguro e abstrato. Dessa forma, além de aferir a respeito de viabilidade, eficiência e condições necessárias da estratégia, esse tipo de estudo visa proteger o meio ambiente. Com efeito, faz-se necessário a criação de um modelo matemático que condiz com a realidade competitiva do cenário, tendo em vista recursos disponíveis, para que possa ser realizada uma análise interpretativa de condições de erradicação e coexistência entre os mexilhões selvagens e modificados. Desse modo, a elaboração de tal modelo deve ocorrer respaldada por conceitos biológicos e referências bibliográficas consistentes. É importante enaltecer que alguns exemplos de competição planejada, como o caso da competição entre mosquitos *Aedes Aegypti* (vetor transmissor do vírus da dengue) selvagens e infectados pela bactéria *Wolbachia* [36, 44, 59], se mostram como excelente ponto de partida para a elaboração de uma proposta de modelo competitivo.

Finalmente, com o intuito de que seja possível propor um modelo de competição para a estratégia de contenção, é necessário que se proponha e estude, também, um modelo de crescimento para o mexilhão dourado. Isto é, o ponto de partida será entender como funciona essa dinâmica entre três possíveis populações: larvas, mexilhões e algas (principal fonte de alimento do mexilhão adulto).

1.2 O Modelo Matemático

De uma maneira geral, a modelagem matemática é uma poderosa ferramenta que tem a finalidade de oferecer simulações de algum contexto real, que possui desfechos. Dessa forma, previsões podem ser obtidas, equações podem ser estudadas e condições para um possível des-

fecho podem ser conhecidas. Como um modelo serve para representar uma situação real, é razoável assumir que este é interpretativo e, portanto, seu grau de complexidade depende de considerações e tendências observáveis. Diante do destacado, uma das maiores dificuldades que envolvem o modelo matemático reside, justamente, na escrita de suas equações. Por conseguinte, faz-se interessante partir de considerações e equações mais simples até um modelo mais completo [28].

Nesse sentido, embora existam diferentes formas de se fazer modelagem de problemas físicos, os modelos apresentados nesse trabalho são escritos em equações diferenciais, tendo em vista que descrevem bem as características essenciais de um processo contínuo [28]. Essas equações servem de modelo para uma grande sorte de fenômenos físicos. Especificamente sob a luz da dinâmica populacional, é possível exemplificar sua utilização através das equações para variação populacional de Malthus e Verhulst [28, 34]. Ademais, interações de populações podem ser modeladas em função de um conjunto de equações diferenciais [53], como é o caso do famoso modelo de Lotka e Volterra – *presa e predador* – e a própria modelagem de competição [28]. Com efeito, os modelos serão escritos a partir de equações diferenciais que representarão uma variação temporal das populações envolvidas, traduzindo as considerações em um comportamento contínuo para serem estudadas. A interpretação do comportamento de uma população é de grande valia para compreender sua dinâmica.

Desse modo, ao se considerar todas as equações diferenciais que compreendem o modelo matemático, faz-se possível analisar seus respectivos pontos de equilíbrio e condições de estabilidade, a partir de um trabalho algébrico (simbólico) com as equações envolvidas. Ademais, apesar de modelos mais simples serem solucionados de forma analítica, modelos mais desafiadores e aplicados são solucionados por meio de métodos numéricos. À vista disso, modelo matemático e métodos numéricos possuem interpretações corriqueiramente pareadas. Este trabalho fará uso das equações diferenciais para interpretar tal modelo, tanto no caso dos modelos de crescimento e a proposta de modelo de competição. Em todos, diante da complexidade, será necessária a utilização de métodos numéricos para obtenção de soluções e gráficos.

1.3 Objetivo do Trabalho

Diante de todos os desfechos abordados por uma infestação, o caso particular do mexilhão dourado em águas brasileiras representa malefícios para a comunidade de uma maneira geral. Desse modo, a formulação de um modelo matemático e o estudo de sua respectiva dinâmica de crescimento muito podem beneficiar futuras estratégias de controle e erradicação. Portanto, tomando por base modelos de crescimento e competição populacional, mais especificamente os que serão apresentados no próximo capítulo, o interesse desse trabalho reside em estudar a dinâmica de crescimento populacional com variação temporal, analisar suas condições de equilíbrio, estabilidade, reprodução basal e apresentar resultados numéricos que elucidem toda a análise simbólica prévia.

Portanto, o modelo matemático de crescimento e competição proposto poderá acusar critérios para que a competição favoreça a espécie modificada, como condições específicas de entrada e até mesmo possíveis problemas com a estratégia em si, os quais seriam igualmente importantes de se tomar ciência. Por conseguinte, apresentam-se os seguintes objetivos específicos:

- revisar conceitos matemáticos necessários para que toda a discussão a respeito do caso do mexilhão seja assertiva;
- propor um modelo de crescimento para o caso do mexilhão dourado, tomando por base

referências, classificado como Modelo I;

- analisar um modelo de crescimento referenciado por um grupo de pesquisa [46], classificado como Modelo II;
- apontar, depois de um trabalho simbólico e resultados numéricos, o modelo mais adequado para receber a estratégia de competição;
- propor um modelo de competição e realizar a análise numérica sobre ele, estudando, com isso, a estratégia em si.

Os modelos estudados, sejam de crescimento ou competição, consideram as populações de mexilhões adultos, das larvas dos mexilhões e a populações de algas. É importante frisar que a população de algas representa um papel de grande importância no modelo, sendo interpretada como fonte de alimento do mexilhão, uma vez que essa relação de predação de algas pode estimar 97% das demandas energéticas de um molusco, como sugere [52]. Além disso, o molusco é generalista quanto a seletividade de algas filtradas, informações do Plano Nacional de Controle [23], sugerem que há preferência por algas espinhosas e filamentosas de diversos gêneros [19], bem como, inclusive, a filtração de microalgas tóxicas [21]. Ademais, a diferença crucial entre as propostas de modelos de crescimento, se dá justamente em como esses modelos entendem a relação mexilhão-alga, ponto que será alvo de discussão.

Além disso, há de ser destacado a importância que este tipo de trabalho fomenta, tendo em vista que pode ser tornar uma fonte para futuras pesquisas. Com isso em mente, acrescenta-se mais um objetivo específico:

- produzir um texto de maneira clara, objetiva e didática (o quanto for possível), dando atenção para que futuros estudantes de graduação possam contar com a referência para o estudo abrangente de dinâmica populacional.

O trabalho simbólico que será realizado nos modelos de crescimento propostos (Modelo I e Modelo II) é composto de cinco etapas, que são:

- obtenção de um sistema adimensional;
- obtenção de soluções estacionárias;
- análise de estabilidade local de equilíbrio das soluções estacionárias;
- obtenção (se possível) da condição de reprodução basal (R_0);
- análise de sensibilidade da condição obtida.

O sistema adimensional relacionado é importante, tendo em vista que o trabalho proposto é analítico e sua utilização pode simplificar seu desenvolvimento. A obtenção das soluções estacionárias, isto é, das que são possíveis de serem obtidas analiticamente e possuem significância biológica, fornecem pontos de equilíbrio que podem apresentar desfechos dessa interação. Alguns desfechos, quando analisados por meio de uma análise de estabilidade podem evidenciar condições para que esses equilíbrios sejam estáveis (ao menos localmente), e essas condições, por sua vez, quando trabalhadas podem evidenciar o número de reprodução basal (R_0). O risco de infestação, bem como seu potencial, é avaliado a partir do R_0 , sendo assim, a obtenção de tal parâmetro é importante para o entendimento de toda a dinâmica, ademais,

a análise de sensibilidade dos parâmetros que compõem tal número apresenta o quão importante é cada parâmetro. Como será proposto um modelo competitivo para o caso da inserção de mexilhões modificados, essa análise de sensibilidade pode ser utilizada na elaboração de vantagens competitivas que favoreça a espécie modificada. Por conseguinte, o trabalho simbólico é importante para um estudo inicial e introdutório a respeito da estratégia.

Finalmente, o segundo capítulo se encarrega de apresentar os conceitos teóricos que serão utilizados para toda a metodologia, afastando do caso dos mexilhões. Estes preceitos, serão apresentados através de conceitos e aplicação direta em um estudo de caso, favorecendo a exemplificação. Sequencialmente, o terceiro capítulo apresentará duas propostas de modelos de crescimento formulados de maneira diferente e devidamente analisados qualitativa e numericamente, onde se levanta a discussão e a decisão sobre qual das duas propostas servirá de base para o modelo de competição. O quarto capítulo apresenta o modelo de competição que faz alusão a inserção de mexilhões geneticamente modificados em um meio, que será analisado apenas numericamente e de um ponto de vista puramente hipotético. Enfim, o quinto capítulo apresenta as considerações finais desse trabalho, bem como perspectivas de futuros desenvolvimentos.

2.1 Noções sobre Equações Diferenciais Ordinárias

Essa seção tem o objetivo de apresentar de modo introdutório alguns conceitos matemáticos que norteiam o estudo de equações diferenciais ordinárias. É imprescindível comentar que todos os modelos que serão descritos neste trabalho são construídos a partir de equações diferenciais ordinárias.

Tomando o ponto de vista aplicado da matemática, é interessante conseguir concluir, de antemão, se um determinado problema possui solução e, indo além, se essa solução pode ser tomada como única solução [5, 28]. Isto porque os modelos matemáticos são criados com a intenção de representar fenômenos físicos, portanto, conseguir obter de um dado modelo uma função (ou resultado, caso numérico) é o objetivo principal. Com isso em mente, alguns conceitos matemáticos serão destacados com certo rigor para que, em seções futuras, seja possível realizar as devidas aplicações.

Seja Ω um subconjunto aberto do espaço $\mathbb{R} \times E$, de modo que \mathbb{R} é a reta dos reais e E um espaço euclidiano de dimensão n , uma função $f : \Omega \rightarrow E$ contínua e I um intervalo não degenerado [5, 48] da reta dos reais. Assim, uma função diferencial $y(t)$ é solução da equação [48]

$$\frac{dy}{dt} = f(t, y), \quad (2.1)$$

sendo t é a variável dentro do intervalo I e $y = (y_1, y_2, y_3, \dots, y_n)$. Essa solução, $y(t)$, é solução da equação diferencial desde que: a imagem de $y(t)$ em I esteja contida em Ω e que $y(t)$ seja derivável em todo o intervalo I considerado [5, 16, 48].

De modo mais explícito, a equação diferencial ordinária é linear quando $f(t, y)$ é linear, ademais, pode-se dizer que é de primeira ordem quando a maior derivada é de grau um, podendo ser escrita, de modo generalista, como

$$y' + p(t)y = q(t). \quad (2.2)$$

É importante pontuar que mais uma classificação pode ser atribuída, tal classificação refere-se a função $q(t)$, de modo que quando

$$q(t) = 0 \quad \forall t, \quad (2.3)$$

classifica-se a equação como homogênea. No entanto, quando a Eq. (2.3) não é satisfeita classifica-se como não homogênea [5].

Em um cenário realista, pode ser atribuída a informação de condição inicial, a partir de observação de fenômeno ou referência. Considerando agora o que é conhecido como problema

de valor inicial, denotado por

$$\begin{cases} y' + p(t)y = q(t) \\ y(t_0) = y_0 \end{cases}, \quad (2.4)$$

sendo que $y(t_0) = y_0$ representa a condição inicial. Os modelos de crescimento populacional que serão estudados na próxima seção são escritos tomando por base o problema de valor inicial representado por (2.4).

Torna-se possível, agora, apresentar o teorema da Existência e Unicidade de Soluções para uma equação diferencial ordinária, linear, de primeira ordem e homogênea [5]. Faz-se interessante destacar que o teorema da Existência e Unicidade de Soluções pode ser encontrado mais detalhadamente nas referências [5, 16, 48].

Teorema 1. *Se as funções p e q são contínuas em um intervalo real não degenerado aberto $I : \alpha < t < \beta$ contendo o ponto $t = t_0$, então existe uma única função $y = \varphi(t)$ que satisfaz a equação diferencial*

$$y' + p(t)y = q(t)$$

para cada t em I que também satisfaz a condição inicial

$$y(t_0) = y_0,$$

onde y_0 é um valor inicial arbitrário predefinido.

Finalmente, considere um exemplo para o simples caso

$$y' - ky = 0, \quad (2.5)$$

onde $k \in \mathbb{R}$. A solução deste problema se dá pelo método de separação de variáveis [5, 16] e será resolvido porque seu resultado será retomado na discussão de solução e estabilidade para sistema lineares.

Notavelmente, as funções p e q são constantes e, portanto, contínuas. Dessa forma, como a equação é linear e de primeira ordem, fica garantido pelo Teorema 1 que existe uma única solução. Com isso em mente, a Eq. (2.5) pode ser escrita como

$$\left(\frac{1}{y}\right) dy = k dt. \quad (2.6)$$

Integrando de ambos os lados, obtém-se

$$\ln y = kt + c_1, \quad (2.7)$$

onde c_1 é a junção de ambas as constantes de integrações. A Eq. (2.7) ainda pode ser reescrita como

$$y = \varphi(t) = ce^{kt}. \quad (2.8)$$

Note que a solução da Eq. (2.5) é uma função exponencial que depende do de k , que determina como y varia. Além disso, a solução fica em função das constantes, que foram associadas em c . Em havendo uma condição inicial, o valor de c pode ser unicamente determinado. Por fim, esse resultado será retomado mais a frente, para que seja possível discorrer sobre a solução de sistemas lineares e, posteriormente, uma análise qualitativa dos mesmos.

2.2 Modelos de Crescimento Populacional

Para que seja possível compreender modelos de competição, primeiro, é necessário entender como é possível modelar o crescimento populacional de uma única espécie. Desse modo, a partir de uma equação diferencial, entende-se que a variação de uma dada população é representado pela função $N(t)$ [2, 28, 34]. A Eq. (2.9) apresenta a equação diferencial.

$$\frac{dN}{dt} = f(N). \quad (2.9)$$

O modelo de crescimento populacional dependerá de $f(N)$. De uma maneira geral, relaciona-se a variação populacional, N , em respeito a um tempo, t , como sendo a diferença entre nascimento e morte somada a uma parcela de migração [34]. A Eq. (2.10) expressa essa relação.

$$\frac{dN}{dt} = \text{nascimento} - \text{mortes} + \text{migração}. \quad (2.10)$$

2.2.1 Modelo de Crescimento de Malthus

O modelo de crescimento Malthusiano admite que as taxas de natalidade e mortalidade sejam modeladas pelo produto das respectivas taxas à função $N(t)$. Considerando, portanto, b e d como taxas de natalidade e mortalidade, respectivamente. A Eq. (2.10) pode ser reescrita como [28, 34]

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN + \text{migração}. \quad (2.11)$$

Observe que, ao considerar migração constante, a Eq. (2.11) retrata uma função afim [27], que pode ser escrita como

$$f(N) = a_0 + a_1 N. \quad (2.12)$$

Sendo $a_1 = b - d$, de tal maneira que a taxa de variação da função afim, a_1 , determina se a variação da população será positiva ou negativa (crescimento ou decaimento). Finalmente, desconsiderando a migração ($a_0 = 0$) e considerando uma taxa intrínseca de crescimento, isto é, $a_1 = b - d = r$, é possível escrever o modelo de crescimento proposto por Malthus em 1798 [28]. Representado por

$$\frac{dN}{dt} = rN. \quad (2.13)$$

Observa-se que o sinal de r dita se haverá crescimento ou decaimento do nível populacional, uma vez que é interpretado como sendo a diferença entre as taxas de natalidade e mortalidade. Ademais, considerando que no instante inicial havia um nível populacional N_0 , é possível resolver a Eq. (2.13) analiticamente pelo método de separação de variáveis – pode ser conferido em [5] –, obtendo como solução

$$N(t) = N_0 e^{rt}. \quad (2.14)$$

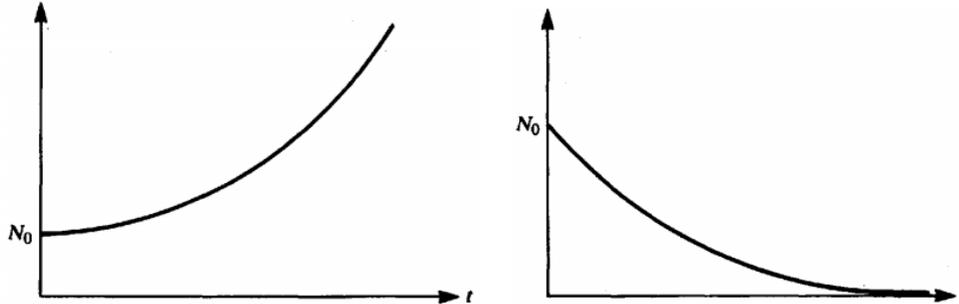
Com efeito, é possível tomar o limite da solução obtida e avaliar os possíveis desfechos, que podem ser conferidos na Figura 2.1. Considerando $r > 0$, observe que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N_0 e^{rt} = \infty. \quad (2.15)$$

De forma semelhante, caso $r < 0$, observa-se que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N_0 e^{-rt} = 0. \quad (2.16)$$

Assim sendo, embora dentro de uma faixa de tempo a solução malthusiana possa fazer sentido, os limites apresentados sugerem que o modelo não funciona bem para longos períodos de tempo, visto que recursos se tornam escassos a medida que a população aumenta [28, 34].



(a) Comportamento malthusiano com $r > 0$. (b) Comportamento malthusiano com $r < 0$.

Figura 2.1 – Soluções exponenciais do modelo de Malthus. Fonte: [28].

2.2.2 Modelo de Crescimento de Verhulst

O resultado obtido da solução anterior não evidencia um arrefecimento no crescimento ou decaimento populacional, o que não condiz com a realidade. Dessa forma, ajustes no modelo se fazem necessários para que seja possível introduzir um fator limitante do meio em que a espécie vive. Afinal, a disponibilidade de recursos não é ilimitada e, naturalmente, é um fator crucial para o desenvolvimento de uma população.

Portanto, admite-se $f(N)$ como sendo uma função polinomial de 2º grau, como apresenta a Eq. (2.17)

$$f(N) = a_0 + a_1 N + a_2 N^2. \quad (2.17)$$

Tomando novamente $a_0 = 0$ e $a_1 = r$, a Eq. (2.17) pode ser reescrita como

$$f(N) = (r + a_2 N) N. \quad (2.18)$$

Faz-se possível observar, ao se comparar a Eq. (2.13) com a Eq. (2.18), que sua diferença reside, justamente, na ideia de que a variação populacional não opera diretamente por sob uma constante r . Ao invés disso, opera por sobre uma taxa que varia, de acordo com a função afim denotada por $r + a_2 N$ [28]. A constante a_2 tem importante papel para este modelo, uma vez que deve introduzir um arrefecimento no crescimento populacional e, não obstante, um fator limitante para o crescimento imposto pelo o meio, conhecido como capacidade suporte, representado por K . Portanto, a escolha de modelagem para a taxa de variação deve considerar a capacidade suporte do meio. Ademais, essa taxa de variação é entendida como negativa, uma vez que à medida que a população aumenta os recursos se tornam mais escassos, como indica

$$a_2 = -\frac{r}{K}. \quad (2.19)$$

Considerando a Eq. (2.19), é possível, finalmente, apresentar o modelo de crescimento proposto por Verhulst em 1838 [28, 34]

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) N. \quad (2.20)$$

Diferentemente do modelo proposto por Malthus, a Eq. (2.20) é uma equação diferencial não linear que, no entanto, também pode ser resolvida analiticamente fazendo uso do método substituição de Bernoulli – que pode ser conferido em [5] –, chegando ao resultado

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0) e^{-rt}}. \quad (2.21)$$

Tomando o limite da Eq. (2.21) quando t tende ao infinito, a solução caminha para um platô de variação

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0) e^{-rt}} = K. \quad (2.22)$$

Por conseguinte, a curva de solução apresentará, diferentemente do modelo de Malthus, um arrefecimento em sua variação populacional a medida que esta se aproxima da capacidade suporte, K , que atuará como um platô para o desenvolvimento populacional. Este crescimento, proposto por Verhulst, é conhecido como crescimento logístico [28, 34]. A Figura 2.2 apresenta uma família de soluções que sempre tendem, como o esperado, para a capacidade suporte.

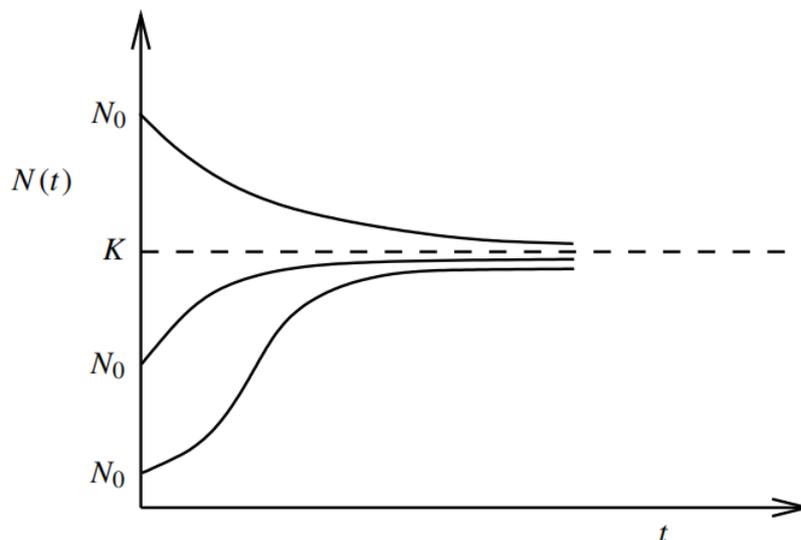


Figura 2.2 – Soluções do crescimento logístico. Fonte: [34].

Observe que a Figura 2.3 enaltece a diferença entre as duas soluções. É interessante destacar que durante uma faixa inicial de tempo ambas as soluções possuem um comportamento semelhante. Como discutido, a medida que o nível populacional cresce, a curva logística apresenta um platô.

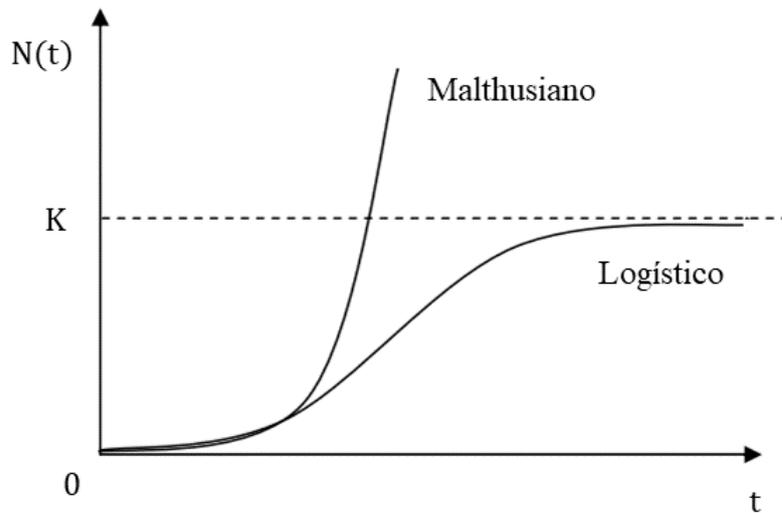


Figura 2.3 – Solução malthusiana e solução logística. Fonte: [2].

Finalmente, o modelo de crescimento logístico é muito importante, bem como o conhecimento a respeito da capacidade suporte, tendo em vista que atribui à modelagem um arrefecimento de crescimento em função da existência de uma capacidade suporte (recursos limitados do meio).

2.3 Competição entre duas Espécies

Para essa seção, há o intento de apresentar um simples modelo de competição que será explorado com a intenção de apresentar os tópicos necessários que serão utilizados nos modelos de interesse. Considerando duas espécies em competição por recursos em um ambiente, que serão representadas por espécie 1 e espécie 2. Admitindo que os níveis populacionais das espécies 1 e 2 serão modelados, respectivamente, pelas funções $N_1(T)$ e $N_2(T)$, em que T representa o tempo. E, além disso, que a competição entre as espécies 1 e 2 será modelada através de uma analogia para com a Lei de Ação das Massas, isto é, o efeito negativo da competição entre as espécies é proporcional à taxa de encontro dessas populações [32]. É possível, portanto, escrever as equações que modelam a competição entre as espécies através de um sistema de equações diferenciais [28, 34].

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dT} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \beta_{1,2} N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dT} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta_{2,1} N_1}{K_2} \right) \end{cases} \quad (2.23)$$

Sendo:

- N_1 representa o nível de população da espécie 1;
- N_2 representa o nível de população da espécie 2;
- T representa o tempo;
- K_1 capacidade suporte do meio para a espécie 1;

- K_2 capacidade suporte do meio para a espécie 2;
- r_1 é a taxa de crescimento da espécie 1;
- r_2 é a taxa de crescimento da espécie 2;
- $\beta_{1,2}$ proporção de declínio da espécie 1 em função da competição com a espécie 2;
- $\beta_{2,1}$ proporção de declínio da espécie 2 em função da competição com a espécie 1;

Este sistema pode ser reescrito, de modo que represente o acréscimo da parcela respectiva à competição e, com isso, evidencie também o crescimento logístico,

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dT} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - r_1 N_1 \frac{\beta_{1,2} N_2}{K_1} \\ \frac{dN_2}{dT} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) - r_2 N_2 \frac{\beta_{2,1} N_1}{K_2} \end{cases} \quad (2.24)$$

É possível inferir, a partir das equações, que na ausência da parcela de competição, regressa-se ao crescimento logístico de espécies independentes – cenário no qual não há proporção de declínio de uma espécie por competição de recursos. – Ainda, destaca-se que a competição pode ser modelada a partir do encontro das populações, modelado pelo produto dos níveis populacionais N_1 e N_2 . Por exemplo, reorganizando o termo competitivo da primeira equação, escreve-se:

$$r_1 \beta_{1,2} \frac{N_1 N_2}{K_1}, \quad (2.25)$$

em que $\beta_{1,2}$ representa a proporção de declínio da espécie 1 causada pelo encontro ($N_1 N_2$) com a espécie 2 que, como infere diretamente por sobre a espécie 1, relaciona a capacidade de suporte desta. Repare que a interpretação para a segunda equação é análoga. O caso é que a partir de um modelo escrito, é possível aferir o estado estacionário do sistema, para que seja possível obter suas respectivas soluções de equilíbrio locais. As quais, em essência, relacionam as possibilidades de persistência de uma espécie sobre a outra – princípio da exclusão competitiva – e a possibilidade de coexistência [28, 32].

Para mais, uma análise de estabilidade local dessas soluções estacionárias deve ser realizada com o objetivo de aferir sobre as condições que promovem possíveis desfechos dessa competição. Essa análise de estabilidade local se dá em função da obtenção dos autovalores relacionados e será mais adequadamente discutida em seções futuras.

2.4 Obtenção de um Sistema Adimensional

As análises matemáticas seguintes serão feitas analiticamente. Assim sendo, um sistema que apresenta menos parâmetros e que corresponda ao sistema original é de grande valia. Nesse sentido, um sistema adimensional, que goza dessas duas características, pode ser obtido através de uma decisão sobre unidade de medida [28]. De um modo geral, é possível expressar qualquer quantidade como sendo um múltiplo arbitrário de uma medida padrão [51]. Por exemplo, tome que

$$A = \hat{A} a \quad (2.26)$$

de tal maneira que \hat{A} representa a medida padrão e a uma variável adimensional correlacionada.

Portanto, o processo de tornar um sistema adimensional, este deve ocorrer de tal maneira que qualquer significado físico de relação das variáveis independentes seja preservado, mantendo sua essência de construção [51]. Dessa forma, o sistema (2.24) será reescrito considerando as seguintes alterações

$$N_i = \hat{N}_i n_i = K_i n_i \quad (2.27)$$

$$T = \hat{T} t = \frac{1}{r_1} t, \quad (2.28)$$

sendo n_i e t variáveis adimensionais. Observe que as alterações listadas acima fornecem parâmetros convenientes de medições. Isto é, os níveis populacionais estão sendo medidos em função de sua própria capacidade suporte, ou seja, em função de proporções da mesma. Além disso, o tempo está sendo registrado com referência ao inverso de r_1 , que poderia ser pensado em tempo mínimo de reposição da primeira espécie. O modelo com as alterações pode ser representado por

$$\begin{cases} \frac{dn_1}{dt} = n_1(1 - n_1) - \frac{n_1 \beta_{1,2} n_2 K_2}{K_1} \\ \frac{dn_2}{dt} = \frac{r_2}{r_1} n_2(1 - n_2) - \frac{r_2 n_2 \beta_{2,1} n_1 K_1}{K_2} \end{cases} \quad (2.29)$$

Comprimindo as demais relações adimensionais em novos parâmetros, escreve-se:

$$\begin{aligned} \rho &= \frac{r_2}{r_1}, \\ a_{i,j} &= \beta_{i,j} \frac{K_j}{K_i}, \end{aligned} \quad (2.30)$$

atingindo, finalmente, a versão adimensional do sistema (2.24), representada por

$$\begin{cases} \frac{dn_1}{dt} = n_1(1 - n_1 - a_{1,2} n_2) \\ \frac{dn_2}{dt} = \rho n_2(1 - n_2 - a_{2,1} n_1) \end{cases} \quad (2.31)$$

2.5 Estado Estacionário e Soluções de Equilíbrio

A condição de um estado estacionário se dá quando um sistema não apresenta mais variação. Ocorre que, nessa circunstância, as variáveis de estado do sistema admitem-se constantes, independente do tempo [28]. Para que seja possível analisar tal condição, o sistema adimensional (2.31) será objeto de estudo. Observa-se a condição

$$\begin{cases} \frac{dn_1}{dt} = 0 \\ \frac{dn_2}{dt} = 0 \end{cases}, \quad (2.32)$$

que, em essência, torna o modelo de competição adimensional entre duas espécies em um sistema algébrico, representado por:

$$\begin{cases} n_1(1 - n_1 - a_{1,2} n_2) = 0 \\ \rho n_2(1 - n_2 - a_{2,1} n_1) = 0 \end{cases} \quad (2.33)$$

De modo que n_1 e n_2 são incógnitas que representaram possibilidades em função dos parâmetros do sistema.

Oportunamente o sistema (2.33) está escrito – em ambas as equações – em função de um produto de dois números, isto é, $n_i(1 - n_i - a_{i,j}n_j)$. Como se trata de um par de equações, pode-se considerar quatro possíveis cenários de sistemas relacionados. Com isso em mente, cada possibilidade fornece uma solução de equilíbrio e um desfecho biológico da competição em um longo período de tempo.

O primeiro cenário faria alusão a conclusão trivial do produto nulo, que pode ser compreendida no sistema

$$\begin{cases} n_1 = 0 \\ \rho n_2 = 0 \end{cases}, \quad (2.34)$$

fornecendo o primeiro ponto de equilíbrio (solução), $P_1 = (0, 0)$. Este ponto de equilíbrio, entendido como solução trivial, significaria admitir a extinção de ambas as espécies.

Seguindo com a obtenção das soluções, uma segunda possibilidade de sistema a ser considerada seria

$$\begin{cases} n_1 = 0 \\ 1 - n_2 - a_{2,1}n_1 = 0 \end{cases}, \quad (2.35)$$

que brevemente fornece o segundo ponto de equilíbrio, $P_2 = (0, 1)$. Este ponto representa a extinção da primeira espécie e favorece o desenvolvimento da segunda, n_2 , que atinge seu valor máximo. De modo análogo, a terceira possibilidade, representada pelo sistema

$$\begin{cases} 1 - n_1 - a_{1,2}n_2 = 0 \\ \rho n_2 = 0 \end{cases}, \quad (2.36)$$

fornece o terceiro ponto de equilíbrio, $P_3 = (1, 0)$. De modo similar a P_2 , este ponto acarreta a extinção da segunda espécie em favor da primeira, corroborando com o princípio da exclusão competitiva.

Por fim, o último cenário a ser considerado pode ser compreendido pelo sistema

$$\begin{cases} 1 - n_1 - a_{1,2}n_2 = 0 \\ 1 - n_2 - a_{2,1}n_1 = 0 \end{cases}, \quad (2.37)$$

que fornece o último ponto de equilíbrio, $P_4 = (n_1^*, n_2^*)$. Este, em especial, corresponde a possibilidade de coexistência entre as duas espécies consideradas pelo modelo. De tal maneira que:

$$P_4 = (n_1^*, n_2^*) = \left(\frac{a_{1,2} - 1}{a_{2,1}a_{1,2} - 1}, \frac{a_{2,1} - 1}{a_{2,1}a_{1,2} - 1} \right). \quad (2.38)$$

Tabela 2.1 – Soluções estacionárias encontradas para o modelo de competição entre duas espécies.

Nome	Ponto
P_1	(0, 0)
P_2	(1, 0)
P_3	(0, 1)
P_4	$\left(\frac{a_{1,2} - 1}{a_{2,1}a_{1,2} - 1}, \frac{a_{2,1} - 1}{a_{2,1}a_{1,2} - 1} \right)$

Finalmente, é importante ressaltar que os pontos encontrados, apresentados pela Tabela 2.1, não são, necessariamente, biologicamente factíveis ou tampouco representam condições estáveis. Para que essas classificações possam ser atribuídas, é necessário uma análise qualitativa de estabilidade locais dessas soluções estacionárias. Essa análise será promovida nas seções seguintes.

2.6 Análise de Estabilidade para Sistemas Lineares

Para que seja possível realizar uma análise de estabilidade, é indispensável entender sobre autovalores e o papel que estes desempenham nas soluções desses sistemas. Considerando um sistema de equações diferenciais ordinárias e homogêneas escrito por equações similares à Eq. (2.1), de modo que seja possível apresentar:

$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = au_1(t) - bu_2(t) \\ \frac{dw}{dt} = cu_1(t) - du_2(t) \end{cases}, \quad (2.39)$$

onde a , b , c e d são constantes, garantindo a linearidade. Assumindo que \mathbf{u} seja o vetor de incógnitas para o problema e, ainda, sendo A a matriz dos coeficientes, o sistema pode ser apresentado em sua forma matricial [5, 50]

$$\frac{d\mathbf{u}}{dt} = A\mathbf{u}, \quad (2.40)$$

considerando que

$$\mathbf{u} = \begin{bmatrix} u_1(t) \\ u_2(t) \end{bmatrix}. \quad (2.41)$$

Ocorre que o caso matricial, representado pela Eq. (2.40), assemelha-se ao caso ordinário tratado pela Eq. (2.5), que teve solução analítica representada pela Eq. (2.8). Portanto, a solução geral é uma combinação de soluções exponenciais puras, entendidas como

$$ke^{\lambda t}\xi, \quad (2.42)$$

onde k e λ são constantes e ξ é um vetor.

Com efeito, o objetivo é procurar soluções exponenciais puras [50] com inspiração no caso escalar desenvolvido anteriormente. Consequentemente, substituindo a Eq. (2.42) no sistema (2.39), e assumindo

$$\xi = \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix}, \quad (2.43)$$

é possível escrever:

$$\begin{aligned} e^{\lambda t}\lambda x &= ae^{\lambda t}x - be^{\lambda t}y \\ e^{\lambda t}\lambda y &= ce^{\lambda t}x - de^{\lambda t}y. \end{aligned} \quad (2.44)$$

Observe que a Eq. (2.44) ainda pode ser simplificada dividindo-a por $e^{\lambda t}$, obtendo

$$\begin{aligned} \lambda x &= ax - by \\ \lambda y &= cx - dy, \end{aligned} \quad (2.45)$$

que caracteriza a equação de autovalores, podendo ser escrita em um formato matricial como

$$A\xi = \lambda\xi . \quad (2.46)$$

A Eq. (2.46) possui duas incógnitas, isto é, λ e ξ , de modo que entende-se λ como autovalor da matriz A e ξ como seu autovetor associado [1, 50]. Observe que a Eq. (2.46) deve ser resolvida de modo algébrico e se apresenta como não linear, tendo em vista que apresenta o produto de duas incógnitas, $\lambda\xi$. Todavia, veja que esta pode ser reescrita como

$$(A - \lambda\mathbf{I})\xi = 0 , \quad (2.47)$$

sendo que, ao se descobrir λ , a equação passa a ser linear para ξ [50].

É evidente que a Eq. (2.47) admite uma solução trivial representada por $\xi = 0$, contudo, essa alternativa em nada ajuda o caso do sistema linear representado pela Eq. (2.40). Portanto, ao distanciar-se da possibilidade trivial, o espaço nulo de $A - \lambda\mathbf{I}$ deve conter vetores diferentes de zero, sendo, conseqüentemente, singular [1, 5, 50]. Com efeito, o número λ é um autovalor de A se, e somente se, $A - \lambda\mathbf{I}$ for singular, resultando em

$$\det(A - \lambda\mathbf{I}) = 0 . \quad (2.48)$$

A Eq. (2.48) demonstra como λ e ξ aparecem naturalmente na solução do sistema de equações diferenciais linear e homogêneo, que possui soluções exponenciais puras do tipo $\mathbf{u} = e^{\lambda t}\xi$. Em resumo, as exponenciais puras tem sua variação definida pelo termo λt . Destaca-se que a Eq. (2.48) indica um polinômio característico que contém os autovalores. Todo este desenvolvimento pode ser expandido para um sistema linear e homogêneo de ordem n . Por conseguinte, entende-se como solução do sistema de ordem n , desde que $\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n$ sejam linearmente independentes:

$$\mathbf{u}(t) = c_1 e^{\lambda_1 t} \xi_1 + c_2 e^{\lambda_2 t} \xi_2 + \dots + c_n e^{\lambda_n t} \xi_n \quad (2.49)$$

em que c_1, c_2, \dots, c_n representa constantes, $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$, representa os autovalores e $\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n$ os autovetores obtidos a partir da Eq. (2.48).

É notório, além disso, que a Eq. (2.48) introduz a possibilidade de cenários que dependerão, exclusivamente, de seus autovalores. Portanto, considerando dois autovalores reais e distintos de mesmo sinal para o sistema original de segunda ordem, é possível escrever

$$\mathbf{u}(t) = c_1 \xi_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 \xi_2 e^{\lambda_2 t} . \quad (2.50)$$

Tomando a suposição de que ambos os autovalores sejam negativos, isto é, $\lambda_1, \lambda_2 < 0$, conclui-se que $\mathbf{u}(t) \rightarrow 0$ a medida que $t \rightarrow \infty$, independente dos valores admitidos pelas constantes c_1 e c_2 [5]. O caso é que, para diferentes valores das constantes c_1 e c_2 , é possível construir curvas de solução. Em um sistema bidimensional, essas curvas pertencem ao plano e são conhecidas como plano de fase [5, 28, 34]. A Figura 2.4 indica o contexto de estabilidade para o plano de fase, no qual, independentemente do ponto de partida, o retrato das soluções caminha para um ponto crítico, que é chamado de nó atrator [5, 50].

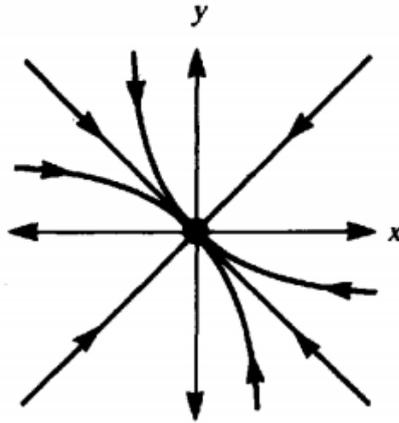


Figura 2.4 – Plano de fase com dois autovalores reais distintos e negativos. Fonte: [28].

Para o caso, no entanto, de dois autovalores reais positivos, isto é, $\lambda_1, \lambda_2 > 0$, o padrão representado pela Figura 2.4 é mantido, contudo, o sentido das curvas de solução se afastam do ponto de equilíbrio [5]. A Figura 2.5 compreende este cenário, o qual caracteriza um ponto de equilíbrio instável respaldado pela Eq. (2.50), que culmina em $\mathbf{u}(t) \rightarrow \infty$ a medida que $t \rightarrow \infty$ [5, 28, 34, 50].

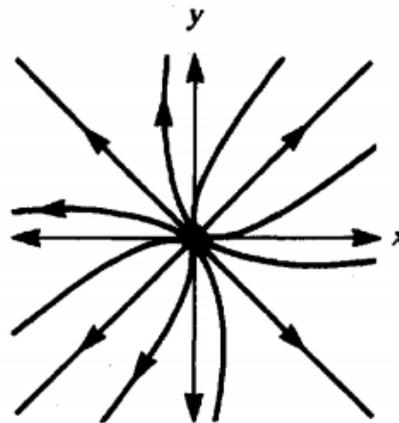


Figura 2.5 – Plano de fase com dois autovalores reais distintos e positivos. Fonte: [28].

Para o caso, no entanto, de dois autovalores reais com sinais diferentes, os autovetores – assim como no caso anterior – também são reais, de modo que um deles caminhará para a origem e o outro, necessariamente se afastará dela. Este comportamento, representado pela Figura 2.6, caracteriza, também, instabilidade do ponto de equilíbrio.

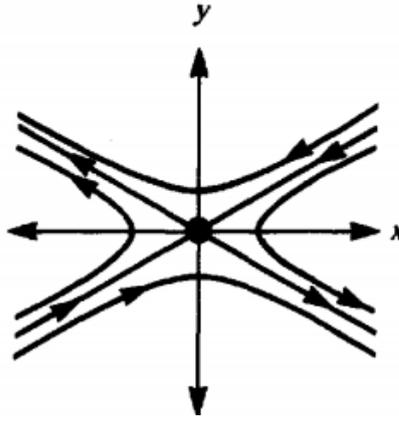


Figura 2.6 – Plano de fase com dois autovalores reais de sinais distintos. Fonte: [28].

Ao tomarmos o caso para o qual os autovalores são complexos na forma $\alpha \pm i\beta$, de tal maneira que α e β são reais, sendo $\alpha \neq 0$ e $\beta > 0$, os sistemas progenitores desses autovalores são tipicamente resumidos da seguinte forma [5]

$$\frac{d\mathbf{u}}{dt} = \begin{bmatrix} \alpha & \beta \\ -\beta & \alpha \end{bmatrix} \mathbf{u}, \quad (2.51)$$

que corresponde ao problema em uma dimensão.

O problema proposto pela Eq. (2.51) pode ser expandido em

$$\begin{aligned} u_1' &= \alpha u_1 + \beta u_2 \\ u_2' &= -\beta u_1 + \alpha u_2, \end{aligned} \quad (2.52)$$

que, ainda, pode ser expresso em coordenadas polares, de modo que as correlações

$$\begin{aligned} u_1 &= r \cos \theta \\ u_2 &= r \sin \theta \end{aligned} \quad (2.53)$$

sejam admitidas, que culminam em

$$\begin{aligned} r^2 &= u_1^2 + u_2^2 \\ \tan \theta &= u_2 / u_1, \end{aligned} \quad (2.54)$$

em que $u_1 \neq 0$. Observa-se que promovendo respectivamente a diferenciação com respeito à t nas substituições expressas pela Eq. (2.54), é possível escrever

$$\begin{aligned} r r' &= u_1 u_1' + u_2 u_2' \\ \sec^2(\theta) \theta' &= (u_1 u_2' - u_2 u_1') / u_1^2, \end{aligned} \quad (2.55)$$

que fazendo uso das derivadas u_1' e u_2' descritas pela Eq. (2.52), expressam:

$$\begin{aligned} r r' &= u_1(\alpha u_1 + \beta u_2) + u_2(-\beta u_1 + \alpha u_2) \\ \sec^2(\theta) \theta' &= (u_1(-\beta u_1 + \alpha u_2) - u_2(\alpha u_1 + \beta u_2)) / u_1^2. \end{aligned} \quad (2.56)$$

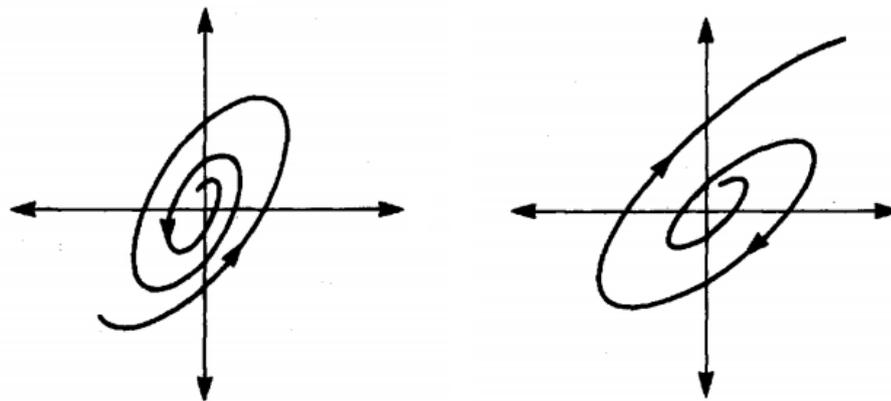
De modo que quando trabalhadas, culminam em

$$\begin{aligned} r' &= \alpha r \\ \theta' &= -\beta. \end{aligned} \quad (2.57)$$

Portanto, os problemas relacionados se apresentam como equações diferenciais ordinárias bastante conhecidos, tendo como soluções [5]

$$\begin{aligned} r &= ce^{\alpha t} \\ \theta &= -\beta t + \theta_0. \end{aligned} \tag{2.58}$$

As Eq. (2.58) fornecem interpretações sobre o plano de fase, uma vez que representam curvas parametrizadas do sistema (2.51). Como β sempre é positivo, a solução para θ indica que este, a medida que $t \rightarrow \infty$, decresce. Quando esse tempo dispara, todavia, a avaliação de r dependerá exclusivamente do sinal de α , que se aproxima de zero ($r \rightarrow 0$) caso α seja negativo, e dispara ($r \rightarrow \infty$) se positivo, similar a interpretação para autovalores reais [5, 28, 50]. É importante ressaltar, ainda, que como a angulação θ diminui a medida que o tempo passa, estipula-se com isso uma orientação da rotação, isto é, sentido horário [5], conforme ilustra a Figura 2.7.



(a) Comportamento com $\alpha < 0$, caracterizando uma estabilidade.

(b) Comportamento com $\alpha > 0$, caracterizando uma instabilidade.

Figura 2.7 – Plano de fase para autovalores complexos com parte real. Fonte: [28]

Seguindo o raciocínio desenvolvido, para o caso no qual os autovalores são puramente imaginários, as soluções obtidas se resumem a

$$\begin{aligned} r &= c \\ \theta &= -\beta t + \theta_0, \end{aligned} \tag{2.59}$$

que expressam trajetórias circulares cujo sentido depende do sinal de β . Isto é, se $\beta > 0$ o sentido continuará sendo como horário e, no entanto, se $\beta < 0$ o sentido será trigonométrico [5]. A Figura 2.8 apresenta um exemplo de retrato de fase puramente complexo.

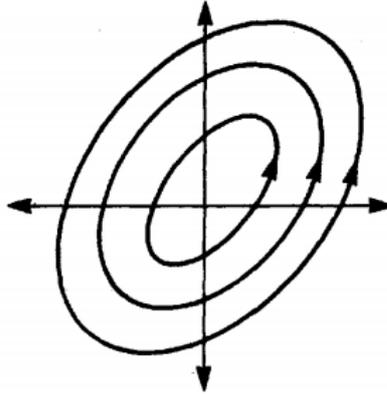


Figura 2.8 – Plano de fase com dois autovalores puramente complexos com $\beta < 0$. Fonte: [28].

Embora essa análise com as curvas seja enriquecedora, também é interessante pensar em magnitude da solução geral. Para o caso real, isto é, analisando somente a solução geral do sistema linear e homogêneo – representado pela Eq. (2.50) –, que a estabilidade é garantida se o autovalor for negativo. Uma análise similar pode ser feita para o caso complexo a partir da identidade de Euler [50]. Portanto, toma-se um autovalor λ_k como sendo

$$\lambda_k = \alpha + i\beta, \quad (2.60)$$

no qual α e β são reais. O que indicaria escrever

$$e^{\lambda_k t} = e^{\alpha t + i\beta t} = e^{\alpha t} e^{i\beta t}. \quad (2.61)$$

O caso é que ainda é possível fazer uso da identidade de Euler, reescrevendo a equação para

$$\begin{aligned} e^{i\beta t} &= \cos \beta t + i \sin \beta t \\ e^{\lambda_k t} &= e^{\alpha t} (\cos \beta t + i \sin \beta t), \end{aligned} \quad (2.62)$$

que indica que a magnitude pode ser entendida como

$$|e^{\lambda t}| = e^{\alpha t}. \quad (2.63)$$

Que conclui a ideia de que, mesmo sendo um autovalor complexo, sua parte real ($Re \lambda_i$) define a estabilidade [50]. Em resumo, a Eq. (2.40) é

- estável sempre que toda $Re \lambda_i < 0$;
- neutramente estável quando toda $Re \lambda_i \leq 0$ e $\lambda_1 = 0$;
- instável se qualquer autovalor possuir $Re \lambda_i > 0$.

2.7 Análise de Estabilidade Local para Sistemas Não Lineares

Para que seja possível discorrer sobre a estabilidade local dos sistemas não lineares, é necessário entender que esta análise sempre ocorrerá na vizinhança de um determinado ponto crítico (solução estacionária) relacionado ao sistema. Não obstante, essa investigação lida, em essência, com perturbações das soluções para, como consequência, classificar sua estabilidade.

À vista disso, para esse tipo de análise, é necessário refinar um pouco mais a noção de estabilidade, sistema autônomo e perturbações.

Considerando o sistema um sistema homogêneo formado pelas funções F_1, F_2, \dots, F_n , isto é

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = F_1(x_1, x_2, \dots, x_n) \\ \frac{dx_2}{dt} = F_2(x_1, x_2, \dots, x_n) \\ \vdots \\ \frac{dx_n}{dt} = F_n(x_1, x_2, \dots, x_n) \end{cases} \quad (2.64)$$

Este sistema é entendido como autônomo uma vez que suas funções relacionadas – F_1, F_2, \dots, F_n – independem no tempo, t [5, 28].

Sobre estabilidade, em especial, considera-se um sistema autônomo escrito em notação vetorial como

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = f(\mathbf{x}). \quad (2.65)$$

São pontos críticos do sistema (2.65), os pontos que atestam a condição estacionária discutida. Um determinado ponto crítico, x^0 , é entendido como estável se, dado qualquer $\epsilon > 0$, existe um $\delta > 0$, de modo que $x(t) = \phi(t)$ satisfaz

$$|\phi(0) - x^0| < \delta, \quad (2.66)$$

como condição inicial em $t = 0$, então para todo tempo positivo, $t > 0$, cumpre

$$|\phi(t) - x^0| < \epsilon. \quad (2.67)$$

As condições apresentadas acima, em verdade, expressam que todas as soluções provenientes de pequenas perturbações próximas (denotadas por um tamanho limite de δ), tendem a permanecer próximas do próprio ponto de equilíbrio x^0 [5]. A Figura 2.9 mostra que a solução perturbada caminha dentro do limite adequado, caracterizando a estabilidade.

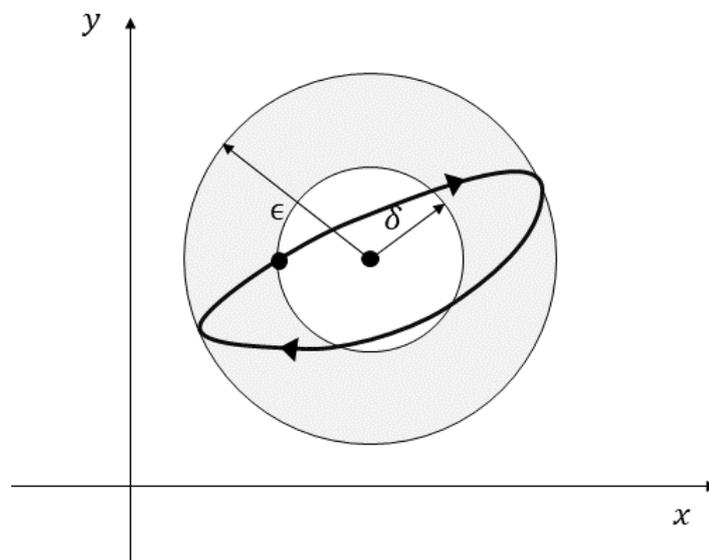


Figura 2.9 – Estabilidade com as condições (2.66) e (2.67) cumpridas. Fonte: adaptado de [5].

Observe, ainda, que as condições estabelecidas para caracterização de estabilidade para a perturbação ainda pode se fazer mais forte. Isto é, considere que além da condição representada por Eq. (2.66), se admita que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t) = x^0. \quad (2.68)$$

Que compreende em assumir que não apenas a perturbação esteja dentro de um determinado limite, mas volte para o determinado ponto crítico. Tal comportamento é definido como estabilidade assintótica [5], a Figura 2.10 representa este cenário.

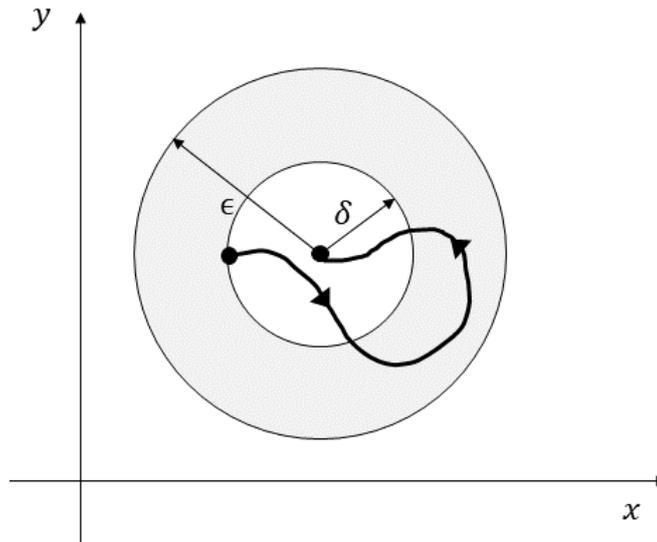


Figura 2.10 – Estabilidade assintótica com as condições (2.66) e (2.68) cumpridas. Fonte: adaptado de [5].

Frente a discussão sobre estabilidade local promovida, é necessário destacar que sistemas não lineares de equações diferenciais ordinárias podem apresentar múltiplos estados de equilíbrio. Perto desses estados de equilíbrio, seu comportamento pode ser aproximado pelo de um sistema linear correspondente [28, 34]. Cabe, portanto, estudar qualitativa e localmente o comportamento do sistema perto de um ponto crítico (isolado), de modo a entender o sistema (nessa região) como *quase linear* [5].

Urge, com isso, a necessidade de entender bem o significado de um sistema ser classificado como *quase linear*. Portanto, a ideia é provocar uma perturbação pequena da solução na região próxima a um determinado ponto de equilíbrio isolado, de modo que um sistema não linear seja escrito como

$$\mathbf{x}' = \mathbf{Ax} + \mathbf{g}(\mathbf{x}). \quad (2.69)$$

Com a necessidade de que $\mathbf{g}(\mathbf{x})$ seja pequena, possua derivadas parciais contínuas e cumpra a condição

$$\frac{|\mathbf{g}(\mathbf{x})|}{|\mathbf{x}|} \rightarrow 0 \quad (2.70)$$

quando \mathbf{x} se aproxima do ponto de equilíbrio isolado correspondente. Ao se cumprir o exposto, o sistema é dito como *quase linear* na vizinhança do ponto crítico estudado [5].

Diante das condições apresentadas, para a apresentação da metodologia de obtenção do sistema linear local correspondente a um sistema não linear, tomemos o caso bidimensional,

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = F(x, y) \\ \frac{dy}{dt} = G(x, y) \end{cases} \quad (2.71)$$

O sistema (2.71) pode ser considerado quase linear na região próxima ao ponto crítico isolado (x_0, y_0) quando suas funções – F e G – tiverem derivadas parciais contínuas até segunda ordem [5]. Portanto, fazendo o uso da expansão de Taylor [29] é possível escrever as funções aproximadas no ponto crítico como

$$\begin{aligned} F(x, y) &= F(x_0, y_0) + F_x(x_0, y_0)(x - x_0) + F_y(x_0, y_0)(y - y_0) + \eta_1(x, y) \\ G(x, y) &= G(x_0, y_0) + G_x(x_0, y_0)(x - x_0) + G_y(x_0, y_0)(y - y_0) + \eta_2(x, y), \end{aligned} \quad (2.72)$$

de modo que

$$\begin{aligned} F_x &= \frac{dF}{dx} \text{ e } F_y = \frac{dF}{dy}, \\ G_x &= \frac{dG}{dx} \text{ e } G_y = \frac{dG}{dy}. \end{aligned} \quad (2.73)$$

Como (x_0, y_0) é um ponto de equilíbrio do sistema, $F(x_0, y_0) = G(x_0, y_0) = 0$, sendo fortuito escrever

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x - x_0 \\ y - y_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_x(x_0, y_0) & F_y(x_0, y_0) \\ F_x(x_0, y_0) & F_y(x_0, y_0) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x - x_0 \\ y - y_0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \eta_1(x, y) \\ \eta_2(x, y) \end{pmatrix}. \quad (2.74)$$

O sistema expresso pela Eq. (2.74) pode ser reescrito no formato vetorial para que a condição de sistema quase linear possa ser avaliada. Assim sendo, considerando as substituições

$$\begin{aligned} \mathbf{u} &= \begin{bmatrix} x - x_0 \\ y - y_0 \end{bmatrix} \\ \boldsymbol{\eta} &= \begin{bmatrix} \eta_1(x, y) \\ \eta_2(x, y) \end{bmatrix}, \end{aligned} \quad (2.75)$$

o sistema (2.74) pode ser expresso na forma vetorial

$$\mathbf{u}' = \frac{d\mathbf{f}}{d\mathbf{x}} \mathbf{u} + \boldsymbol{\eta}(\mathbf{x}). \quad (2.76)$$

É conveniente, nesse ponto, fazer uso da condição expressa pela Eq. (2.70), que permitirá assumir que tão logo a solução perturbada esteja suficientemente próxima do ponto de equilíbrio, a equação poderá ser reescrita com a consideração de que $\boldsymbol{\eta}(\mathbf{x}) \rightarrow 0$, implicando em

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix} \approx \begin{pmatrix} F_x(x_0, y_0) & F_y(x_0, y_0) \\ F_x(x_0, y_0) & F_y(x_0, y_0) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix}. \quad (2.77)$$

Finalmente, o sistema (2.77) fornece um método para a obtenção do sistema linear correspondente que permitirá classificar a estabilidade local dos pontos de equilíbrio (análise qualitativa). Destaca-se a presença da matriz Jacobiana (Jacobiano de \mathbf{f}) e a necessidade de que esta matriz quando em um ponto crítico do sistema possua determinante não nulo, tendo em vista que o sistema linear deve apresentar um único ponto de equilíbrio $(0, 0)$ [5, 50]. Levando em conta tudo o que foi exposto nessa seção, já se faz possível seguir com o modelo de competição proposto pela sistema (2.24). De tal maneira que é possível usá-lo como estudo de caso para que os conceitos se mostrem bem definidos.

2.8 Análise de Estabilidade dos Pontos de Equilíbrio

Com a intenção de exemplificar, por meio da aplicação, os conceitos que foram dispostos anteriormente nesse capítulo, essa seção tem a finalidade de usar a competição por duas espécies como estudo de caso. Convém lembrar que o modelo de referência exposto é dado pelo sistema (2.24) e possui versão adimensional denotada pelo sistema (2.31). Tendo em vista, portanto, que se trata de um sistema não linear, sua análise de estabilidade deverá ser local (em torno dos pontos de equilíbrio). Para tal, deve-se aproximar o sistema para uma versão que pode ser entendida como *quase linear*, uma vez que as condições descritas anteriormente são cumpridas, fazendo uso da Eq. (2.77). Portanto, apresenta-se a matriz Jacobiana associada:

$$\begin{bmatrix} -a_{1,2}n_2 - 2n_1 + 1 & -n_1a_{1,2} \\ -\rho n_2a_{2,1} & \rho(-a_{2,1}n_1 - n_2 + 1) - \rho n_2 \end{bmatrix}. \quad (2.78)$$

Por conseguinte, para aferir sobre a análise de estabilidade, é necessário realizar a substituições das soluções estacionárias obtidas na matriz Jacobiana. Conforme já apontado, o sinal da parte real dos autovalores associados a essas soluções determinará a estabilidade local em torno desses pontos e, conseqüentemente, promoverá interpretações aos cenários que cada solução estacionária biologicamente representa.

2.8.1 Primeira solução: extinção de ambas as populações

Anteriormente, a primeira solução do sistema adimensional fora a trivial tendo em vista que as parcelas não expressavam termos independentes. Isto é,

$$P_1 = (0, 0), \quad (2.79)$$

que deve ser interpretada como a extinção de ambas as espécies a medida que o tempo se estendeu. Sendo assim, a substituição da primeira solução estacionária na matriz Jacobiana (2.78) resulta em

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \rho \end{bmatrix}. \quad (2.80)$$

É interessante observar que se trata de uma matriz diagonal. Com efeito, a obtenção dos autovalores associados são os próprios elementos da diagonal principal [50]. Dessa forma, a matriz

$$\begin{bmatrix} 1 \\ \rho \end{bmatrix} \quad (2.81)$$

apresenta o vetor coluna formado pelos autovalores associados. É importante ressaltar que ρ foi definido como a razão entre as taxas de crescimento da segunda pela primeira espécie. Dessa forma, pode-se destacar que ambos os autovalores para esse caso são reais e positivos. Diante disso, a medida que há aproximação à solução trivial, a família de soluções logo se distancia desse ponto, sendo, portanto, localmente instável. À vista disso, a análise indica não haver extinção simultânea de ambas as espécies.

2.8.2 Segunda solução: prevalectimento da primeira espécie sobre a segunda

A segunda solução estacionária obtida, representada por

$$P_2 = (1, 0), \quad (2.82)$$

sendo interpretada como a extinção da segunda espécie frente à primeira, significando que a primeira é tão mais eficiente em busca de recursos que a segunda não prevalece. Portanto, realizando a substituição dessa solução, a matriz (2.83) pode ser obtida,

$$\begin{bmatrix} -1 & -a_{1,2} \\ 0 & \rho(-a_{2,1} + 1) \end{bmatrix}. \quad (2.83)$$

Assim como para a solução anterior, novamente os elementos da diagonal principal são os autovalores associados, uma vez que se trata de uma matriz triangular superior. Em vista disso, os autovalores podem ser explicitados por

$$\begin{bmatrix} -1 \\ \rho(-a_{2,1} + 1) \end{bmatrix}. \quad (2.84)$$

Diferentemente do caso anterior, todavia, não é possível de pronto definir a estabilidade dessa solução. Apesar disso, fica evidente que o primeiro autovalor, -1 , sempre será negativo e o segundo expressa uma condição. Observe que

$$\rho(-a_{2,1} + 1) < 0, \quad (2.85)$$

para que a solução seja estável.

Dividindo toda a desigualdade por ρ e somando $a_{2,1}$ em ambos os lados, é possível escrever

$$a_{2,1} > 1. \quad (2.86)$$

Que expressa a condição para que tal solução seja localmente estável. É necessário recordar que

$$a_{2,1} = \beta_{2,1} \frac{K_1}{K_2}, \quad (2.87)$$

sendo possível, com isso, reescrever a condição como

$$\beta_{2,1} > \frac{K_2}{K_1}. \quad (2.88)$$

Observe que ao converter a condição adimensional representada pela desigualdade (2.86) para parâmetros dimensionais, resgata-se significado biológico. Em outras palavras, a desigualdade (2.88) diz que se a proporção de como a segunda espécie é afetada pela primeira for maior que a razão entre as capacidades suporte da segunda pela primeira, a primeira é levada à extinção. O que faz sentido, uma vez que a condição relaciona a influência de uma sobre a outra e suas capacidades suportes que atuam como fator limitante para o desenvolvimento. Portanto, a análise indica que, para esse modelo, a razão entre as capacidades suportes atestarão a condição de estabilidade local. Entende-se, com isso, que a razão das capacidades suportes define a espécie que prevalece no cenário competitivo, resultado que também é constatado na seção seguinte.

2.8.3 Terceira solução: prevalectimento da segunda espécie sobre a primeira

De modo muito semelhante, a terceira possibilidade de solução estacionária levantada deve ser representada por

$$P_3 = (0, 1), \quad (2.89)$$

que indicaria a extinção da primeira espécie pela competição com a segunda. Para esse cenário, a substituição da solução na matriz Jacobiana resulta em

$$\begin{bmatrix} -a_{1,2} + 1 & 0 \\ -\rho a_{2,1} & -\rho \end{bmatrix}. \quad (2.90)$$

Destaca-se que a matriz obtida é triangula inferior e, novamente, os autovalores associados podem ser diretamente evidenciados pelos elementos da diagonal principal. Dessa forma, o vetor coluna dos autovalores pode ser escrito como:

$$\begin{bmatrix} -a_{1,2} + 1 \\ -\rho \end{bmatrix}. \quad (2.91)$$

É evidente que o segundo autovalor, $-\rho$ é negativo. O primeiro, no entanto, representa uma condição análoga a previamente discutida. Isto é,

$$a_{1,2} > 1, \quad (2.92)$$

do ponto de vista adimensional. Ademais, resgatando-se os verdadeiros parâmetros do modelo inicialmente proposto, a condição pode ser apresentada como

$$\beta_{1,2} > \frac{K_1}{K_2}. \quad (2.93)$$

Novamente, a condição obtida contrasta a influência de uma espécie frente à razão de capacidades suporte. Este resultado pode ser entendido com a mesma interpretação do anterior, contudo, resultando na extinção da primeira pela competição com a segunda. Finalmente, observe que existe possibilidade de estabilidade local para essas soluções, uma vez que a condição expressa pelas desigualdades seja cumprida, tecendo um desfecho factível.

2.8.4 Quarta solução: coexistência entre as espécies em competição

Diferentemente das análises anteriores, este caso não culmina em extinção, mas em coexistência. Melhor dizendo, a análise sequente é responsável por fornecer informações a respeito justamente de possibilidade de coexistência, uma vez que dirá se há estabilidade local desse ponto. Além disso, a conversão do resultado para parâmetros dimensionais fornecerá, ainda, possíveis interpretações que podem acusar essa coexistência como factível ou não. Portanto, a matriz Jacobiana para a quarta solução é apresentada como

$$\begin{bmatrix} -\frac{a_{1,2}(a_{2,1}-1)}{a_{1,2}a_{2,1}-1} - \frac{2(a_{1,2}-1)}{a_{1,2}a_{2,1}-1} + 1 & -\frac{(a_{1,2}-1)a_{1,2}}{a_{1,2}a_{2,1}-1} \\ -\frac{\rho(a_{2,1}-1)a_{2,1}}{a_{1,2}a_{2,1}-1} & \rho \left(-\frac{a_{2,1}(a_{1,2}-1)}{a_{1,2}a_{2,1}-1} - \frac{2(a_{2,1}-1)}{a_{1,2}a_{2,1}-1} + 1 \right) \end{bmatrix}. \quad (2.94)$$

A partir da matriz (2.94), se faz possível obter o polinômio característico e, sequencialmente, os autovalores associados. Dessa forma, o vetor

$$\begin{bmatrix} \frac{1}{2(a_{1,2}a_{2,1}-1)} \left(-\rho a_{2,1} - a_{1,2} + \rho + 1 + (\sigma)^{\frac{1}{2}} \right) \\ \frac{1}{2(a_{1,2}a_{2,1}-1)} \left(-\rho a_{2,1} - a_{1,2} + \rho + 1 - (\sigma)^{\frac{1}{2}} \right) \end{bmatrix} \quad (2.95)$$

compõe os autovalores associados, onde

$$\sigma = (a_{2,1} - 1)^2 \rho^2 + 2(a_{1,2} - 1)(2a_{1,2}a_{2,1} - 1)(a_{2,1} - 1)\rho + (a_{1,2} - 1)^2. \quad (2.96)$$

Note que é possível reescrever os autovalores da seguinte forma:

$$\lambda_{1,2}^{(4)} = \frac{1}{2(a_{1,2}a_{2,1}-1)} \left(-\rho(a_{1,2}-1) - (a_{2,1}-1) \pm (\sigma)^{\frac{1}{2}} \right). \quad (2.97)$$

Convém recordar que a estabilidade local depende do sinal da parte real dos autovalores associados. À vista disso, é possível destacar que a diferença entre os autovalores se dá em função do termo com expoente racional. Desconsiderando, portanto, o autovalor ser complexo ou real, conclui-se que o sinal de sua parte real depende da magnitude dos valores de $a_{1,2}$ e $a_{2,1}$, havendo distintas possibilidades de cenário.

Considerando $a_{1,2} > 1$ e $a_{2,1} > 1$, instintivamente seria possível concluir que

$$\begin{aligned} a_{1,2}a_{2,1} - 1 &> 0, \\ a_{1,2} - 1 &> 0, \\ a_{2,1} - 1 &> 0, \\ \sigma &> 0. \end{aligned} \quad (2.98)$$

O que rapidamente leva a concluir que um dos autovalores é negativo, como acusa

$$\lambda_1^{(4)} = \frac{1}{2(a_{1,2}a_{2,1}-1)} \left(-\rho(a_{1,2}-1) - (a_{2,1}-1) - (\sigma)^{\frac{1}{2}} \right) < 0, \quad (2.99)$$

tendo em vista que o denominador é positivo e é possível evidenciar um termo negativo no numerador. Para o segundo autovalor, contudo, é necessário uma melhor análise de σ , tendo em vista que sua magnitude influenciará na interpretação. Observe que

$$\sigma = (a_{2,1} - 1)^2 \rho^2 + 2(a_{1,2} - 1)(2a_{1,2}a_{2,1} - 1)(a_{2,1} - 1)\rho + (a_{1,2} - 1)^2, \quad (2.100)$$

o intuito é somar e subtrair uma parcela que convenientemente produza um produto notável na equação. Portanto, note que a equação

$$\begin{aligned} \sigma &= (a_{2,1} - 1)^2 \rho^2 + 2(a_{2,1} - 1)\rho(a_{1,2} - 1) + (a_{1,2} - 1)^2 + \\ &+ 2(a_{1,2} - 1)(2a_{1,2}a_{2,1} - 1)(a_{2,1} - 1) - 2(a_{2,1} - 1)\rho(a_{1,2} - 1), \end{aligned} \quad (2.101)$$

pode ser agora trabalhada de modo a produzir o produto notável da soma e uma segunda parcela evidenciável. Sendo, conseqüentemente, reescrita como

$$\sigma = [(a_{2,1} - 1)\rho + (a_{1,2} - 1)]^2 + 4(a_{1,2} - 1)(a_{1,2}a_{2,1} - 1)(a_{2,1} - 1). \quad (2.102)$$

Para que finalmente seja possível deferir sobre a estabilidade local desse ponto, é necessário apresentar o escopo de $\lambda_2^{(4)}$.

$$\lambda_2^{(4)} = \frac{1}{2(a_{1,2}a_{2,1} - 1)} \left(-\rho(a_{1,2} - 1) - (a_{2,1} - 1) + (\sigma)^{\frac{1}{2}} \right), \quad (2.103)$$

Fica evidente que a magnitude de $\sqrt{\sigma}$ define o sinal do autovalor. Repare que se o argumento da raiz parasse no produto notável da soma, rapidamente seria possível concluir que $\lambda_2^{(4)} = 0$. Todavia, o argumento é *um pouco* maior, visto que a Eq. (2.98) garante todas as parcelas como positivas. Por conseguinte, é garantido que para esse caso $\lambda_2^{(4)} > 0$.

Diante do resultado obtido, se torna evidente que para o caso o qual $a_{1,2}a_{2,1} > 1$ o ponto de coexistência é localmente instável, de modo que as soluções se afastam dele. Convém ressaltar, ademais, que o resultado faz sentido tendo em vista os resultados de extinção (atratores) que foram obtidos na segunda e terceira solução do estado estacionário. Consequentemente, quando $a_{1,2}a_{2,1} > 1$ seria como se os nós atratores *puxassem* as soluções em sentidos contrários, afastando-as da coexistência.

Analisando a possibilidade que $a_{1,2}a_{2,1} < 1$, é possível de pronto inferir que

$$\begin{aligned} (a_{1,2}a_{2,1} - 1) &< 0, \\ (a_{1,2} - 1) &< 0, \\ (a_{2,1} - 1) &< 0. \end{aligned} \quad (2.104)$$

Isto posto, é possível concluir que se o argumento da raiz for real positivo – tendo em vista que a Eq. (2.102) não pode garantir isso – haverá duas alternativas: resultado positivo ou negativo. Caso seja considerado o positivo, o denominador ditaria o sinal do autovalor, sendo negativo. Contudo, se fosse tomado o resultado negativo da raiz, então haveria um embate de magnitude entre os termos para definir o sinal. No entanto, de forma análoga a análise anterior, a Eq. (2.102) garante (para esse caso) que

$$-\rho(a_{1,2} - 1) - (a_{2,1} - 1) > -(\sigma)^{\frac{1}{2}}. \quad (2.105)$$

Culminando em um autovalor negativo. Finalmente, existe a possibilidade do argumento da raiz ser real negativo, o que indicaria um resultado complexo. No entanto, as inferências anteriores ainda fariam sentido, tendo em vista que apenas a parte real interessa para estabilidade.

Com efeito, para o caso $a_{1,2}a_{2,1} < 1$ a quarta solução estacionária seria estável, atestando a coexistência entre as duas espécies em competição. É conveniente pontuar que ambas as condições sobre $a_{1,2}$ e $a_{2,1}$ fazem alusão a relação da influência que uma espécie tem sobre a outra em respeito as próprias capacidades suporte. Portanto, há sentido em concluir que a estabilidade da coexistência deve estar atrelada a esse caso.

Além disso, para o caso da alternância dos valores, isto é, $a_{1,2} > 1$ e $a_{2,1} < 1$ ou $a_{1,2} < 1$ e $a_{2,1} > 1$, é possível concluir que sua estabilidade local será sempre instável. Isso acontece porque ambas as alternativas tendem à se afastar da coexistência, tendo em vista que a análise de estabilidade da segunda e terceira solução estacionária demonstrou isso através das condições (2.86) e (2.92). Portanto, a medida que o caso é válido e, naturalmente, uma das condições é satisfeita, a solução tende para um nó atrator (estável) que indica a extinção de uma das espécies.

Finalmente, essa seção teve a finalidade de promover uma aplicação dos conceitos pontuados na revisão teórica através de um estudo de caso que alavanca a ideia de crescimento populacional e competição. É importante, além disso, ressaltar os modelos propostos nessa área muito se beneficiam do resultado numérico. Com isso posto, a próxima seção pontuará brevemente o método numérico que será utilizado ao longo desse trabalho para fornecer resultados sobre análise numérica para equações diferenciais ordinárias.

2.9 Ferramentas para Aproximação Numérica

Diante de um contexto de propostas de modelagem matemática através de sistemas de equações diferenciais, deve-se ressaltar a dificuldade de, quase sempre, se obter resultado analítico dos modelos propostos. Ocorre que, a medida que os modelos matemáticos vão se tornando mais complexos e fidedignos à realidade, maior a necessidade de se fazer uso do cálculo numérico. Assim sendo, pode-se dizer que o problema real associado à construção de um modelo matemático necessita de um método numérico adequado para que resultados possam ser obtidos. É importante destacar que a forma de abordar numericamente um problema é muito importante, de modo que um equilíbrio entre qualidade do resultado e esforço computacional é almejado.

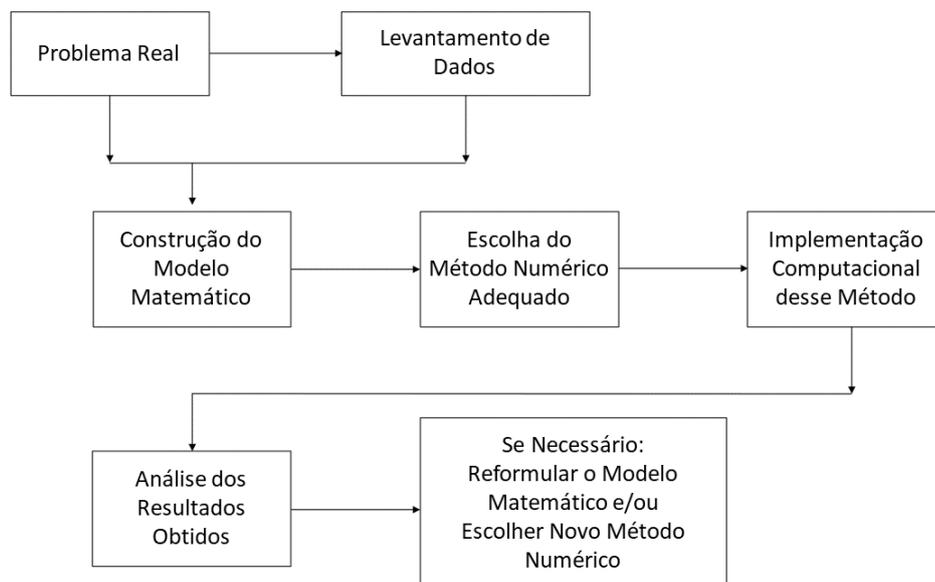


Figura 2.11 – Fluxograma de contextualização das etapas de desenvolvimento em um modelo. Fonte: adaptado de [42].

A Figura 2.11 didaticamente promove um entendimento sobre a necessidade da escolha de um método numérico adequado. Observe que, através da análise de resultados obtidos, é realizado o levantamento sobre o quão promissora foi a simulação. O caso é que a insatisfação frente os resultados pode estar vinculada sobre os dados de entrada, tendo em vista que todo o processo numérico contém erros associados, ou a interpretação de o modelo matemático elaborado ou método numérico escolhido devem ser repensados [42]. Ademais, é necessário pontuar que o gasto computacional também deve ser levado em conta nessa decisão, tendo em vista que a disposição de recursos é um fator estratégico em todo o processo.

Métodos de diferenciação são comumente empregados à equações diferenciais ordinárias. O conceito de diferenciação, além disso, é importante para o entendimento de aproximação, uma vez que uma função com gráfico mais suave normalmente se comporta de uma maneira mais previsível [6]. Com isso em mente, a aproximação numérica da derivada se mostra como forte aliada para aproximação à solução analítica.

2.9.1 Os Métodos de Runge-Kutta

Ao se pensar em aproximação, a expansão de Taylor se mostra como interessante ferramenta. O caso é que tal aproximação fornece, desde que a função seja suficientemente *suave*, uma aproximação dado um comprimento de passo. No entanto, a série exige cálculo de derivadas para que seja possível construir a aproximação, de modo que do ponto de vista computacional a obtenção das derivadas pode se tornar um problema [6, 42]. Dessa forma, ao considerar uma aproximação $y(x)$ em torno de x_n pode ser escrita como

$$y(x) = y(x_n) + y'(x_n)(x - x_n) + y''(x_n) \frac{(x - x_n)^2}{2!} + \dots \\ \dots + \frac{y^{(k)}(x_n)}{k!} (x - x_n)^k + \frac{y^{(k+1)}(\xi_x)}{(k+1)!} (x - x_n)^{k+1}, \quad (2.106)$$

onde ξ_x está entre os valores de x e x_n e $k > n$ [6, 42].

Conseqüentemente, a aproximação baseada na série pode ser usada na obtenção do próximo termo x_{n+1} , por exemplo. É importante frisar, todavia, que a aproximação requer uma decisão de truncamento, ou seja, truncar a série conscientemente promovendo um erro. Além disso, explicitando a distancia dos pontos a serem aproximados, isto é, o comprimento de passo $h = x_{n+1} - x_n$, obtém-se

$$y(x_{n+1}) = y(x_n) + y'(x_n)h + y''(x_n) \frac{h^2}{2!} - \dots + y_n^{(k)} \frac{h^k}{k!}, \quad (2.107)$$

atingindo um termo erro

$$E(x_n) = \frac{y^{(k+1)}(\xi_n)}{(k+1)!} h^{k+1}, \quad (2.108)$$

com $x < \xi_n < x_n$. Ou seja, a ordem do erro associado ao método é sempre h^{k+1} . Dessa forma, tomando por exemplo o método de Runge-Kutta de quarta ordem, a grandeza do erro associado seria da ordem de h^5 .

Promovendo um truncamento na série representada pela Eq. (2.107) no termo k . Considerando $k = 2$, ou seja o segundo termo, é possível escrever

$$y_{n+1} = y_n + h y'_n, \quad (2.109)$$

de modo que

$$y_{n+1} = y(x_{n+1}) \quad (2.110)$$

e $n = 0, 1, 2, \dots$

Considerando o seguinte problema de valor inicial (PVI):

$$y' = f(x, y) \\ y(x_0) = y_0. \quad (2.111)$$

Uma breve substituição pode ser promovida na Eq. (2.109), modificando-a para

$$y_{n+1} = y_n + h f(x, y), \quad (2.112)$$

que caracteriza-se como método de Euler, sendo entendido, inclusive, como um dos métodos de Runge-Kutta de primeira ordem [42]. A Figura 2.12 exemplifica a aproximação de solução de um determinado PVI pelo método de Euler. Observe que os diferentes passos ao longo do

eixo t promovem as aproximações em um aspecto poligonal da solução analítica, representada em azul.

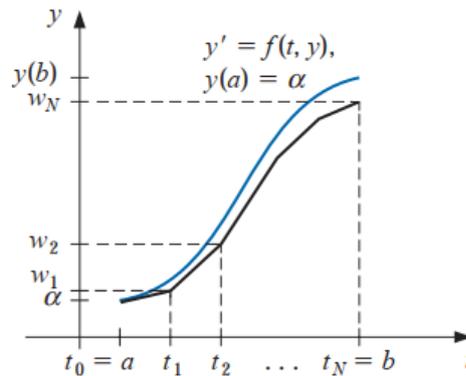


Figura 2.12 – Aproximação pelo método de Euler. Fonte: [6].

A medida que se avança na decisão de truncamento da série outros métodos derivados podem ser obtidos. Dessa forma, métodos de Runge-Kutta de ordem maior podem ser obtidos a partir da série de expansão de Taylor. Não obstante, por exemplo, o método de Euler modificado é um dos possíveis métodos de Runge-Kutta de segunda ordem [6, 42]. Ainda que o principal foco desse trabalho resida na análise qualitativa sobre os estados de equilíbrio, as soluções numéricas se apresentam como importante ferramenta de visualização. Portanto, o método numérico escolhido para aplicar os modelos propostos nesse trabalho foi o método de Runge-Kutta de 4º ordem.

Por conseguinte, a formulação do método escolhido pode ser contemplada abaixo, retirada de [6]. É importante ressaltar, ademais, que se trata de um método muito utilizado para aproximação de equações diferenciais, uma vez que é de fácil aplicação e fornece resultados adequados com erros pequenos [42]. Finalmente, as equações

$$\begin{aligned}
 k_1 &= hf(x_i, y_i), \\
 k_2 &= hf\left(x_i + \frac{h}{2}, y_i + \frac{k_1}{2}\right), \\
 k_3 &= hf\left(x_i + \frac{h}{2}, y_i + \frac{k_2}{2}\right), \\
 k_4 &= hf(x_{i+1}, y_i + k_3), \\
 y_{i+1} &= y_i + \frac{1}{6}(k_1 + k_2 + k_3 + k_4),
 \end{aligned} \tag{2.113}$$

caracterizam o método.

2.9.2 Aplicação para Competição entre Duas Espécies

Diante do intuito de fornecer uma exemplificação, recorre-se novamente ao modelo de competição de duas espécies. Assim sendo, será promovida uma simulação para o modelo adimensional proposto pelo sistema (2.31). O objetivo será testar as possibilidades levantadas pela análise de estabilidade com a finalidade de aferir as conclusões. É necessário, portanto realizar algumas decisões sobre o procedimento. O método numérico utilizado será o Runge-Kutta de quarta ordem. Como método de passo único, deve-se definir período de simulação e comprimento de passo.

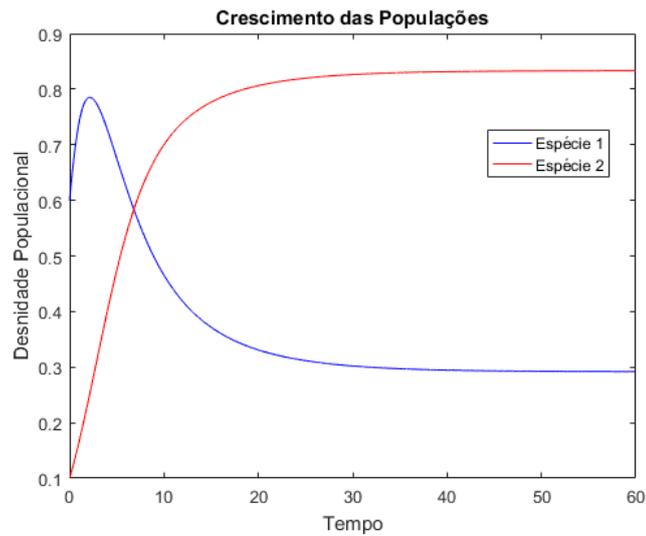
Tabela 2.2 – Dados de entrada e condições iniciais para as simulações da competição entre duas espécies.

Descrição	Representação	Entrada
Tempo Inicial	t_0	0
Tempo Final	t_f	60
Comprimento de Passo	h	0,01
Condição Inicial da Espécie 1	$n_1^{(0)}$	0,60
Condição Inicial da Espécie 2	$n_2^{(0)}$	0,10
Razão de Crescimento	ρ	1,05

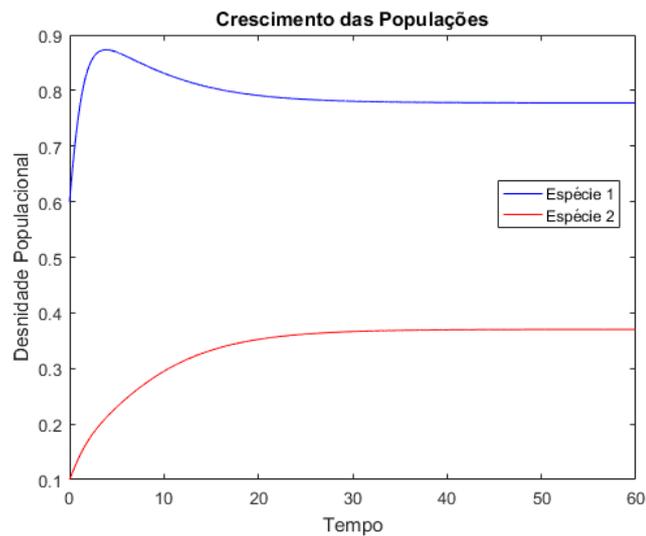
A Tabela 2.2 apresenta os parâmetros (todos adotados) que não serão modificados ao longo dos testes. Convém pontuar que, como estamos atuando sobre o modelo adimensional, não há a necessidade de exibir unidades, uma vez que estas foram tomadas por medições arbitrárias. A seguir serão enumeradas as possibilidades de teste para os casos de simulação discutidos durante a análise de estabilidade, excetuando o caso trivial (primeira solução estacionária).

2.9.3 Coexistência

Para a finalidade de coexistência, ficou evidente que sua estabilidade esta relacionada às condições expressas pela Eq. (2.104). Os dados assumidos pela Tabela 2.2 indicam que a primeira espécie começa a simulação com um nível populacional maior, isto é, 60% de sua capacidade suporte, enquanto que a segunda começa com 10%. No entanto, a razão entre as taxas de crescimento, ρ , determina que a segunda espécie cresce mais rapidamente que a primeira. À vista disso, serão avaliados dois casos: $a_{1,2} > a_{2,1}$ e $a_{1,2} < a_{2,1}$, ilustrados nas Figuras 2.13(a) com $a_{1,2} = 0,60$ e $a_{2,1} = 0,85$ e 2.13(b) com $a_{1,2} = 0,85$ e $a_{2,1} = 0,60$, respectivamente.



(a) Resultado considerando $a_{1,2} = 0,60$ e $a_{2,1} = 0,85$.



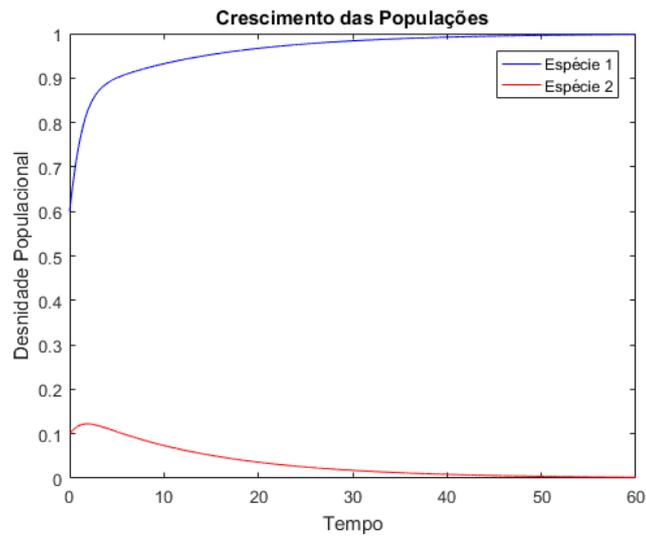
(b) Resultado considerando $a_{1,2} = 0,85$ e $a_{2,1} = 0,60$.

Figura 2.13 – Resultados para coexistência de populações.

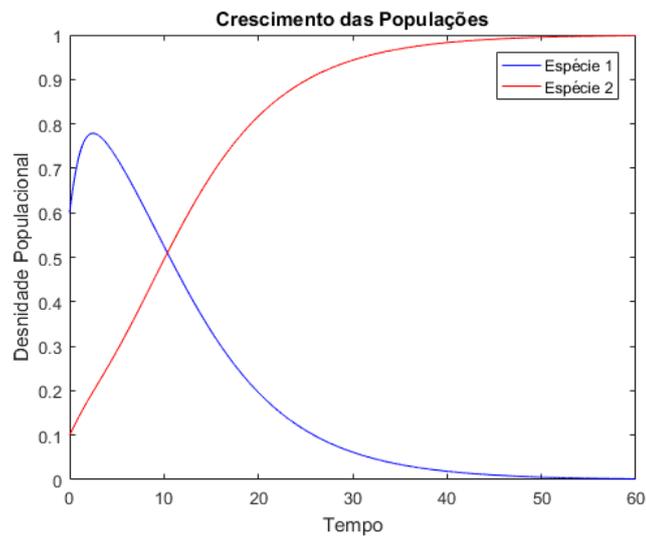
Assim, a Figura 2.13 evidencia dois possíveis cenários de coexistência. Em ambos os cenários é possível aferir que a espécie 1 admite um pico e logo em seguida, dado o crescimento da segunda, ela decresce. A diferença entre ambos será pelas magnitudes de $a_{i,j}$, de modo que no primeiro cenário o desenvolvimento a espécie 1 é mais agredido pelo encontro com a espécie 2 e, no segundo, o oposto. Ainda assim, ambos os resultados estão de acordo com o esperado e previsto pela análise simbólica.

2.9.4 Extinção

Para o desfecho de extinção, foi evidenciado que este ocorria sempre que $a_{i,j} > 1$. Com isso, fazendo novamente uso dos dados fornecidos pela Tabela 2.2. Para mais, com a finalidade de atestar numericamente a extinção de uma das espécies, adotou-se, arbitrariamente, $a_{1,2} = 1,12$ e $a_{2,1} = 0,85$, cumprindo $a_{i,j} > 1$.



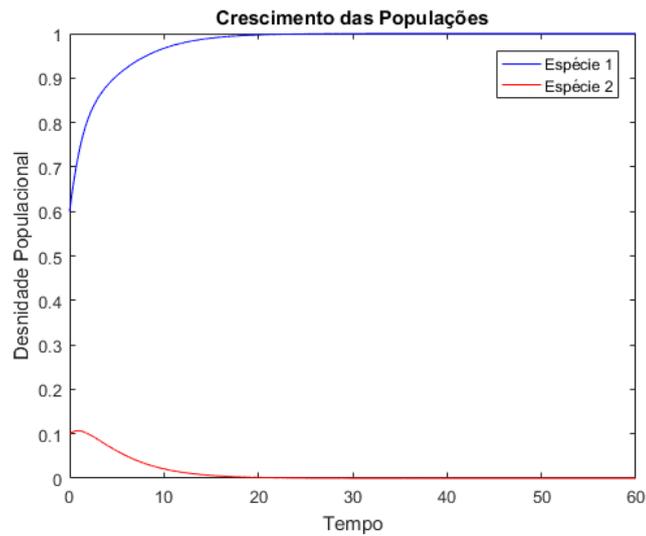
(a) Resultado considerando $a_{1,2} = 1,12$ e $a_{2,1} = 0,85$.



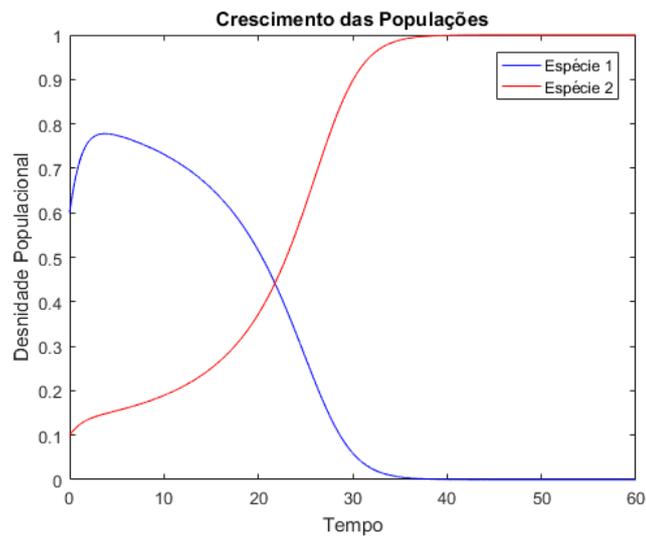
(b) Resultado considerando $a_{1,2} = 0,85$ e $a_{2,1} = 1,12$.

Figura 2.14 – Resultados para extinção de uma das populações.

A Figura 2.14 compreende os cenários de extinção para quando apenas uma das magnitudes de $a_{i,j}$ é superior a 1, considerando $a_{1,2} = 1,12$ e $a_{2,1} = 0,85$ para Figura 2.14(a) e $a_{1,2} = 0,85$ e $a_{2,1} = 1,12$ para Figura 2.14(b). No entanto, deve-se frisar que a análise de estabilidade do último ponto analisado também acusou que: mesmo que ambos sejam superiores, ainda assim apenas uma das espécies se extingue. Assim sendo, a Figura 2.15 atesta essa conclusão, fazendo uso de $a_{1,2} = 1,3$ e $a_{2,1} = 1,2$ e $a_{1,2} = 1,1$ e $a_{2,1} = 1,5$ para as Figuras 2.15(a) e 2.15(b), respectivamente. Todos os valores foram adotados de forma arbitrária com o intento de cumprir as condições listadas pela análise de estabilidade, visando exemplificar por meio de aproximações numéricas seus respectivos desfechos.



(a) Resultado considerando $a_{1,2} = 1,3$ e $a_{2,1} = 1,2$.



(b) Resultado considerando $a_{1,2} = 1,1$ e $a_{2,1} = 1,5$.

Figura 2.15 – Resultados para extinção de uma das populações com ambos $a_{i,j} > 1$.

Enfim, todo capítulo foi escrito com o objetivo aliciar fundamentos teóricos necessários e uma aplicação de estudo de caso. Os capítulos seguintes serão responsáveis pela elaboração de modelos para a infestação de mexilhões dourados. Isto é, em um primeiro momento serão analisadas propostas de crescimento para essa dinâmica populacional e, em um segundo momento, uma proposta para modelagem da estratégia de competição. O objetivo principal dessa revisão, portanto, foi de tentar elucidar em um estudo de caso mais *simples* os procedimentos que serão empregados posteriormente.

Estudo de Crescimento para o Mexilhão Dourado

O capítulo em questão destina-se ao desenvolvimento de um primeiro modelo matemático de crescimento para o mexilhão dourado baseado em referências. A sequência adotada para sua elaboração e provenientes resultados foi pensada com o intuito de favorecer a construção de uma linha de raciocínio evidente para o leitor. Sequencialmente, será apresentado um outro modelo de crescimento e, a partir de conclusões, um deles será escolhido para receber as parcelas de competição.

3.1 Modelo I

3.1.1 Elaboração do Modelo de Crescimento I

O modelo que será proposto é constituído de quatro equações diferenciais ordinárias que pode ser simplificado em três. Isto é, para essa primeira elaboração, serão considerados quatro compartimentos de estudo, cada um relacionado as populações de: larvas, mexilhões fêmeas, mexilhões machos e algas. A decisão de incluir algas do modelo deve-se ao entendimento desta ser a principal fonte de alimentação do mexilhão dourado, como foi apontado por [25] no caso dos mexilhões zebra. Ademais, ainda que possam ser definidos três estágios para o desenvolvimento larval, conforme apontado por [10], essa proposta de modelo considera apenas uma grande fase larval, tendo em vista que é possível estipular, segundo o mesmo autor, faixas de durações para cada fase. Em tempo, cabe pontuar que o estudo do Modelo I tem um cunho mais didático, uma vez que considera a relação mexilhão-alga benéfica para o mexilhão, mas não necessária. A Figura 3.1 expõe o diagrama de compartimentos para a dinâmica adotada.

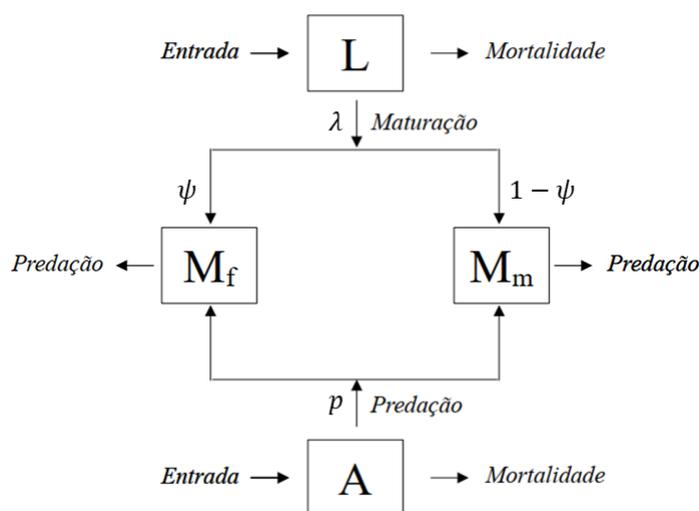


Figura 3.1 – Diagrama de Compartimento para elaboração do Modelo I de crescimento.

Fica evidente que os compartimentos que admitem entrada são os de larvas (L) e algas (A), de modo que ambos abastecem os compartimentos de mexilhões fêmeas e machos (M_f e M_m , respectivamente). Além disso, serão considerados dois termos de saída para o compartimento das larvas nesse modelo, são eles: mortalidade (μ) e maturação (λ). As saídas nos compartimentos dos mexilhões são tomadas como a predação por peixes locais, em uma taxa b . Observe, também, que existe uma proporção, tomada por ψ , que designa a quantidade de larva maturada que se tornará mexilhão macho ou fêmea. Finalmente, a predação das algas pelos mexilhões será considerada igual para mexilhões machos e fêmeas.

Diante dessas considerações, a primeira equação pode ser escrita da seguinte forma:

$$\frac{dL}{dT} = r \left(\frac{M_f M_m}{M_f + M_m} \right) \left(1 - \frac{L}{K_L} \right) - \mu L - \lambda L. \quad (3.1)$$

Note que r representa a taxa de crescimento larval, multiplica uma razão que tem a finalidade de promover o encontro entre as populações fêmeas e macho, tendo em vista que o encontro dos gametas dá início a reprodução externa que produzirá as larvas. Esse tipo de opção de modelagem pode ser encontrado em [36, 44], que retrata situação similar para o caso de mosquitos. Ainda, o crescimento da primeira equação é arrefecido por uma capacidade suporte (K_L), que constitui o crescimento logístico [34, 28]. Finalmente, os dois últimos termos são modelagens diretas para a mortalidade larval por qualquer motivo e a maturação larval em função das larvas que atingem a fase adulta.

Para os mexilhões, é importante considerar que seus respectivos compartimentos são abastecidos em função de uma proporção ψ , que significa a proporção larval que se tornou mexilhão dourado fêmea. Para mais, admite-se um modelo de predação clássico ([26] *apud* [37]) incorporado ao de crescimento. À vista disso, a interação mexilhão-alga foi modelada através da cinética de Michaelis-Menten [28]. Considerando, portanto, a resposta funcional de predação [34] como sendo

$$\phi(A) = \frac{\beta A}{c + A}. \quad (3.2)$$

onde β é a taxa máxima de predação e c a constante de saturação média.

Desse modo, as equações da fase adulta podem ser escritas na forma:

$$\begin{aligned}\frac{dM_f}{dT} &= \psi\lambda L + \beta\left(\frac{M_f A}{c+A}\right) - bM_f, \\ \frac{dM_m}{dT} &= (1-\psi)\lambda L + \beta\left(\frac{M_m A}{c+A}\right) - bM_m.\end{aligned}\quad (3.3)$$

Note que o primeiro termo de ambas as equações modela a maturação que destina-se a cada respectivo compartimento em função de uma proporção que se torna fêmea, ψ . Pontua-se que ambos os termos derivam-se do compartimento das larvas, que é modelado em função de um crescimento logístico. Dessa forma, embora o mesmo não se encontre de forma explícita nas equações dos mexilhões, o comportamento logístico se faz presente. Ademais, ambas as equações possuem parcelas de ganho populacional devido à predação, modeladas pela mesma taxa de efetividade do encontro (β), uma vez que não há distinção vinculada ao sexo do animal.

A última equação que constitui o modelo evidencia um crescimento logístico com uma taxa de crescimento populacional que depende da própria população, diferente da formulação para as larvas. Portanto, a equação pode ser expressa:

$$\frac{dA}{dT} = r_2 A \left(1 - \frac{A}{K_A}\right) - p \left[\frac{A(M_m + M_f)}{c+A} \right]. \quad (3.4)$$

Fica evidente que a perda populacional de algas é admitida exclusivamente devido à predação em função do encontro (filtração) com o mexilhão adulto, culminando em uma taxa de perda por predação de p .

Com todos os levantamentos apontados, é possível escrever o modelo proposto I de forma completa:

$$\begin{cases} \frac{dL}{dT} = r \left(\frac{M_f M_m}{M_f + M_m} \right) \left(1 - \frac{L}{K_L} \right) - \mu L - \lambda L \\ \frac{dM_f}{dT} = \psi\lambda L + \beta\left(\frac{M_f A}{c+A}\right) - bM_f \\ \frac{dM_m}{dT} = (1-\psi)\lambda L + \beta\left(\frac{M_m A}{c+A}\right) - bM_m \\ \frac{dA}{dT} = r_2 A \left(1 - \frac{A}{K_A} \right) - p \left[\frac{A(M_m + M_f)}{c+A} \right] \end{cases} . \quad (3.5)$$

O sistema apresenta quatro variações populacionais com respeito ao tempo, denotado por T . Cabe ressaltar algumas consequências de uma consideração que facilita a abordagem desse modelo e o prepara para os seguintes procedimentos matemáticos. Portanto, de acordo com [4] há uma proporção bem definida de machos e fêmeas, ψ . Segundo o mesmo autor, a proporção pode ser estimada em metade da população total. Observe que

$$\begin{aligned}\psi &= \frac{1}{2}, \\ M &= M_f + M_m, \\ M_f &= \frac{1}{2}M,\end{aligned}\quad (3.6)$$

em que M representa o total de mexilhões adultos.

Enfim, essas afirmações conseqüentemente fornecem a possibilidade de reduzir esse modelo em três equações, de modo que não mais seja considerada uma distinção por sexo, uma

vez que o interesse se dá em analisar a população total de mexilhões. Diante desse contexto, é possível escrever o modelo como:

$$\begin{cases} \frac{dL}{dT} = r_1 M \left(1 - \frac{L}{K_L}\right) - (\mu + \lambda) L \\ \frac{dM}{dT} = \lambda L + \beta \left(\frac{MA}{c+A}\right) - bM \\ \frac{dA}{dT} = r_2 A \left(1 - \frac{A}{K_A}\right) - p \left(\frac{AM}{c+A}\right) \end{cases}, \quad (3.7)$$

onde,

$$r_1 = \frac{r}{4}. \quad (3.8)$$

O modelo (3.7) passa a retratar a interação entre três populações, L , M e A . Trata-se de um modelo constituído por um sistema não linear que não possui termos independentes e é tomado como Modelo I.

3.1.2 Métodos para o Modelo I

Essa subseção apresenta toda a metodologia para as análises que serão efetuadas no Modelo I, são elas: versão adimensional do modelo, soluções de equilíbrio, estabilidade das soluções e aproximação numérica de solução.

3.1.2.1 Versão Adimensional para o Modelo I

Com o intento de obter uma versão adimensional, toma-se a primeira equação:

$$\frac{dL}{dT} = r_1 M \left(1 - \frac{L}{K_L}\right) - (\mu + \lambda) L. \quad (3.9)$$

Nota-se que é possível escrever as variáveis admitindo um valor absoluto e uma arbitrária medida de unidade. Com isso, toma-se:

$$\begin{aligned} L &= l\hat{L}, \\ T &= t\hat{T}, \\ M &= m\hat{M}. \end{aligned} \quad (3.10)$$

Adere-se, também, um somatório de taxas de saída do compartimento larval de modo que duas taxas possam ser representadas por uma:

$$\mu + \lambda = s. \quad (3.11)$$

Tão logo a primeira equação pode ser reescrita de jeito que evidencie os valores absolutos e unidades relacionadas,

$$\frac{dl}{dt} \frac{\hat{L}}{\hat{T}} = r_1 m \hat{M} \left(1 - \frac{l\hat{L}}{K_L}\right) - sl\hat{L}. \quad (3.12)$$

Multiplicando a equação acima pela razão \hat{T}/\hat{L} , atinge-se:

$$\frac{dl}{dt} = r_1 \hat{T} m \frac{\hat{M}}{\hat{L}} \left(1 - \frac{l\hat{L}}{K_L}\right) - s\hat{T}l. \quad (3.13)$$

Consequentemente, a Eq. (3.13) já revela algumas possibilidades de se escolher termos de medida para simplificar o modelo, tendo em vista que essa equação já é adimensional. Dessa forma, admite-se:

$$\begin{aligned} r_1 \hat{T} &= \bar{r}_1, \\ s \hat{T} &= \bar{s}, \\ \hat{L} &= K_L. \end{aligned} \quad (3.14)$$

As duas primeiras considerações fazem referência ao produto de uma taxa pela unidade de tempo, resultando, portanto, à uma proporção (valor constante). A última, no entanto, faz menção a instituir que a unidade de medida para a população de larvas se dará em função do maior valor que poderia ser assumido, isto é, sua capacidade suporte, K_L . Diante disso, a primeira equação do modelo finalmente pode ser apresentada como:

$$l' = \bar{r}_1 m \frac{\hat{M}}{\hat{L}} (1 - l) - \bar{s} l. \quad (3.15)$$

Observe que a segunda equação do modelo proposto pode ser diretamente escrita como:

$$\frac{dm}{dt} \frac{\hat{M}}{\hat{T}} = \lambda l \hat{L} + \beta \left(\frac{m \hat{M} a \hat{A}}{c + a \hat{A}} \right) - b m \hat{M}, \quad (3.16)$$

onde

$$A = a \hat{A}. \quad (3.17)$$

Para essa equação deve-se trabalhar primeiramente a parcela que modela a interação mexilhão-alga, vide:

$$\frac{dm}{dt} \frac{\hat{M}}{\hat{T}} = \lambda l \hat{L} + \beta \hat{M} \left(\frac{m a}{\frac{c}{\hat{A}} + a} \right) - b m \hat{M}. \quad (3.18)$$

Realizando, portanto, a multiplicação por \hat{T}/\hat{M} , obtém-se:

$$\frac{dm}{dt} = \lambda \hat{T} l \frac{\hat{L}}{\hat{M}} + \beta \hat{T} \left(\frac{m a}{\frac{c}{\hat{A}} + a} \right) - b \hat{T} m. \quad (3.19)$$

Novamente, é interessante comprimir o produto da unidade temporal pela taxa como sendo uma única proporção adimensional. Além disso, ainda é possível interpretar a razão da constante de saturação média pela unidade da população larval como uma absoluta constante, apenas. Observe:

$$\begin{aligned} \lambda \hat{T} &= \bar{\lambda}, \\ p \hat{T} &= \bar{p}, \\ \beta \hat{T} &= \bar{\beta}, \\ b \hat{T} &= \bar{b}, \\ \frac{c}{\hat{A}} &= \xi, \end{aligned} \quad (3.20)$$

que resulta em

$$m' = \bar{\lambda} l \frac{\hat{L}}{\hat{M}} + \bar{\beta} \left(\frac{m a}{\xi + a} \right) - \bar{b} m. \quad (3.21)$$

De maneira similar às equações trabalhadas até aqui, a terceira equação do modelo pode prontamente ser representada,

$$\frac{da}{dt} \frac{\hat{A}}{\hat{T}} = r_2 a \hat{A} \left(1 - \frac{a \hat{A}}{K_A} \right) - p \hat{M} \left(\frac{ma}{\frac{c}{\hat{A}} + a} \right). \quad (3.22)$$

Multiplicando a equação pela razão \hat{T}/\hat{A} e tomando $\bar{r}_2 = r_2 \hat{T}$ e $\hat{L} = K_L$, alcança-se:

$$a' = \bar{r}_2 a (1 - a) - \bar{p} \frac{\hat{M}}{\hat{A}} \left(\frac{ma}{\xi + a} \right). \quad (3.23)$$

Convém pontuar que as considerações tomadas foram similares às previamente estabelecidas. De modo que foi realizada a tradução do produto da unidade temporal por taxa, obtendo-se constante proporcional e, ademais, a convenção de se medir a unidade de população das algas em função do máximo valor que poderia ser obtido, isto é, sua capacidade suporte K_A .

Diante dos procedimentos até aqui, é possível escrever o Modelo I para avaliar novas possíveis simplificações, observe:

$$\begin{cases} l' = \bar{r}_1 m \frac{\hat{M}}{\hat{L}} (1 - l) - \bar{s} l \\ m' = \bar{\lambda} l \frac{\hat{L}}{\hat{M}} + \bar{\beta} \left(\frac{ma}{\xi + a} \right) - \bar{b} m \\ a' = \bar{r}_2 a (1 - a) - \bar{p} \frac{\hat{M}}{\hat{A}} \left(\frac{ma}{\xi + a} \right) \end{cases} \quad (3.24)$$

Considerando que

$$\begin{aligned} \bar{r}_1 \frac{\hat{M}}{\hat{L}} &= \alpha_1, \\ \bar{\lambda} \frac{\hat{L}}{\hat{M}} &= \alpha_2, \\ \bar{p} \frac{\hat{M}}{\hat{A}} &= \alpha_3. \end{aligned} \quad (3.25)$$

É finalmente possível obter a versão adimensional do Modelo I de crescimento, reduzindo de 11 para 8 o número de parâmetros envolvidos,

$$\begin{cases} l' = \alpha_1 m (1 - l) - \bar{s} l \\ m' = \alpha_2 l + \bar{\beta} \left(\frac{ma}{\xi + a} \right) - \bar{b} m \\ a' = \bar{r}_2 a (1 - a) - \alpha_3 \left(\frac{ma}{\xi + a} \right) \end{cases} \quad (3.26)$$

3.1.2.2 Soluções Estacionárias

Ao considerar a condição de regime estacionário, as variáveis de estado do sistema (i.e., l , m e a) passam a admitir valores constantes [28, 34], resultando de

$$\begin{cases} l' = 0 \\ m' = 0 \\ a' = 0 \end{cases} \quad (3.27)$$

Que acaba por indicar um sistema algébrico. Nesse sentido, as variáveis adimensionais se tornarão valores constantes que produzem tal estado estacionário, sendo representadas por \bar{l} , \bar{m} e \bar{a} . Portanto, obtém-se um sistema não linear algébrico,

$$\begin{cases} \alpha_1 \bar{m}(1 - \bar{l}) - \bar{s}\bar{l} = 0 \\ \alpha_2 \bar{l} + \bar{\beta} \left(\frac{\bar{m}\bar{a}}{\bar{\xi} + \bar{a}} \right) - \bar{b}\bar{m} = 0 \\ \bar{r}_2 \bar{a}(1 - \bar{a}) - \alpha_3 \left(\frac{\bar{m}\bar{a}}{\bar{\xi} + \bar{a}} \right) = 0 \end{cases} . \quad (3.28)$$

As soluções estacionárias que serão encontradas por esse desenvolvimento, serão as obtidas analiticamente, apenas. Essas soluções apresentam ao menos uma população em extinção, justamente por essa consideração fazem-se possíveis de serem obtidas do modo analítico. Além disso, cabe pontuar que as soluções que apresentam possíveis extinções tem sua análise de estabilidade local valiosa, uma vez que pode apresentar condições, do ponto de vista qualitativo, para esse desfecho. Uma das soluções mais importantes de ser analisada, p. ex., é a que apresenta o prevaletimento das algas em favor do invasor (seja fase larval ou adulta), como será abordado a frente.

Resolvendo o sistema, é possível notar que a terceira equação do sistema (3.28) pode ser reescrita de maneira que evidencia um produto nulo, vide:

$$\bar{a} \left[\bar{r}_2(1 - \bar{a}) - \alpha_3 \left(\frac{\bar{m}}{\bar{\xi} + \bar{a}} \right) \right] = 0 . \quad (3.29)$$

Ou seja, pode-se aferir duas possibilidades que resultam, através de um produto, no zero. Admitindo que

$$\bar{a} = 0 , \quad (3.30)$$

obtém-se a implicação:

$$\alpha_2 \bar{l} - \bar{b}\bar{m} = 0 . \quad (3.31)$$

Sendo possível, com isso, escrever um outro sistema de possibilidades baseado na implicação, isto é:

$$\begin{cases} \alpha_1 \bar{m}(1 - \bar{l}) - \bar{s}\bar{l} = 0 \\ \alpha_2 \bar{l} - \bar{b}\bar{m} = 0 \end{cases} . \quad (3.32)$$

Trata-se um sistema que pode facilmente ser resolvido por substituição. Tomando:

$$\bar{m} = \frac{\alpha_2 \bar{l}}{\bar{b}} , \quad (3.33)$$

obtém-se

$$\frac{\alpha_1 \alpha_2}{\bar{b}} \bar{l}(1 - \bar{l}) - \bar{s}\bar{l} = 0 , \quad (3.34)$$

evidenciando \bar{l} , se faz possível escrever

$$\bar{l} \left[\frac{\alpha_1 \alpha_2}{\bar{b}} (1 - \bar{l}) - \bar{s} \right] = 0 . \quad (3.35)$$

Que revela duas possibilidades (novamente) para a sequência de solução. Cabe ressaltar que escolhendo o caminho mais simples ($\bar{l} = 0$) depara-se com a solução trivial, conforme o esperado, tendo em vista que sistema não possui termos independentes às incógnitas. Por conseguinte, escreve-se a primeira solução estacionária como:

$$P_1 = (0, 0, 0) . \quad (3.36)$$

Seguindo o raciocínio previsto pela Eq. (3.35), toma-se o caminho não trivial, resultando em

$$\frac{\alpha_1 \alpha_2}{b} (1 - \bar{l}) - \bar{s} = 0. \quad (3.37)$$

Reescrevendo a equação, prontamente é possível concluir que

$$\bar{l} = 1 - \frac{\bar{b}\bar{s}}{\alpha_1 \alpha_2} = \frac{\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b}\bar{s}}{\alpha_1 \alpha_2}. \quad (3.38)$$

Que implica em um valor para \bar{m} tal que

$$\bar{m} = \frac{\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b}\bar{s}}{\alpha_1 \bar{b}}. \quad (3.39)$$

Portanto, uma vez que fora explorada a outra possibilidade revelada pela condição (3.35), a segunda solução estacionária é encontrada,

$$P_2 = \left(\frac{\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b}\bar{s}}{\alpha_1 \alpha_2}, \frac{\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b}\bar{s}}{\alpha_1 \bar{b}}, 0 \right). \quad (3.40)$$

Analisando a primeira equação da versão adimensional do sistema (3.26), conclui-se que esta pode ser reescrita na forma:

$$\bar{l} \left[\alpha_1 \bar{m} \left(\frac{1}{\bar{l}} - 1 \right) - \bar{s} \right] = 0. \quad (3.41)$$

Considerando, portanto, $\bar{l} = 0$, obtém-se

$$\bar{\beta} \left(\frac{\bar{m}\bar{a}}{\xi + \bar{a}} \right) - \bar{b}\bar{m} = \bar{m} \left[\bar{\beta} \left(\frac{\bar{a}}{\xi + \bar{a}} \right) - \bar{b} \right] = 0. \quad (3.42)$$

Tomando, dessa forma, $\bar{m} = 0$, a terceira equação pode ser apresentada como:

$$\bar{r}_2 \bar{a} (1 - \bar{a}) = 0. \quad (3.43)$$

Não considerando a solução trivial, conclui-se que

$$\bar{a} = 1. \quad (3.44)$$

Por conseguinte, uma terceira solução estacionária foi encontrada, evidenciando mais um ponto de equilíbrio,

$$P_3 = (0, 0, 1). \quad (3.45)$$

Finalmente, cabe dizer que as soluções encontradas foram frutos de decisões convenientes que simplificassem os equacionamentos. No entanto, as próprias equações listadas acima, indicam possibilidades de diferentes decisões que levariam a soluções mais complicadas, i.e., soluções de coexistência entre as três populações. Não obstante, os equacionamentos são demasiado complicados para se resolver analiticamente, frente a este problema, um software de análise simbólica (Maple[®]) foi usado para comprovar possíveis soluções de coexistência. A Tabela 3.1 apresenta as soluções descobertas que serão sujeitas à análise de estabilidade, bem como sua versão dimensional.

Tabela 3.1 – Soluções estacionárias para o Modelo I em sua forma adimensional e dimensional.

Solução	Versão Adimensional	Versão Dimensional
P_1	$(0, 0, 0)$	$(0, 0, 0)$
P_2	$\left(\frac{\alpha_1\alpha_2 - \bar{b}\bar{s}}{\alpha_1\alpha_2}, \frac{\alpha_1\alpha_2 - \bar{b}\bar{s}}{\alpha_1\bar{b}}, 0\right)$	$\left(K_L \frac{(r_1\lambda_1 - bs)}{r_1\lambda_1}, K_L \frac{(r_1\lambda_1 - bs)}{r_1b}, 0\right)$
P_3	$(0, 0, 1)$	$(0, 0, K_A)$

A primeira solução, representada por P_1 interpreta a possibilidade na qual todas as populações, com o decorrer do tempo, tendem à extinção. Embora a estabilidade dessa solução ainda não tenha sido elaborada, o cenário em questão não é biologicamente factível. A segunda solução encontrada oferece a possibilidade de prevalência para larvas e mexilhões, enquanto que as algas tendem à extinção. Sob esse ponto de vista, convém ressaltar que ao se elaborar o modelo, fica evidente que a população de mexilhões tem uma parcela positiva de variação que depende das algas, não obstante, seu crescimento não está vinculado a tal população – dependendo apenas da população de larvas –. Dessa forma, faz sentido matemático contemplar essa possibilidade. Para mais, ao representar a segunda solução estacionária em função dos parâmetros dimensionais do problema, ficou evidente, como esperado, que tanto a população de larvas, como a de mexilhões são representadas em função da capacidade suporte das larvas (vezes uma proporção). Por fim, a terceira solução, apesar de simples, levanta uma interessante questão. Observe que esta registra a possibilidade de extinção para larvas e, conseqüentemente, para o mexilhão, elevando a população de algas até sua capacidade suporte. O caso é que esse desfecho seria benéfico no combate ao invasor, uma vez que nessa solução estacionária ele não se estabelece. Portanto, a análise de estabilidade dessa solução pode fornecer um limite entre sucesso e insucesso de infestação.

3.1.2.3 Análise de Estabilidade das Soluções Estacionárias do Modelo I

Tomando como referência o modelo adimensional representado pelo sistema (3.26) e admitindo os valores de entrada constantes entendidos como $l = \bar{l}$, $m = \bar{m}$ e $a = \bar{a}$, serão aplicados os procedimentos de análise qualitativa abordados na revisão teórica. Desse modo, será apresentada a matriz Jacobiana, a qual servirá de base para a aproximação do sistema não linear em quase linear perto de seus pontos de equilíbrio, os quais serão entradas na matriz Jacobiana. Portanto,

$$J(\bar{l}, \bar{m}, \bar{a}) = \begin{bmatrix} -\alpha_1\bar{m} - \bar{s} & \alpha_1(1 - \bar{l}) & 0 \\ \alpha_2 & \frac{\bar{\beta}\bar{a}}{\xi + \bar{a}} - \bar{b} & \frac{\bar{\beta}\bar{m}}{\xi + \bar{a}} - \frac{\bar{\beta}\bar{m}\bar{a}}{(\xi + \bar{a})^2} \\ 0 & -\frac{\alpha_3\bar{a}}{\xi + \bar{a}} & \bar{r}_2(1 - \bar{a}) - \bar{a}\bar{r}_2 - \frac{\alpha_3\bar{m}}{\xi + \bar{a}} + \frac{\alpha_3\bar{m}\bar{a}}{(\xi + \bar{a})^2} \end{bmatrix}. \quad (3.46)$$

Substituindo a solução P_1 na matriz (3.46) a primeira solução estacionária encontrada,

isto é, a trivial, se faz possível obter:

$$J(0,0,0) = \begin{bmatrix} -\bar{s} & \alpha_1 & 0 \\ \alpha_2 & -\bar{b} & 0 \\ 0 & 0 & \bar{r}_2 \end{bmatrix}. \quad (3.47)$$

Note que \bar{r}_2 é o único elemento não nulo na terceira linha e na terceira coluna, sendo, portanto, um autovalor associado à matriz. Dessa forma, independente dos outros dois autovalores associados, já fora encontrado um autovalor real e positivo. Com efeito, pode-se inferir o comportamento de instabilidade na localidade dessa solução, o que indica que as soluções de alguma maneira se afastam desse ponto de equilíbrio. Observe que essa instabilidade era esperada, tendo em vista que representa um cenário infactível biologicamente.

Admitindo como entrada a segunda solução estacionária na matriz Jacobiana (3.46), se faz possível obter:

$$J(l_2, m_2, 0) = \begin{bmatrix} -\frac{\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b} \bar{s}}{\bar{b}} - \bar{s} & \alpha_1 \left[1 - \frac{\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b} \bar{s}}{\alpha_1 \alpha_2} \right] & 0 \\ \alpha_2 & -\bar{b} & \frac{\bar{\beta}(\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b} \bar{s})}{\alpha_1 \bar{b} \xi} \\ 0 & 0 & \bar{r}_2 - \frac{\alpha_3(\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b} \bar{s})}{\alpha_1 \bar{b} \xi} \end{bmatrix}. \quad (3.48)$$

em que

$$l_2 = \frac{\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b} \bar{s}}{\alpha_1 \alpha_2} \\ m_2 = \frac{\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b} \bar{s}}{\alpha_1 \bar{b}}. \quad (3.49)$$

Diferentemente do caso anterior, será necessário obter os autovalores através da equação característica associada. Dessa forma,

$$\lambda_2 = \begin{bmatrix} \frac{-\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b}^2 + \sqrt{\alpha_1^2 \alpha_2^2 - 2\alpha_1 \alpha_2 \bar{b}^2 + \bar{b}^4 + 4\bar{b}^3 \bar{s}}}{2\bar{b}} \\ \frac{-\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b}^2 - \sqrt{\alpha_1^2 \alpha_2^2 - 2\alpha_1 \alpha_2 \bar{b}^2 + \bar{b}^4 + 4\bar{b}^3 \bar{s}}}{2\bar{b}} \\ \frac{\alpha_1 \bar{b} \bar{r}_2 \xi - \alpha_1 \alpha_2 \alpha_3 + \alpha_3 \bar{b} \bar{s}}{\alpha_1 \bar{b} \xi} \end{bmatrix}. \quad (3.50)$$

Nota-se que o primeiro e o segundo autovalor fornecem a desigualdade:

$$-\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b}^2 < \pm \sqrt{(\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b}^2)^2 + 4\bar{b}^3 \bar{s}}, \quad (3.51)$$

que pode ser reescrita como

$$\alpha_1 \alpha_2 + \bar{b}^2 > \pm \sqrt{(\alpha_1 \alpha_2 - \bar{b}^2)^2 + 4\bar{b}^3 \bar{s}}, \quad (3.52)$$

ainda, elevando-a ao quadrado, de tal maneira que o produto notável da soma do lado esquerdo possa ser comparado ao argumento da raiz,

$$(\alpha_1\alpha_2 + \bar{b}^2) > (\alpha_1\alpha_2 - \bar{b}^2)^2 + 4\bar{b}^3\bar{s}. \quad (3.53)$$

Todavia,

$$(\alpha_1\alpha_2 + \bar{b}^2) - (\alpha_1\alpha_2 - \bar{b}^2)^2 = 4\alpha_1\alpha_2\bar{b}^2 \quad (3.54)$$

que implica em:

$$\frac{\bar{b}\bar{s}}{\alpha_1\alpha_2} < 1. \quad (3.55)$$

A desigualdade acima assegura a estabilidade para os dois primeiros autovalores apresentados. No entanto, não garante a estabilidade da segunda solução estacionária, tendo em vista que ainda há um terceiro autovalor a ser analisado. À vista disso, segue a análise para o terceiro autovalor, que enaltece a condição:

$$\alpha_1\bar{b}\bar{r}_2\xi - \alpha_1\alpha_2\alpha_3 + \alpha_3\bar{b}\bar{s} < 0. \quad (3.56)$$

A condição pode ser apresentada na forma

$$\alpha_1\bar{b}\bar{r}_2\xi + \alpha_3\bar{b}\bar{s} < \alpha_1\alpha_2\alpha_3 \quad (3.57)$$

que implica em tomar

$$\bar{b}\frac{\alpha_1\bar{r}_2\xi + \alpha_3\bar{s}}{\alpha_1\alpha_2\alpha_3} < 1. \quad (3.58)$$

Por conseguinte, o par de condições expressas pelas equações (3.55) e (3.58):

$$\begin{aligned} \frac{\bar{b}\bar{s}}{\alpha_1\alpha_2} < 1, \\ \bar{b}\frac{\alpha_1\bar{r}_2\xi + \alpha_3\bar{s}}{\alpha_1\alpha_2\alpha_3} < 1, \end{aligned} \quad (3.59)$$

devem ser simultaneamente cumpridas para que a estabilidade da segunda solução seja assegurada. Além disso, também é possível apresentar as condições em função dos parâmetros dimensionais, obtendo-se:

$$\begin{aligned} \frac{bs}{r_1\lambda} < 1, \\ \frac{br_2c}{\lambda pK_L} + \frac{bs}{r_1\lambda} < 1. \end{aligned} \quad (3.60)$$

Seguindo com a metodologia, admitindo como entrada a terceira solução estacionária encontrada, isto é, a que remete a ideia de extinção para a população de larvas e mexilhões, prevalecendo a população de algas. Dessa forma, a matriz Jacobiana resultante é dada por:

$$J(0,0,1) = \begin{bmatrix} -\bar{s} & \alpha_1 & 0 \\ \alpha_2 & \frac{\bar{\beta}}{\xi+1} - \bar{b} & 0 \\ 0 & -\frac{\alpha_3}{\xi+1} & -\bar{r}_2 \end{bmatrix}. \quad (3.61)$$

Obtendo-se os autovalores associados à matriz, através da equação característica proveniente, apresenta-se:

$$\lambda_3 = \left[\begin{array}{c} -\bar{r}_2 \\ \frac{-\xi(\bar{b} + \bar{s}) - (\bar{b} + \bar{s}) + \bar{\beta} + \sqrt{\varphi}}{2(\xi + 1)} \\ \frac{-\xi(\bar{b} + \bar{s}) - (\bar{b} + \bar{s}) + \bar{\beta} - \sqrt{\varphi}}{2(\xi + 1)} \end{array} \right], \quad (3.62)$$

onde,

$$\begin{aligned} \varphi = & 4\alpha_1\alpha_2\xi^2 + \bar{b}^2\xi^2 - 2\bar{b}\bar{s}\xi^2 + \bar{s}^2\xi^2 + \\ & + 8\alpha_1\alpha_2\xi + 2\bar{b}^2\xi - 4\bar{b}\bar{s}\xi + 2\bar{s}^2\xi - 2\bar{\beta}\bar{b}\xi + 2\bar{\beta}\bar{s}\xi + \\ & + 4\alpha_1\alpha_2 + \bar{b}^2 - 2\bar{b}\bar{s} + \bar{s}^2 - 2\bar{\beta}\bar{b} - 2\bar{\beta}\bar{s}. \end{aligned} \quad (3.63)$$

Diante dos autovalores revelados pela terceira solução estacionária, nota-se que há dificuldade em indicar o sinal destes, excetuando o primeiro, $-\bar{r}_2$. Portanto, bem como foi feito com a segunda solução, será promovida uma análise em função das condições de estabilidade. Por conseguinte, para que as análises sejam efetuadas, deve-se manusear φ de maneira que se torne mais palatável.

Observa-se que o termo

$$4\alpha_1\alpha_2 + \bar{b}^2 - 2\bar{b}\bar{s} + \bar{s}^2 \quad (3.64)$$

aparece com frequência destacável. Com efeito, evidenciando os termos ξ^2 e 2ξ , é possível escrever:

$$\begin{aligned} \varphi = & \xi^2 (4\alpha_1\alpha_2 + \bar{b}^2 - 2\bar{b}\bar{s} + \bar{s}^2) + \\ & + 2\xi (4\alpha_1\alpha_2 + \bar{b}^2 - 2\bar{b}\bar{s} + \bar{s}^2) - 2\bar{\beta}\bar{b}\xi + 2\bar{\beta}\bar{s}\xi + \\ & + 1 (4\alpha_1\alpha_2 + \bar{b}^2 - 2\bar{b}\bar{s} + \bar{s}^2) - 2\bar{\beta}\bar{b} + 2\bar{\beta}\bar{s} + \bar{\beta}^2. \end{aligned} \quad (3.65)$$

Fazendo

$$4\alpha_1\alpha_2 + \bar{b}^2 - 2\bar{b}\bar{s} + \bar{s}^2 = (4\alpha_1\alpha_2 + (\bar{b} - \bar{s})^2) = \tau, \quad (3.66)$$

escreve-se:

$$\varphi = \tau (\xi^2 + 2\xi + 1) + (\xi + 1) (-2\bar{\beta}\bar{b} + 2\bar{\beta}\bar{s}) + \bar{\beta}^2. \quad (3.67)$$

Ainda é possível trabalhar o polinômio de grau 2 em relação à ξ de modo que evidencie suas raízes. Sendo assim, finalmente, pode-se apresentar

$$\varphi = \tau (\xi + 1)^2 + (\xi + 1) (-2\bar{\beta}\bar{b} + 2\bar{\beta}\bar{s}) + \bar{\beta}^2. \quad (3.68)$$

Cabe comentar que a Eq. (3.68) admite a possibilidade de que φ seja negativo, como mostra a parcela $-2\bar{\beta}\bar{b} + 2\bar{\beta}\bar{s}$. Todavia, como há interesse em apenas analisar a parte real do autovalor associado, o desenvolvimento segue.

Regressa-se aos autovalores para apresentar a condição vinculada à estabilidade da terceira solução estacionária. Isto é, repare que os últimos autovalores acusam a mesma condição,

$$\xi(\bar{b} + \bar{s}) + (\bar{b} + \bar{s}) - \bar{\beta} \pm \sqrt{\varphi} > 0. \quad (3.69)$$

Reescreve-se a desigualdade e ajusta-se o lado esquerdo com o intento de comparar o quadrado do lado esquerdo ao argumento da raiz, uma vez que seu sinal não fará diferença para a condição. Dessa forma,

$$[(\bar{b} + \bar{s})(\xi + 1) - \bar{\beta}]^2 > \varphi. \quad (3.70)$$

Expandindo e substituindo, conclui-se:

$$\bar{\beta}^2 - 2\bar{\beta}(\bar{b} + \bar{s})(\xi + 1) + (\bar{b} + \bar{s})^2(\xi + 1)^2 > \tau(\xi + 1)^2 + (\xi + 1)(-2\bar{\beta}\bar{b} + 2\bar{\beta}\bar{s}) + \bar{\beta}^2. \quad (3.71)$$

Subtraindo $\bar{\beta}^2$ e dividindo por $\xi + 1$, sequencialmente, toda a desigualdade, atinge-se:

$$-2\bar{\beta}(\bar{b} + \bar{s}) + (\bar{b} + \bar{s})^2(\xi + 1) > \tau(\xi + 1) + (-2\bar{\beta}\bar{b} + 2\bar{\beta}\bar{s}). \quad (3.72)$$

Organiza-se os termos com a finalidade de evidenciar a parcela $\xi + 1$ do lado esquerdo da desigualdade, enquanto simplifica-se o lado direito, obtém-se:

$$(\xi + 1)\left((\bar{b} + \bar{s})^2 - \tau\right) > 4\bar{\beta}\bar{s}. \quad (3.73)$$

No entanto,

$$\left((\bar{b} + \bar{s})^2 - \tau\right) = (\bar{b} + \bar{s})^2 - 4\alpha_1\alpha_2 - (\bar{b} - \bar{s})^2 = 4\bar{b}\bar{s} - 4\alpha_1\alpha_2, \quad (3.74)$$

que implica finalmente em:

$$\frac{\bar{\beta}\bar{s} + \alpha_1\alpha_2(\xi + 1)}{(\xi + 1)\bar{b}\bar{s}} < 1. \quad (3.75)$$

Com efeito, a condição (3.75) apresenta um número de reprodução basal [28, 34]. De modo que se este número cumprir a condição, isto é, ser menor do que 1, atinge-se a estabilidade. Por fim, apresenta-se este resultado em função dos parâmetros dimensionais do modelo,

$$R_0 = \frac{\beta s K_A + r_1 \lambda (c + K_A)}{(c + K_A) b s}. \quad (3.76)$$

3.1.2.4 Análise de Sensibilidade dos Parâmetros de Reprodução Basal para o Modelo I

Com a finalidade de se estudar como os parâmetros de reprodução basal são sensíveis a mudança, uma vez que tal mudança pode caracterizar um desfecho diferente (infestação ou não), será utilizado o índice de padrão de sensibilidade [40, 35] *apud* [9]. À vista disso, o índice padrão de sensibilidade de um dado parâmetro, ω , é definido por:

$$\Gamma_{\omega}^{R_0} = \frac{\partial R_0}{\partial \omega} \frac{\omega}{R_0}. \quad (3.77)$$

Por conseguinte, realiza-se a análise de sensibilidade dos parâmetros que compõe a equação do número de reprodução basal, Eq. (3.76).

- Para taxa de crescimento de larvas, r_1 :

$$\Gamma_{r_1}^{R_0} = \frac{r_1 \lambda (c + K_A)}{\beta K_A (\mu + \lambda) + r_1 \lambda (c + K_A)}; \quad (3.78)$$

- para a taxa de maturação das larvas, λ :

$$\Gamma_{\lambda}^{R_0} = \frac{r_1 \mu \lambda (c + K_A)}{(\mu + \lambda) (\beta K_A (\mu + \lambda) + r_1 \lambda (c + K_A))}; \quad (3.79)$$

- para a taxa de mortalidade das larvas, μ :

$$\Gamma_{\mu}^{R_0} = \frac{-r_1 \mu \lambda (c + K_A)}{(\mu + \lambda) (\beta K_A (\mu + \lambda) + r_1 \lambda (c + K_A))}; \quad (3.80)$$

- para a taxa máxima de predação dos mexilhões para com as algas, β :

$$\Gamma_{\beta}^{R0} = \frac{K_A \beta (\mu + \lambda)}{\beta K_A (\mu + \lambda) + r_1 \lambda (c + K_A)} ; \quad (3.81)$$

- para a constante de saturação média, c :

$$\Gamma_c^{R0} = \frac{-\beta K_A c (\mu + \lambda)}{(c + K_A) (\beta K_A (\mu + \lambda) + r_1 \lambda (c + K_A))} ; \quad (3.82)$$

- para a capacidade suporte das algas, K_A :

$$\Gamma_{K_A}^{R0} = \frac{\beta K_A c (\mu + \lambda)}{(c + K_A) (\beta K_A (\mu + \lambda) + r_1 \lambda (c + K_A))} ; \quad (3.83)$$

- para a predação dos mexilhões, b :

$$\Gamma_b^{R0} = -1 . \quad (3.84)$$

Essa discussão a respeito da sensibilidade dos parâmetros é interessante para se poder optar por um modelo de crescimento ou outro, isto é, para receber a parcela de competição. Para mais, cabe pontuar que ao se inserir mexilhões modificados em um dado meio, o objetivo inicial é que sua população (modificados) prevaleça. Dessa forma, tentar favorecer esse prevalecimento com estratégias respaldadas no comportamento desses parâmetros (os mais sensíveis) é uma ferramenta valiosa. Conseqüentemente, o estudo da sensibilidade desses parâmetros é importante.

3.1.2.5 Parâmetros para Solução Numérica do Modelo I

A solução numérica desse modelo evidencia a dinâmica de interação entre as três populações e desperta uma dificuldade: obtenção de valores referenciados para simulação. Frente a tal problema, a seção se incumbe de estipular valores para que algumas simulações possam ser realizadas.

Para a taxa de maturação das larvas, λ , considera-se o inverso do tempo (em dias) de maturação necessária para que a larva atinja o estágio adulto. Embora o modelo considere apenas uma fase larval, esta, na realidade, é dividida em três estágios [10]. O primeiro possui duração aproximada de 10 dias e o último duração de 2 dias [10], todavia, para o segundo estágio (velígera), há certa flutuação das faixas de dias encontrada na literatura. Assim sendo, considera-se 18 dias (em média) para tal estágio ([14] *apud* [11]). Dessa forma, estipula-se:

$$\lambda = \frac{1}{30} \approx 0,03 \frac{1}{\text{dia}} . \quad (3.85)$$

Para a taxa de crescimento da variação populacional de larvas, i. e., r_1 , considera-se o inverso do tempo médio do período de fertilização para que este atinja o início da fase larval. Frente a uma dificuldade de um consenso para tal taxa na literatura, visto que tais taxas podem variar com a temperatura ambiente, adotou-se um período médio de 15 dias, baseado em estudos para um molusco similar (Mexilhão-zebra, *Dreissena polymorpha*) ([55] *apud* [11]), estipula-se, para r_1 , portanto,

$$r_1 = \frac{1}{15} \approx 0,07 \frac{1}{\text{dia}} . \quad (3.86)$$

Para a taxa de mortalidade das larvas, admite-se que esta ocorre, em sua maioria, devido à predação por larvas de peixes em sua fase velígera. Dessa forma, novamente o parâmetro será estipulado em função de dados obtidos por outro estudo. Um experimento promovido por [38] evidenciou que em um período de 28 dias, apenas 10% foram predadas por larvas de *Prochilodus lineatus*. Admitiu-se, com isso,

$$\mu = \frac{10\%}{28} \approx 0,004 \frac{1}{\text{dia}} . \quad (3.87)$$

Sobre a taxa máxima de predação, β , estipula-se o valor igual a taxa de mortalidade por predação das algas, uma vez que não há conversão de presa para predador. Tal consideração ocorre, porque o encontro entre mexilhão-alga é sempre vantajoso para o mexilhão, que se alimenta por filtração. Os demais parâmetros serão inferidos para a simulação computacional. Serão utilizados os mesmos valores adotados pelo grupo de pesquisa que elaborou o Modelo II de crescimento (estudado a frente), com a finalidade de comparação. A Tabela 3.2 apresenta os valores para simulação.

Tabela 3.2 – Valores dos parâmetros da solução numérica do Modelo I.

Descrição	Representação	Entrada	Unidade	Referência
Taxa de crescimento para larvas	r_1	0,07	dia^{-1}	([55] apud [11])
Taxa de mortalidade para larvas	μ	0,004	dia^{-1}	[38]
Taxa de maturação para larvas	λ	0,03	dia^{-1}	([55] apud [11])
Taxa máxima de predação	β	0,01	dia^{-1}	Adotado
Taxa de mortalidade para mexilhões	b	0,01	dia^{-1}	Adotado
Taxa de crescimento para algas	r_2	0,12	dia^{-1}	Adotado
Taxa de predação para algas	p	0,02	dia^{-1}	Adotado
Capacidade suporte das larvas	K_L	20	g/l	Adotado
Capacidade suporte das algas	K_A	0,01	g/l	Adotado
Constante de saturação média	c	0,001	g/l	Adotado

Finalmente, estipulam-se os parâmetros relativo ao método numérico e as condições iniciais que avaliarão a condição de perturbação do cenário de prevalectimento das algas. A Tabela 3.3 apresenta esses parâmetros.

Tabela 3.3 – Parâmetros do método numérico e condições iniciais.

Descrição	Parâmetro	Valor	Unidade
Comprimento de passo	h	0,05	dia
Condição inicial para larvas	L_0	$0,5\%K_L$	g/l^{-1}
Condição Inicial para algas	A_0	K_A	g/l^{-1}
Condição Inicial para mexilhões	M_0	0	g/l^{-1}

3.2 Modelo II

Para o início dessa seção – diferentemente do Modelo I –, pontua-se que este segundo modelo foi elaborado pelo grupo de pesquisa do projeto Controle da Infestação do Mexilhão Dourado por Indução Genética de Infertilidade [46].

É preciso salientar que a maior diferença entre os modelos de crescimento reside na interpretação que cada modelo tem a respeito a interação mexilhão-alga. Observe que o primeiro modelo entende que as algas beneficiam os mexilhões, mas não se comportam como fator limitante para seu desenvolvimento. Em contrapartida, o Modelo II admite que a taxa de crescimento e, conseqüentemente, sobrevivência do molusco, depende da disponibilidade de algas, como apontam ([17, 56, 57] *apud* [60]).

3.2.1 Modelagem para o Modelo II

Assim como o Modelo I, este consistirá de três equações diferenciais retratando as mesmas populações: larvas (L), mexilhões (M) e algas (A), todas em respeito ao tempo (T). Para a primeira equação, isto é, relativa à densidade população de larvas, é considerado que essa variação cresce de acordo com a população de mexilhões adultos e sofre perdas constantes. A equação

$$\frac{dL}{dT} = \delta(L)M - sL \quad (3.88)$$

representa a variação populacional de larvas, sendo $\delta(L)$ função para taxa de crescimento. Ao admitir-se a função logística para $\delta(L)$ com respeito a população de mexilhões M arrefecida por uma capacidade suporte K_L , e, ainda, considerando que as parcelas negativas à variação das larvas seja em função de mortalidade (μ) e maturação (λ), escreve-se:

$$\frac{dL}{dT} = r_1 M \left(1 - \frac{L}{K_L} \right) - (\mu + \lambda)L. \quad (3.89)$$

Para a equação dos mexilhões adultos, onde residem as principais diferenças para o Modelo I, considera-se que seu crescimento depende restritivamente da maturação de larvas e disponibilidade de algas no meio. Assim sendo, a equação pode ser escrita como

$$\frac{dM}{dT} = \gamma(A)\lambda L \left(1 - \frac{M}{K_M} \right) - bM. \quad (3.90)$$

Note que $\gamma(A)$ representa a resposta funcional da predação mexilhão-alga, b é a taxa de mortalidade dos mexilhões devido à predação por peixes, c_1 a constante de saturação média e K_M a capacidade suporte dos mexilhões adultos. Além disso, ressalta-se que, em discordância ao primeiro modelo, a variação populacional de mexilhões evidencia explicitamente a presença da capacidade suporte, K_M , da população, como também pode ser encontrado em [54, 60].

Para mais, a resposta funcional à predação, $\gamma(A)$, é considerada diferente da adotada pelo Modelo I, caracterizada como resposta funcional de Holling tipo 3 ([22] *apud* [28])

$$\gamma(A) = \frac{A^2}{c_1^2 + A^2}. \quad (3.91)$$

Essa decisão deve-se ao entendimento de que em escassa disponibilidade de alga, a interação é melhor modelada pela resposta funcional de Holling tipo 3. Por fim, ambas as interações admitem a existência de um platô, no qual independente da maior disponibilidade de alga, os mexilhões cessam seu crescimento. À vista disso, a Figura 3.2 representa tal interpretação.

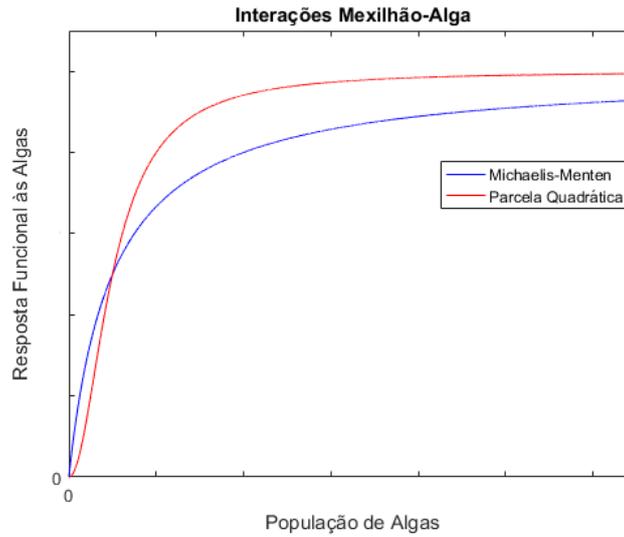


Figura 3.2 – Comportamento qualitativo das interações. Fonte: desenvolvida pelo autor.

Finalmente, a modelagem para a terceira equação do modelo (variação populacional das algas) pode ser apresentada de modo direto, considerando r_2 como seu crescimento populacional e p mortalidade por predação, modelada pela resposta funcional $\gamma(A)$. Dessa forma, apresenta-se:

$$\frac{dA}{dT} = r_2 A \left(1 - \frac{A}{K_A}\right) - p \frac{A^2}{c_2^2 + A^2} M, \quad (3.92)$$

na qual K_A é sua capacidade suporte e c_2 a sua respectiva constante de saturação média.

Finalmente, o modelo proposto (e elaborado) pelo grupo de pesquisa [46] pode ser apresentado na íntegra como

$$\begin{cases} \frac{dL}{dT} = r_1 M \left(1 - \frac{L}{K_L}\right) - \mu L - \lambda L \\ \frac{dM}{dT} = \lambda \frac{A^2}{c_1^2 + A^2} L \left(1 - \frac{M}{K_M}\right) - b M \\ \frac{dA}{dT} = r_2 A \left(1 - \frac{A}{K_A}\right) - p \frac{A^2}{c_2^2 + A^2} M \end{cases} \quad (3.93)$$

3.2.2 Métodos para o Modelo II

Essa subseção apresenta toda a metodologia para as análises que serão efetuadas no Modelo II, são elas: versão adimensional, soluções de equilíbrio, estabilidade das soluções, sensibilidade dos parâmetros e aproximação numérica de solução.

3.2.2.1 Versão Adimensional para o Modelo II

Como uma análise analítica será efetuada ao longo da seção com a intenção de se obter resultados sobre os pontos de equilíbrio, estabilidade e, sobretudo, número de reprodução basal (fins de comparação com o Modelo I), torna-se interessante representar o modelo por sobre um aspecto adimensional. Diante desse cenário, considera-se a partição das variáveis em múltiplo

escalar e representação de unidade. De modo que

$$\begin{aligned} L &= l \times \hat{L}, \\ M &= m \times \hat{M}, \\ A &= a \times \hat{A}, \\ T &= t \times \hat{t}, \end{aligned} \quad (3.94)$$

que faz com que o sistema (3.93) possa ser reescrito da seguinte forma:

$$\begin{cases} \frac{d(l\hat{L})}{d(t\hat{t})} = r_1(m\hat{M}) \left(1 - \frac{l\hat{L}}{K_L}\right) - \mu l\hat{L} - \lambda l\hat{L} \\ \frac{d(m\hat{M})}{d(t\hat{t})} = \lambda \left(\frac{a^2\hat{A}^2}{c_1^2 + a^2\hat{A}^2}\right) (l\hat{L}) \left(1 - \frac{m\hat{M}}{K_M}\right) - b(m\hat{M}) \\ \frac{d(a\hat{A})}{d(t\hat{t})} = r_2(a\hat{A}) \left(1 - \frac{a\hat{A}}{K_A}\right) - p \left(\frac{a^2\hat{A}^2}{c_2^2 + a^2\hat{A}^2}\right) (m\hat{M}) \end{cases} \quad (3.95)$$

Assim sendo, a ideia é realizar sucessivas manipulações algébricas que visem simplificar o modelo e, ainda assim, faça sentido biológico do ponto de vista de novos parâmetros. Multiplicando as equações pelo parâmetro temporal de unidade, \hat{t} , e dividindo pelo parâmetro de unidade populacional da respectiva variável dependente, se faz possível reescrever o sistema como

$$\begin{cases} \frac{dl}{dt} = r_1 \hat{t} m \left(\frac{\hat{M}}{\hat{L}}\right) \left(1 - \frac{l\hat{L}}{K_L}\right) - \mu \hat{t} l - \lambda \hat{t} l \\ \frac{dm}{dt} = \lambda \hat{t} \left(\frac{\hat{L}}{\hat{M}}\right) \left(\frac{a^2}{\frac{c_1^2}{\hat{A}^2} - a^2}\right) \left(1 - \frac{m\hat{M}}{K_M}\right) l - b \hat{t} m \\ \frac{da}{dt} = r_2 \hat{t} a \left(1 - \frac{a\hat{A}}{K_A}\right) - p \hat{t} \left(\frac{\hat{M}}{\hat{A}}\right) \left(\frac{a^2}{\frac{c_2^2}{\hat{A}^2} + a^2}\right) m \end{cases} \quad (3.96)$$

A partir desse ponto, pode-se tomar parâmetros de comparação de medição para simplificar o modelo estudado, de modo que as análises seguintes sejam menos laborais. Portanto, admite-se

$$\begin{aligned} \hat{L} &= K_L, \\ \hat{M} &= K_M, \\ \hat{A} &= K_A, \end{aligned} \quad (3.97)$$

que significa tomar a referência de medida de cada população como sendo em função da própria capacidade suporte (uma máxima unidade de medida). Além disso, observa-se em todas as equações o produto de uma taxa pela unidade de tempo que pode ser compreendida como apenas

uma constante que representa proporção. De tal maneira que é possível escrever:

$$\begin{aligned}
 r_1 \hat{t} &= \bar{r}_1, \\
 \mu \hat{t} &= \bar{\mu}, \\
 \lambda \hat{t} &= \bar{\lambda}, \\
 b \hat{t} &= \bar{b}, \\
 r_2 \hat{t} &= \bar{r}_2, \\
 p \hat{t} &= \bar{p}.
 \end{aligned} \tag{3.98}$$

Ainda é possível considerar que as saturações médias compreendidas na interação da predação mexilhão-alga, isto é, c_1 e c_2 , sejam iguais. De modo que seja possível escrever

$$\frac{c_1^2}{\hat{A}^2} = \frac{c_2^2}{\hat{A}^2} = \xi, \tag{3.99}$$

não modificando a relação entre os parâmetros, todavia, representando de forma comprimida para que seja facilitada a análise sequente. Com todas as considerações, é possível reescrever o sistema (3.96) como o representado abaixo.

$$\begin{cases}
 \frac{dl}{dt} = \bar{r}_1 \left(\frac{K_M}{K_L} \right) m(1-l) - \bar{\mu}l - \bar{\lambda}l \\
 \frac{dm}{dt} = \bar{\lambda} \left(\frac{K_L}{K_M} \right) \left(\frac{a^2}{\xi + a^2} \right) (1-m)l - \bar{b}m \\
 \frac{da}{dt} = \bar{r}_2 a(1-a) - \bar{p} \left(\frac{K_M}{K_A} \right) \left(\frac{a^2}{\xi + a^2} \right) m
 \end{cases} \tag{3.100}$$

Por fim, ainda é possível realizar substituições matemáticas para comprimir mais parâmetros do problema, tendo em vista que todas as parcelas destacadas são adimensionais. Tendo isso em vista, considere

$$\begin{aligned}
 \bar{r}_1 \left(\frac{K_M}{K_L} \right) &= \alpha_1, \\
 \bar{\lambda} \left(\frac{K_L}{K_M} \right) &= \alpha_2
 \end{aligned} \tag{3.101}$$

$$\begin{aligned}
 \bar{p} \left(\frac{K_M}{K_A} \right) &= \alpha_3, \\
 \bar{\mu} + \bar{\lambda} &= \bar{s}.
 \end{aligned} \tag{3.102}$$

Destaca-se que as três primeiras relações adotadas possuem uma proporção (outrora taxa) de entrada ou saída por um produto de relação dos parâmetros de medida populacional (capacidade suporte). A última, todavia, serve para comprimir toda proporção de saída da população larval em um único parâmetro. Assim sendo, o modelo (3.93) pode ser reescrito de forma simplificada e adimensional, reduzindo de 11 para 7 o número de parâmetros envolvidos, como sendo

$$\begin{cases}
 \frac{dl}{dt} = \alpha_1 m(1-l) - \bar{s}l \\
 \frac{dm}{dt} = \alpha_2 \left(\frac{a^2}{\xi + a^2} \right) (1-m)l - \bar{b}m \\
 \frac{da}{dt} = \bar{r}_2 a(1-a) - \alpha_3 \left(\frac{a^2}{\xi + a^2} \right) m
 \end{cases} \tag{3.103}$$

O sistema (3.103) apresenta-se como uma versão adimensional do modelo de referência. De modo que se faz possível obter os pontos de equilíbrio e realizar as respectivas análises para posteriormente, de posse das relações adotadas, recorrer ao resultado no modelo proposto.

3.2.2.2 Soluções Estacionárias para o Modelo II

De acordo com a revisão teórica estipulada, para que seja possível identificar pontos de equilíbrio, deve-se cumprir a condição listada pelo sistema (3.104)

$$\begin{cases} \frac{dl}{dt} = 0 \\ \frac{dm}{dt} = 0 \\ \frac{da}{dt} = 0 \end{cases} . \quad (3.104)$$

Observa-se que a condição acima impõe sobre o sistema o cenário de regime estacionário, de modo que admite variação nula para todas as populações envolvidas. Com isso, as populações representadas por l , m e a se tornam incógnitas de um sistema algébrico, sendo, portanto, representadas por \bar{l} , \bar{m} e \bar{a} ,

$$\begin{cases} \alpha_1 \bar{m} (1 - \bar{l}) - \bar{s} \bar{l} = 0 \\ \alpha_2 \left(\frac{\bar{a}^2}{\xi + \bar{a}^2} \right) (1 - \bar{m}) \bar{l} - \bar{b} \bar{m} = 0 \\ \bar{r}_2 \bar{a} (1 - \bar{a}) - \alpha_3 \left(\frac{\bar{a}^2}{\xi + \bar{a}^2} \right) \bar{m} = 0 \end{cases} . \quad (3.105)$$

Como o sistema algébrico (3.105) não é constituído por monômios de grau zero, pode-se dizer que tal sistema não possui parcelas independentes às incógnitas e, por conseguinte, a solução trivial faz parte do conjunto de soluções. Com efeito, o ponto P_1 é solução do sistema (3.105),

$$P_1 = (0, 0, 0) . \quad (3.106)$$

Observe que as populações de mexilhões adultos e larvas estão entrelaçadas, de modo que compartilham desfechos extremos, como, por exemplo, extinção. Veja que a primeira equação do sistema (3.105) pode ser escrita da seguinte forma:

$$\bar{l} \left[\alpha_1 \bar{m} \left(\frac{1}{\bar{l}} - 1 \right) - \bar{s} \right] = 0 , \quad (3.107)$$

que acusa a possibilidade de \bar{l} ser nulo. Considerando, portanto, $\bar{l} = 0$ e substituindo na segunda equação, a conclusão seria de que a população de mexilhões, \bar{m} , também é nula. De posse de tais considerações, obtém-se:

$$\bar{a} (1 - \bar{a}) = 0 . \quad (3.108)$$

Com intento de não se deparar novamente com a solução trivial do sistema no produto nulo representado pela Eq. (3.108), admite-se $\bar{a} \neq 0$, um segundo ponto de equilíbrio, P_2 , é descoberto.

$$P_2 = (0, 0, 1)$$

Finalmente, fazendo uso do conceito de produto nulo e se distanciando das possibilidades triviais, é possível buscar pelos pontos que envolveriam a coexistência. Fazendo uso do software Maple[®] foi possível assegurar a existência deste ponto. No entanto, ainda fazendo uso do sistema adimensional e com um software de manipulação simbólica, o ponto de equilíbrio de coexistência é demasiado complexo. Assim sendo, a análise de estabilidade seguirá em meio aos dois pontos encontrados.

3.2.2.3 Análise de Estabilidade das Soluções Estacionárias do Modelo II

Para essa seção é importante aplicar os conceitos que foram apresentados na revisão teórica. À vista disso, a matriz abaixo representa a matriz Jacobiana relacionada ao modelo adimensional proposto pelo sistema (3.103),

$$J(\bar{l}, \bar{m}, \bar{a}) = \begin{bmatrix} \frac{-\alpha_1 m - \bar{s}}{a^2 + \xi} & \alpha_1 (1 - l) & 0 \\ \frac{\alpha_2 a^2 (1 - m)}{a^2 + \xi} & -\frac{\alpha_2 a^2 l}{a^2 + \xi} - \bar{b} & \frac{2\alpha_2 a l (1 - m)}{a^2 + \xi} \left(1 - \frac{a^2}{a^2 + \xi}\right) \\ 0 & -\frac{\alpha_3 a^2}{a^2 + \xi} & r_2 (1 - 2a) - \frac{2\alpha_3 a m}{a^2 + \xi} + \frac{2\alpha_3 a^3 m}{(a^2 + \xi)^2} \end{bmatrix}. \quad (3.109)$$

Observe que (3.109) representa a matriz Jacobiana é tridiagonal e depende das populações de larvas, mexilhões e algas. Desse modo, para aferir a estabilidade local relacionada aos pontos de equilíbrio, serão propostas duas substituições, uma para cada solução obtida analiticamente, obtendo-se os autovalores relacionados.

Substituindo a primeira solução (trivial) na matriz Jacobiana, obtém-se:

$$J(0, 0, 0) = \begin{bmatrix} -\bar{s} & \alpha_1 & 0 \\ 0 & -\bar{b} & 0 \\ 0 & 0 & r_2 \end{bmatrix}, \quad (3.110)$$

que se trata de uma matriz triangular superior. Para mais, as entradas da diagonal principal são os próprios autovalores a serem encontrados. Sendo, portanto, possível escrever

$$\lambda = \begin{bmatrix} -\bar{s} \\ -\bar{b} \\ r_2 \end{bmatrix}. \quad (3.111)$$

Que, por sua vez, acusa que não há condição a ser cumprida para garantir estabilidade local deste ponto, tendo em vista que r_2 sempre será positivo. Com efeito, a primeira solução estacionária (P_1) que, em essência, representa a extinção das três populações será sempre instável.

A segunda solução, P_2 , representa uma interpretação biológica interessante, tendo em vista que revela a extinção da população de larvas e mexilhões, admitindo que a população de algas prospera. Observe, porém, que este ponto em questão pode representar uma condição inicial que tenderá ao equilíbrio, de modo que fará com que a população de algas cresça logisticamente.

Por conseguinte, admitindo as entradas de P_2 na matriz (3.109), obtém-se

$$J(0, 0, 1) = \begin{bmatrix} -\bar{s} & \alpha_1 & 0 \\ \frac{\alpha_2}{\xi + 1} & -\bar{b} & 0 \\ 0 & -\frac{\alpha_3}{\xi + 1} & -r_2 \end{bmatrix}, \quad (3.112)$$

que acusa a obtenção dos seguintes autovalores

$$\lambda = \begin{bmatrix} -r_2 \\ -\frac{1}{2(\xi+1)}(v_1 - \sqrt{v_2}) \\ -\frac{1}{2(\xi+1)}(v_1 + \sqrt{v_2}) \end{bmatrix}. \quad (3.113)$$

Onde

$$v_1 = \bar{b}\xi + \bar{s}\xi + \bar{b} + \bar{s}, \quad (3.114)$$

$$v_2 = \bar{b}^2\xi^2 - 2\bar{b}\bar{s}\xi^2 + \bar{s}^2\xi^2 + 4\alpha_1\alpha_2\xi + 2\bar{b}^2\xi - 4\bar{b}\bar{s}\xi + 2\bar{s}^2\xi + 4\alpha_1\alpha_2 + \bar{b}^2 - 2\bar{b}\bar{s} + \bar{s}^2. \quad (3.115)$$

Como o primeiro auto valor é negativo, a estabilidade local dessa solução fica condicionada aos dois últimos autovalores, que podem ser representados por:

$$\lambda_{2,3} = -\frac{1}{2(\xi+1)}(v_1 \pm \sqrt{v_2}). \quad (3.116)$$

Nota-se que atribuindo a eles a condição de negativo, obtém-se:

$$v_1 > \pm\sqrt{v_2}. \quad (3.117)$$

Finalmente, elevando-se ao quadrado o lado esquerdo, é possível realizar a comparação da desigualdade com o argumento da raiz. O que indica, i.e., que ambos os autovalores revelam a mesma condição a ser cumprida,

$$v_1^2 > v_2. \quad (3.118)$$

À vista disso, os desenvolvimentos das parcelas v_i se mostram como ferramentas para tal análise. Observa-se que:

$$v_1 = \bar{b}\xi + \bar{s}\xi + \bar{b} + \bar{s} = (\xi + 1)(\bar{b} + \bar{s}). \quad (3.119)$$

Ademais, convém pontuar que o desenvolvimento de v_2 recorda bastante o de φ (análise se estabilidade do Modelo I), de tal modo que sua fatoração obedece a mesma tendência,

$$v_2 = \xi^2(\bar{b}^2 - 2\bar{b}\bar{s} + \bar{s}^2) + 2\xi(\bar{b}^2 - 2\bar{b}\bar{s} + \bar{s}^2) + (\bar{b}^2 - 2\bar{b}\bar{s} + \bar{s}^2) + 4\alpha_1\alpha_2\xi + 4\alpha_1\alpha_2. \quad (3.120)$$

Note que é possível realizar sucessivas fatorações:

$$\begin{aligned} v_2 &= (\bar{b}^2 - 2\bar{b}\bar{s} + \bar{s}^2)(\xi^2 + 2\xi + 1) + 4\alpha_1\alpha_2\xi + 4\alpha_1\alpha_2, \\ v_2 &= (\bar{b}^2 - 2\bar{b}\bar{s} + \bar{s}^2)(\xi + 1)^2 + 4\alpha_1\alpha_2\xi + 4\alpha_1\alpha_2, \\ v_2 &= (\bar{b} - \bar{s})^2(\xi + 1)^2 + 4\alpha_1\alpha_2(\xi + 1), \\ v_2 &= (\xi + 1)\left[(\bar{b} - \bar{s})^2(\xi + 1) + 4\alpha_1\alpha_2\right]. \end{aligned} \quad (3.121)$$

Diante das simplificações apontadas, escreve-se novamente a condição (3.118), atingindo:

$$(\xi + 1)^2(\bar{b} + \bar{s})^2 > (\xi + 1)\left[(\bar{b} - \bar{s})^2(\xi + 1) + 4\alpha_1\alpha_2\right]. \quad (3.122)$$

De pronto, observa-se que é possível dividir toda a desigualdade por $(\xi + 1)$, simplificando-a para

$$(\xi + 1)(\bar{b} + \bar{s})^2 > (\bar{b} - \bar{s})^2(\xi + 1) + 4\alpha_1\alpha_2, \quad (3.123)$$

onde uma vez mais pontua-se o desenvolvimento similar ao caso do Modelo I (um pouco mais simples). Dessa forma, seguindo a mesma metodologia, faz-se sucessivas operações algébricas, veja:

$$\begin{aligned}
(\xi + 1) (\bar{b} + \bar{s})^2 - (\bar{b} - \bar{s})^2 (\xi + 1) &> 4\alpha_1\alpha_2, \\
(\xi + 1) \left((\bar{b} + \bar{s})^2 - (\bar{b} - \bar{s})^2 \right) &> 4\alpha_1\alpha_2, \\
(\xi + 1) (4\bar{b}\bar{s}) &> 4\alpha_1\alpha_2, \\
(\xi + 1) (\bar{b}\bar{s}) &> \alpha_1\alpha_2.
\end{aligned} \tag{3.124}$$

Finalmente, a condição promovida pelos dois últimos autovalores associados à segunda solução estacionária para o Modelo II, é simplificada em:

$$\frac{\alpha_1\alpha_2}{(\xi + 1) (\bar{b}\bar{s})} < 1. \tag{3.125}$$

Com efeito, a condição (3.125) expressa a relação de reprodução basal adimensional para o Modelo II. De modo similar, portanto, é possível apresentar tal relação em função dos parâmetros originais do modelo, obtendo:

$$R_0 = \frac{r_1\lambda K_A^2}{(K_A^2 + c_1^2)b(\lambda + \mu)}. \tag{3.126}$$

3.2.2.4 Análise de Sensibilidade dos Parâmetros de Reprodução Basal para o Modelo II

De modo análogo à metodologia apresentada para o Modelo I, faz-se a análise de sensibilidade dos parâmetros que constituem o R_0 . Observa-se:

- sensibilidade relativa à r_1 :

$$\Gamma_{r_1}^{R_0} = 1, \tag{3.127}$$

- índice de sensibilidade padrão relativa à b :

$$\Gamma_b^{R_0} = -1, \tag{3.128}$$

- índice de sensibilidade padrão relativa à λ :

$$\Gamma_\lambda^{R_0} = \frac{\mu}{\lambda + \mu}, \tag{3.129}$$

- índice de sensibilidade padrão relativa à μ :

$$\Gamma_\mu^{R_0} = -\frac{\mu}{\lambda + \mu}, \tag{3.130}$$

- índice de sensibilidade padrão relativa à K_A :

$$\Gamma_{K_A}^{R_0} = \frac{2c^2}{K_A^2 + c^2}, \tag{3.131}$$

- índice de sensibilidade padrão relativa à c :

$$\Gamma_c^{R_0} = -\frac{2c^2}{K_A^2 + c^2}. \tag{3.132}$$

Finalmente, essa análise será utilizada a frente com a finalidade de respaldar estratégias de competição que possam ser vantajosas para espécie de mexilhão modificado.

3.2.2.5 Parâmetros para Aproximação Numérica do Modelo II - Dimensional

Para que os testes entre ambos os modelos sejam coerentes, adotam-se os valores dispostos na Tabela 3.4. Ainda que boa parte deles sejam os mesmos da Tabela 3.2, alguns ajustes são necessários tendo em vista que este modelo dispõe de capacidade suporte para os mexilhões (K_M), não considera uma taxa máxima de predação (β) e, ainda, adota medidas diferentes para a constante de predação (p), diferente do Modelo I.

Tabela 3.4 – Valores adotados para os parâmetros de simulação do Modelo II.

Descrição	Representação	Entrada	Unidade	Referência
Taxa de crescimento para larvas	r_1	0,07	dia^{-1}	([55] apud [11])
Taxa de mortalidade para larvas	μ	0,004	dia^{-1}	[38]
Taxa de maturação para larvas	λ	0,03	dia^{-1}	([55] apud [11])
Taxa de mortalidade para mexilhões	b	0,01	dia^{-1}	Adotado
Taxa de crescimento para algas	r_2	0,12	dia^{-1}	Adotado
Taxa de predação para algas	p	0,2	dia^{-1}	Adotado
Capacidade suporte das larvas	K_L	20	gl^{-1}	Adotado
Capacidade suporte dos Mexilhões	K_M	1732	gm^{-2}	Adotado
Capacidade suporte das algas	K_A	0,01	gl^{-1}	Adotado
Constante de saturação média	c_1	0,001	gl^{-1}	Adotado
Constante de saturação média	c_2	0,001	gl^{-1}	Adotado

É muito importante ressaltar que como este modelo foi desenvolvido por um grupo de pesquisa, alguns dos valores (ainda que adotados) foram estipulados em função de inferências de campo. A capacidade suporte dos mexilhões, por exemplo, retrata tal situação. O caso, todavia, é que essa capacidade suporte apresenta uma unidade diferente das demais (gm^{-2}), tendo em vista que o molusco se adere a substrato sólido e não fica suspenso em coluna de água, como é o caso das larvas e microalgas (que são medidas em gl^{-1}). Tal admissão representa um problema, tendo em vista que durante toda a análise simbólica considera-se medição correlacionada para que a versão adimensional esteja adequada e todos seus sequentes resultados. Por conseguinte, para que tal unidade de medida não represente problema, adota-se um parâmetro (10^{-3}) de ajuste dimensional (exclusivamente para a análise numérica) na equação dos mexilhões.

3.3 Resultados e Discussões

3.3.1 Versões Adimensionais

Ambas os modelos apresentaram versões adimensionais satisfatórias, sob as realizou-se as sequentes análises simbólicas. A Tabela 3.5 evidencia que o Modelo I possui um parâmetro a mais em sua forma adimensional, resultando em um numero de reprodução basal um tanto menos palatável.

Tabela 3.5 – Número de parâmetros dos modelos em suas respectivas versões: dimensional e adimensional.

Descrição	Parâmetros Dimensionais	Parâmetros Adimensionais
Modelo I	11	8
Modelo II	11	7

Ressalta-se que embora o primeiro modelo conte com uma taxa de predação máxima β , o segundo conta com a explícita forma logística para os mexilhões, resultando no aparecimento da constante K_L .

3.3.2 Soluções Estacionárias

Os resultados das soluções estacionárias muito informam sobre os modelos em si. De modo que já evidencia possíveis problemas em suas formulações. A Tabela 3.6 apresenta as soluções estacionárias para ambos os modelos respaldados por seus respectivos desfechos.

Tabela 3.6 – Comparação entre soluções estacionárias dos modelos.

Descrição	Trivial	Coexistência Larva e Mexilhão	Prevalhecimento das Algas
Modelo I	$(0, 0, 0)$	$\left(K_L \frac{(r_1 \lambda_1 - bs)}{r_1 \lambda_1}, K_L \frac{(r_1 \lambda_1 - bs)}{r_1 b}, 0 \right)$	$(0, 0, K_A)$
Modelo II	$(0, 0, 0)$	Não há.	$(0, 0, K_A)$

Cabe, pontuar, que o Modelo II não apresenta coexistência apenas entre larva e mexilhão, tendo em vista que se $a = 0$, $m \rightarrow 0$ e, conseqüentemente, $l \rightarrow 0$. Ademais, observe que ambos compartilham duas soluções iguais: a trivial a que corresponde ao prevalhecimento das algas. É interessante notar que o último caso é muito importante, pois para ambos os modelos culminaram no aparecimento de um número de reprodução basal. Como tal cenário pode ser interpretado como sendo um contexto de pré infestação, esse R_0 torna-se muito importante, representando um limite entre os desfechos de contenção do invasor ou infestação.

A solução estacionária de extinção das algas, reveladas apenas pelo Modelo I evidencia que, para este, o mexilhão se beneficia das algas, mas sua sobrevivência não está diretamente atrelada à elas. Diferentemente, o Modelo II atrela ao crescimento do mexilhão à disponibilidade das algas, de modo que se não há algas disponíveis, sua parcela de crescimento é nula.

Finalmente, ambos os modelos apresentaram coexistência de populações, mas, conforme já explicado, suas soluções analíticas eram demasiadas complicadas para serem apresentadas. Contudo, os cenários de aproximação numérica as exemplificam bem.

3.3.3 Estabilidade das Soluções Estacionárias

Os respectivos resultados serão abordados de acordo com a solução estacionária correspondente, de modo que a discussão esteja atrelada à elas.

3.3.3.1 Soluções Triviais

A Tabela 3.7 apresenta os resultados obtidos para o caso trivial em ambos os modelos.

Tabela 3.7 – Estabilidade da solução trivial para os modelos I e II.

Descrição	Autovalores	Estabilidade
Modelo I	$\begin{bmatrix} -\frac{1}{2} \left(\bar{b} + \bar{s} + \sqrt{(\bar{b} - \bar{s})^2 + 4\alpha_1 \alpha_2} \right) \\ -\frac{1}{2} \left(\bar{b} + \bar{s} - \sqrt{(\bar{b} - \bar{s})^2 + 4\alpha_1 \alpha_2} \right) \\ \bar{r}_2 \end{bmatrix}$	Instável
Modelo II	$\begin{bmatrix} -\bar{s} \\ -\bar{b} \\ \bar{r}_2 \end{bmatrix}$	Instável

Observe que para ambos os modelos, de forma interessante, há o mesmo autovalor que classifica o ponto como localmente instável, \bar{r}_2 . Ainda que o primeiro modelo possa apresentar algum condicionamento à estabilidade para o primeiro e segundo autovalores, o último sempre será positivo. O mesmo ocorre com o Modelo II.

3.3.3.2 Solução de Coexistência para Larva e Mexilhão

Para o caso da coexistência Larva e Mexilhão, reitera-se que apenas o Modelo I revelou tal possibilidade, evidenciando, inclusive, duas condições que, se cumpridas, acusam a solução como localmente estável,

$$\frac{bs}{r_1 \lambda} < 1, \\ b \frac{r_1 r_2 c + K_L p s}{r_1 \lambda p K_L} < 1.$$

Essa extinção da população de larvas não é observada na prática, ainda que sua significativa diminuição, sim. Dessa forma, esse resultado indica que o Modelo II parece mais factível nesse aspecto.

3.3.3.3 Solução de Prevalcimento das Algas

Conforme discutido, este cenário assume posição de relevância. Nesse sentido, a Tabela 3.8 apresenta as equações do número de reprodução basal encontradas em ambos os casos.

Tabela 3.8 – Números de reprodução basal para os modelos I e II.

Descrição	Reprodução Basal
Modelo I	$\frac{\beta s K_A + r_1 \lambda (c + K_A)}{(c + K_A) bs}$
Modelo II	$\frac{r_1 \lambda K_A^2}{(K_A^2 + c_1^2) bs}$

É possível observar que o denominador para ambos R_0 's apresentam o produto entre a taxa de saída do compartimento de larvas pela predação de mexilhões adultos. O numerador, porém, muda um pouco, de modo que fica evidente que o primeiro modelo apresenta uma

equação com mais parcelas. Ainda, note que haveria a possibilidade de evidenciar a parcela $(c + K_A)$, no entanto revelaria uma diferença não desejada no denominador. O R_0 do Modelo II, além de ser mais compacto, corresponde a uma interpretação mais direta, de modo que contrasta taxas de crescimento e de saídas. Observe:

$$R_0 = \frac{K_A^2}{(K_A^2 + c_1^2)} \frac{r_1 \lambda}{bs}, \quad (3.133)$$

tendo em vista que b representa uma taxa de perda para o mexilhão, s representa taxa de perda para as larvas e r_1 e λ representam taxas de crescimento para larvas e mexilhão, respectivamente.

Ademais, os resultados sobre os índices padrões de sensibilidade levantaram algumas considerações importantes. Em essência, pode-se dizer que em ambos os casos evidenciou-se simetria com sinais trocados entre alguns parâmetros, são eles: μ com λ e K_A com c . Além disso, exclusivamente para o segundo modelo evidenciou-se simetria com sinais trocados das variáveis r_1 com b . Ambos os modelos apontaram a mesma sensibilidade à taxa de mortalidade dos mexilhões (-1) .

Por fim, em ambos os casos tal reprodução basal está intrinsecamente relacionada a um cenário de condição de infestação. Desse modo, para ambos os modelos, pode-se estabelecer teoremas que atestam a estabilidade da solução de prevaecimento das algas (condição natural resistiva à infestação). Com isso, pode-se atestar:

- para o Modelo I:

Teorema 2. *Se $R_0 < 1$ então o ponto de equilíbrio $P = (0, 0, K_A)$, do sistema (3.7) possui três autovalores reais negativos, sendo portanto estável. Quando $R_0 > 1$ temos dois autovalores negativos e um autovalor positivo, sendo consequentemente instável.*

- para o Modelo II:

Teorema 3. *Se $R_0 < 1$ então o ponto de equilíbrio $P = (0, 0, K_A)$, do sistema (3.93) possui três autovalores reais negativos, sendo portanto estável. Quando $R_0 > 1$ temos dois autovalores negativos e um autovalor positivo, sendo consequentemente instável.*

3.3.4 Aproximações Numéricas

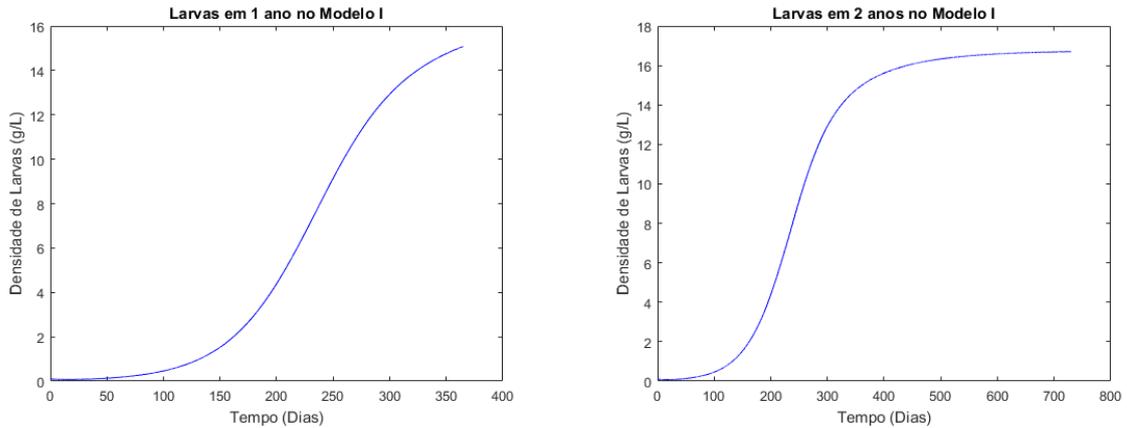
3.3.4.1 Condição de Infestação

Com base nas expressões obtidas de reprodução basal, consideram-se os valores adotados pelas Tabelas 3.2 e 3.3. Diante desses dados de entrada, os valores de R_0 para ambos os modelos apresentam-se através da Tabela 3.9, evidenciando a condição de infestação.

Tabela 3.9 – Valores de reprodução basal para os modelos I e II.

Descrição	Reprodução Basal
Modelo I	$R_0 \approx 8,2$
Modelo II	$R_0 \approx 6,2$

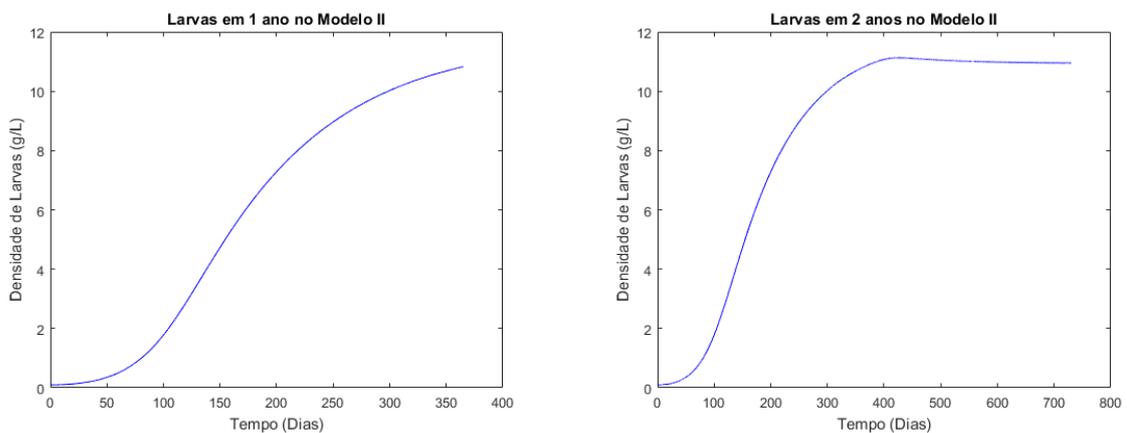
Como, em ambos os modelos, $R_0 > 1$, os Teoremas 2 e 3 atestam instabilidade, distanciando a solução da manutenção da capacidade suporte das algas. À vista disso, alguns resultados são obtidos.



(a) Comportamento da densidade das larvas em 1 ano de simulação. (b) Comportamento da densidade das larvas em 2 anos de simulação.

Figura 3.3 – Resultados para densidade de larvas no Modelo I.

A Figura 3.3 apresenta a evolução da densidade de larvas constatadas em um e dois anos de simulação. Observa-se que há uma obediência ao padrão logístico de crescimento, visto que para dois anos, apresentadas em (a) e (b), respectivamente, se evidencia a existência de um platô que arrefece o crescimento.



(a) Comportamento da densidade das larvas em 1 ano de simulação. (b) Comportamento da densidade das larvas em 2 anos de simulação.

Figura 3.4 – Resultados para densidade de larvas no Modelo II.

A Figura 3.4 apresenta a evolução da densidade de larvas constatadas em um e dois anos de simulação para o segundo modelo. Diante de ambas as imagens, observa-se em um ano de simulação o primeiro modelo atinge um valor maior de densidade para larvas, todavia, ele tem um potencial de crescimento menor no início do tempo. Ambas as dinâmicas apresentam um início de desenvolvimento muito arrefecido para as larvas inicialmente, seguido por um comportamento linear e, por fim, uma diferença entre ambos: o Modelo I atinge o platô em

valor absoluto maior (entre 16 g l^{-1} e 18 g l^{-1}), enquanto o segundo apresenta um leve declive antes de se estabilizar (entre 10 g l^{-1} e 12 g l^{-1}).

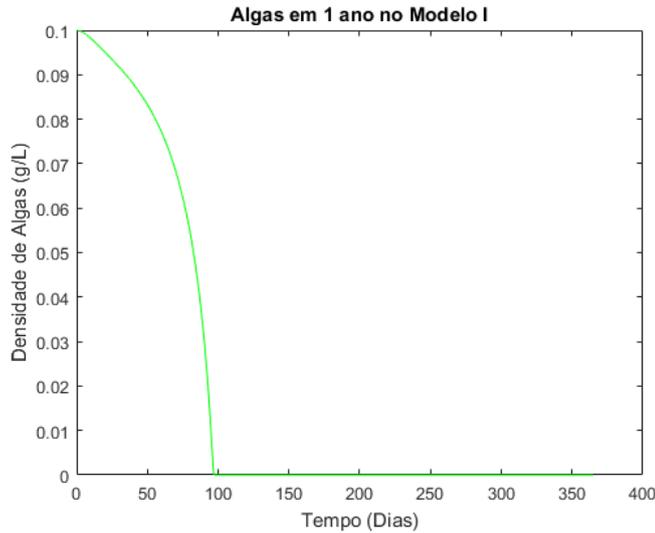
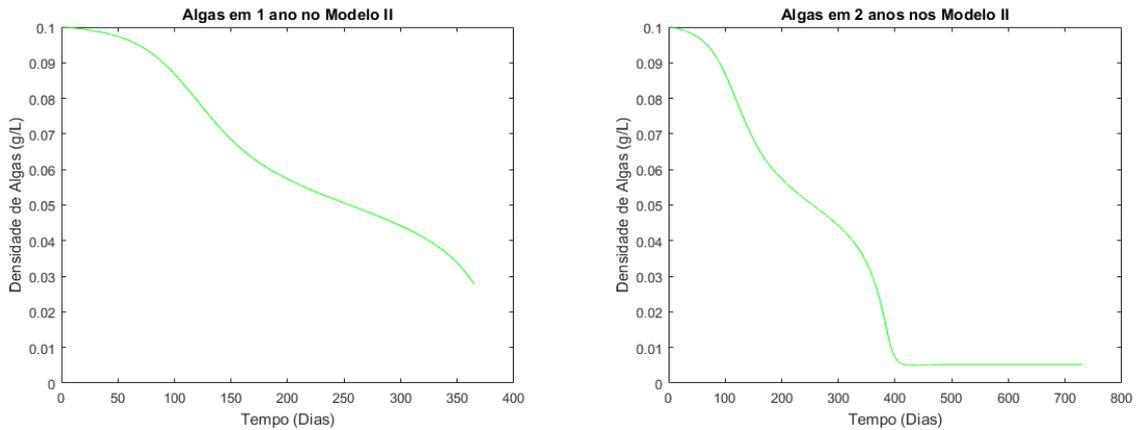


Figura 3.5 – Resultados para densidade de algas no Modelo I.

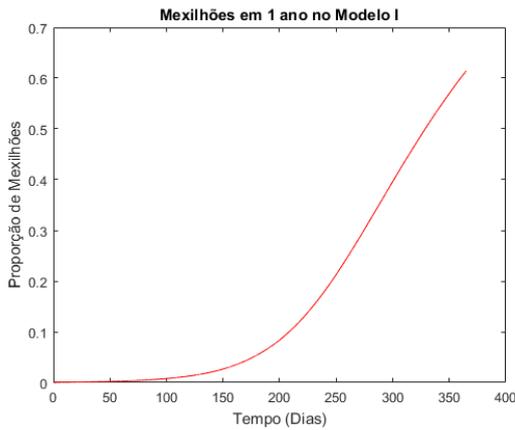
A Figura 3.5 apresenta o desfecho das algas para essa condição de infestação, dispensando uma rodada para dois anos uma vez que as algas caminham para a extinção.



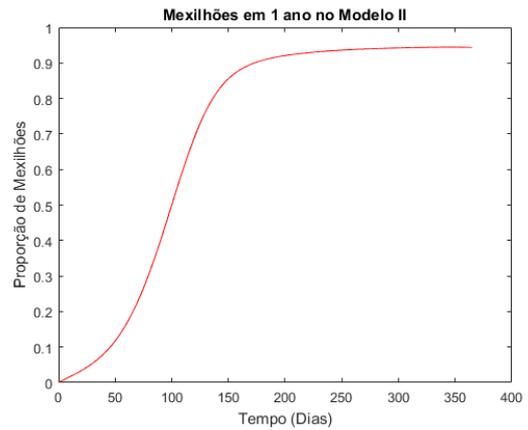
(a) Comportamento da densidade das algas em 1 ano de (b) Comportamento da densidade das algas em 2 anos de simulação.

Figura 3.6 – Resultados para densidade de algas no Modelo II.

A Figura 3.6 apresenta um desfecho diferente para a população de algas, sob esses parâmetros, no Modelo II. Isto é, ainda que seja promovida uma brusca queda, a população consegue se estabelecer em um baixo nível. Convém pontuar que nas condições de parâmetros adotados, ambos R_0 atestam infestação, desse modo a solução deve caminhar para longe da solução $(0, 0, K_A)$. Ocorre que para o Modelo I, a solução numérica caminha para a segunda solução estacionária, que atesta a manutenção das populações de larvas e mexilhões à medida que as algas se extinguem. Por outro lado, o Modelo II não apresenta coexistência entre larvas e mexilhões em favor da extinção de algas e, com isso, tende para uma solução de equilíbrio em coexistência de todas as populações envolvidas.



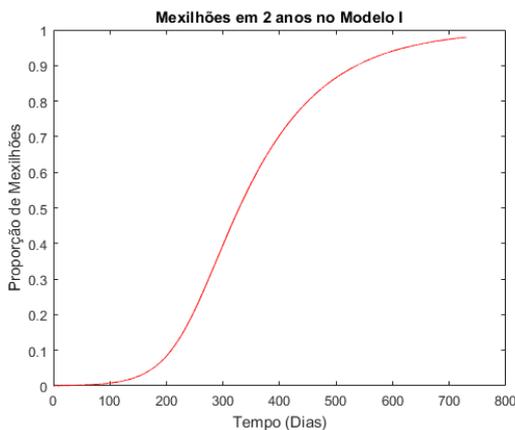
(a) Comportamento da proporção de mexilhões em 1 ano de simulação para o Modelo I.



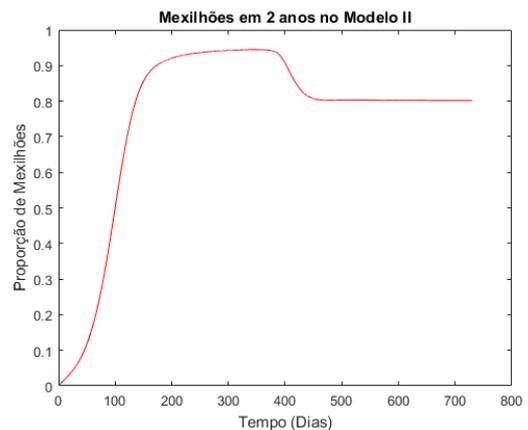
(b) Comportamento da proporção de mexilhões em 1 ano de simulação para o Modelo II.

Figura 3.7 – Resultados para proporção de densidade dos mexilhões em 1 ano de simulação.

A Figura 3.7 revela que o segundo modelo tem um potencial de crescimento mais elevado para o início da simulação, porém, por volta de cinco meses apresenta uma variação de crescimento quase nula. O primeiro modelo, em contrapartida, tem um potencial de crescimento menor no início da simulação. Depois de sete meses começa a apresentar uma variação de crescimento que beira linear e – diferentemente do Modelo II – não indica a visualização de um platô. É necessário pontuar que, como o primeiro modelo não dispõe da parcela de capacidade suporte para o mexilhão, foi necessário plotar os gráficos em função de uma magnitude de proporção para que pudessem ser realizadas essas análises.



(a) Comportamento da proporção de mexilhões em 2 anos de simulação para o Modelo I.



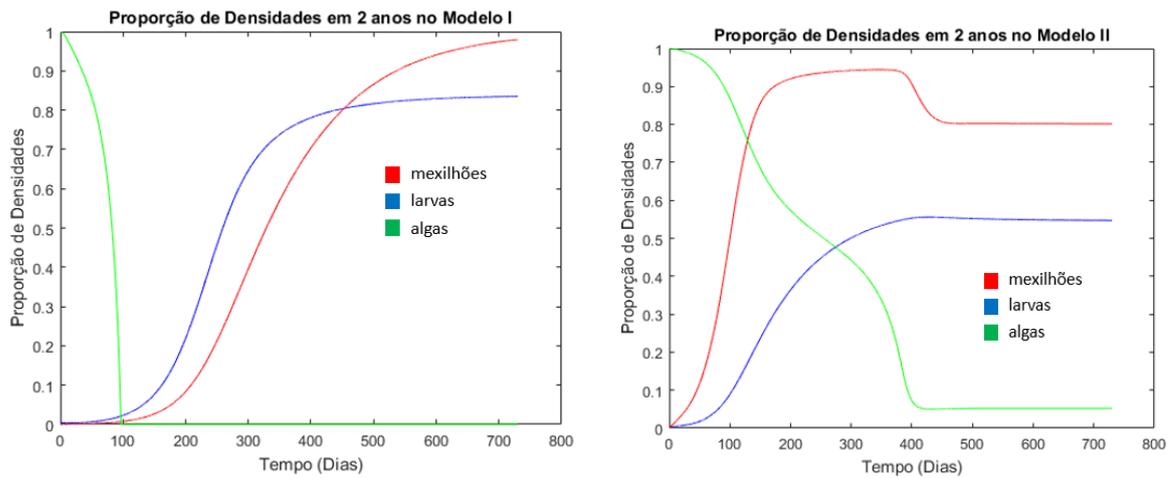
(b) Comportamento da proporção de mexilhões em 2 anos de simulação para o Modelo II.

Figura 3.8 – Resultados para proporção de densidade dos mexilhões em 2 anos de simulação.

A Figura 3.8 apresenta o resultado para dois anos de simulação. Observa-se que o Modelo I começa a adquirir um arrefecimento em sua variação populacional, justamente porque as larvas do Modelo I começam a apresentar tal comportamento na mesma faixa de tempo. A partir daí, o modelo se estabiliza em um platô e faz referência ao ponto estacionário de coexistência entre mexilhões, larvas e extinção para as algas, encontrado analiticamente,

$$\left(K_L \frac{(r_1 \lambda_1 - bs)}{r_1 \lambda_1}, K_L \frac{(r_1 \lambda_1 - bs)}{r_1 b}, 0 \right).$$

Em relação ao Modelo II, é possível observar um decaimento da proporção de mexilhões entre 400 e 500 dias, sendo uma consequência retardada da abrupta queda da densidade populacional de algas (que não se extinguem). Como consequência do decaimento da proporção de magnitude dos mexilhões, as larvas para o Modelo II também apresentam (mais atenuadamente) similar queda. A Figura 3.9 evidencia com clareza toda essa dinâmica discutida, de modo que apresenta (em proporção) todas as populações em contraste.



(a) Comportamento da proporção de densidades populacionais em 2 anos de simulação para o Modelo I.

(b) Comportamento da proporção de densidades populacionais em 2 anos de simulação para o Modelo II.

Figura 3.9 – Resultados para proporção de densidade de todas as espécies em 2 anos de simulação.

Finalmente, é possível concluir que o Modelo II apresenta resultados mais factíveis em relação ao seu precedente. Embora este possua uma formulação mais complexa, apresenta uma análise qualitativa não mais complicada que o Modelo I e evidencia comportamentos estacionários que são mais realistas. Diante desse cenário, serão modificadas duas taxas do segundo modelo (r_1 e b), com a intenção de promover estratégias de contenção para a infestação. Estes parâmetros foram escolhidos visto que suas sensibilidades influenciam diretamente (1 e -1, respectivamente) o número de reprodução basal.

Considera-se, com isso, o cenário de infestação estacionário (depois de 600 dias) evidenciado pela Figura 3.9(b), representado pela Tabela 3.10.

Tabela 3.10 – Parâmetros do método e condições iniciais para estratégia de contenção.

Descrição	Parâmetro	Valor	Unidade
Comprimento de passo	h	0,05	dia
Condição inicial para larvas	L_0	$55\%K_L$	gl^{-1}
Condição Inicial para algas	A_0	$5\%K_A$	gl^{-1}
Condição Inicial para mexilhões	M_0	$80\%K_M$	gm^{-2}

Portanto, ao admitir-se uma taxa de crescimento larval significativamente baixa, como $r_1 = 0,001$, obtém-se o resultado apontado pela Figura 3.10, que evidencia a regressão ao estado estacionário de prevaletimento das algas apenas depois de 20 anos.

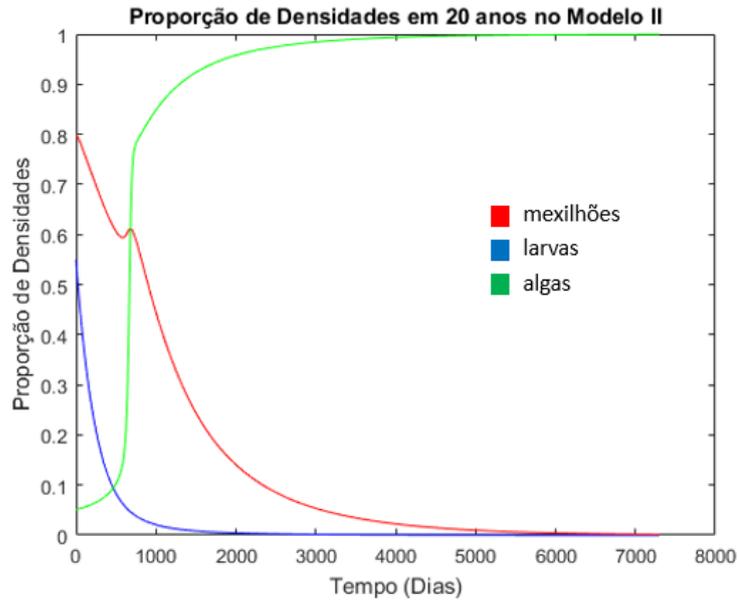


Figura 3.10 – Resultados para proporção de densidades com r_1 modificado.

De modo análogo, a Figura 3.11 ilustra o resultado obtido ao tomar-se $b = 0,6$, uma mortalidade significativamente alta para mexilhões adultos. Novamente, seria necessário quase 15 anos para que a infestação fosse erradicada.

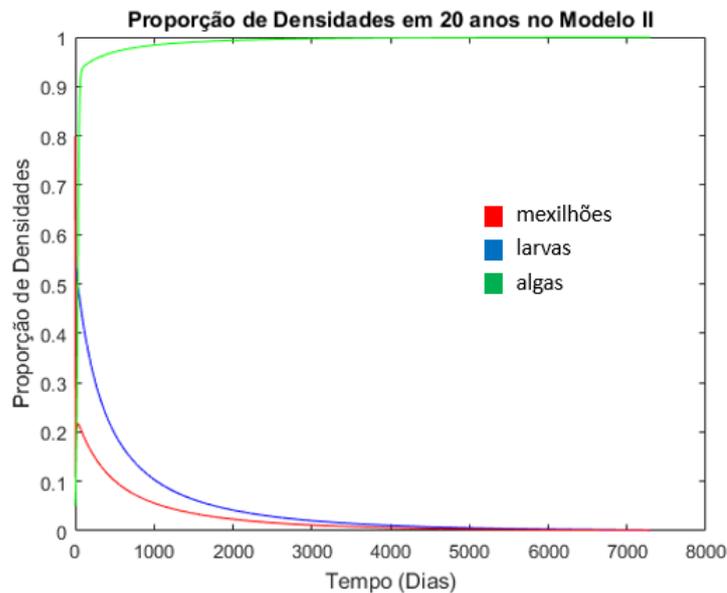


Figura 3.11 – Resultados para proporção de densidades com b modificado.

O caso é que ambas as possibilidades não são realistas. Ocorre que para atingir valores tão significativos para as taxas r_1 e b , é necessário agredir física ou quimicamente o meio. Dessa forma, seria necessário uma constante agressão que não apenas agiria por sobre as larvas e os mexilhões, mas sobre todo o meio aquático e suas espécies.

Por fim, a Figura 3.12 apresenta o resultado no qual ambas as taxas fossem modificadas simultaneamente. Nesse contexto, a erradicação poderia ocorrer em 4 anos. Novamente, um período muito longo sob hostis condições.

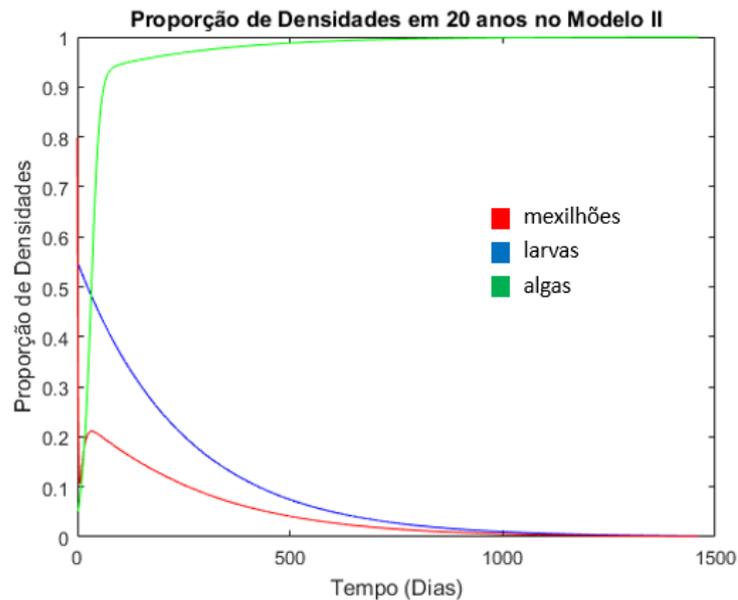


Figura 3.12 – Resultados para proporção de densidades com r_1 e b modificados.

3.3.5 Considerações Finais

Frente aos resultados obtidos, ficou evidente a necessidade de se explorar alternativas que visem a contenção da infestação do mexilhão dourado e seu avanço em estuários brasileiros. Dessa forma, a estratégia de uma competição com uma versão modificada que gera prole infértil deve ser devidamente analisada para averiguar sua viabilidade. Como a competição deve ser acoplada a um modelo de crescimento, o Modelo II será escolhido por ter apresentado resultados mais realistas. Com efeito, o próximo capítulo versará sobre a competição planejada acoplada ao segundo modelo de crescimento discutido.

Estudo de Competição Hipotética para o Mexilhão Dourado

Como maiores informações a respeito dessa possível estratégia de combate a infestação encontram-se indisponíveis e em desenvolvimento, destaca-se que todas as considerações neste capítulo são meramente hipotéticas. Como já pontuado, o combate a uma dada infestação com estratégias a despeito de controle populacional por meio de intervenção biológica já se mostrou inovador e eficiente, como no caso da infecção de mosquitos pela bactéria *Wolbachia* [44, 36].

O caso, entretanto, é que a indução de infertilidade representa um desafio destacável. Isto é, introduzindo no meio a espécie modificada, o objetivo inicial é que esta prospere e desenvolva-se para que, ao longo prazo, erradique a infestação. Portanto, hipoteticamente, admite-se que a infertilidade será promovida da seguinte maneira: as larvas selvagens são modeladas em função do encontro entre os gametas do mexilhão macho selvagem (M_{ms}) e da fêmea selvagem (M_{fs}). Todavia, ao considerar um cenário para as larvas que poderão dar origem a população modificada, estas devem ser modeladas em função do encontro dos gametas do mexilhão macho selvagem (M_{ms}) para com os da fêmea modificada (M_{fm}). Nesse contexto, os gametas do mexilhão macho modificado (M_{mm}) não produzem prole.

Com efeito, essa estratégia hipotética produz competição em um meio, tendo em vista que as capacidades suporte do meio para as populações de larvas ou mexilhão não mudam. Ainda assim, apenas considerando esse tipo de cenário, pode ser que o resultado da competição não culmine em uma erradicação, mas em uma manutenção da população selvagem abaixo do nível atual. Dessa forma, o problema não seria resolvido, à vista de que haveria no meio mexilhões selvagens e modificados (mas continuaria havendo mexilhões).

Portanto, além da estratégia de competição adotada, há de se considerar alguma vantagem competitiva para que esta consiga prevalecer. Dessa forma, neste capítulo considera-se alguns casos:

- apenas a estratégia de competição, i.e., sem vantagens competitivas;
- competição considerando uma maior eficiência na reprodução da larva modificada;
- competição considerando uma maturação mais breve para os modificados;
- competição considerando que, de algum modo (hipotético), os mexilhões modificados são mais resistentes;
- competição considerando que, de algum modo (hipotético), as larvas modificadas são mais resistentes.

As variáveis escolhidas para os casos remetem à análise de sensibilidade do R_0 do modelo de crescimento (estudado no capítulo anterior, veja Eq. (3.126)), tendo em vista que essas variáveis favorecem a infestação. O modelo proposto para a competição hipotética será apresentado a seguir, é necessário destacar que este contempla uma dificuldade significativamente maior que os modelos apresentados até o momento. Diante desse cenário, o tratamento analítico apresentada para os modelos de crescimento se faz inviável – mesmo fazendo uso de softwares de manipulação. – Dessa forma, este capítulo apresentará somente desfechos numéricos através do método de Runge-Kutta de quarta ordem.

4.1 Metodologia

4.1.1 O Modelo Matemático Proposto

Sob o ponto de vista de crescimento da variação de população larval selvagem, que será considerada como L_s , foi adotada a escolha de modelá-la como sendo uma taxa de crescimento associada a fase larval – representada como r – pela parcela de iteração entre as populações macho e fêmea selvagem. A escolha se deu em admitir que o encontro dos gametas pode ser estimado em função do encontro dos gêneros. Desse modo, escreve-se:

$$\text{crescimento} = r \left(\frac{M_{ms}M_{fs}}{P} \right), \quad (4.1)$$

onde P representa o número total de mexilhões adultos (sejam eles macho ou fêmea), assumindo à parcela um grau de aleatoriedade no encontro desses gametas. Como a competição será atrelada ao modelo II (de crescimento), inclui-se a parcela a logística à equação e admite-se que as perdas populacionais são entendidas através da mortalidade (μ) e maturação (λ). Dessa forma,

$$\frac{dL_s}{dt} = r \left(\frac{M_{ms}M_{fs}}{P} \right) \left(1 - \frac{L_s + L_m}{K_L} \right) - \mu L_s - \lambda L_s. \quad (4.2)$$

onde L_m representa a população das larvas modificadas. Observe que, como abordado no início desse capítulo, a equação já evidencia a competição em função do arrefecimento do crescimento populacional não estar atrelado apenas a própria população, mas ao somatório dos modificados e selvagens.

Quanto à modelagem para a equação das larvas modificadas, entende-se da mesma forma. No entanto, os parâmetros \bar{r} , $\bar{\mu}$ e $\bar{\lambda}$ dizem respeito as taxas de crescimento, mortalidade e maturação das larvas modificadas, respectivamente. Ademais, admite-se que as larvas são provenientes do encontro entre os gametas do mexilhões machos selvagens e os das fêmeas modificadas, resultando em:

$$\frac{dL_m}{dt} = \bar{r} \left(\frac{M_{ms}M_{fm}}{P} \right) \left(1 - \frac{L_s + L_m}{K_L} \right) - \bar{\mu} L_m - \bar{\lambda} L_m. \quad (4.3)$$

Para as equações do mexilhões adultos, deve-se entender que estes se dão em função da maturação (λ ou $\bar{\lambda}$). Nessa primeira abordagem, como os gêneros são separados, deve-se considerar uma proporção φ atrelada a probabilidade da larva maturada se tornar fêmea. Ademais, sob a luz do caso modificado, apontado pelo encontro entre macho selvagem e fêmea modificada, não necessariamente a larva proveniente do encontro desses gametas resultará em um mexilhão modificado. Isto ocorre porque entende-se que nenhuma transmissão é perfeita na natureza e, por conseguinte, deve ser considerada uma proporção de sucesso de transmissão,

entendida como χ , a ser incorporada às equações. Nesse contexto, a equação para os mexilhões fêmeas selvagens pode ser apresentada como:

$$\frac{dM_{fs}}{dt} = \varphi \lambda \gamma(A) L_s \left(1 - \frac{P}{K_M}\right) + (1 - \chi) \varphi \lambda \gamma(A) L_m \left(1 - \frac{P}{K_M}\right) - b M_{fs}, \quad (4.4)$$

onde $\gamma(A)$ representa a resposta funcional à predação de algas por parte das fêmeas modificadas e b representa a mortalidade dos mexilhões em função da predação por peixes. A Eq.(4.4) foi propositalmente apresentada de modo explícito para enaltecer a ideia de contribuição da população selvagem (L_s), bem como da modificada em função de χ e L_m . Contudo, de modo mais enxuto, pode ser escrita como:

$$\frac{dM_{fs}}{dt} = (L_s + (1 - \chi)L_m) \varphi \lambda \gamma(A) \left(1 - \frac{P}{K_M}\right) - b M_{fs}. \quad (4.5)$$

De modo análogo, a equação para as fêmeas modificadas pode ser apresentada como:

$$\frac{dM_{fm}}{dt} = \chi L_m \bar{\varphi} \bar{\lambda} \bar{\gamma}(A) \left(1 - \frac{P}{K_M}\right) - \bar{b} M_{fm}. \quad (4.6)$$

onde o indicador sobrescrito de barra faz alusão as mesmas variáveis do selvagem, mas, a priori, diferentes para os modificados de uma maneira geral.

De modo similar, mas com as devidas adequações as equações para os mexilhões adultos e machos podem ser apresentadas como:

$$\begin{aligned} \frac{dM_{ms}}{dt} &= (L_s + (1 - \chi)L_m) (1 - \varphi) \lambda \gamma(A) \left(1 - \frac{P}{K_M}\right) - b M_{ms}, \\ \frac{dM_{mm}}{dt} &= \chi L_m (1 - \bar{\varphi}) \bar{\lambda} \bar{\gamma}(A) \left(1 - \frac{P}{K_M}\right) - \bar{b} M_{ms}. \end{aligned} \quad (4.7)$$

Finalmente, para as algas, escreve-se:

$$\frac{dA}{dt} = r_a A \left(1 - \frac{A}{K_A}\right) - p(M_{ms} + M_{fs}) \gamma(A) - p(M_{mm} + M_{fm}) \bar{\gamma}(A). \quad (4.8)$$

onde r_a é a taxa de crescimento intrínseca da população de algas e K_A sua capacidade suporte do meio.

Observe que o modelo será apresentado em função de algumas considerações, que não fazem parte das modificações propostas para os casos a serem estudados. Dessa forma, considera-se:

- as respostas funcionais à predação são as mesmas para os selvagens e modificados $\gamma(A) = \bar{\gamma}(A)$;
- as respostas funcionais para a interação mexilhão-alga serão modeladas através de Holling tipo 3 ([22] *apud* [28]), com a constante de saturação média sendo c ;
- a proporção de fêmeas é igual para ambos os casos. $\varphi = \bar{\varphi}$.

Com essas primeiras modificações, o modelo pode ser escrito como:

$$\begin{aligned}
\frac{dL_s}{dt} &= r \left(\frac{M_{ms}M_{fs}}{P} \right) \left(1 - \frac{L_s + L_m}{K_L} \right) - \mu L_s - \lambda L_s, \\
\frac{dL_m}{dt} &= \bar{r} \left(\frac{M_{ms}M_{fm}}{P} \right) \left(1 - \frac{L_s + L_m}{K_L} \right) - \bar{\mu} L_m - \bar{\lambda} L_m, \\
\frac{dM_{fs}}{dt} &= (L_s + (1 - \chi)L_m) \varphi \lambda \gamma(A) \left(1 - \frac{P}{K_M} \right) - b M_{fs}, \\
\frac{dM_{fm}}{dt} &= \chi L_m \varphi \bar{\lambda} \gamma(A) \left(1 - \frac{P}{K_M} \right) - \bar{b} M_{fs}, \\
\frac{dM_{ms}}{dt} &= (L_s + (1 - \chi)L_m) (1 - \varphi) \lambda \gamma(A) \left(1 - \frac{P}{K_M} \right) - b M_{ms}, \\
\frac{dM_{mm}}{dt} &= \chi L_m (1 - \varphi) \bar{\lambda} \gamma(A) \left(1 - \frac{P}{K_M} \right) - \bar{b} M_{fs}, \\
\frac{dA}{dt} &= r_a A \left(1 - \frac{A}{K_A} \right) - p P \gamma(A).
\end{aligned} \tag{4.9}$$

Finalmente, admitindo a mesma proporção de φ adotada no estudo de crescimento, $\varphi = 0,5$, pode-se tornar implícita a distinção de sexo a partir da equação das fêmeas, de modo que

$$\frac{d}{dt} (M_{fs}) = \frac{d}{dt} \left(\frac{M_s}{2} \right) = \frac{1}{2} \left(\frac{dM_s}{dt} \right). \tag{4.10}$$

Culminando em

$$\frac{dM_s}{dt} = (L_s + (1 - \chi)L_m) \lambda \gamma(A) \left(1 - \frac{P}{K_M} \right) - b M_s. \tag{4.11}$$

De modo equivalente, a equação para os modificados acusa

$$\frac{dM_m}{dt} = \chi L_m \bar{\lambda} \gamma(A) \left(1 - \frac{P}{K_M} \right) - \bar{b} M_m. \tag{4.12}$$

Ademais, realizando as mesmas modificações proporcionais nas equações que dizem respeito às larvas, obtêm-se:

$$\begin{aligned}
\frac{dL_s}{dt} &= \frac{r}{4} \left(\frac{M_s^2}{P} \right) \left(1 - \frac{L_s + L_m}{K_L} \right) - \mu L_s - \lambda L_s, \\
\frac{dL_m}{dt} &= \frac{\bar{r}}{4} \left(\frac{M_s M_m}{P} \right) \left(1 - \frac{L_s + L_m}{K_L} \right) - \bar{\mu} L_m - \bar{\lambda} L_m.
\end{aligned} \tag{4.13}$$

Por fim, explicitando P em função da soma dos modificados e selvagens, atribuindo a resposta funcional quadrática (do Modelo II) à $\gamma(A)$ e fazendo

$$\begin{aligned}
\frac{r}{4} &= r_1, \\
\frac{\bar{r}}{4} &= \bar{r}_1,
\end{aligned} \tag{4.14}$$

apresenta-se o modelo de competição completo que será estudado,

$$\begin{cases} \frac{dL_s}{dt} = r_1 \frac{M_s^2}{M_s + M_m} \left(1 - \frac{L_s + L_m}{K_L}\right) - \mu L_s - \lambda L_s \\ \frac{dM_s}{dt} = (L_s + (1 - \chi)L_m) \lambda \frac{A^2}{c^2 + A^2} \left(1 - \frac{M_s + M_m}{K_M}\right) - bM_s \\ \frac{dL_m}{dt} = \bar{r}_1 \frac{M_s M_m}{M_s + M_m} \left(1 - \frac{L_s + L_m}{K_L}\right) - \bar{\mu} L_m - \bar{\lambda} L_m \\ \frac{dM_m}{dt} = \chi L_m \lambda \frac{A^2}{c^2 + A^2} \left(1 - \frac{P}{K_M}\right) - \bar{b} M_m \\ \frac{dA}{dt} = r_2 A \left(1 - \frac{A}{K_A}\right) - p \frac{A^2}{c^2 + A^2} (M_s + M_m) \end{cases} \quad (4.15)$$

4.1.2 Parâmetros para as Aproximações Numéricas

Com o objetivo de atestar a eficiência dos possíveis casos relacionados a estratégia de competição hipotética, é necessário estipular uma condição de partida. À vista disso, serão considerados dois cenários para serem estudados, o primeiro diz respeito a condição de infestação obtida pelos resultados do Modelo II, o segundo, todavia, considera a possibilidade de uma limpeza que antecede a inserção da população modificada.

Tabela 4.1 – Condições iniciais para os possíveis cenários.

Descrição	Caso de infestação	Pós limpeza
Larvas	10 gl^{-1}	6 gl^{-1}
Mexilhões	1,35 kgm^{-2}	0,80 kgm^{-2}
Algas	0,5 mgl^{-1}	0,5 mgl^{-1}

Ademais, a Tabela 3.4 reitera os valores que serão utilizados para a obtenção das aproximações numéricas seguintes, de modo que foi considerado uma limpeza de 40%. Além disso, a Tabela 4.2 compreende os valores das condições iniciais para as populações modificadas. Os valores das condições iniciais para as populações modificadas foram tomados de modo arbitrário, considerando a faixa de 20% da capacidade suporte.

O cenário de pós limpeza foi adotado para estudar o grau de importância que a limpeza pode ter para com o sucesso da competição, uma vez que tal estratégia pode ser aplicada em um meio totalmente infestado. O nível de 40% foi escolhido apenas para representar uma fatia generosa, mas não absurda. Cabe a ressalva de que o modelo em questão, que varia apenas no tempo, desconsidera as características espaciais do meio. Com isso, ao se tomar um estuário, por exemplo, 40% representa um absurdo, mas não representaria, por exemplo, para uma grade de proteção ou um canal estreito. Diferentes níveis de limpeza serão abordados a frente e podem representar um aspecto promissor para a competição, até mesmo de forma natural, uma vez que alguns reservatórios podem apresentar variação no nível da água e provocar a mortalidade dos moluscos expostos.

Tabela 4.2 – Condições iniciais para as populações modificadas em qualquer contexto.

Descrição	Condições Iniciais
Larvas Modificadas	4 gl^{-1}
Mexilhões Modificados	$0,350 \text{ kgm}^{-2}$

4.1.3 A Proporção de Transmissão

A necessidade de controle populacional de algumas espécies sempre está relacionada a mitigar os malefícios que ela provoca [24]. Ao se pensar em insetos (mais usual), o controle de doenças transmissíveis (dengue, malária, etc), problemas relacionados a agricultura e, até mesmo, situações de saúde pública vinculadas a vírus que podem atrapalhar gestações, como o caso do Zika. Portanto, como propõe [24], a questão não está em intervir ou não no controle populacional, mas em como fazer isso de maneira efetiva, minimizando danos ao meio e preservando um equilíbrio natural. Um caso similar de intervenção, que serviu de inspiração para o desenvolvimento do modelo de competição, se dá na intervenção pela infecção de mosquitos através da bactéria *Wolbachia*, almejando a redução da transmissão do vírus da dengue [36, 44].

Acontece que um dos parâmetros mais importantes para esse tipo de intervenção, se dá justamente na efetividade de transmissão. Para o caso da infecção por bactérias, seria uma proporção de infecção passada adiante, e no caso de uma estratégia de modificação genética, seria a proporção de herança genética com sequência modificada para algum fim. Embora engenharia genética para controle populacional de algumas espécies já vem sendo discutida há certo tempo no meio acadêmico [7, 24, 30, 31], a obtenção de uma proporção de transmissão sempre está relacionada a diversos fatores de experimentação.

A modificação genética funciona através de uma segmentação específica de genes para algum fim, e.g. infertilidade. Essa segmentação podem ocorrer através de sistemas de *gene-drive*, como *Homing Endonuclease Genes* (HEGs) [30]. Alguns estudos já levantaram a possibilidade da tecnologia intervir em uma população de insetos selvagens ([18, 20, 58] *apud* [30]). Especificamente a respeito da proporção de transmissão, as referências indicam que essa proporção deve ser relativamente alta para que a competição seja factível. Por exemplo, para o caso da infecção de mosquitos por bactérias, o trabalho [36] avaliou a estabilidade da solução de coexistência para mosquitos infectados e selvagens em diferentes faixas de proporção de transmissão, concluindo que esta só era possível para valores superiores a 85%. Para o caso de herança de modificação genética, usando a tecnologia de HEGs, o artigo [30] testou a proporção de transmissão de três diferentes genes modificados visando a infertilidade do *Anopheles gambiae*, vetor transmissor da malária, atingindo proporções de transmissão para o primeiro gene estudado de 84% a 92%, para o segundo 97% a 99% e para o terceiro gene atingiu 99%.

O caso é que maiores informações a respeito da proporção de transmissão, χ , indicam que esta está intimamente relacionada a experimentação e trabalhos de laboratórios. Como não há informações a respeito do caso dos mexilhões, não há como estimar adequadamente a proporção de transmissão. Contudo, à vista de um cenário puramente hipotético, a proporção será adotada na magnitude de 95% para os testes iniciais. Não obstante, serão efetuados testes com diferentes proporções afim de avaliar – matematicamente, apenas – como que a dinâmica do modelo se comporta frente a diferentes proporções de transmissão.

4.1.4 Casos Estudados

Para cada caso, isto é, análise de possíveis vantagens biológicas que a espécie modificada pode receber frente à selvagem, serão testados diferentes valores de parâmetros. É crucial ressaltar que todos os testes e possibilidades alavancadas são retratados apenas do ponto de vista matemático, uma vez que tais implicações podem não ser factíveis do ponto de vista biológico. Contudo, a análise dessas possíveis vantagens é muito importante, tendo em vista que – se possíveis – podem representar pontos-chaves para que a estratégia tenha sucesso.

- Sem vantagens competitivas

É importante, em um primeiro momento, estudar a dinâmica proposta pelo modelo, de modo a evidenciar se vantagens competitivas se fazem necessárias. Essa consideração indica que há competição pelos recursos do meio, todavia, não há favorecimento. Dessa forma, para este caso, estipula-se que:

$$\begin{aligned} r_1 &= \bar{r}_1, \\ \lambda &= \bar{\lambda}. \end{aligned} \tag{4.16}$$

- Maior eficiência reprodutiva

Nesse contexto, o valor do parâmetro \bar{r}_1 será diferente de r_1 , de modo que promova uma vantagem direta sobre o crescimento das larvas, necessitando, com isso, de um número menor de mexilhões adultos para se estabelecer.

Tabela 4.3 – Relações de diferentes eficiências para a taxa de crescimento (reprodutividade) das larvas modificadas frente às selvagens.

Descrição	Relação r_1 e \bar{r}_1
15 % mais eficiente	$\bar{r}_1 = 1,15r_1$
30 % mais eficiente	$\bar{r}_1 = 1,30r_1$
45 % mais eficiente	$\bar{r}_1 = 1,45r_1$

A Tabela 4.3 apresenta possíveis relações de eficiência para que possa ser devidamente estudada a influência de tal parâmetro no contexto de competição.

- Maturação mais breve

O valor do parâmetro $\bar{\lambda}$ será diferente de λ , com a intenção de maturar as larvas modificadas de modo mais breve. Dessa forma, a saída do compartimento das larvas é maior, bem como a possibilidade de inserção de novos modificados no meio, como apresenta a Tabela 4.4.

Tabela 4.4 – Relações de diferentes maturações das larvas modificadas frente às selvagens.

Descrição	Relação λ e $\bar{\lambda}$
15 % mais eficiente	$\bar{\lambda} = 1,15\lambda$
30 % mais eficiente	$\bar{\lambda} = 1,30\lambda$
45 % mais eficiente	$\bar{\lambda} = 1,45\lambda$

- Mexilhões mais resistentes

Para esse caso, o valor do parâmetro \bar{b} será diferente de b , de modo a tornar o mexilhão modificado significativamente mais resistente. A Tabela 4.5 apresenta as possibilidades estudadas.

Tabela 4.5 – Relações de diferentes mortalidades dos mexilhões modificados frente os selvagens.

Descrição	Relação b e \bar{b}
10 % mais resistente	$\bar{b} = 0,9b$
15 % mais resistente	$\bar{b} = 0,85b$
25 % mais resistente	$\bar{b} = 0,75b$

- Larvas mais resistentes

Por fim, o último caso retrata a possibilidade de se obter larvas mais resistentes. A Tabela 4.1.4 apresenta as relações estudadas.

Relações de diferentes mortalidades das larvas modificadas frente às selvagens.

Descrição	Relação μ e $\bar{\mu}$
10 % mais resistente	$\bar{\mu} = 0,9\mu$
15 % mais resistente	$\bar{\mu} = 0,85\mu$
25 % mais resistente	$\bar{\mu} = 0,75\mu$

- Variações do parâmetros de transmissão, χ

Nessa subseção serão tomadas modificações do parâmetro, isto é, 90%, 93%, 95% (adotada como regular), 97% e 100%, que corresponde a um cenário ideal não realista. Essas variações serão atribuídas ao melhor resultado mesclado entre os parâmetros \bar{r}_1 e $\bar{\lambda}$.

- Limpezas Radicais

Nesse caso, toma-se três diferentes níveis de limpeza considerando o melhor resultado do caso mesclado. A Tabela 4.6 atribui as condições iniciais tomadas para cada nível de limpeza. Ressalto, todavia, que para esse caso a entrada da espécie modificada permanece a mesma e será utilizado o valor de χ que indica erradicação.

Tabela 4.6 – Condições iniciais para diferentes níveis de limpeza a serem considerados.

Descrição	Infestação	Limpeza de 70%	Limpeza de 80%	Limpeza de 90%
Larvas	10 gl^{-1}	3 gl^{-1}	2 gl^{-1}	1 gl^{-1}
Mexilhões	$1,35 \text{ kgm}^{-2}$	$0,405 \text{ kgm}^{-2}$	$0,270 \text{ kgm}^{-2}$	$0,135 \text{ kgm}^{-2}$
Algas	$0,5 \text{ mgl}^{-1}$	$0,5 \text{ mgl}^{-1}$	$0,5 \text{ mgl}^{-1}$	$0,5 \text{ mgl}^{-1}$

- Diferentes condições iniciais para os modificados

Nesse teste será levado em consideração a possibilidade de diminuir a quantidade de inserção dos modificados para 10% da capacidade suporte. Além disso, considerar a possibilidade de inserção apenas de larvas modificadas e apenas mexilhões modificados. A Tabela 4.7 apresenta os valores.

Tabela 4.7 – Novas condições iniciais para as populações modificadas.

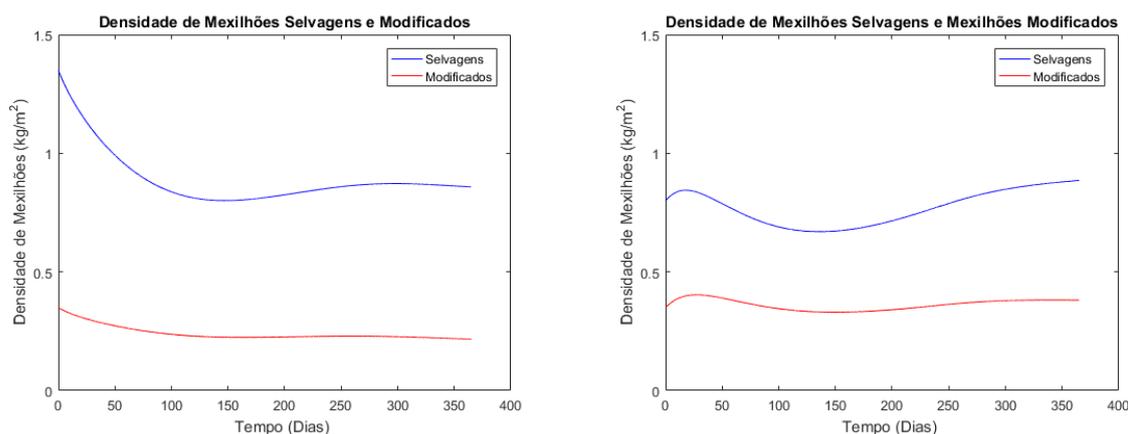
Descrição	Condições Iniciais
Larvas Modificadas	2 gl^{-1}
Mexilhões Modificados	$0,175 \text{ kg m}^{-2}$

Finalmente, também será apresentado resultados das dinâmicas em relação proporção de densidade das populações considerando a mescla de vantagem competitiva tomada como adequada e as mais pesadas para contrastar velocidade de erradicação.

4.2 Resultados e Discussões

4.2.1 Sem Vantagens Competitivas

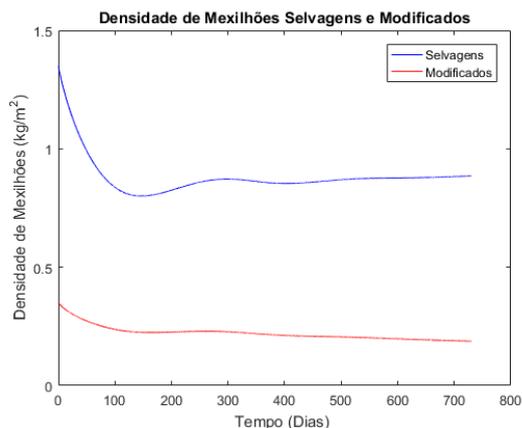
O cenário que não apresenta vantagens competitivas registra uma breve competição. Todavia, a espécie modificada tende a perturbar a selvagem, mas não prevalecer.



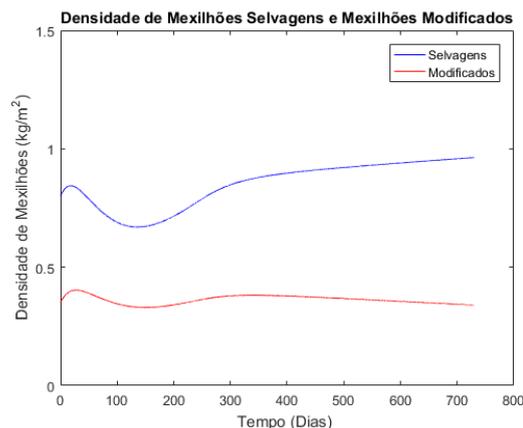
(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.1 – Resultados para densidades de mexilhões selvagens e modificados em 1 ano de simulação.

A Figura 4.1 denota uma perturbação na população de selvagens em função da admissão dos modificados no meio. Observe que no cenário de infestação, de pronto se evidencia uma variação negativa em ambas as populações. No contexto de pós limpeza, todavia, ambas as populações se desenvolvem um pouco antes da perturbação negativa, tendo em vista que a capacidade suporte do meio não fora atingida pelos mexilhões.



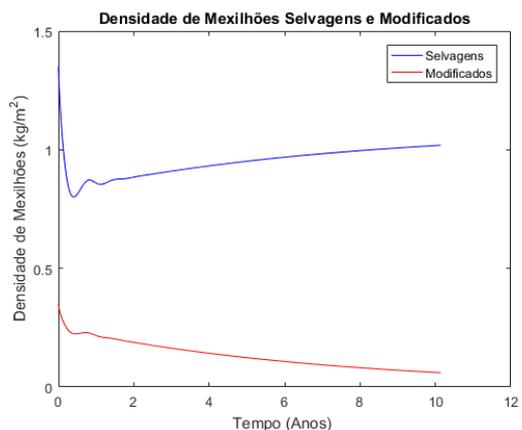
(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação.



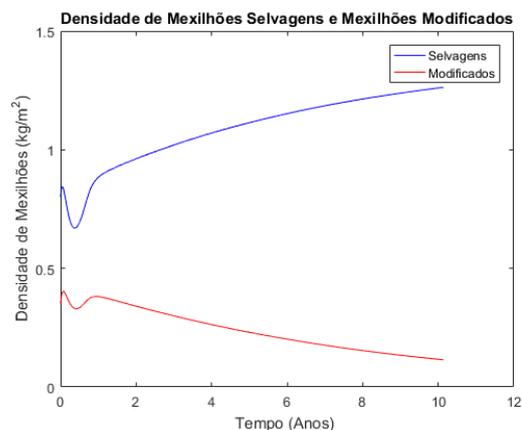
(b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.2 – Resultados para densidades de mexilhões selvagens e modificados em 2 anos de simulação.

A Figura 4.2, atesta o desenvolvimento da população de selvagens e um suave declínio dos modificados, que não era contemplado na Figura 4.1 devido ao tempo de simulação. Apesar do desenvolvimento de ambas as populações nos instantes iniciais, o perfil das curvas se assemelham, de modo que a grande diferença está no encurtamento da distância entre elas, que fora promovida pela limpeza.



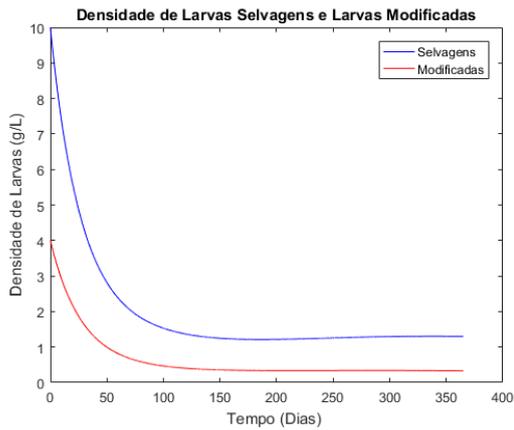
(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação.



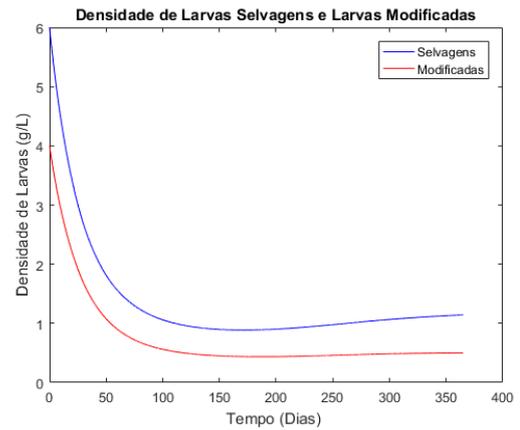
(b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.3 – Resultados para densidades de mexilhões selvagens e modificados em 10 anos de simulação.

Finalmente, a Figura 4.3 extrapola para uma década a dinâmica das populações envolvidas. Observa-se que, em um longo prazo, extingue a espécie modificada em favor da selvagem, que desenvolve-se e retorna para o platô da infestação.

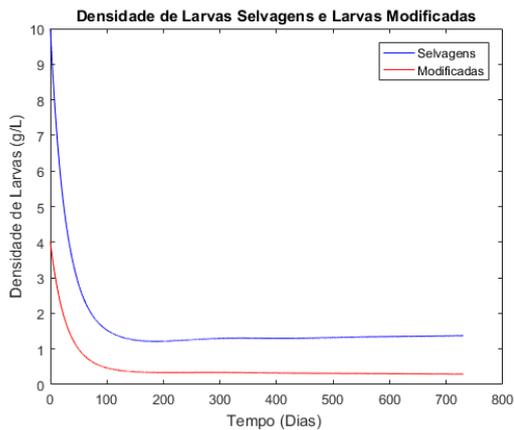


(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.

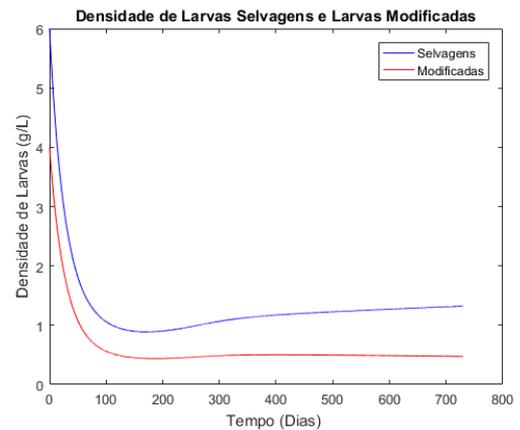


(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.4 – Resultados para densidades de larvas selvagens e modificadas em 1 ano de simulação.

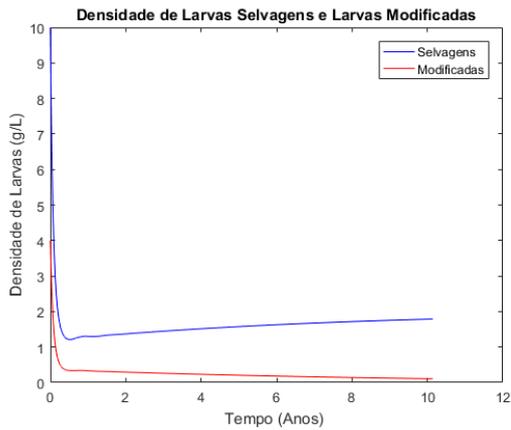


(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.

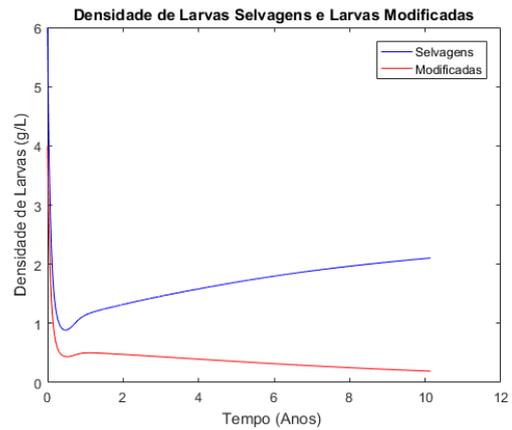


(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.5 – Resultados para densidades de larvas selvagens e modificadas em 2 anos de simulação.



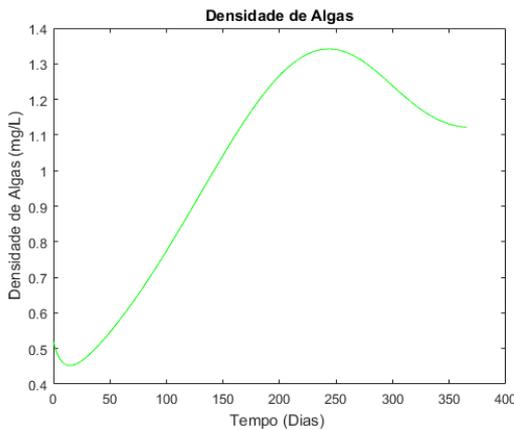
(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.



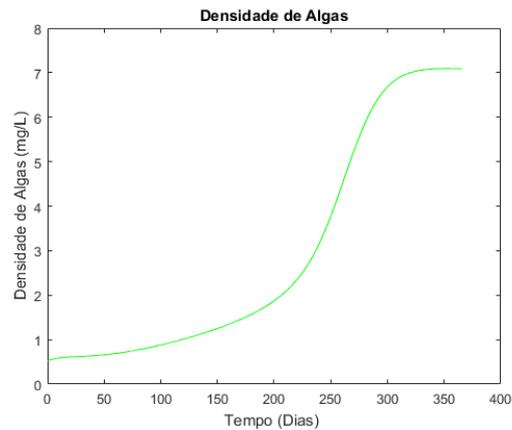
(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.6 – Resultados para densidades de larvas selvagens e modificadas em 10 anos de simulação.

As Figuras 4.4 a 4.6 destacam uma queda similar de ambas as populações. Contudo, tão logo a população de selvagens prevalece na competição e torna a desenvolver-se. Ficou um pouco mais evidente, no entanto, que o contexto de limpeza acabou por acelerar um pouco a dinâmica no longo prazo.

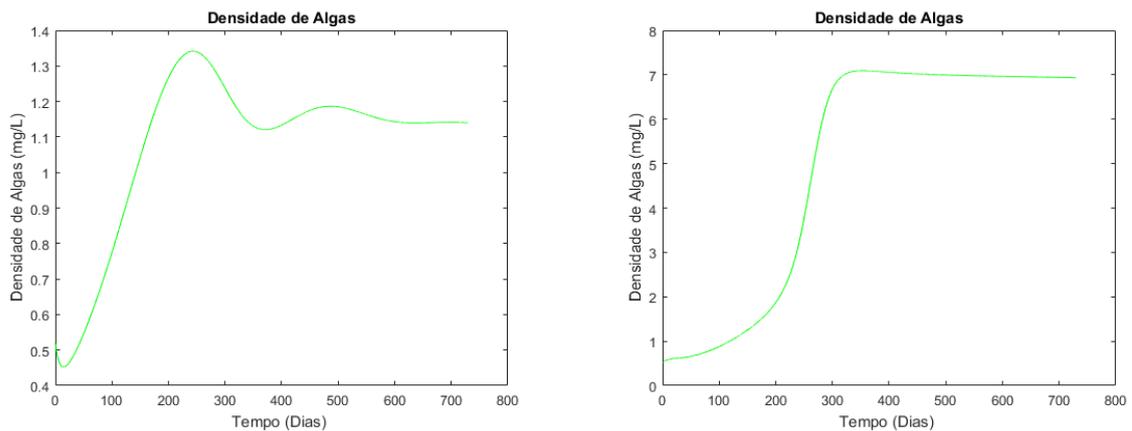


(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação.



(b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.7 – Resultados para densidades de algas em 1 ano de simulação.



(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

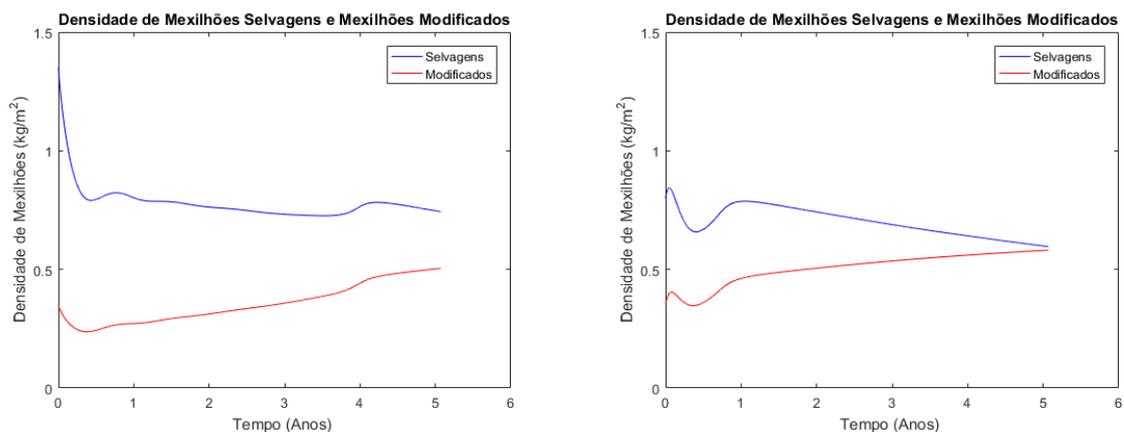
Figura 4.8 – Resultados para densidades de algas em 2 anos de simulação.

As Figuras 4.7 e 4.8 apresentam o comportamento da densidade de algas em ambos os contextos, para um e dois anos. Ficou evidente que no cenário de infestação ela oscila um pouco mais, mas tende a estabilizar-se em um nível populacional maior (em princípio). Em um contexto de limpeza que, para o caso dos mexilhões e larvas, acelerou a dinâmica, as algas atingem uma densidade menor e já começam a apresentar um brando declive relacionado ao desenvolvimento dos selvagens (aumento populacional), como esperado.

Com efeito, os resultados para o caso de competição desconsiderando qualquer vantagem para a espécie modificada atestaram o que já era esperado. Isto é, uma perturbação momentânea na população de selvagens frente aos modificados que, em longo prazo, prevalecem.

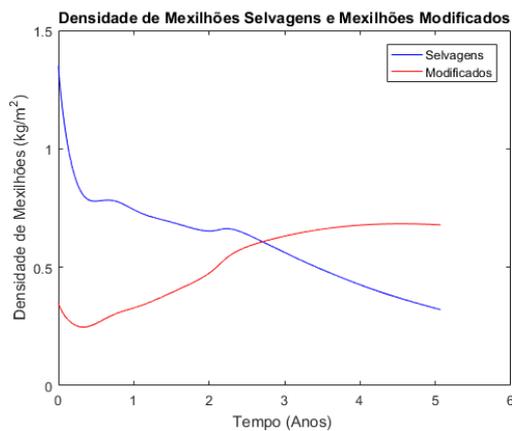
4.2.2 Reprodução Mais Eficiente

Considerando a vantagem competitiva a respeito do acréscimo da taxa de crescimento na equação das larvas, as Figuras 4.9 a 4.17 representam os resultados obtidos dessas modificações em um período de cinco anos.

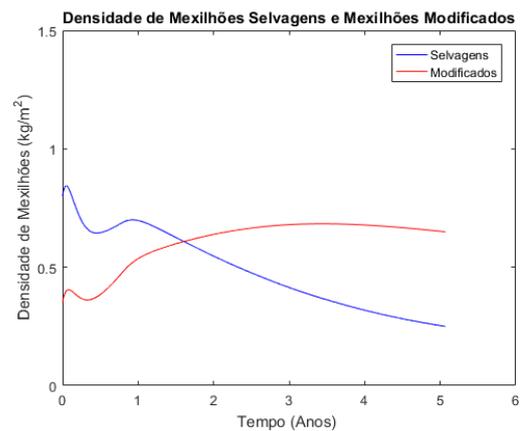


(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.9 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{r}_1 = 0,08$.

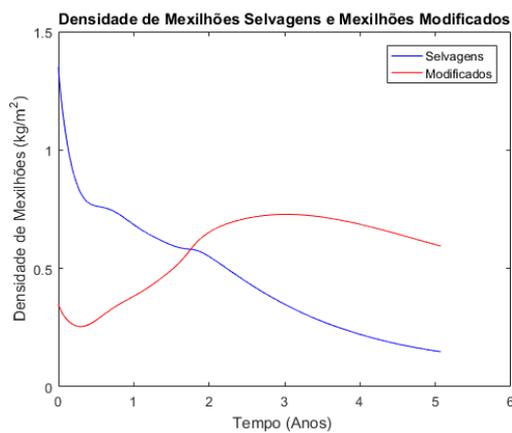


(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação.

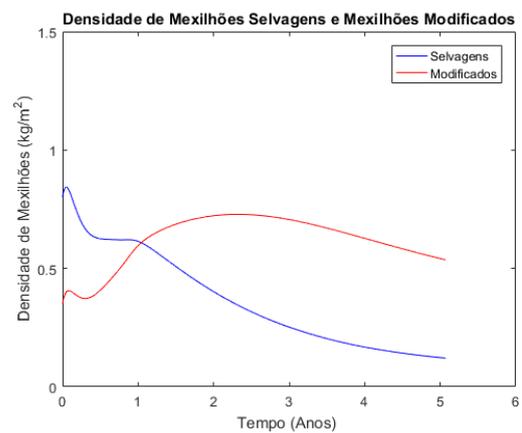


(b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.10 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{r}_1 = 0,09$.



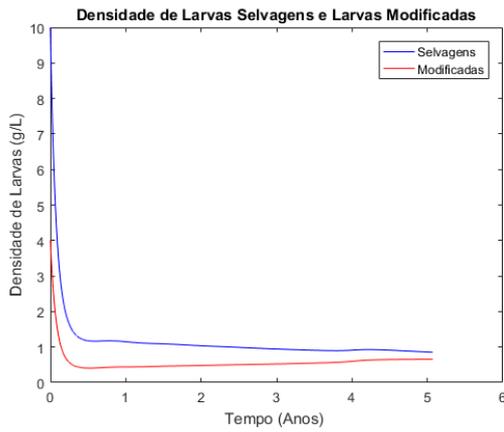
(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação.



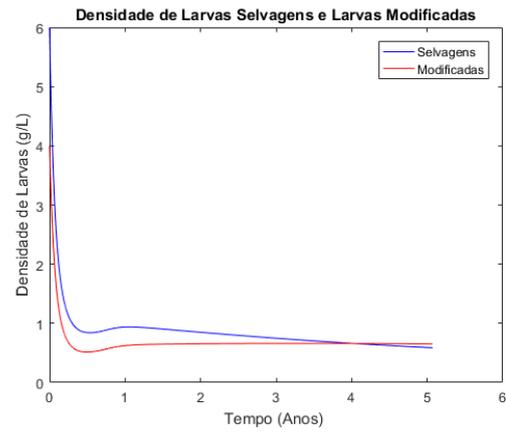
(b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.11 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{r}_1 = 0,1$.

As Figuras 4.9 e 4.10 já apresentam um comportamento diferente do primeiro caso. A partir do momento que admite-se uma vantagem competitiva, o prevalectimento – embora necessite de um longo período – da espécie modificada acontece. Ainda, a última figura, no cenário de pós limpeza, já apresenta um declive esperado da população de modificados. Esse declive ocorre porque os modificados necessitam dos gametas selvagens para se reproduzir. Com efeito, essa vantagem competitiva é muito significativa, todavia, embora a Figura 4.11 evidencie declive, não necessariamente significa erradicação, mas uma coexistência entre as duas populações.

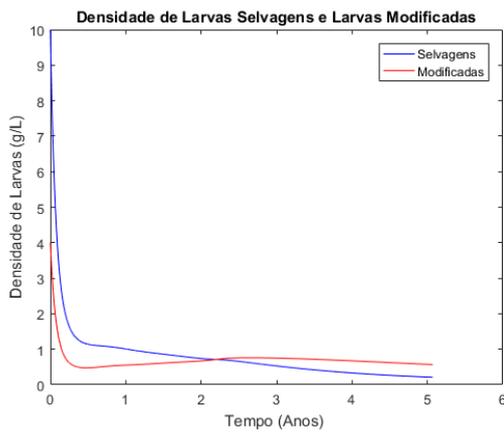


(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.

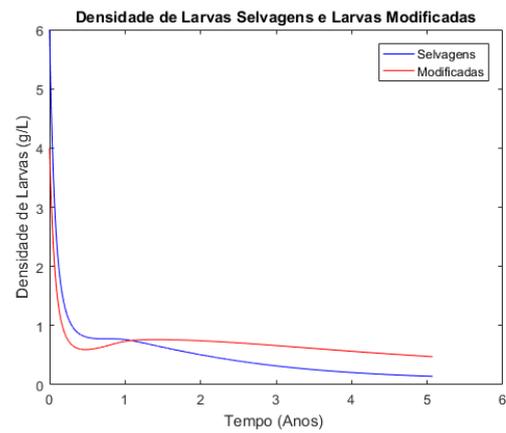


(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.12 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{r}_1 = 0,08$.

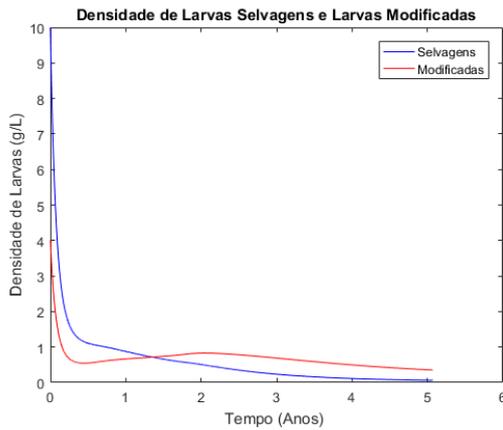


(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.

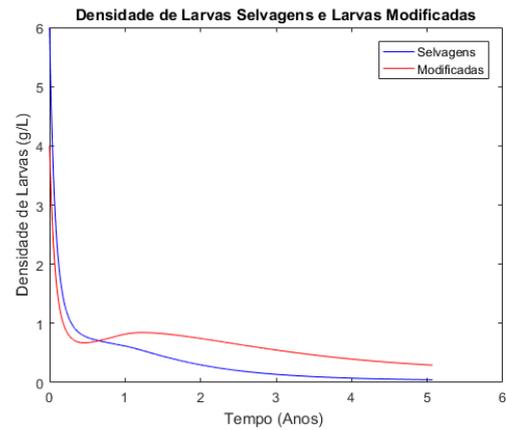


(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.13 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{r}_1 = 0,09$.



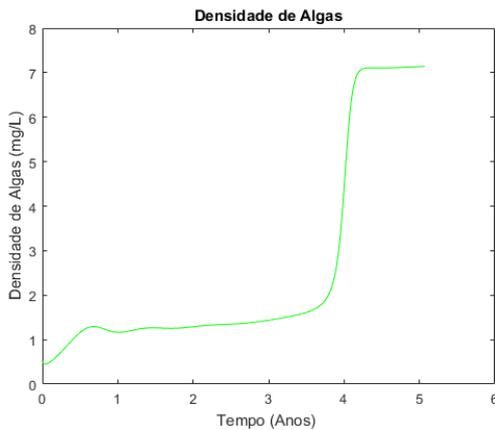
(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.



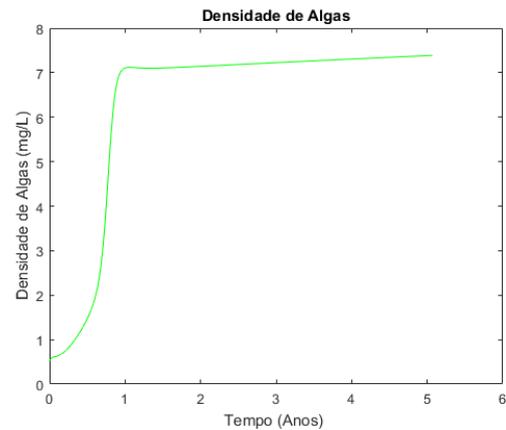
(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.14 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{r}_1 = 0,1$.

As Figuras 4.12 a 4.14 exibem comportamento similar ao destacado anteriormente em relação aos mexilhões. Convém comentar que a Figura 4.14 (b) já demonstra um nível de larvas selvagens muito próximo de zero. Além disso, observe que nas duas últimas Figuras 4.13 e 4.14 já é possível notar declive em ambas as populações (modificadas ou selvagens), indicando coexistência em baixos níveis populacionais ou, ainda, a possível erradicação.

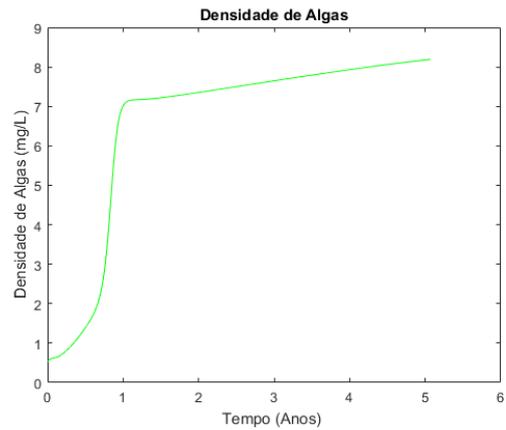
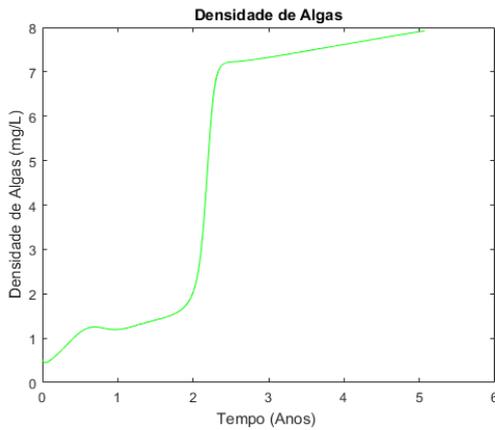


(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação.



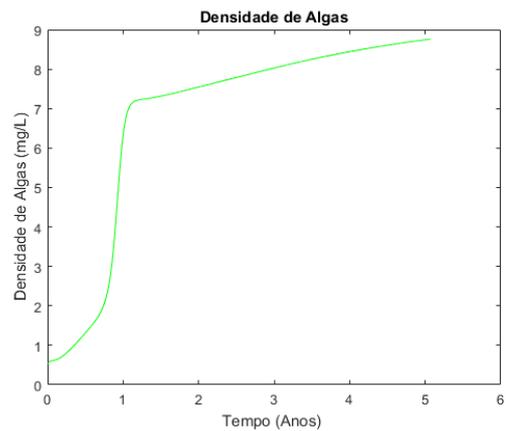
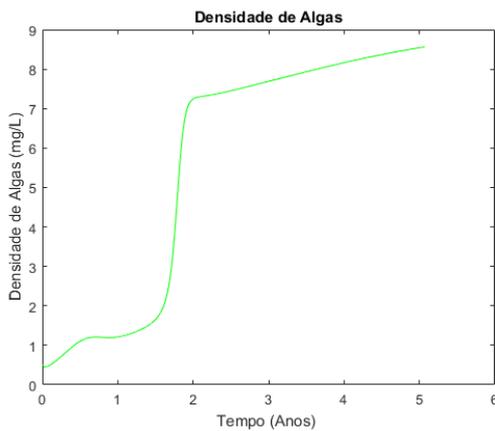
(b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.15 – Resultados para densidades de algas com $\bar{r}_1 = 0,08$.



(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.16 – Resultados para densidades de algas com $\bar{r}_1 = 0,09$.



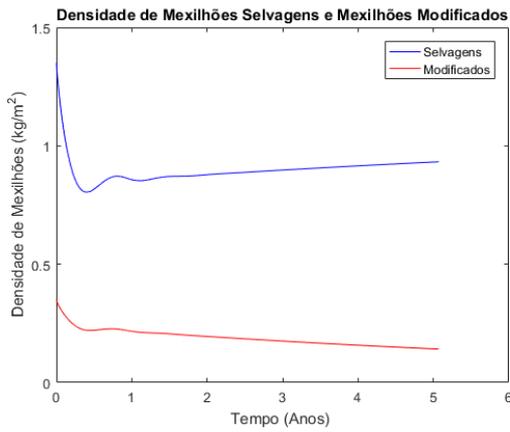
(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.17 – Resultados para densidades de algas com $\bar{r}_1 = 0,1$.

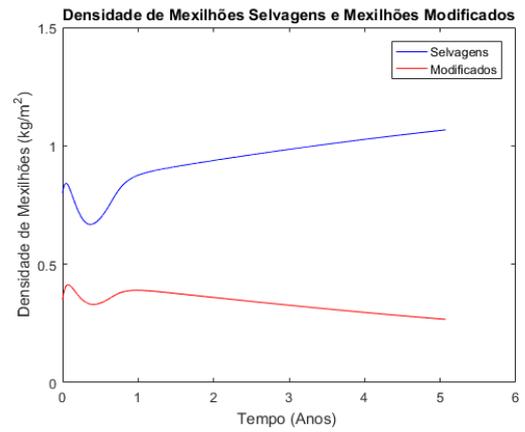
Com relação as algas, a Figura 4.15 apresenta um restabelecimento muito brando, tendo em vista que é o cenário de menor vantagem. As Figuras 4.15 e 4.15, todavia, já evidenciam recuperação da população de algas, tendo em vista que os predadores estão diminuindo e começam a se desenvolver.

4.2.3 Maturação Mais Breve

Abaixo seguem os resultados para vantagem sobre o parâmetro $\bar{\lambda}$, isto é, uma taxa de maturação mais breve.

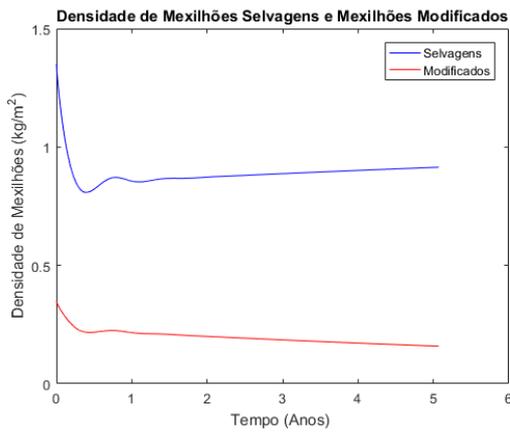


(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação.

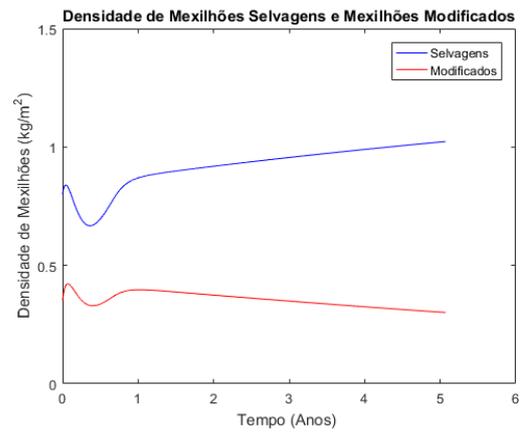


(b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.18 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{\lambda} = 0,035$.

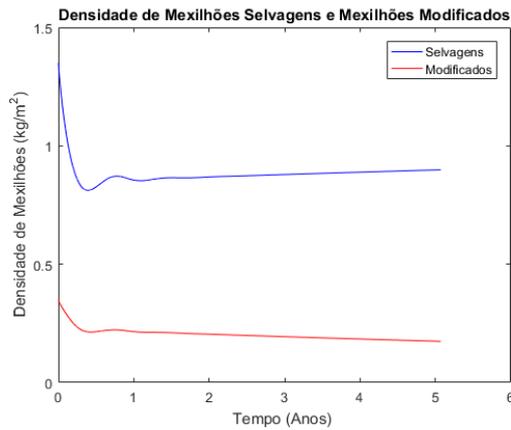


(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação.

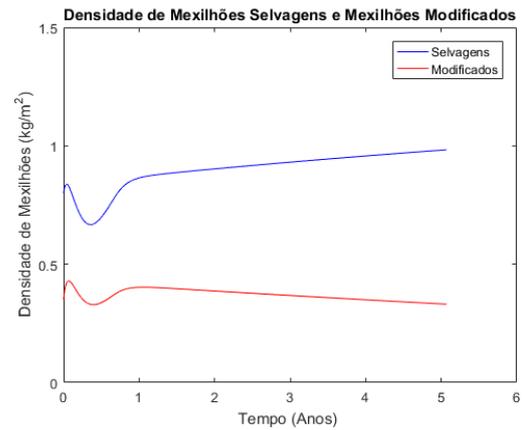


(b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.19 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{\lambda} = 0,04$.



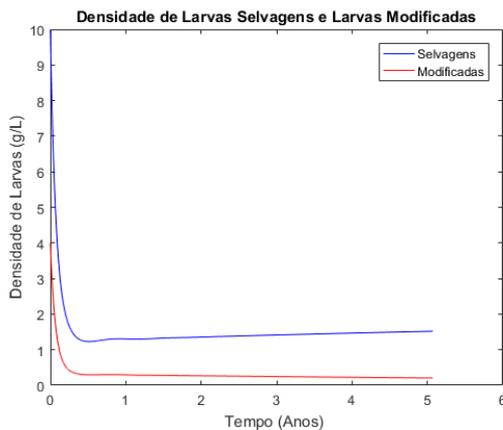
(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação.



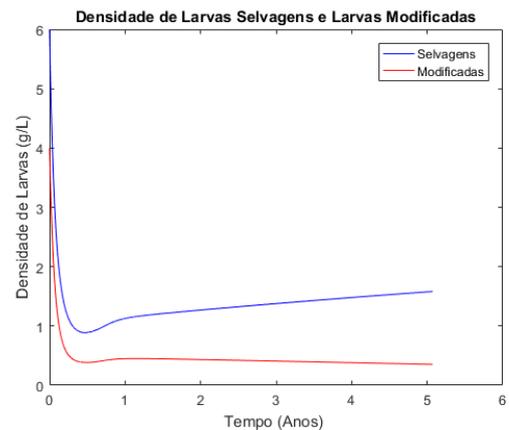
(b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.20 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{\lambda} = 0,045$.

Os resultados da dinâmica do mexilhão para maturação mais breve não indicam prevalectimento da espécie modificada, como pode ser visto nas Figuras 4.18 a 4.20. Ademais, assemelham-se ao primeiro caso, isto é, competição sem vantagem.

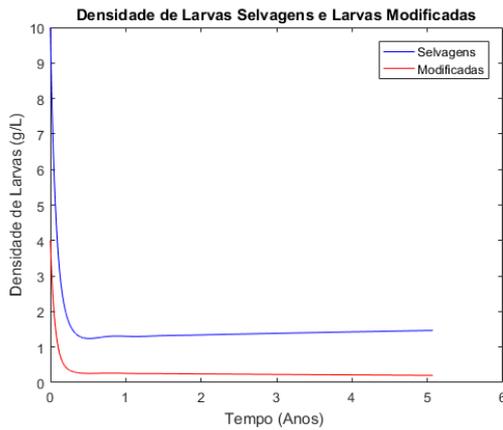


(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.

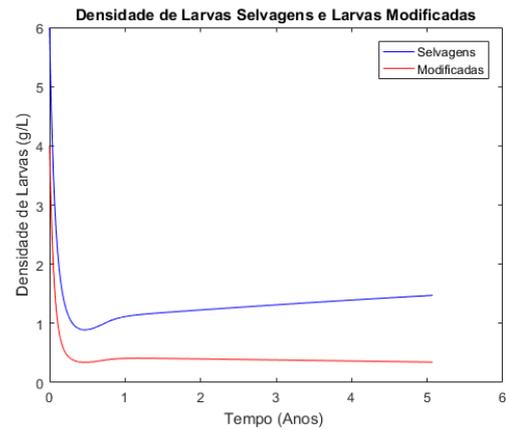


(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.21 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{\lambda} = 0,035$.

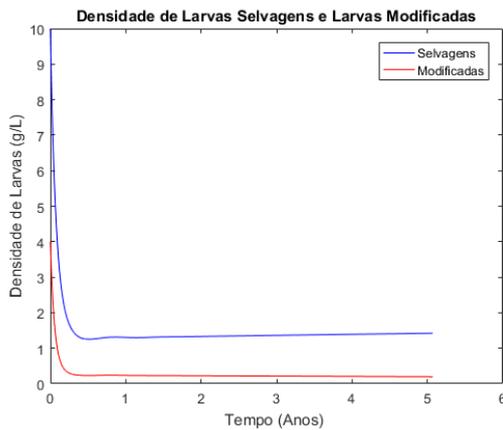


(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.

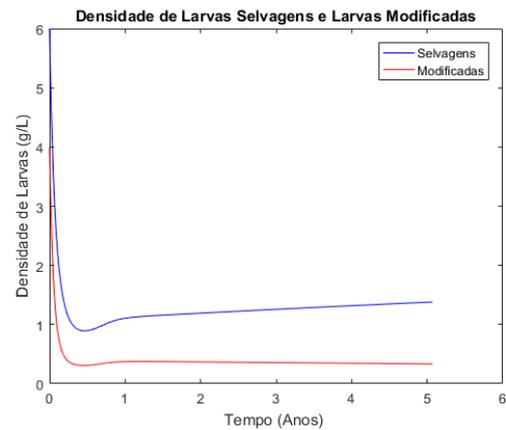


(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.22 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{\lambda} = 0,04$.



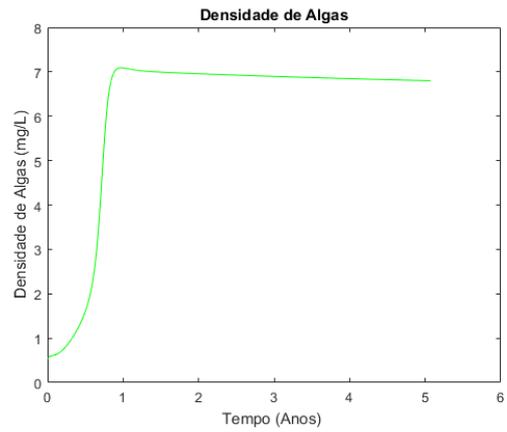
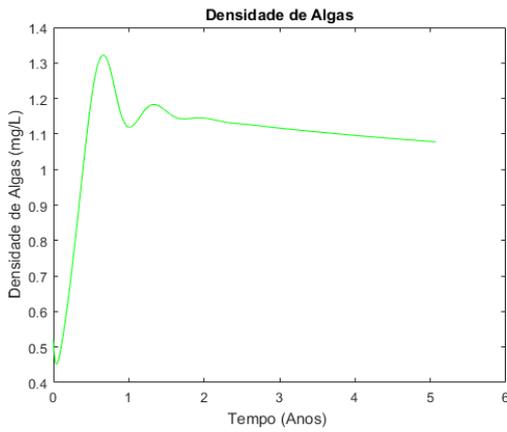
(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.



(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

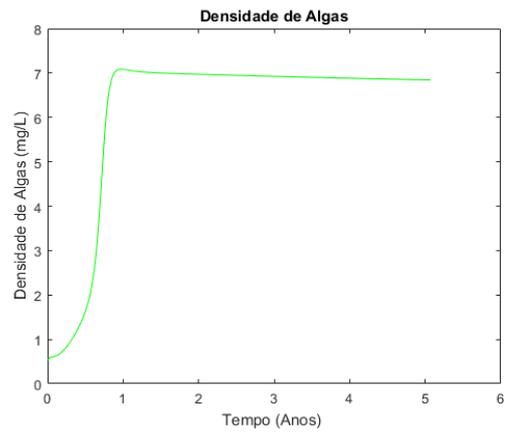
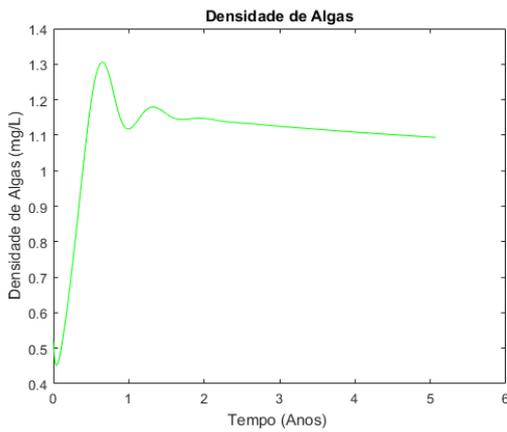
Figura 4.23 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{\lambda} = 0,045$.

Bem como o desfecho contemplado pela dinâmica dos mexilhões, as curvas das larvas também não destacaram prevaletimento do modificado, como ilustram as Figuras 4.21 a 4.23. Os resultados, portanto, assemelhando-se ao caso sem vantagem competitiva.



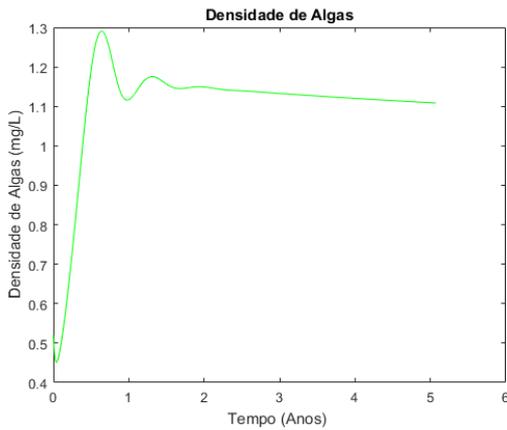
(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.24 – Resultados para densidades de algas com $\bar{\lambda} = 0,03$.

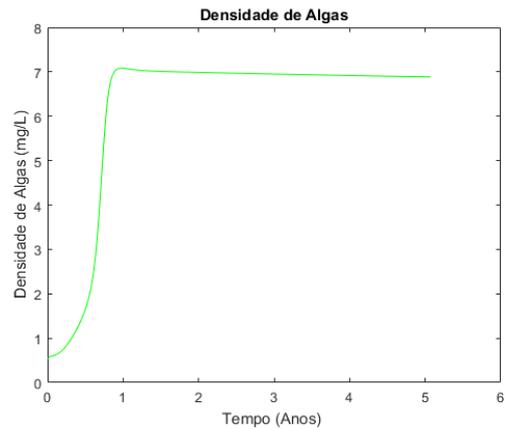


(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.25 – Resultados para densidades de algas com $\bar{\lambda} = 0,035$.



(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação.



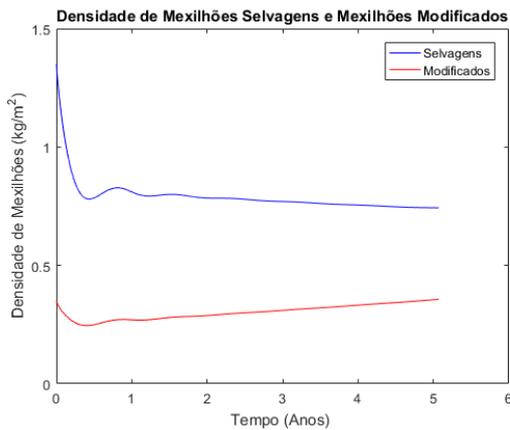
(b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.26 – Resultados para densidades de algas com $\bar{\lambda} = 0,04$.

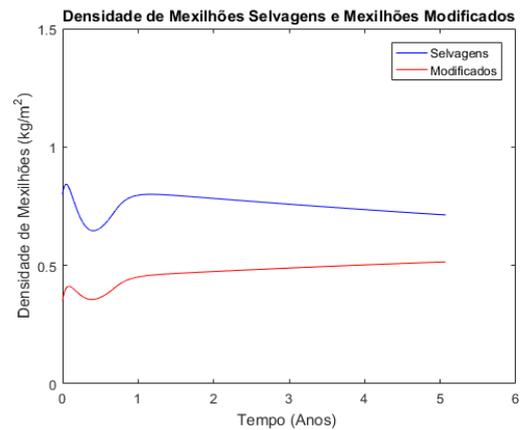
Como esperado, o resultado para as algas também apresentou o mesmo perfil dinâmico do caso sem vantagem competitiva, representado pelas Figuras 4.24 a 4.26. Atestando, assim, que o parâmetro da maturação pouco influencia se tomado como vantagem competitiva. Por fim, a análise de sensibilidade do R_0 atestou que este não é tão sensível como r_1 .

4.2.4 Mexilhões Mais Resistentes

Abaixo seguem os resultados para a vantagem sobre o parâmetro \bar{b} , isto é, uma mortalidade menor para a espécie modificada.

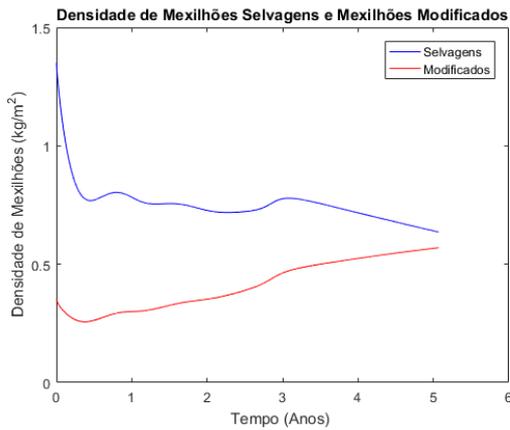


(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação.

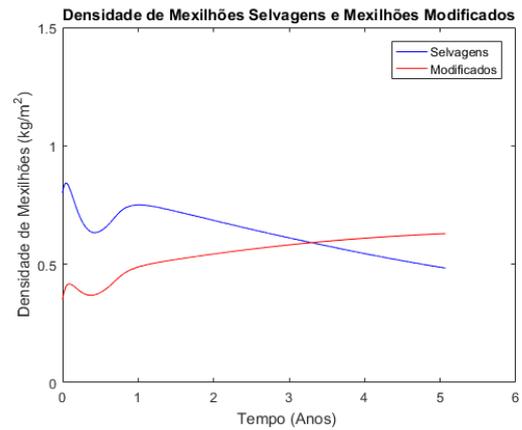


(b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.27 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{b} = 0,009$.

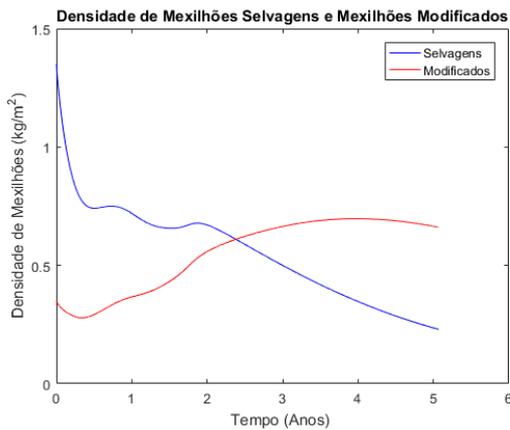


(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação.

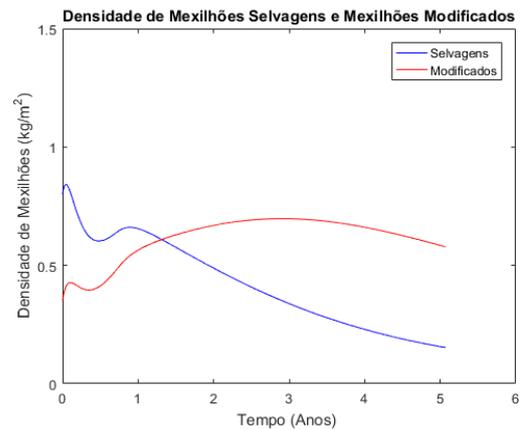


(b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.28 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{b} = 0,0085$.



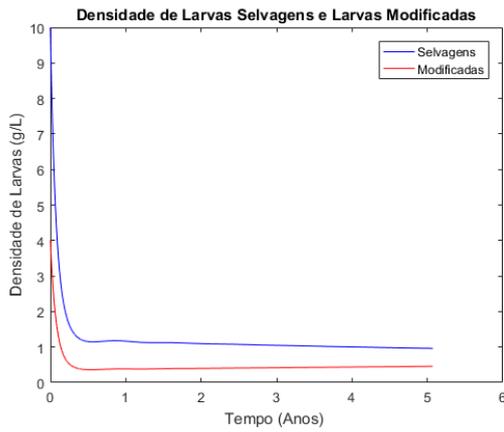
(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação.



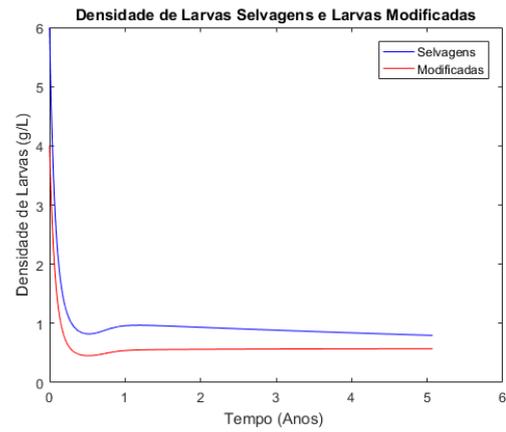
(b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.29 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{b} = 0,0075$.

Como esperado pela análise de sensibilidade, o parâmetro de mortalidade dos mexilhões é muito sensível. Aliás, em todas as figuras acima foi possível constatar a tendência de preva-
lecimento da espécie modificada. É evidente, todavia, que tal preva-
lecimento é atenuado para modificações mais brandas, como é o caso da Figura 4.27. As Figuras 4.28 e 4.29 indicam esse
preva-
lecimento e, a última, já indica declive das duas populações. Ademais, além da limpeza
acelerar o desfecho, também constatou uma menor oscilação inicial em todas as dinâmicas.

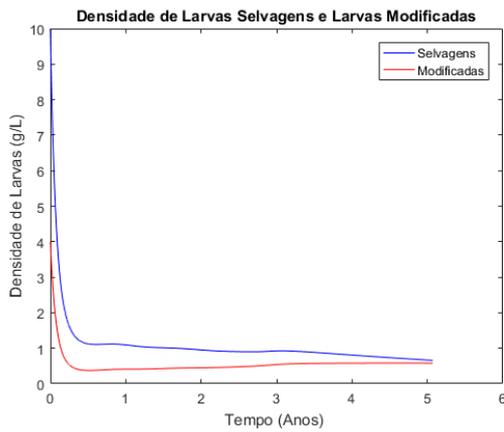


(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.

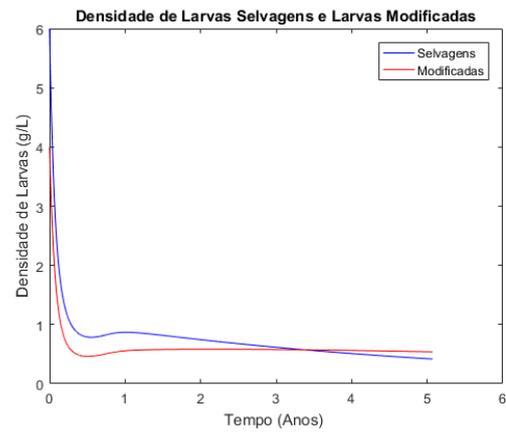


(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.30 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{b} = 0,009$.

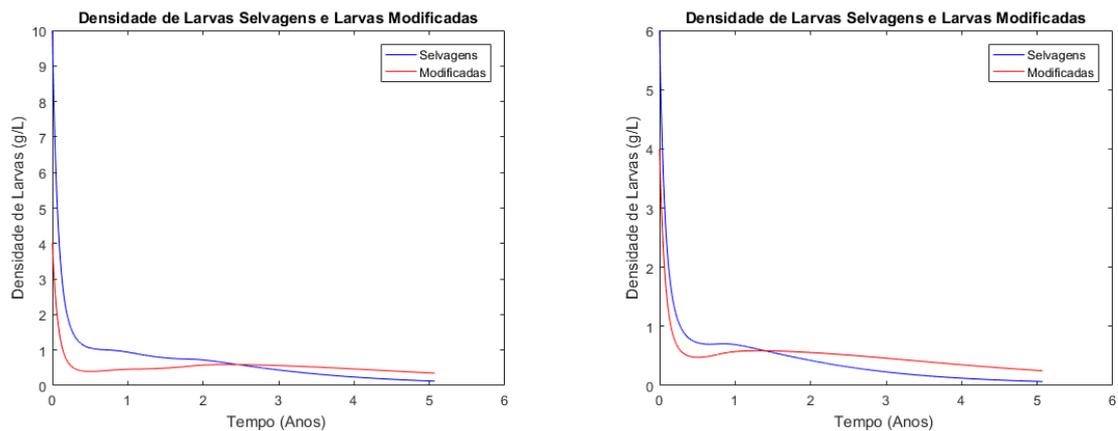


(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.



(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

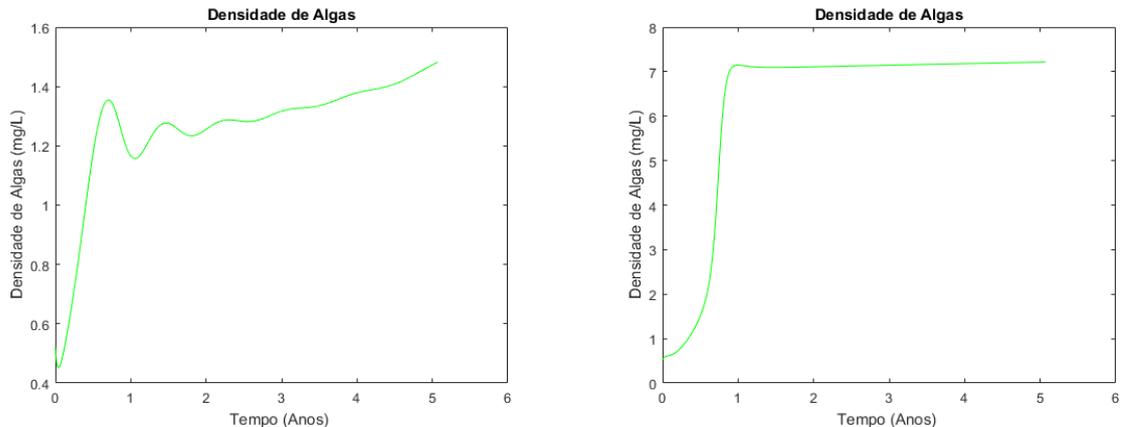
Figura 4.31 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{b} = 0,0085$.



(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

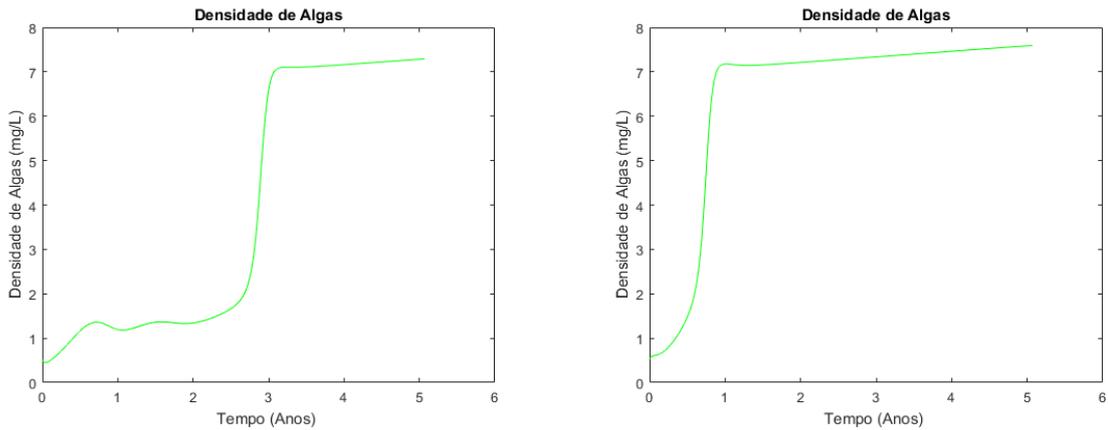
Figura 4.32 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{b} = 0,0075$.

Os resultados para larvas demonstraram interpretações similares aos dos mexilhões, ilustrados pelas Figuras 4.30 a 4.32. É interessante constatar, todavia, que os resultados das modificações no parâmetro \bar{b} assemelham-se bastante aos do parâmetro $\bar{\lambda}$, que possuem a mesma magnitude de sensibilidade, apresentada no capítulo II. Dessa forma, ambos os parâmetros apresentam-se como ótimas vantagens competitivas para a espécie modificada.



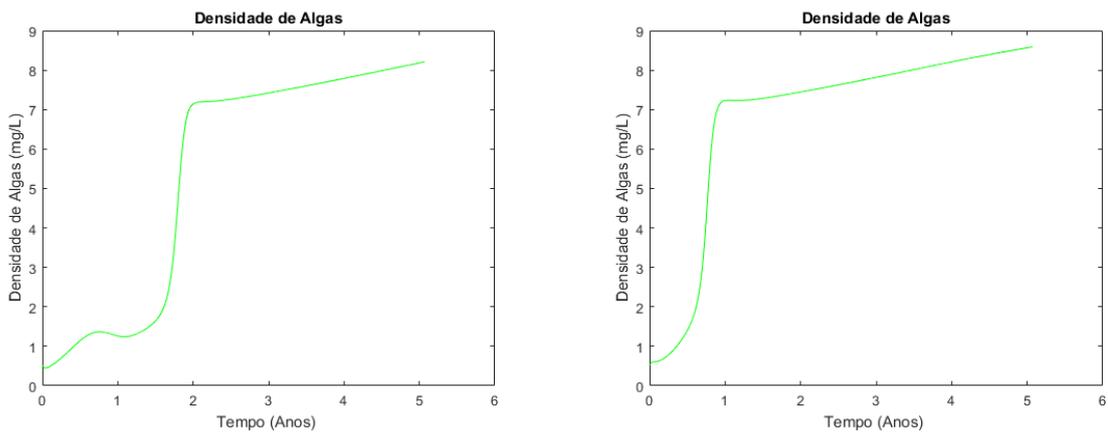
(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.33 – Resultados para densidades de algas com $\bar{b} = 0,009$.



(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.34 – Resultados para densidades de algas com $\bar{b} = 0,0085$.



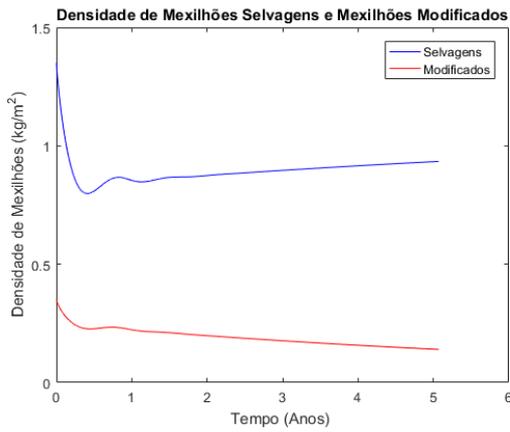
(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.35 – Resultados para densidades de algas com $\bar{b} = 0,0075$.

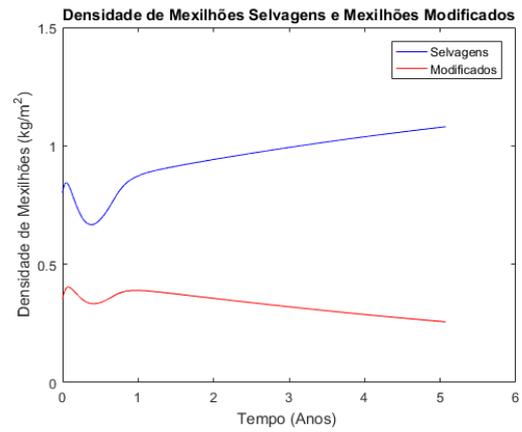
Os resultados para algas, assim como no caso do parâmetro $\bar{\lambda}$, evidenciam o mesmo comportamento, que é a recuperação da população de algas. Contudo, destaca-se através das Figuras 4.33 a 4.35 que tal recuperação é mais branda no primeiro caso e se torna significativa a medida que a vantagem para a espécie modificada se torna maior.

4.2.5 Larvas Mais Resistentes

Abaixo seguem os resultados para a vantagem sobre o parâmetro $\bar{\mu}$, isto é, uma mortalidade menor para as larvas da espécie modificada.

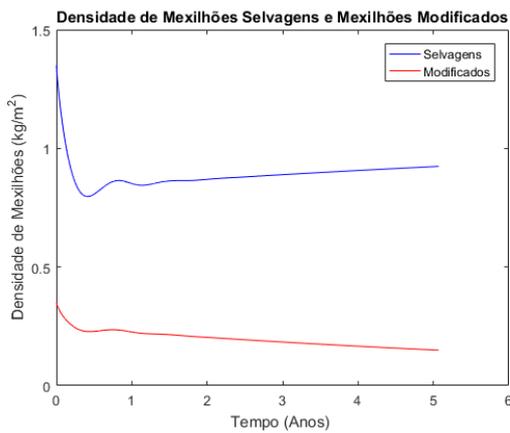


(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação.

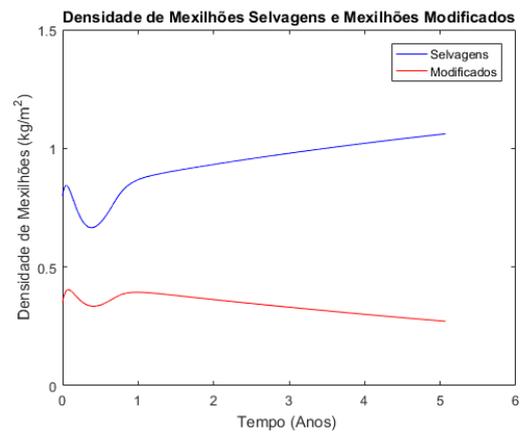


(b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.36 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{\mu} = 0,0036$.

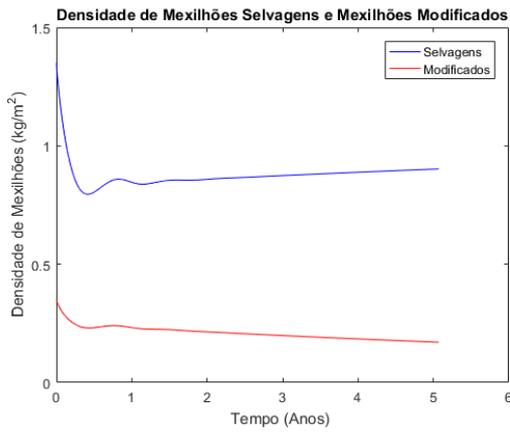


(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação.

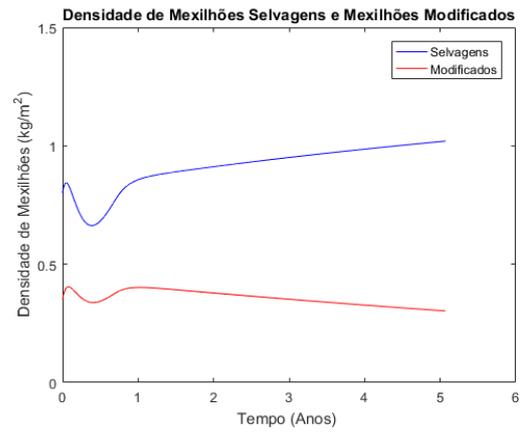


(b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.37 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{\mu} = 0,0034$.

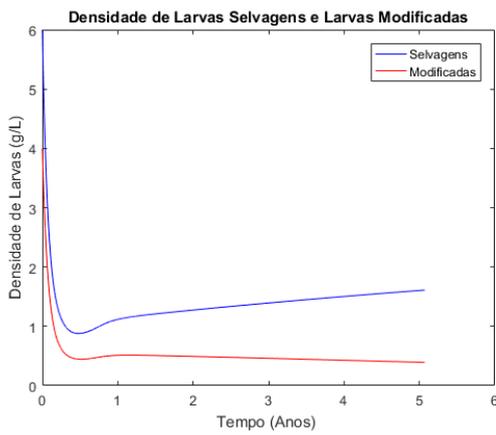


(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação.

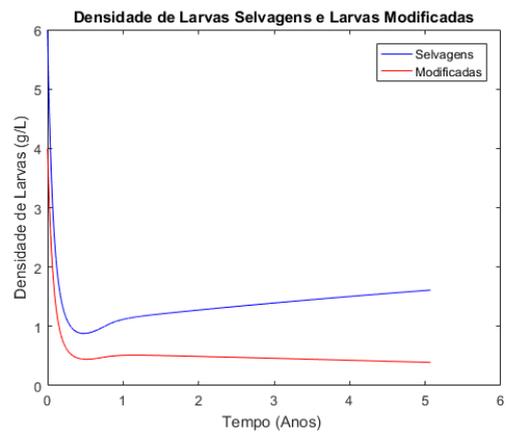


(b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.38 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{\mu} = 0,003$.

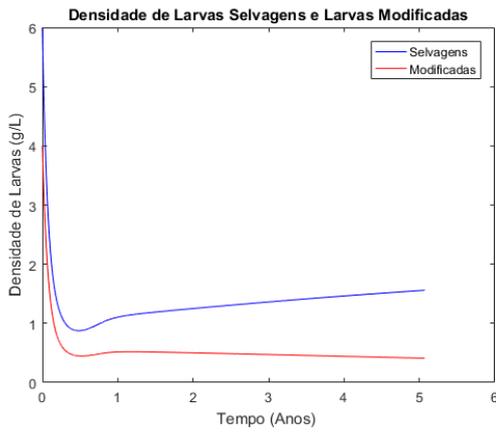


(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.

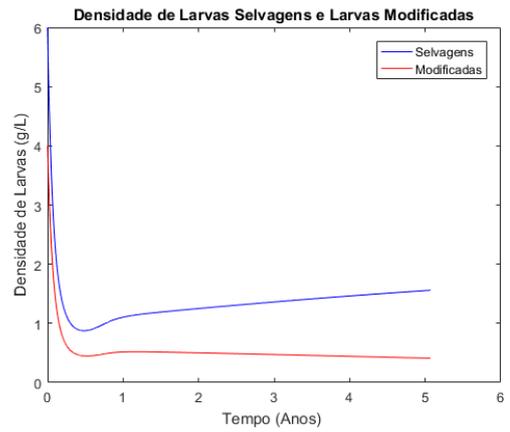


(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.39 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{\mu} = 0,0036$.

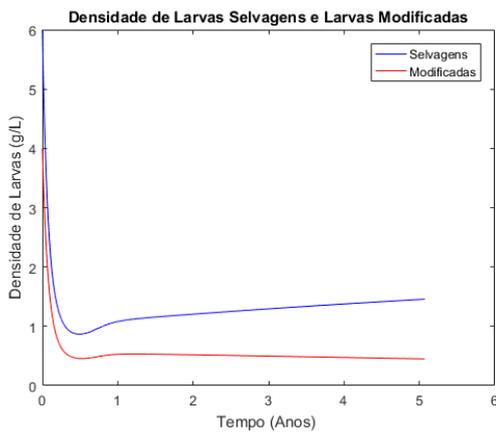


(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.

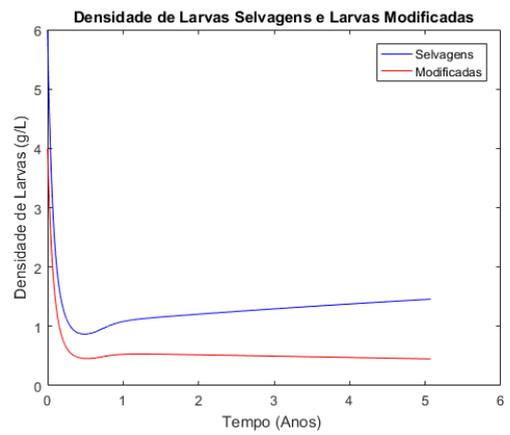


(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.40 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{\mu} = 0,0034$.

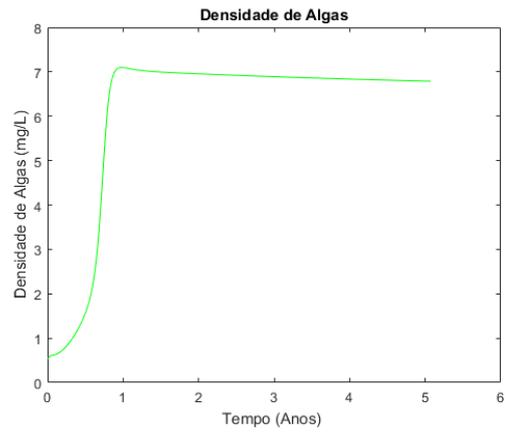
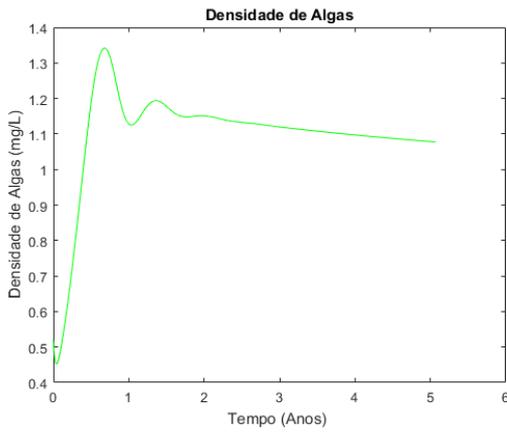


(a) Comportamento da densidade de larvas em cenário de infestação.



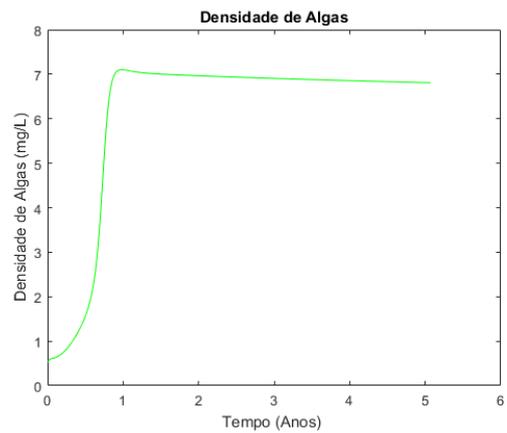
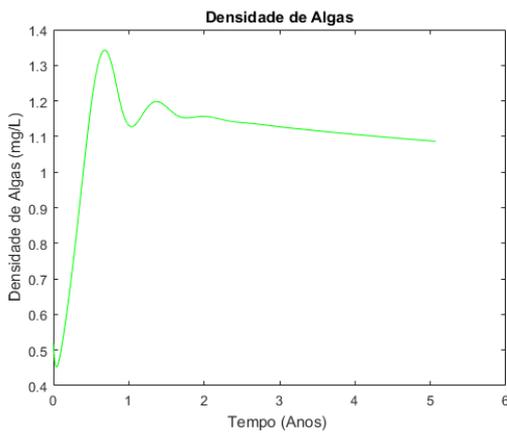
(b) Comportamento da densidade de larvas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.41 – Resultados para densidades de larvas com $\bar{\mu} = 0,003$.



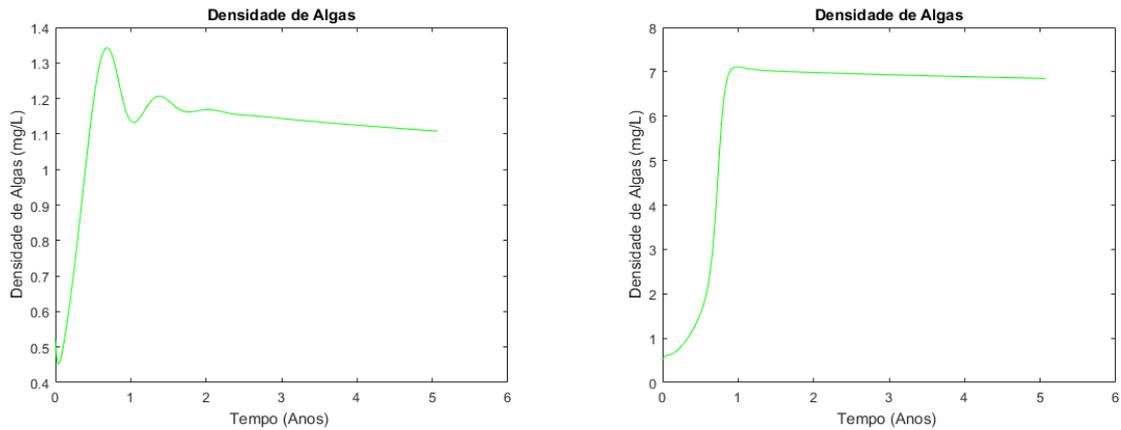
(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.42 – Resultados para densidades de algas com $\bar{\mu} = 0,0036$.



(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.43 – Resultados para densidades de algas com $\bar{\mu} = 0,0034$.



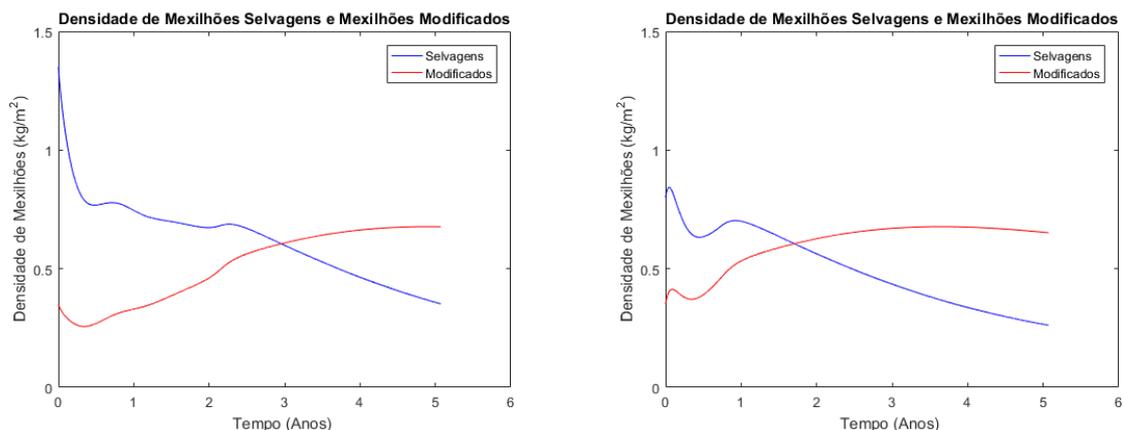
(a) Comportamento da densidade de algas em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de algas em cenário de pós limpeza.

Figura 4.44 – Resultados para densidades de algas com $\bar{\mu} = 0,003$.

Como já esperado, tendo em vista que sensibilidade do parâmetro $\bar{\mu}$ tem mesma magnitude que do parâmetro $\bar{\lambda}$, os resultados representados pelas Figuras 4.36 a 4.44 assemelham-se ao caso da vantagem de maturação mais breve. Convém pontuar que a dinâmica é a mesma e o contraste das curvas das algas já indica que há tendência dessa população diminuir novamente (algas). Esse desfecho evidencia que a perturbação para com a espécie modificada foi momentânea e, em longo prazo, esta será extinta em favor da espécie selvagem.

4.2.6 Maior Eficiência Reprodutiva Com Mexilhões Mais Resistentes

Tomando a mescla entre as condições que apresentaram-se como mais eficientes visando a erradicação, isto é, \bar{r}_1 e \bar{b} (mais sensíveis), é possível constatar uma aceleração no prevailecimento da espécie modificada. Os resultados abaixo apontam tal desfecho.

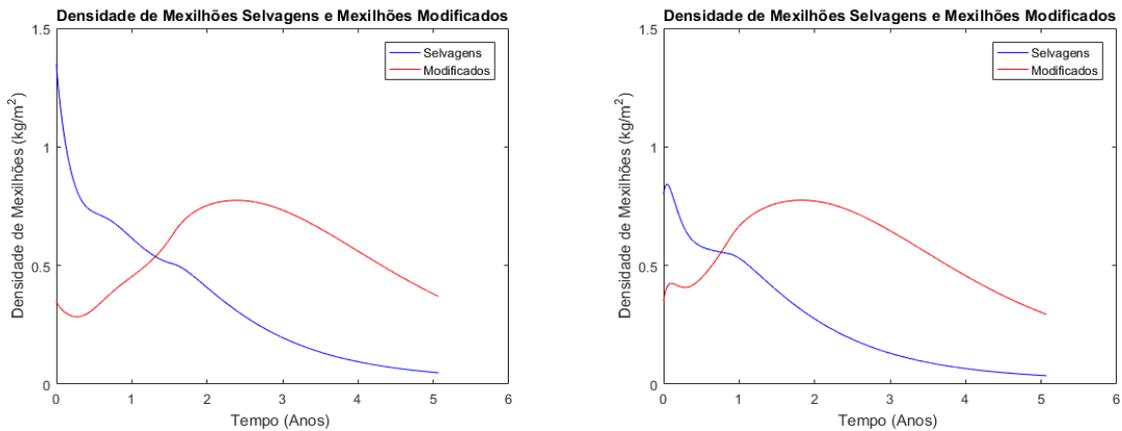


(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.45 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{r}_1 = 0,08$ e $\bar{b} = 0,009$.

A Figura 4.45 indica uma alternância entre os níveis populacionais de ambas as espécies. Não obstante, o cenário com limpeza reduz (novamente) as oscilações e acelera o processo. Sem

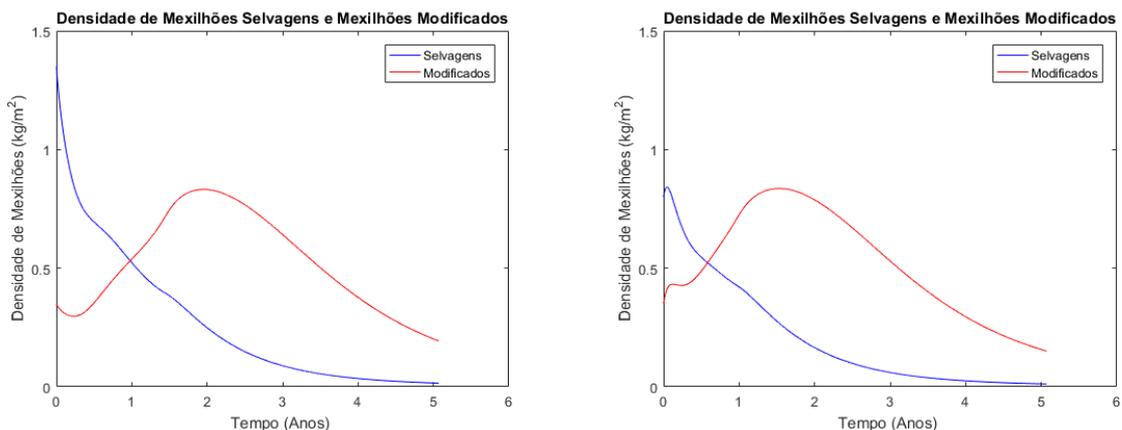
a limpeza, tal alternância ocorre perto de três anos, com ela, todavia, ocorre pouco antes de dois anos.



(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.46 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$.

A Figura 4.46 aponta similar comportamento ao caso anterior, no entanto, depois da alternância entre as populações, é possível observar certo desenvolvimento da espécie competitiva antes do declive. Note, além disso, que a limpeza acelera a alternância, mais o ganho tempo não é tão significativo quanto o visto na Figura 4.45. O que passa a indicar que a limpeza é uma ferramenta poderosa frente a uma vantagem competitiva branda.



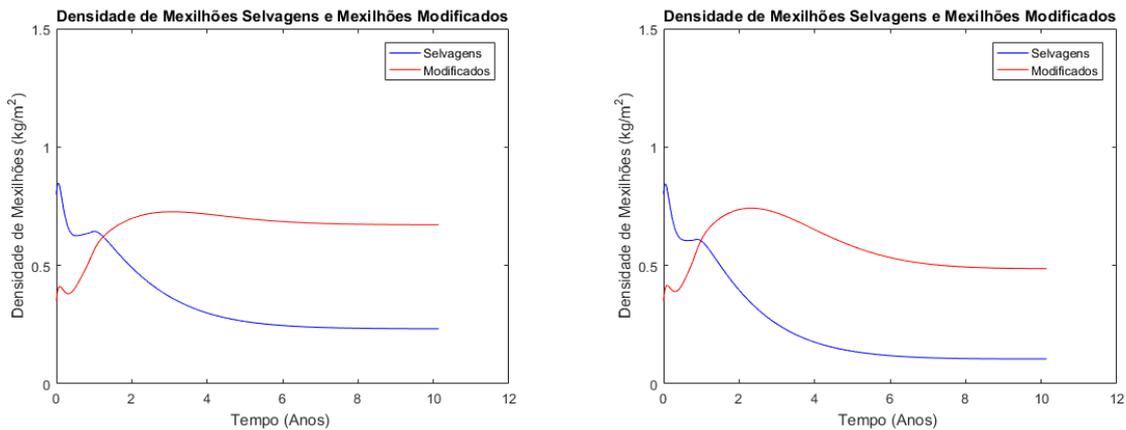
(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação. (b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de pós limpeza.

Figura 4.47 – Resultados para densidades de mexilhões com $\bar{r}_1 = 0,1$ e $\bar{b} = 0,0075$.

A Figura 4.47 exibe o mesmo comportamento que sua precedente. A dinâmica foi apenas um pouco acelerada, o que leva a crer que um maior acréscimo nos parâmetros não proporciona sempre o mesmo nível de vantagem. À vista disso, talvez uma limpeza mais eficiente com uma vantagem mais branda apresente-se como interessante estratégia.

4.2.7 Resultado Mesclado para Oscilação da Proporção de Transmissão

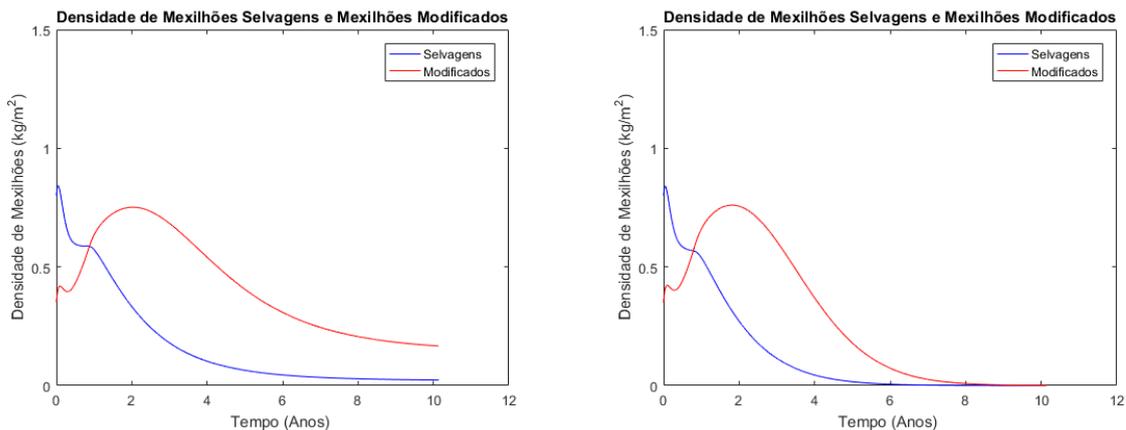
Abaixo seguem os resultados da variação do parâmetro χ para o caso da mescla de vantagens competitivas considerando o melhor cenário. Como não foi evidenciando grande diferença entre o par $\bar{r}_1 = 0,09 - \bar{b} = 0,0085$ e $\bar{r}_1 = 0,1 - \bar{b} = 0,0075$, optou-se pelo primeiro deles. Ressalta-se, além disso, que a situação de pós limpeza foi assumida para os resultados abaixo.



(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação com $\chi = 0,90$. (b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação com $\chi = 0,93$.

Figura 4.48 – Resultados para densidades de mexilhões para diferentes χ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos.

Observe que as Figura 4.48 em ambos os cenários parece indicar coexistência entre as duas populações no longo prazo. De modo que o nível da espécie selvagem prevalece menor.



(a) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação com $\chi = 0,95$. (b) Comportamento da densidade de mexilhões em cenário de infestação com $\chi = 0,97$.

Figura 4.49 – Resultados para densidades de mexilhões para diferentes χ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos.

A Figura 4.49(a) já destaca a tendência de erradicação. Embora, no entanto, em um prazo longo, tendo em vista que não ocorre em uma década, todavia, ambas as curvas estão em declínio. Para Figura 4.49(b), no entanto, a erradicação ocorre depois de oito anos.

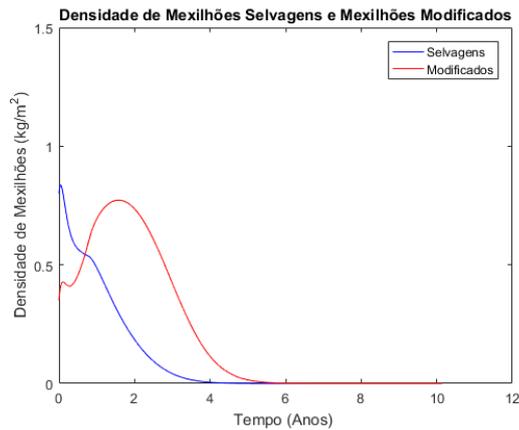


Figura 4.50 – Resultados para densidades de mexilhões para $\chi = 1$ (transmissão perfeita) com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos – contexto infactível.

A Figura 4.50 apresenta a erradicação pouco antes de seis anos para o cenário ideal de transmissão, que não pode ser obtido em pratica.

4.2.8 Resultados para Diferentes Níveis de Limpeza

Abaixo seguem os resultados obtidos para diferentes níveis de limpeza de acordo com as condições iniciais listas pela Tabela 4.6. Pontua-se que fora escolhido χ como 97% tendo em vista que, fora o cenário infactível, fora o único valor que indicou a erradicação.

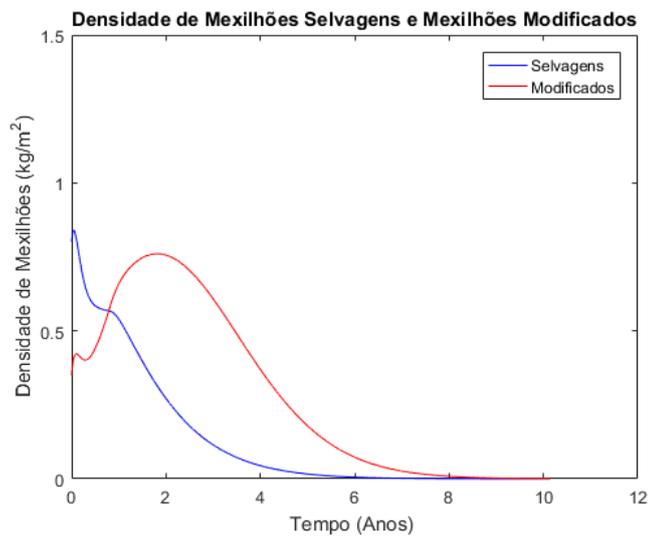


Figura 4.51 – Resultados para densidades de mexilhões para $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando o contexto de pós limpeza (utilizado até então).

A Figura 4.51 apresenta o resultado de erradicação para o cenário de pós limpeza. Observe que a erradicação é atingida na faixa de 8 a 10 anos da inserção.

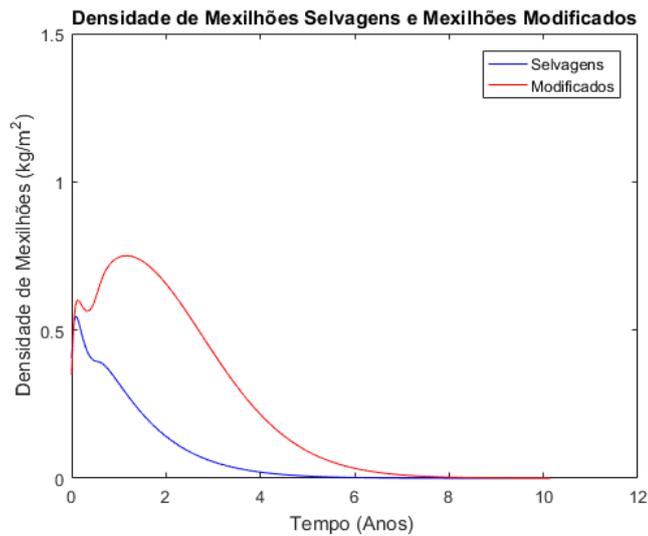


Figura 4.52 – Resultados para densidades de mexilhões para $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando o contexto de limpeza de 70%.

A Figura 4.52 apresenta o resultado de erradicação para o cenário de limpeza de 70%. Observe que a erradicação é atingida na faixa de 6 a 8 anos da inserção. Por conseguinte, a maior significância dessa limpeza conseguiu adiantar a erradicação.

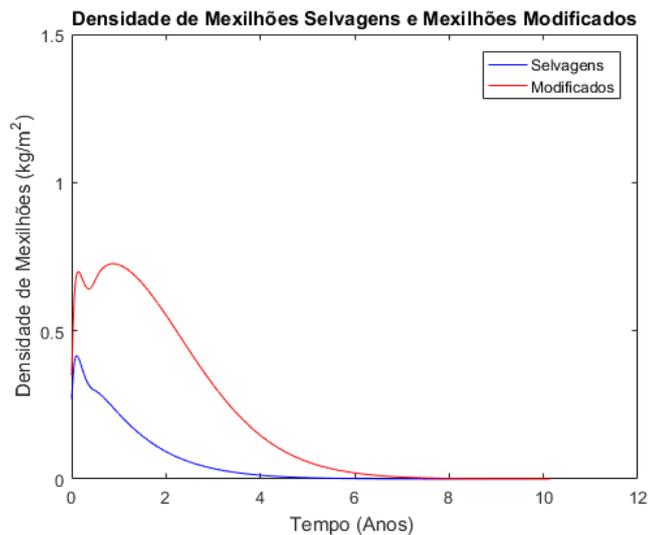


Figura 4.53 – Resultados para densidades de mexilhões para $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando o contexto de limpeza de 80%.

A Figura 4.53 demonstra comportamento muito similar a Figura 4.52, essa ocorrência pode ser explicada pelo maior desenvolvimento da população modificada nos instantes iniciais da inserção.

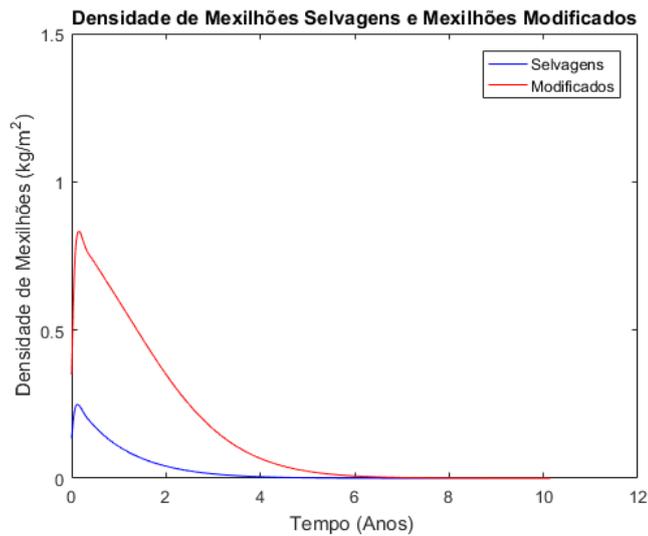


Figura 4.54 – Resultados para densidades de mexilhões para $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando o contexto de limpeza de 90%.

A Figura 4.54 comprova que maior significância de limpeza, depois de certo limite, não promove muitos ganhos em relação a velocidade de erradicação. Apesar do decaimento das curvas estar 'brandamente' mais significativo, a erradicação ainda está dentro da faixa de 6 a 8 anos.

Diante disso, as Figuras 4.55 e 4.56 apresentam a dinâmica das populações de larvas e algas para a limpeza de 70%. Observe que as larvas se erradicam um pouco antes da população de mexilhões, o que faz sentido, tendo em vista a perturbação dessa erradicação é atrasada na população de mexilhões. Ademais, as algas conseguem se desenvolver e contemplam um platô de capacidade suporte esperado frente a extinção dos moluscos.

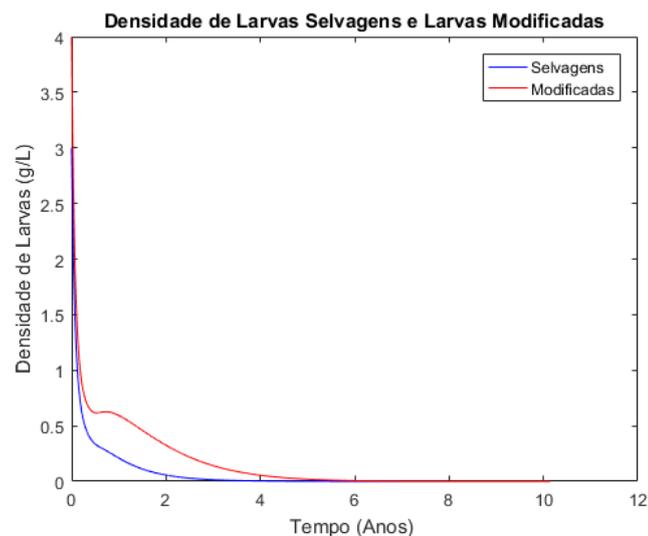


Figura 4.55 – Resultados para densidades de larvas para $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando o contexto de limpeza de 70%.

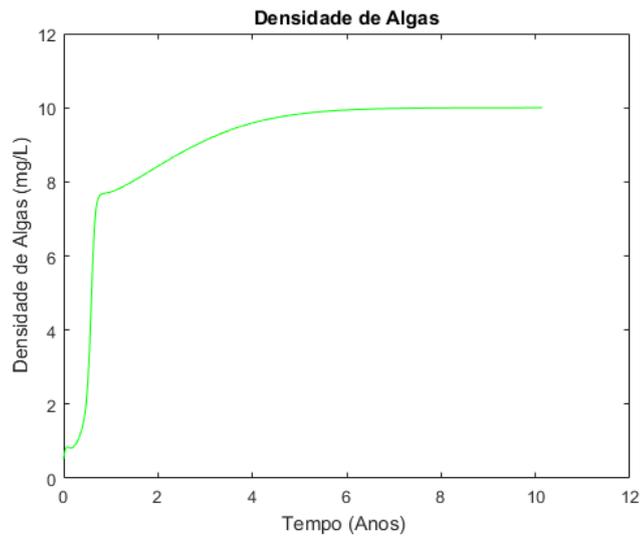
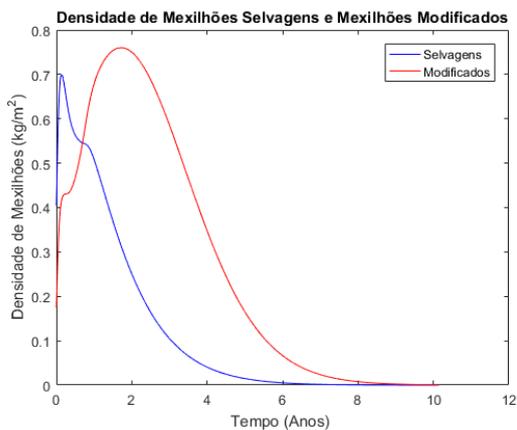


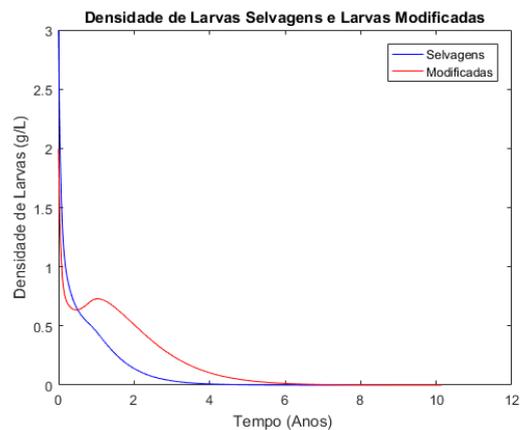
Figura 4.56 – Resultados para densidades de algas para $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando o contexto de limpeza de 70%.

4.2.9 Diferentes Condições Iniciais para os Modificados

Os resultados abaixo apresentam as diferentes possibilidades com a redução da entrada dos modificados, considerando o contexto de limpeza de 70%, $\chi = 0,97$, $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$.



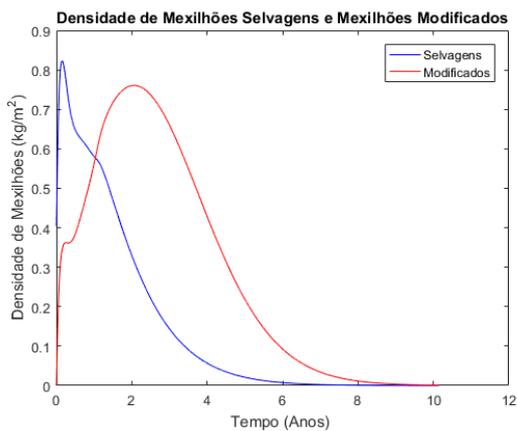
(a) Comportamento da densidade de mexilhões.



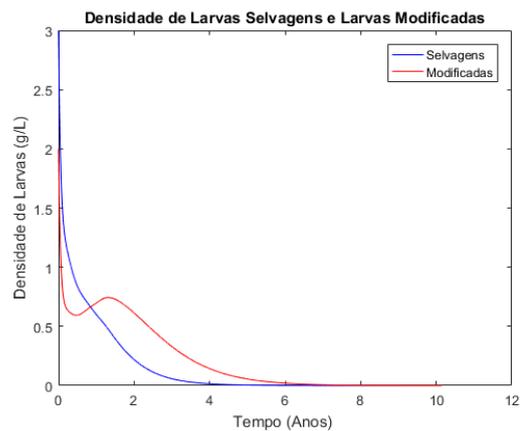
(b) Comportamento da densidade de larvas.

Figura 4.57 – Dinâmica das densidades considerando a entrada de larvas e mexilhões modificados em 10% da capacidade suporte.

A Figura 4.57 destaca que a redução em metade da densidade populacional dos modificados (larvas e mexilhão) mantém o mesmo perfil de curva. No entanto, atrasa a erradicação.



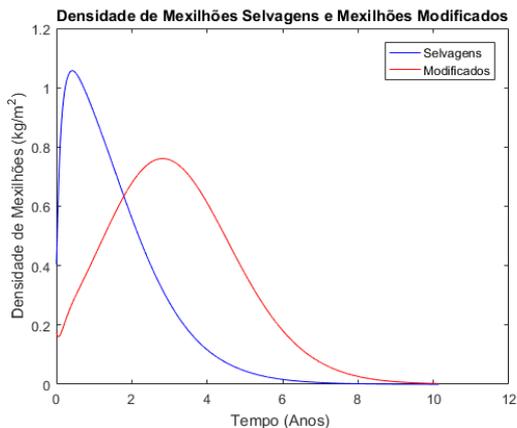
(a) Comportamento da densidade de mexilhões.



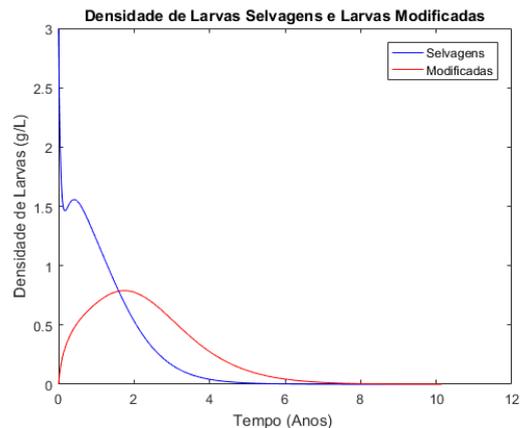
(b) Comportamento da densidade de larvas.

Figura 4.58 – Dinâmica das densidades considerando apenas a entrada de larvas modificadas em 10% da capacidade suporte.

A Figura 4.58 destaca que há um rápido desenvolvimento de mexilhões modificados. Esse comportamento altera apenas o perfil inicial da curva, todavia, o desfecho é o mesmo, incluindo a mesma faixa de tempo para erradicação.



(a) Comportamento da densidade de mexilhões.



(b) Comportamento da densidade de larvas.

Figura 4.59 – Dinâmica das densidades considerando apenas a entrada de mexilhões modificados em 10% da capacidade suporte.

A Figura 4.59 evidencia que a entrada apenas de mexilhões não perturba o início de sua curva de desenvolvimento, incrementando uma distância entre os picos. Sobre as larvas, as selvagens experimentam uma breve recuperação em um três meses, todavia, o desfecho de erradicação também é mantido.

4.2.10 Proporção das Populações

Para este último compilado de resultados, há o intento de se estudar a diferença entre as condições que foram tomadas ao longo dessa seção como adequadas e as vantagens e cenários competitivos mais abruptos. Desse modo, o primeiro resultado assume o contexto de limpeza

de 70% do reservatório, uma transmissão de 97%, uma taxa de eficiência na reprodução maior para os modificados em 30% e mexilhões modificados 15% mais resistentes.

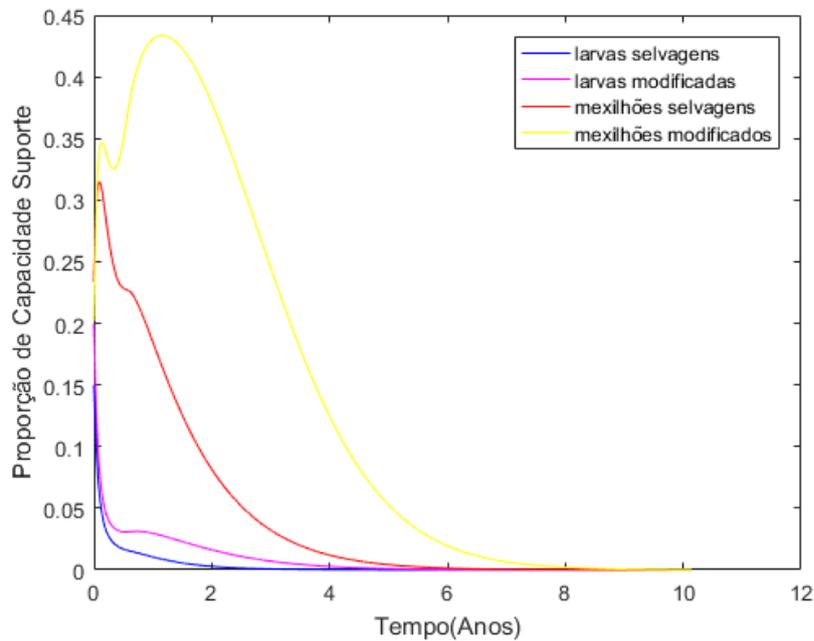


Figura 4.60 – Resultados para as proporções populacionais com $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,09$ e $\bar{b} = 0,0085$ em 10 anos considerando limpeza de 70%.

A Figura 4.60 apresenta as curvas esperadas que foram discutidas anteriormente. Ao compara-se proporção, convém destacar que a populações de larvas é mais perturbada pela competição. O próximo resultado, buscando tratar de um cenário mais favorável aos modificados, trará o contexto de limpeza de 90% do reservatório, uma transmissão de 97%, uma taxa de eficiência na reprodução maior para os modificados em 45% e mexilhões modificados 25% mais resistentes.

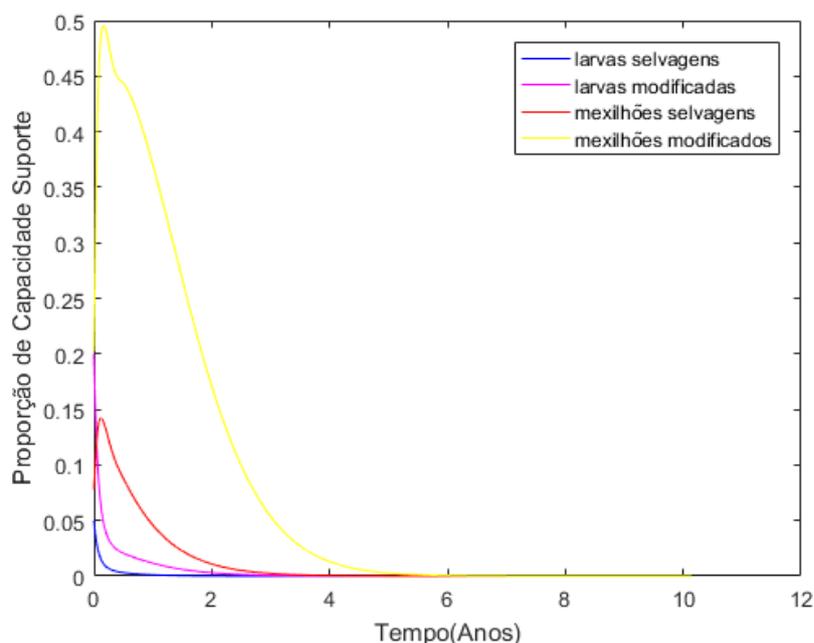


Figura 4.61 – Resultados para as proporções populacionais com $\chi = 0,97$ com $\bar{r}_1 = 0,1$ e $\bar{b} = 0,0075$ em 10 anos considerando limpeza de 90%.

A Figura 4.61 mostra que os mexilhões modificados prosperam rapidamente e sofrem, também, um declínio significativo a medida que as demais populações (selvagens) se extinguem. Nesse contexto, a erradicação ocorre por volta de dois anos mais rapidamente. Por fim, a Tabela 4.8 resume os desfechos das estratégias estudadas, evidenciando que apenas ocorre a erradicação para as estratégias de reprodução mais eficiente dos modificados e mexilhões modificados mais resistentes com uma proporção de transmissão de 97%.

Tabela 4.8 – Resumo dos desfechos para os testes simulados.

Estratégia	Com $\chi = 95\%$	Com $\chi = 97\%$
Sem Vantagem Competitiva	Prevalhecimento Selvagem	Prevalhecimento Selvagem
Reprodução mais eficiente	Coexistência em Baixo Nível	Prevalhecimento Modificado
Maturação mais breve	Prevalhecimento Selvagem	Prevalhecimento Selvagem
Mexilhões mais Resistentes	Coexistência em Baixo Nível	Prevalhecimento Modificado
Larvas mais Resistentes	Prevalhecimento Selvagem	Prevalhecimento Selvagem

4.3 Considerações Finais

Diante dos resultados obtidos ao longo desse capítulo, ficou evidente a possibilidade de sucesso para uma competição entre espécies visando a erradicação. Embora a análise simbólica não tenha sido possível – frente a dificuldade que o modelo apresenta –, as aproximações numéricas em muito são valiosas, uma vez que promovem um entendimento sobre a dinâmica de competição. É importante ressaltar que o capítulo atestou a necessidade de atribuição de uma vantagem competitiva para que o mexilhão modificado possa prevalecer.

À vista de um contexto de muitos resultados e possibilidades, pontua-se que a noção de sucesso na estratégia pode ser relativa. Veja, as vantagens competitivas estudadas podem

não ser tão significativas com as que são factíveis de serem aplicadas em um contexto prático, todavia, pode ser que a coexistência em baixos níveis populacionais já seja um resultado aceitável. Sobre a erradicação propriamente dita, os resultados mostraram que esta depende muito de vantagens competitivas e proporção de transmissão. Por exemplo, uma proporção de 95% promove coexistência em baixos níveis populacionais, mas não promove erradicação, que só foi evidenciada para uma proporção de 97%. Portanto, o sucesso da estratégia está intimamente relacionado ao que é possível de se obter na prática e a maior contribuição desse capítulo está no direcionamento das vantagens competitivas que se mostram mais promissoras.

Especificamente sobre os cenários estudados, isto é: condição de infestação ou pós limpeza (remoção de 40% dos indivíduos), deve-se analisar os cenários reais deste tipo de implicação. Observe que se considerarmos um estuário por completo, um índice de limpeza de 40% já é um absurdo, tendo em vista as dimensões do tipo de local. Em contra partida, se for considerado um ambiente de domínio controlado, como por exemplo o interior de tubulações de usinas hidroelétricas (ou até mesmo grades de proteção), uma limpeza de 100% seria factível.

Como já informado durante o desenvolvimento dos resultados, o capítulo cuidou de vantagens competitivas de um modo puramente matemático, tendo em vista que não há garantias biológicas que atestem a veracidade de qualquer consideração tomada. Todavia, o objetivo de correlacionar as possibilidades de vantagens com a análise de sensibilidade feita ao final do estudo de crescimento foi alcançado, elucidando bem como os parâmetros podem influenciar na dinâmica. Resumidamente, os parâmetros que se mostraram mais sensíveis, foram os que apresentaram maior vantagem competitiva que, i. e., podem promover uma erradicação, isto é, a taxa de crescimento larval (r_1) e a mortalidade dos mexilhões (b). Como ainda não há muitas informações a respeito do desenvolvimento dos mexilhões modificados, pontua-se que a vantagem do primeiro parâmetro se daria na possibilidade de garantir que o tempo da fase larval para o mexilhão adulto da espécie modificada fosse mais rápido que o selvagem. A segunda vantagem, baseada na mortalidade, seria de atribuir ao modificado alguma condição para minimizar sua predação por peixes, uma vez que a mortalidade está relacionada à predação. Os demais parâmetros do modelo não se mostraram como vantagens competitivas, uma vez que sua variação promovem apenas uma perturbação momentânea na solução.

Convém destacar a importância do acompanhamento da populações de algas. Isto é, o desenvolvimento de seu nível populacional é o indicador mais forte de sucesso (ou insucesso) da estratégia de competição, tendo em vista que mais facilmente pode ser observado através de imagens de satélite (indicadores) e sua dinâmica rapidamente é perturbada pela ascensão (ou declínio) dos mexilhões. Por fim, os resultados indicaram um longo período para que desfechos como coexistência em baixo nível populacional ou erradicação sejam alcançados. Uma estratégia considerando a reinserção periódica de mexilhões modificados pode se mostrar como uma das possíveis ferramentas para acelerar a dinâmica.

Conclusões

Resumidamente, propor um modelo de competição tomando por base uma dinâmica de crescimento adequada para o caso da infestação do mexilhão dourado foi a principal proposta deste texto. A dinâmica de crescimento mais adequada foi definida através de um estudo analítico e numérico de dois modelos de crescimento. Dessa forma, através de tal estudo foi definido um modelo de crescimento e a posterior escrita do modelo de competição, alcançando os objetivos principais. Além disso, a revisão teórica contou com um estudo de caso para reforçar os conceitos matemáticos, na tentativa de se fazer didática e tornar tratamento analítico dos modelos de crescimentos mais assertivo. Tal intento corrobora com o último objetivo listado do trabalho: produzir um texto de maneira clara, objetiva e didática para futuros estudantes.

Como destacado anteriormente, a infestação configura um problema nacional e, tendo em vista que métodos mais convencionais para controle populacional são danosos ao meio, a estratégia de competição assume um papel promissor. Dessa forma, há justificativa e originalidade para um estudo, ainda que hipotético, acerca desse tema, visto que não foi encontrado em literatura um modelo de competição para o caso de mexilhões modificados. Por conseguinte, um modelo matemático pode levantar questões a fim de se colocar em cheque a estratégia em si, respaldando-a e aparando arestas sobre sua viabilidade de aplicação real. Ademais, esse tipo de trabalho é importante, uma vez que pode nortear o desenvolvimento da espécie modificada e auxiliar em testes mais direcionados. Não apenas, o respaldo de testes matemáticos sempre tem o papel de promover simulações, o que faz com que, se a estratégia for aplicada, será um pouco mais assertiva. Dessa forma, o trabalho é necessário, uma vez que protege o meio, respeitando a ecologia. A respeito desse potencial de auxílio no desenvolvimento da espécie, inclusive, o texto evidencia a necessidade não apenas da produção de uma espécie modificada geneticamente, mas também a demanda de vantagens competitivas para essa espécie a fim de alcançar o objetivo final, configurando ganhos na utilização do modelo matemático.

No entanto, mesmo tendo sido possível especificar vantagens para as quais haveriam garantia de erradicação, todas essas estratégias são restritas aos parâmetros de formulação do modelo e à análise de sensibilidade que o precede, apresentando suas limitações. Contudo, a especificação dessas vantagens que atestam a erradicação se fazem importantes, uma vez que podem nortear o desenvolvimento do trabalho de bancada sobre os mexilhões modificados. Para mais, pontua-se que a maior parte dos valores dos parâmetros para as simulações numéricas foram adotados e o modelo desconsidera qualquer existência de fluxo de água em um meio, fazendo com que suas aplicações e resultados sejam ainda mais cerceados. A admissão de um domínio espacial com entrada e saída de fluxo, representa, sobretudo, desdobramentos para trabalho futuros.

Todos os estudos de crescimento do molusco evidenciaram rápida e significativa proliferação. Os dois modelos apresentados para o crescimento (Modelo I e Modelo II), apesar de diferentes na análise da importância da alga para a modelagem, demonstraram pontos em comum. Isto é, ambos compartilham a mesma solução estacionária que caracteriza uma condição de infestação, apresentando número de reprodução basal (R_0). Ainda, embora os modelos apresentem parâmetros diferentes, os números de reprodução basal assemelham-se, o que já é um forte indicativo a respeito da dinâmica de infestação. Aliás, apesar da análise de sensibilidade dos parâmetros ser mais clara na reprodução basal do Modelo II, para ambos os modelos evidenciou-se a importância e significativa sensibilidade da mortalidade dos mexilhões e da taxa de crescimento (reprodutividade) na equação das larvas (b e r_1).

O contraste numérico entre os dois modelos de crescimento apresentou uma manutenção dos níveis populacionais para os parâmetros adotados em ambos os casos. Todavia, destaca-se que o Modelo I não contempla quedas populacionais (para mexilhões e larvas) em detrimento da população de algas, que se extingue. Tal desfecho era esperado, considerando que a modelagem admite uma entrada nos mexilhões em função de haver alga no ambiente, mas seu crescimento populacional não depende disso, apenas da maturação de larvas. O Modelo II, todavia, considera a necessidade de algas no ambiente, tendo em vista que a interação mexilhão-alga está presente na parcela de crescimento da equação do mexilhão. A queda significativa da população de algas culmina em uma queda na população de mexilhões e larvas, levando as populações a se estabelecerem em um nível populacional mais baixo do que o Modelo I. Como estabelecido no início desse trabalho, um dos modelos de crescimento seria escolhido para receber a estratégia de competição. O Modelo II foi escolhido por apresentar resultados mais consistentes com o comportamento observado na realidade e, além disso, porque este apresentou um número de reprodução basal mais simples e, por conseguinte, uma análise de sensibilidade mais clara. Esse resultado se mostrou muito importante para inferir sobre os parâmetros que mais contribuem para a infestação, tendo em vista que, em um primeiro momento no cenário competitivo, o intento é que os mexilhões modificados infestem o meio. Portanto, o Modelo II, seria o mais propenso ao se pensar em vantagens competitivas que favoreceriam o mexilhão modificado.

Sobre o modelo de competição, esperava-se dificuldade para realizar o tratamento analítico, sobrando, com isso, os resultados numéricos que deveriam ser significativamente explorados. Esse comportamento foi atestado, e uma sequência de resultados numéricos conseguiu promover um entendimento sobre o funcionamento do modelo. Ademais, os resultados mostraram que a competição baseada meramente na estratégia de inserção de uma espécie modificada não se sustenta, e que vantagens competitivas para os modificados devem ser promovidas para que desfechos como coexistência e erradicação sejam contemplados. Dessa maneira, todos os parâmetros que compõem o R_0 foram testados como vantagens competitivas e, como esperado, os que a análise de sensibilidade apontou como mais sensíveis, apresentaram-se como melhores vantagens competitivas. Ademais, ainda que essas vantagens hipotéticas possam ser inviáveis em um contexto prático, o fato do modelo requerer vantagens já é um resultado importante para o entendimento da estratégia como um todo. Para mais, em todos os cenários que contemplaram a erradicação ou coexistência em baixo nível populacional, ficou evidente um longo prazo para que a revitalização do ambiente possa ser atingida. Essa revitalização para o caso mais significativo de vantagens levaria de 5 a 6 anos e, para o caso mais brando, de 8 a 10 anos. Esses resultados indicam, portanto, que é uma estratégia que demandará tempo de resposta e a melhor forma de verificação de seu progresso reside no acompanhamento da população de algas. Finalmente, os resultados destacaram também que a limpeza do meio é um ato importante, acelerando a dinâmica e atingindo o resultado mais rapidamente. No mais, a limpeza ainda pode fazer com que seja possível reduzir magnitude populacional necessária de modificados,

que pode representar uma dificuldade em contexto prático. Finalmente, de todas as vantagens possíveis estudadas, as duas mais promissoras são: uma reprodução mais eficiente para os modificados ou mexilhões mais resistentes. Cabe ressaltar, em tempo, que a coexistência em baixos níveis populacionais, que alguns resultados acusaram, pode ser uma solução para a infestação, visto que são as altas densidades populacionais que acarretam os danos listados por esse texto.

O modelo de crescimento tomado como mais adequado, como informado, é objeto de estudo de um grupo de pesquisa. O caso é que tal estudo ocorre considerando a variação espacial e temporal, admitindo parcelas de difusão e advecção para a população de larvas e algas, e de difusão (apenas) para os mexilhões. À vista disso, um interesse para futuros desenvolvimentos reside na ideia de acrescentar tais parcelas ao modelo de competição proposto por esse trabalho, de modo que verifique seu funcionamento em um cenário mais realista e estude como o fluxo de água pode intervir na estratégia. Aliás, o local de inserção, nesse contexto, pode se mostrar uma forte ferramenta para o sucesso da estratégia. Sob tal perspectiva, há ideia para um próximo trabalho que aplique o modelo de competição em um dos reservatórios (mesmo que de modo hipotético) estudados pelo grupo de pesquisa.

Por fim, essa dissertação foi escrita de modo a explicar sobre cada conteúdo de maneira mais elucidativa possível, para que sirva de referência para o estudo de dinâmica populacional para novos estudantes. Diante disso, a revisão teórica foi escrita e desenvolvida em função de estudos de caso, os resultados analíticos dos modelos de crescimentos foram apresentados com seus respectivos desenvolvimentos e uma sorte de resultados numéricos foram apresentados para atestar os analíticos encontrados. Concluo, finalmente, que este trabalho está de acordo com os objetivos listados.

Referências bibliográficas

- 1 Anton, H.; Rorres, C. Álgebra linear com aplicações. 8^a Edição. Porto Alegre: Bookman, 2001.
- 2 Asiedu-Addo, S. K.; Dontwi, I. K.; Arthur, P. Mathematical modeling in population dynamics: the case of single species population. *African Journal of Educational Studies in Mathematics and Sciences*, V. 2, n.1, p. 1-7, 2004. DOI: <<https://doi.org/10.4314/ajesms.v2i1.38582>>
- 3 Boltovskoy, D.; Cataldo, D.; Sylvester, F. Dispersion and ecological impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Rio de la Plata watershed and beyond. *Biological Invasions*, V. 8, n. 4, p. 947-963, 2006. DOI: <<https://doi.org/10.1007/s10530-005-5107-z>>.
- 4 Boltovskoy, D.; Morton, B.; Correa, N.; Cataldo, D.; Damborenea, C.; Penchaszadeh, P. E.; Sylvester, F. Reproductive output and seasonality of *Limnoperna fortunei*. *Limnoperna fortunei*, p. 77-103. Cham: Springer, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-13494-9_5>.
- 5 Boyce, W. E.; Diprima, R. C. Equações diferenciais elementares e problemas de valores de contorno. 7^a Edição. Rio de Janeiro: LTC Editora, 2002.
- 6 Burden, R. L.; Faires, J. D. Numerical analysis. 9^a Edição. Boston: Cengage learning, 2011.
- 7 Burt, A. Site-specific selfish genes as tools for the control and genetic engineering of natural populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, V. 270, n. 1518, p. 921-928, 2003. DOI: <<https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2319>>
- 8 Cardoso, C. D. C. Predadores ou dispersores? A relação do mexilhão-dourado *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (*Bivalvia*, *Mytilidae*) com quatro espécies de quelônios (*Reptilia*, *Testudines*) da planície costeira do Brasil subtropical. Dissertação de Mestrado, UFRGS: PPGBAC, 2014.
- 9 Carvalho, D.; Barbastefano, R.; Pastore, D.; Lippi, M. C. A novel predictive mathematical model for COVID-19 pandemic with quarantine, contagion dynamics, and environmentally mediated transmission, 2020. DOI: <<https://doi.org/10.1101/2020.07.27.20163063>>.
- 10 Cataldo, D.; Boltovskoy, D. Yearly reproductive activity of *Limnoperna fortunei* (*Bivalvia*) as inferred from the occurrence of its larvae in the plankton of the lower Paraná River and

- the Río de la Plata estuary (Argentina). *Aquatic Ecology*, V. 34, n. 2, p. 307-317, 2000. DOI: <<https://doi.org/10.1023/A:1009983920942>>.
- 11 Cataldo, D.; Boltovskoy, D.; Hermosa, J. L.; Canzi, C. Temperature-dependent rates of larval development in *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae). *Journal of Molluscan Studies*, V.71, n. 1, p. 41-46, 2005. DOI: <<https://doi.org/10.1093/mollus/eyi005>>.
- 12 Hoddle, S. M. *Quagga Dreissena rostriformis bugensis* and *Zebra Dreissena polymorpha* mussels. CISR. Disponível em: <<https://cizr.ucr.edu/invasive-species/quagga-zebra-mussels>>. Acesso em: 21 de jun. de 2022.
- 13 Boltovskoy, D.; Correa, N.; Sylvester, F.; Cataldo, D. Nutrient recycling, phytoplankton grazing, and associated impacts of *Limnoperna fortunei*. *Limnoperna fortunei*, p. 153-176. Cham: Springer, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-13494-9_9>.
- 14 Choi, S. S.; Kim, J. S. Studies on the metamorphosis and the growth of larva in *Limnoperna fortunei*. *The Korean Journal of Malacology*, V. 1, n. 1, p. 13-18, 1985.
- 15 Controle da infestação por mexilhão dourado por indução genética da infertilidade – Fase 2. CTG Brasil, P&D, 2019. Disponível em: <<https://www.ctgbr.com.br/ped2019/andamento.html>>. Acessando em: 04 de ago. de 2022.
- 16 De Figueiredo, D. G.; Neves, A. F. Equações diferenciais aplicadas. Rio de Janeiro: Instituto de Matemática Pura e Aplicada, 1979.
- 17 Dolmer, P. Algal concentration profiles above mussel beds. *Journal of Sea Research*, V. 43, n. 2, p. 113-119, 2000. DOI: <[https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(00\)00005-8](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(00)00005-8)>.
- 18 Esvelt, K. M.; Smidler, A. L.; Catteruccia, F.; Church, G. M. Emerging technology: concerning RNA-guided gene drives for the alteration of wild populations. *Elife*, V. 3, 2014. DOI: <<https://doi.org/10.7554/eLife.03401.001>>.
- 19 Fachini, A.; Gazulha, V.; Pedroso, C. S. Os impactos do mexilhão-dourado sobre a comunidade planctônica. Mansur, M.C.D.; Santos, C.P.; Pereira, D.; Paz, I.C.P.; Zurita, M.L.L.; Raya-Rodriguez, M.T.; Nehrke, M.V.; Bergonci, P.E.A. (Org.). *Moluscos límnicos invasores no Brasil: biologia, prevenção e controle*. Porto Alegre: Redes Editora, p. 255-261, 2012.
- 20 Gantz, V. M.; Bier, E. The mutagenic chain reaction: a method for converting heterozygous to homozygous mutations. *Science*, v. 348, n. 6233, p. 442-444, 2015. DOI: <<https://doi.org/10.1126/science.aaa5945>>.
- 21 Gazulha, V.; Mansur, M.C.D.; Cybis, L.; Azevedo, S.M.F.O. Grazing impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) on single-celled, colonial and filamentous cyanobacteria. *Brazilian Journal of Biology*, V.72, n.1, p.33-39, 2012. DOI: <<https://doi.org/10.1590/S1519-69842012000100004>>.
- 22 Holling, S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, V. 97, n. S45, p. 5-60, 1965.

- 23 Mexilhão-dourado (*Limnoperna fortunei*) Plano Nacional de Prevenção, Controle e Monitoramento no Brasil. IBAMA, 2020. Disponível em: <<https://www.ibama.gov.br/component/phocadownload/file/8205>>. Acessando em: 21 de jun. de 2022.
- 24 Knipling, E. F. The basic principles of insect population suppression and management. *US Department of Agriculture*, 1979.
- 25 Karatayev, A.; Burlakova, L.; Padilla, D. The Effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) Invasion on aquatic communities in Eastern Europe. *Journal of Shellfish Research*, V. 16, p. 187-203, 1997.
- 26 Kooi, B. W.; Van Voorn, G. A. K.; Pada Das, K. Stabilization and complex dynamics in a predator–prey model with predator suffering from an infectious disease. *Ecological Complexity*, V. 8, n. 1, p. 113-122, 2011. DOI: <<https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2010.11.002>>.
- 27 Lamberson, R.; Biles, C. Polynomial models of biological growth. *UMAP Journal*, V. 2, n. 2, p. 9-25, 1981.
- 28 Edelstein-Keshet, L. *Mathematical models in biology*. Society for Industrial and Applied Mathematics, 2005.
- 29 Leithold, L. O Cálculo com Geometria Analítica – Vol. I. São Paulo: Editora Harbra, 1977.
- 30 Hammond, A.; Galizi, R.; Kyrou, K.; Simoni, A.; Siniscalchi, C.; Katsanos, D.; Nolan, T. A CRISPR-Cas9 gene drive system targeting female reproduction in the malaria mosquito vector *Anopheles gambiae*. *Nature biotechnology*, V. 34, n. 1, p. 78-83, 2016. DOI: <<https://doi.org/10.1038/nbt.3439>>.
- 31 Hastings, I. M. Selfish DNA as a method of pest control. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, V. 344, n. 1309, p. 313-324, 1994.
- 32 Malavazi, M. C.; Assis, R. A.; Luciano, C. M. S.; Petry, P. P. C. Um modelo de competição interespecífica: coexistência entre populações com nichos ecológicos semelhantes. *Biomatemática* V. 27, n. 2, 2017.
- 33 Montresor, L. C. Implicações Ecotoxicológicas do controle químico de *Limnoperna fortunei* (Dunker,1857) (Bivalvia: Mytilidae). Tese de Doutorado, UFMG: PPG-SMARH, 2014.
- 34 Murray, J. D. *Mathematical biology: I. An introduction*. 3th Edition .Springer Science & Business Media, 2007.
- 35 Ndaïrou, F.; Area, I.; Nieto, J. J.; Torres, D. F. Mathematical modeling of COVID-19 transmission dynamics with a case study of Wuhan. *Chaos, Solitons & Fractals*, V. 135, p. 109846, 2020. DOI: <<https://doi.org/10.1016/j.chaos.2020.109846>>.
- 36 Ndi, M.; Hickson, R. I.; Mercer, G. N. Modelling the introduction of Wolbachia into *Aedes aegypti* mosquitoes to reduce dengue transmission. *The ANZIAM Journal*, V. 53, n. 3, p. 213-227, 2012.
- 37 Ossani, S. Dinâmica de um Sistema Presa-predador com predador infectado por uma Doença. Dissertação de Mestrado, UFSM: PPGMAT, 2013.

- 38 Paolucci, E. M.; Thuesen, E. V.; Cataldo, D. H.; Boltovskoy, D. Veligers of an introduced bivalve, *Limnoperna fortunei*, are a new food resource that enhances growth of larval fish in the Paraná River (South America). *Freshwater Biology*, V. 55, n. 9, p. 1831-1844, 2010. DOI: <<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02418.x>>.
- 39 Ricciardi, A. Global range expansion of the Asian mussel *Limnoperna fortunei* (Mytilidae): another fouling threat to freshwater systems. *Biofouling*, V. 13, n. 2, p. 97-106, 1998.
- 40 Rodrigues, H. S.; Monteiro, M. T. T.; Torres, D. Sensitivity analysis in a dengue epidemiological model. *Conference papers in science. Hindawi*, 2013.
- 41 Rossi, M.; Ternes, S. O Número Básico de Reprodução R. Comunicado Técnico 120: Embrapa, 2015.
- 42 Ruggiero, M. A. G.; Lopes, V. L. R. Cálculo numérico: aspectos teóricos e computacionais. 2ª Edição. São Paulo: Makron Books do Brasil, 1997.
- 43 Sampaio, A. B.; Schmidt, I. B. Espécies exóticas invasoras em unidades de conservação federais do Brasil. *Biodiversidade Brasileira-BioBrasil*, n. 2, p. 32-49, 2013.
- 44 Schraiber, J. S.; Kaczmarczyk, A. N.; Kwok, R.; Park, M.; Silverstein, R.; Rutaganira, F. U.; Aggarwal, T.; Schwemmer, M. A.; Hom, C. L.; Grosberg, R. K.; Schreiber, S. J. Constraints on the use of lifespan-shortening *Wolbachia* to control dengue fever. *Journal of theoretical biology*, V. 297, p. 26-32, 2012.
- 45 Silva, F. A.; Barbosa, N. P. U.; Paula, R. S.; Carvalho, V. A.; Corrêa, A., Cardoso, A. V.; de Carvalho, M. D. Mexilhão-Dourado no Brasil: Detecção de um perigoso invasor. *Ciência Hoje*, V. 338, n. 57, p. 38-42, 2016. Disponível em: <https://www.cbeih.org/wpcontent/uploads/2019/09/silva_2016.pdf>. Acessado em: 22 de jun. de 2022.
- 46 Silva, J. C. R.; Dias, C. M.; Pastore, D. H.; Costa, A. R. C.; Figueira, R. M. A.; Fortunato, H. F. M.; Barbosa, C. H. X. B.; Carvalho, B. C. (2022) Population growth of the golden mussel (*L. fortunei*) in hydroelectric power plants: a study via mathematical and computational modeling. *Brazilian Journal of Water Resources*, V. 27. DOI: <<https://doi.org/10.1590/2318-0331.272220210124>>.
- 47 Simeão, C. M. G.; de Resende, M. F.; Martinez, C. B. Variação das Características Hidráulicas em Conduitos Forçados Operando sob Condições de Infestação por *Limnoperna fortunei*. *Revista Brasileira de Recursos Hídricos*, V. 16, n.2, p. 13-24, 2011.
- 48 Sotomayor, J. Lições de equações diferenciais ordinárias. Rio de Janeiro: Instituto de Matemática Pura e Aplicada, 1979.
- 49 Souza, R. C. C. L.; Calazans, S. H.; Silva, E. P. Impacto das espécies invasoras no ambiente aquático. *J Ciência e cultura*, V. 61, n. 1, p. 35-41, 2009.
- 50 Strang, G. Álgebra linear e suas aplicações. 4ª Edição. São Paulo: Cengage Learning, 2010.

- 51 Steeneveld, G. J.; Van De Wiel, B. J. H.; Holtslag, A. A. M. Diagnostic equations for the stable boundary layer height: Evaluation and dimensional analysis. *Journal of applied meteorology and climatology*, V. 46, n. 2, p. 212-225, 2007.
- 52 Sylvester, F.; Boltovskoy, D.; Cataldo, C. Taxas de clareamento: ritmos e impacto. Darrigran, G.; Damborenea, C. (Ed.). *Introdução a biologia das invasões. O mexilhão dourado na América do Sul: biologia, impacto, prevenção e controle*. São Carlos: Cubo Editora, p. 246, 2009.
- 53 Tavoni, R.; de Oliveira, R. Z. G. Os modelos de crescimento populacional de Malthus e Verhulst: uma motivação para o ensino de logaritmos e exponenciais. *Revista Eletrônica Paulista de Matemática*, Bauru, V. 2, n. 2, p. 86-99, 2013. DOI: <https://doi.org/10.21167/cqdv201323169664rtrzgo8699>.
- 54 van de Koppel, J.; Rietkerk, M.; Dankers, N.; Herman, P. M. J. Scale-dependent feedback and regular spatial patterns in young mussel beds, *The American Naturalist*, V. 165, p. E66-E77, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1086/428362>.
- 55 Vanderploeg, H. A.; Liebig, J. R.; Gluck, A. A. Evaluation of different phytoplankton for supporting development of zebra mussel larvae (*Dreissena polymorpha*): the importance of size and polyunsaturated fatty acid content. *Journal of Great Lakes Research*, V. 22, n. 1, p. 36-45, 1996.
- 56 Widdows, J.; Lucas, J. S.; Brinsley, M. D.; Salkeld, P. N.; Staff, F. J. Investigation of the effects of current velocity on mussel feeding and mussel bed stability using an annular flume. *Helgoland Marine Research*, V. 56, n. 1, p. 3-12, 2002.
- 57 Wildish, D. J.; Kristmanson, D. D. Importance to mussels of the benthic boundary layer. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, V. 41, n. 11, p. 1618-1625, 1984.
- 58 Windbichler, N.; Menichelli, M.; Papathanos, P. A.; Thyme, S. B., Li, H.; Ulge, U. Y.; Crisanti, A. A synthetic homing endonuclease-based gene drive system in the human malaria mosquito. *Nature*, V. 473, n. 7346, p. 212-215, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature09937>.
- 59 Zhang, X.; Tang, S.; Cheke, R. A. Models to assess how best to replace dengue virus vectors with *Wolbachia*-infected mosquito populations. *Mathematical Biosciences*, v. 269, p. 164-177, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2015.09.004>.
- 60 Zhou, D.; Liu, M.; Qi, K.; Liu, Z. Long-time behaviors of two stochastic mussel-algae models. *Mathematical Biosciences and Engineering*, V. 18, n. 6, p. 8392-8414, 2021.